

Paleobiota y Geología del Jurásico del Sur de México

María Patricia Velasco de León



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

Paleobiota y Geología
del Jurásico del Sur de México

María Patricia Velasco de León

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza



Dr. Vicente Jesús Hernández Abad
Director

Dra. Mirna García Méndez
Secretaria General

Dr. José Luis Alfredo Mora Guevara
Secretario de Desarrollo Académico

CD. Yolanda Lucina Gómez Gutiérrez
Secretaria de Desarrollo Estudiantil

Mtro. Luis Alberto Huerta López
Secretario Administrativo

Dra. María Susana González Velázquez
Jefa de la División de Planeación Institucional

Dra. Rosalva Rangel Corona
Jefa de la División de Vinculación

Dr. David Nahum Espinosa Organista
Jefe de la División de Estudios de Posgrado e Investigación

Lic. Carlos Raziel Leañes Castillo
Jefe de la Coordinación de Comunicación Social y Gestión de Medios

Datos para catalogación bibliográfica

Coordinadora: María Patricia Velasco de León.

Paleobiota y Geología del Jurásico del Sur de México.

UNAM, FES Zaragoza, junio de 2024.

Peso: 34.7 MB.

ISBN: 978-607-30-9128-2.

Diseño de portada: Diana S. Guzmán Madrid.

Formación de interiores: Claudia Ahumada Ballesteros.

Este libro está financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN100721 de la Dirección de Asuntos del Personal Académico (DGAPA).

DERECHOS RESERVADOS

Queda prohibida la reproducción o transmisión total o parcial del texto o las ilustraciones de la presente obra bajo cualesquiera formas, electrónicas o mecánicas, incluyendo fotocopiado, almacenamiento en algún sistema de recuperación de información, dispositivo de memoria digital o grabado sin el consentimiento previo y por escrito del editor.

Paleobiota y Geología del Jurásico del Sur de México.

D.R. © Universidad Nacional Autónoma de México
Av. Universidad # 3000, Col. Universidad Nacional Autónoma de México, C.U.,
Alcaldía Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
Av. Guelatao # 66, Col. Ejército de Oriente,
Alcaldía Iztapalapa, C.P. 09230, Ciudad de México, México.

C **ontenido**

Reseña de los autores	5
Prólogo	13
CAPÍTULO 1 El Terreno Mixteco y su cubierta sedimentaria	15
CAPÍTULO 2 La fragmentación de Pangea en el sur de México y sus posibles efectos sobre los ambientes naturales del Jurásico y sus ecosistemas	49
CAPÍTULO 3 Invertebrados del Jurásico de Puebla, Oaxaca y Guerrero, región centro-sur de México	81
CAPÍTULO 4 Los vertebrados marinos jurásicos de Oaxaca	101
CAPÍTULO 5 El orden Filicales, en el Jurásico de México	137
CAPÍTULO 6 Las Cycadophytas del Jurásico del sur de México	159
CAPÍTULO 7 Las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales del Jurásico del sur de México	179
CAPÍTULO 8 Orden Pinales en el Jurásico de México	205
CAPÍTULO 9 Esporas, Polen y Cutículas: su importancia en el registro de Helechos y Gimnospermas	223
CAPÍTULO 10 Huellas de vertebrados, del Jurásico medio de Oaxaca, México	251
CAPÍTULO 11 Interacciones planta insecto en el Jurásico del Terreno Mixteco	275



Reseñas de los autores

Jesús Alvarado Ortega

Paleontólogo zacatecano egresado de la UNAM. Biólogo por la Facultad de Ciencias (1998) y Doctor en Ciencias egresado del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM (2005). Posdoctorante junior en la Universidade do Estado do Rio de Janeiro (2005 y 2007). Investigador del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, desde 2007. Dedicado a estudiar los peces fósiles de México.

Javier Arellano Gil

Ingeniero Geólogo egresado de la UNAM (1985), con amplia experiencia docente y de investigación, profesor durante 39 años de la Facultad de Ingeniería, UNAM, nivel licenciatura y posgrado. Ha dirigido y colaborado en 43 proyectos de ingeniería aplicada para la industria pública y privada. Es editor-autor de cuatro libros: 1. “Ejercicios de Geología Estructural”, 2. “Matemáticas Aplicadas a las Ciencias de la Tierra”, 3. “Química para Ciencias de la Tierra: Fundamentos y Aplicaciones” y, 4. “Termodinámica para Ciencias de la Tierra: Fundamentos y Aplicaciones”. Tiene autoría en cinco capítulos en los siguientes libros: Uno en la “Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana”; uno en la “Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur”, y tres capítulos en “El patrimonio paleontológico y geológico de Oaxaca”; además es autor de 45 artículos publicados en revistas de ciencias de la Tierra y de educación.





Jair Israel Barrientos Lara

Paleoherpetólogo mexicano formado en la UNAM, egresado como Biólogo de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (2012), Maestro en Ciencias (2016) y Doctor del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM (2022). Actualmente, Posdoctorante en el Instituto de Biología de la UNAM. Investigador de los aspectos evolutivos y morfofuncionales de los reptiles fósiles de México.

Blanca Estela Buitrón Sánchez

Investigadora Titular C de Tiempo Completo del Instituto de Geología y Profesora de la Asignatura Paleontología General de la Facultad de Ingeniería en la Universidad Nacional Autónoma de México. Su interés principal es el estudio de gasterópodos y equinodermos del Paleozoico y Mesozoico con énfasis en la estratigrafía, paleoecología y paleogeografía de localidades de interés con el objeto de contribuir al conocimiento de la evolución geológica de México y su aplicación en la investigación de recursos no renovables del país. Fue distinguida con el *“Reconocimiento Sor Juana Inés de la Cruz”* (2004) por la UNAM, con la distinción *“Investigadora Nacional Emérita Vitalicia”* por el Sistema Nacional de Investigadores (SNI) (2021), con el grado de *“Doctora Honoris Causa”* por la Universidad de Sonora (2022), y el reconocimiento *“Martillo de Plata”* por la Sociedad, Geológica Mexicana (2023).

Miguel Angel Flores-Barragán

Estudiante de doctorado por la Universidad Nacional Autónoma de México (2023). Su investigación doctoral se centra en la sistemática de plantas fósiles del Pérmico de México. Su principal interés en el área de Paleontología es la taxonomía en plantas del Pérmico y Jurásico, análisis de interacciones planta-insecto y en la reconstrucciones paleoclimática y paleoecológicos. Ha participado en congresos y publicaciones nacionales e internacionales. Miembro de la Sociedad Mexicana de Paleontología y de la colección paleontológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.



Diana Silvia Guzmán-Madrid

Bióloga por la FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (2016). Colaboradora de la Colección de Paleontología y profesor de la misma institución. Su principal interés en el área de Paleontología son estudios enfocados en morfología y cutículas de plantas fósiles de diferentes formaciones del Pérmico, Triásico y Jurásico del centro y norte de México; ilustración paleontológica y divulgación científica. Ha participado en congresos y publicaciones nacionales e internacionales. Colaboradora de la Sociedad Mexicana de Paleontología.

José Carlos Jiménez López

Ha colaborado en trabajos de investigación sobre paleontología de invertebrados, estratigrafía, con interés en sistemática, paleoecología, paleogeografía y análisis de facies de rocas carbonatadas. Asimismo, ha participado en análisis de datos en colaboración con grupos de otras áreas de la ciencia. Experiencia en el paquete estadístico R y ha utilizado herramientas para compilar, resumir y visualizar información relacionada a especies fósiles, con énfasis en las similitudes entre regiones y posibles conexiones y rutas de dispersión, empleando modelos paleogeográficos.

Diego Enrique Lozano Carmona

Biólogo con Maestría en Ciencias Biológicas y Doctor en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Participación en proyectos de investigación CONACyT y DGAPA-UNAM. Participante en la Colección de Paleontología FES Zaragoza, UNAM. Línea de investigación en Sistemática, Fitogeografía y Evolución de gimnospermas del Mesozoico (Bennettitales, Ginkgoales y grupos relacionados). Autor y coautor en artículos en revistas nacionales e internacionales arbitradas e indexadas, a nivel nacional en capítulos de libros y artículos de divulgación. Profesor de asignatura en Ciencias de la Tierra y Laboratorio de Investigación Formativa 1 (LIF-1) en FES Zaragoza Campus III-Tlaxcala, UNAM, y Paleontología y Evolución, en la Facultad de Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Participación en congresos y simposios nacionales e internacionales. Socio activo de la SOMEXPAL y Webmaster (2015). Miembro activo de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología. Divulgación científica en las Ciencias de la Tierra con énfasis en Paleontología.



Pedro Christian Martínez Martínez

Maestro en Ciencias por la Universidad Nacional Autónoma de México (2015). Su principal interés en el área de Paleontología es la paleopalinología del Jurásico, participante en conferencias con resúmenes sobre polen fósil del Jurásico de México. Coautor de capítulos sobre este tema, director de tesis de pregrado. Participante de la línea de Ciencias de la Tierra de la Academia de Biología Comparada

Michelangelo Martini

Licenciado en Geología con mención honorífica por la Università degli Studi di Pisa en Italia y Doctor en Geología por la Universidad Nacional Autónoma de México. Estancia postdoctoral en el Instituto de Geología, UNAM, donde es investigador titular B de tiempo completo. Su investigación se enfoca en el análisis de las cuencas sedimentarias asociadas con la fragmentación de la Pangea, y tiene como objetivo el de reconstruir la cinemática y dinámica del proceso de dispersión del supercontinente y entender los efectos que este proceso tuvo sobre la configuración topográfica y climática del planeta. Cuenta con 35 artículos científicos en revistas internacionales indizadas y de alto impacto. Ha graduado 6 estudiantes de licenciatura, 7 de maestría y 1 de doctorado. En el Posgrado en Ciencias de la Tierra de la UNAM, imparte las asignaturas Petrología de rocas sedimentarias, Ambientes sedimentarios y Análisis de cuencas. Ha desarrollado actividades de divulgación de las Ciencias de la Tierra, seminarios, y organización de eventos de difusión para niños y adultos en comunidades rurales. Es parte del Sistema Nacional de Investigadores nivel II.

Elizabeth Ortega Chávez

Bióloga de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM (2013) y profesora de la misma institución. Su principal interés en el área de Paleontología es en maderas de Gimnospermas del Mesozoico y paleoicnología de invertebrados. Ha participado en congresos, simposios y publicaciones nacionales e internacionales. Participante de la línea de investigación de Ciencias de la tierra dentro de la Academia de Biología Comparada.



Erika Lourdes Ortiz Martínez

Doctora en Ciencias Biológicas por la Universidad Nacional Autónoma de México (2000). Se desempeña como profesora del Departamento de Biología en Ciencias de la Tierra, Biogeografía y Taxonomía, y Evolución. Profesora de tiempo completo en el área de Sistemática, Biogeografía e Historia y Filosofía de la Biología. Su principal interés en el área de Paleontología, es el estudio sistemático de los fósiles de plantas que han habitado el territorio nacional, para determinar su identidad taxonómica e interpretar los procesos geológicos y factores biológicos que permitieron su establecimiento.

Stephanie Pacheco Ordaz

Bióloga formada en la UAM-Xochimilco (2006) y Maestra en Ciencias en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (2023). Actualmente estudiante de Doctorado en el Posgrado de Ciencias Quimicobiológicas del IPN. Estudiante de los aspectos taxonómicos y ecológicos de diferentes grupos de peces fósiles y recientes de México.

Rubén A. Rodríguez-de la Rosa

Biólogo con más de 50 trabajos de investigación y publicaciones científicas en Paleontología, muchos de éstos expuestos en foros nacionales e internacionales, así como revistas arbitradas internacionalmente. Ha impartido más de 90 conferencias en México y el extranjero. Ha excavado restos de dinosaurios en Colorado, Estados Unidos; en Chihuahua y Coahuila, en México. En la actualidad estudia huellas fósiles de vertebrados en México y Perú. Es autor del libro *“Hace 72 millones de años: los dinosaurios de México”*; publicado por el Gobierno del Estado de Chihuahua, el Instituto Chihuahuense de la Cultura y el Museo del Desierto Chihuahuense. Es miembro del Sistema Estatal de Investigadores del Gobierno del Estado de Zacatecas. Actualmente es Docente-Investigador en la Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas.



Leticia Sánchez Guillén

Ingeniera geofísica con maestría en Ciencias, ambas en la UNAM, ha trabajado por 20 años en compañías de servicios petroleros con metodologías de adquisición, procesado e interpretación de datos sísmicos en diversas regiones de México, además de haber realizado trabajo de geología de pozo, ha colaborado con asociaciones civiles con proyectos sustentables de granjas urbanas en comunidades marginadas de la Ciudad de México, y en congresos internacionales como: AGU Fall Meeting, participa como apoyo al sector de protección civil, al mismo tiempo es profesora de asignatura en la Facultad de Ingeniería, UNAM.

Noé Santillán Piña

Ingeniero Geólogo (2001) y Maestro en Ciencias Geológicas (2009) por la UNAM. Ha impartido 47 cursos de docencia a nivel licenciatura y 1 a nivel posgrado (Sedimentología, Geología de Yacimientos de Fluidos, Estancias Profesionales y Proyecto de Investigación II; y 10 cursos propedéuticos de Sedimentología y Estratigrafía a nivel posgrado. Coautor de los libros (proyectos PAPIME) “Elaboración del libro digital: Termodinámica para Ciencias de la Tierra: Fundamentos y Aplicaciones” (2023), “Química para Ciencias de la Tierra: Fundamentos y Aplicaciones” (2018), “Matemáticas Aplicadas a las Ciencias de la Tierra” (2010) y “Manual para el trabajo de campo en Ciencias de la Tierra” (2010). Ha participado en 17 Proyectos de Investigación e Institucionales, desarrollando actividades y análisis en el área de Sedimentología, Estratigrafía y Geología del Petróleo.

María Patricia Velasco de León

Doctora en Ciencias Biológicas por la Universidad Nacional Autónoma de México (2000). Actualmente profesor Titular C en La Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Fundadora y Curadora de la Colección de Paleontología de la FES Zaragoza. Su principal interés en el área de Paleontología es la reconstrucción de climas (CLAMP), taxonomía de gimnospermas del Jurásico, reconstrucción de ambientes continentales jurásicos y pérmicos, pionera de los estudios de interacción planta-insecto en material fósil en México. Directora de tesis de licenciatura y posgrado, autora de capítulos de libros, artículos nacionales e internacionales. Responsable de proyectos con financiamiento.



Mildred Zepeda-Martínez

Egresada de la Facultad de Ingeniería y del Posgrado en Ciencias de la Tierra de la UNAM. Es Investigadora Asociada C de T.C. en el Centro de Geociencias, UNAM, campus Juriquilla, Querétaro. Ha sido profesora de asignatura de Sedimentología, Cartografía y Técnicas Geológicas de Campo, en la Facultad de Ciencias, Facultad de Ingeniería, Escuela Nacional de Estudios Superiores-Juriquilla y Posgrado en Ciencias de la Tierra de la UNAM. Su interés principal es el estudio de las cuencas sedimentarias y la ruta de dispersión de los sedimentos para identificar y comprender los eventos tectónicos mayores que han moldeado el sector sur del territorio mexicano. Su investigación actual se enfoca en comprender la evolución tectono-sedimentaria de las cuencas desarrolladas durante el ensamble final de Pangea y durante la ruptura de este supercontinente, con el objetivo de comprender la influencia de las estructuras tectónicas preexistentes en el rifting continental del oeste de Pangea ecuatorial. Su trabajo integra metodologías clásicas de cartografía con métodos sedimentológicos (análisis de: litofacies, elementos arquitectónicos, petrográfico cuantitativo de roca total y minerales pesados; y método de geocronología de circones detríticos por el método U-Pb).



La geología del territorio mexicano se caracteriza por su alta diversidad en el tipo de unidades de roca y una complejidad extraordinaria en las estructuras tectónicas. El estudio de sus unidades estratigráficas y en sus estructuras de deformación muestran que en el espacio en donde evolucionó la corteza del país concurren diversos tipos de límites de placas e interaccionaron grandes masas cratónicas. Su paleogeografía ha sido también muy cambiante, incluidos extensos mares epicontinentales y complejas márgenes continentales que dan cuenta de episodios de extensión tectónica, pero también zonas elevadas.

Así como la geología mexicana es diversa, la biota representada en el registro fósil es también diversa. El registro fósil preservado en las unidades estratigráficas revela que la región de México fue un pasaje de conexión entre grupos de organismos desarrollados entre las masas continentales del norte y del sur, tanto durante la formación de Pangea occidental como en su disgregación. La región de México también representa una zona de conexión entre las biotas del mar de Tetis y las cuencas marinas del pacífico. Esto ha hecho que se desarrolle un creciente interés por el estudio del registro fósil del Paleozoico y Mesozoico de la corteza mexicana.

En este volumen se presenta una serie de artículos de revisión sobre la paleobiota del Jurásico en el sur de México, así como el contexto estratigráfico y paleogeográfico en el que evolucionaron los diversos grupos de organismos. Se trata de un recuento de los últimos hallazgos e interpretaciones sobre el notable registro fósil, que incluye tanto organismos marinos como continentales. Se reúne a una buena parte de los especialistas que han hecho contribuciones durante las últimas décadas en el estudio de la biota jurásica en el sur de México. El valor de este volumen radica en el esfuerzo de síntesis que han desarrollado los autores sobre sus hallazgos y contribuciones en el estudio de los diferentes campos y grupos de organismos.

En el capítulo 1 Arellano-Gil *et al.* presentan una descripción del contexto estratigráfico en que se formaron las principales unidades estratigráficas que contienen el registro fósil descrito en los sucesivos capítulos. La lectura de este





capítulo ofrece al lector una visión general de las sucesiones estratigráficas que forman la cubierta jurásica del terreno Mixteco y las condiciones generales de formación, tanto sedimentológicas como volcánicas, así como las características litológicas de cada unidad de roca. El capítulo 2, a cargo de Zepeda Martínez y Martini, se presenta un análisis tectónico y sedimentológico del sur de México en el contexto de la ruptura y dispersión del occidente del supercontinente Pangea, en donde se encontraban reunidos los segmentos corticales que posteriormente integraron la corteza mexicana. Durante el Jurásico se produjeron una serie de estructuras tectónicas que dieron origen a un sistema de cuencas sedimentarias y bloques que formaron el escenario para la formación de un registro complejo de unidades sedimentarias.

La descripción del registro fósil marino del sur de México es presentada en los capítulos 3 y 4. En estos capítulos Buitrón-Sánchez y Jiménez-López, y Alvarado-Ortega *et al.*, ofrecen un panorama de lo que se sabe de los fósiles marinos invertebrados y vertebrados, respectivamente. Ambos trabajos constituyen una excelente actualización de un tema complejo, debido a la diversidad de organismo y de ambientes en los que estos evolucionaron. Son trabajos que están llamados a ser referencias importantes en futuros estudios.

El registro paleobotánico fósil del sur de México se presenta del capítulo 5 al 9 y fueron elaborados por el grupo de paleobotánica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM. Se trata de revisiones muy completas de los diferentes tipos de flora fósil encontrados principalmente en las sucesiones sedimentarias continentales. Se reúnen descripciones, tipos de ocurrencia y distribución de los diferentes tipos de plantas que dejaron su huella en un vasto registro de rocas sedimentarias continentales de los estados de Guerrero y Oaxaca en el sur de México.

Los capítulos 10 y 11, a cargo de Velasco-de León *et al* y de Rodríguez de la Rosa, presentan descripciones poco comunes en el registro fósil de México, como son los vestigios de interacciones insecto-planta y huellas de pisadas de dinosaurios que quedaron grabadas en las capas sedimentarias del Jurásico.

Todas estas contribuciones ofrecen al lector una visión muy completa del conocimiento actual del registro fósil del sur de México. Es una obra importante porque no solo nos muestra los detalles de un extraordinario registro fósil, sino que nos abre un panorama lleno de posibilidades para buscar conexiones e interacciones locales y globales de la biota de esta región de México.

Dante J. Morán Zenteno

El Terreno Mixteco y su cubierta sedimentaria

**Javier Arellano Gil¹, Noé Santillán Piña²,
Leticia Sánchez Guillén³ y Juan Manuel Cruz Gazpar⁴**

Facultad de Ingeniería, UNAM. ¹arellano@unam.mx, ²noesant@unam.mx,
³leticia.sanchez@fi.unam.edu, ⁴juanmcgeo201@gmail.com

Resumen

El Terreno Mixteco, ubicado en el sur de México, abarca parte de los estados de Oaxaca, Puebla, Guerrero y Morelos; tiene como basamento rocas metamórficas del Complejo Acatlán del Paleozoico inferior (Ordovícico-Devónico) con rocas polideformadas abarcando diferentes grados de metamorfismo desde zeolitas hasta anfibolitas, con temperaturas que varían desde muy baja (100°C-250°C) hasta alta (>600°C). Su cubierta sedimentaria y volcánica está dividida en varios segmentos estratigráficos, que van de la base a la cima en el siguiente orden: (i) rocas clásticas y carbonatos del Paleozoico (Pérmico), (ii) depósitos clásticos y calcáreos del Jurásico Temprano-Medio (Pliensbachiano-Aaleniano), (iii) carbonatos del Jurásico Medio-Cretácico Superior (Calloviano-Maastrichtiano), (iv) rocas clásticas del Paleógeno, y (v) depósitos clásticos y volcánicos del Neógeno y Cuaternario. La secuencia sedimentaria mesozoica (segmentos ii y iii) contiene una variada paleobiota correspondiente con su edad, ambiente sedimentario y paleoclima. Como ejemplo, se destaca la flora y vertebrados del Jurásico Medio y Superior, formados principalmente en valles fluviales, llanuras de inundación, lagos y zonas de transición mar-tierra en un paleoclima tropical a subtropical. Las secuencias marinas del Pliensbachiano al Cenomaniano presentan riqueza paleontológica, principalmente en secuencias arcillosas, calcáreas y calcáreoarcillosas, producto de la transgresión asociada al proceso de rifting que fragmentó a Pangea, formando altos y bajos estructurales. La inundación marina máxima ocurrió del Aptiano al Cenomaniano, originándose amplias plataformas





carbonatadas con representativas facies de talud y cuenca, además de un vasto contenido fósil. El exhaustivo estudio del basamento del Terreno Mixteco, así como su cubierta sedimentaria y volcánica han permitido entender la evolución geológica del sur de México. Este estudio también es de utilidad para conocer las características y distribución de sus preciados recursos naturales en el subsuelo.

Palabras clave: Tectonoestratigrafía, Terreno Mixteco, Complejo Acatlán, ambiente sedimentario.

Abstract

The Mixteco Terrane, located in southern Mexico, covers part of the states of Oaxaca, Puebla, Guerrero and Morelos. This terrane has a metamorphic basement from the Acatlán Complex, lower Palaeozoic (Ordovician-Devonian) including polydeformed rocks of different metamorphic grades with temperatures ranging from very low (100°C-250°C) to high (>600°C). Its sedimentary and volcanic cover is divided in multiple stratigraphic segments from base to top as follows: (i) Paleozoic (Permian) clastic and carbonate rocks, (ii) Lower to Middle Jurassic (Pliensbachian-Aalenian) clastic and calcareous deposits, (iii) Upper Jurassic-Upper Cretaceous (Callovian-Maastrichtian) carbonates, (iv) Paleogene clastic rocks, and (v) Neogene-Quaternary clastic and volcanic deposits. The Mesozoic sedimentary sequence (segments ii and iii) contains varied paleobiota corresponding to its age, sedimentary environment and paleoclimate. For instance, Middle and Upper Jurassic flora and vertebrates are mainly formed in fluvial valleys, floodplains, lakes and sea-land transitional zones within a tropical to subtropical paleoclimate. Furthermore, Pliensbachian to Cenomanian marine sequences is paleontological rich in argillaceous, calcareous and calcareo-argillaceous sequences, which resulted from the transgression associated to the rifting process that fragmented Pangea. This fragmentation formed structural lows and highs. Maximum flooding occurred during the Aptian-Cenomanian, originating wide carbonate platforms with typical slope and basin facies, and varied fossil content. The comprehensive study of the Mixteco Terrane basement, as well as its sedimentary and volcanic cover, have improved the understanding of the geological evolution in southern Mexico. This study also highlights the characteristics and distribution of its valuable natural resources in the subsurface.

Keywords: Tectonostratigraphic, Mixteco Terrane, Acatlán Complex, sedimentary environment.



1. Introducción

El Terreno Mixteco, se ubica en el centro-sur de México (figura 1), abarca parte de los estados de Oaxaca, Puebla, Guerrero y Morelos. Sus límites: al norte se tiene una cubierta de rocas ígneas de la Faja Volcánica Transmexicana, al oeste colinda con el Terreno Guerrero Compuesto mediante la Falla Papalutla del Cretácico Tardío al Paleoceno (De Cserna et al.; 1980, Sánchez, 2008), en el oriente los complejos Acatlán y Oaxaqueño están en yuxtaposición por la Falla Tamazulapan (López, 1985), o Falla Caltepec (Elías et al., 2005; Sánchez, 2008; Tolson, 2005), con rumbo general N-S y movimiento lateral izquierdo (Elías et al., 2005), siendo el límite tectónico de los terrenos Mixteco y Oaxaquia, producto de una colisión de dos continentes durante el Ordovícico y Devónico (Sedlock et al., 1993; González et al., 1994; Talavera et al., 2005). Al sur, la falla Chacalapa con dirección general NW-SE pone en contacto el Terreno Mixteco (Complejo Acatlán) con el Terreno Chatino (Complejo Xolapa), tiene una amplia zona de cizalla formada del Oligoceno hasta el presente; su prolongación al oriente pone en contacto al Complejo Oaxaqueño con el Complejo Xolapa (Tolson, 2005).

Sobre el Terreno Mixteco se tienen secuencias sedimentarias del Pérmico, que presentan contraste litológico y paleontológico, diferentes facies sedimentarias depositadas en el centro-occidente de Pangea, se relacionan con el corredor de Gondwana que migró del sureste al noroeste hasta culminar con la integración de Pangea, en cuyo proceso hubo migración y reacomodo de bloques, siendo el Acatlán uno de los más importantes. Las litofacies y biofacies de las secuencias del Pérmico son variadas: ambientes continentales fluviales con llanuras de inundación, secuencias de ambientes transicionales y plataforma con desarrollos arrecifales; se reconocen cambios drásticos en sus componentes paleoflorísticos debido a una tendencia constante de cambio climático producto de la migración del bloque hasta una posición cercana al ecuador.

La cubierta jurásica se compone de 14 unidades estratigráficas cuyas litofacies y biofacies se relacionan con la desintegración de Pangea ocurrida del Triásico al Jurásico Medio. Lo anterior ocasionó que el Terreno Mixteco cambiara de posición y fuera dislocado por conjuntos de fallas normales regionales formando altos y bajos estructurales, debido a un proceso de rifting (Pindell y Lorcan, 2009). Esta actividad tectónica transformó el relieve y el clima; se formaron grandes cadenas montañosas con amplios valles y el paleoclima (de tropical a subtropical), propició precipitación pluvial abundante, que, aunado a las grandes pendientes de las laderas de las sierras, favorecieron el transporte de materiales terrígenos y químicos producto del intemperismo de las rocas del basamento hasta las depresiones topográficas donde se acumularon gruesas secuencias terrígenas de variada granulometría (gravas, arenas y arcillas). En el Jurásico Medio, las zonas más bajas fueron inundadas por aguas oceánicas debido a subsidencia continua, propiciando transgresión regional, por lo que, se tienen secuencias sedimentarias marinas locales con contenido paleontológico propio de esa edad. El ambiente marino se extendió durante el Jurásico Superior,

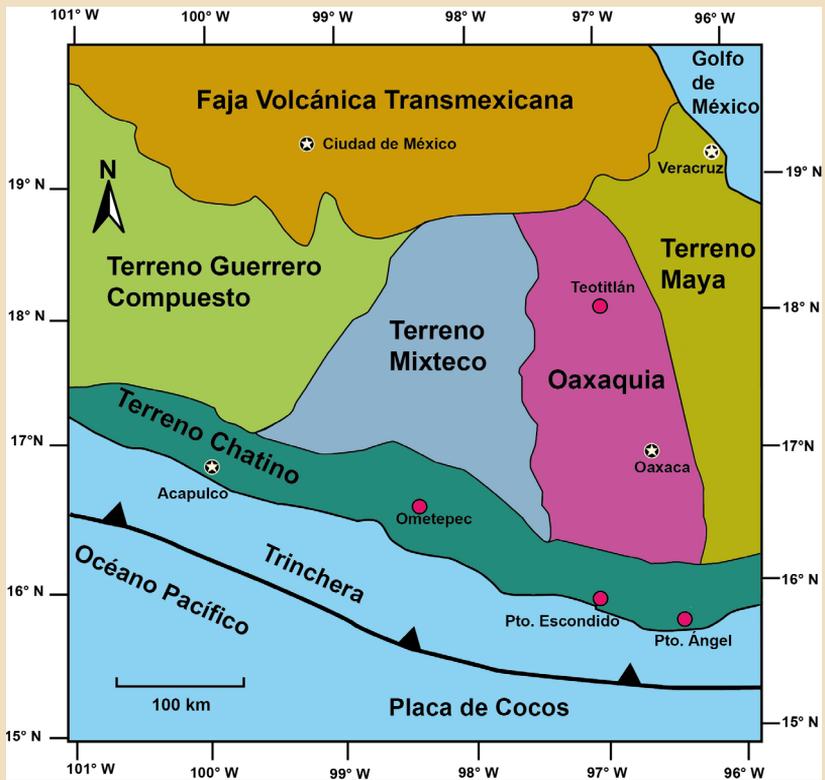


Figura 1. Terrenos tectonoestratigráficos del sur de México, donde en la parte central se encuentra el Terreno Mixteco y sus límites. Modificado de Ortega et al., 2008; Sánchez Zavala, 2008.

reduciendo las áreas continentales durante el Cretácico, formándose en este tiempo, 7 unidades estratigráficas; el máximo nivel de inundación ocurrió del Aptiano al Cenomaniano, formándose amplias plataformas carbonatadas con sus correspondientes facies de talud y cuenca. Durante el Cretácico Tardío y el inicio del Paleógeno, la región emergió y cambió a ambiente continental debido a la deformación producida por la Orogenia Laramídica, que provocó un levantamiento generalizado formando la Sierra Madre Oriental y el sector norte de la Sierra Madre del Sur, donde se encuentra el Terreno Mixteco. En el Cenozoico se tiene el registro de 8 unidades estratigráficas de ambientes lacustres, fluviales y por actividad volcánica. Para el análisis de la cubierta sedimentaria que se presenta, se han tomado algunas citas textuales del Léxico Estratigráfico de México, del Servicio Geológico Mexicano del año 2023.



2. Basamento del Terreno Mixteco

El Terreno Mixteco tiene un basamento metamórfico del Paleozoico Temprano (Campa y Coney, 1983), con variados y diferentes grados de metamorfismo, rocas metasedimentarias polideformadas, esquistos verdes, gneises granitoides, migmatitas, metagranitos, eclogitas y filitas (Ortega, 1978a y Ortega, 1978b). El terreno presenta una remagnetización del Triásico al Jurásico Tardío (Cabral et al., 1986).

De acuerdo con Ortega (1978a) y Ortega (1993), el Complejo Acatlán tiene cuatro unidades metasedimentarias y una magmática que pertenecen a los subgrupos Petlalcingo y Acateco, además de tres unidades graníticas. Las unidades metasedimentarias son: a) Migmatita Magdalena, integrada de migmatitas anatécicas de composición tonalítica-diorítica; b) Formación Chazumba, constituida de esquistos y cuarcita de biotita, esquistos de mica-granate y metagabro; c) Formación Cosoltepec, con esquistos pelíticos de granate y micas con estauroilita, filitas cuarzosas, cuarcita, metapedernal y esquisto calcáreo y, d) Formación Tecomate, conformada de pelitas y semipelitas bandeadas, metagrauvaca, metarcosa, metaconglomerado y metacaliza. Las unidades de origen magmático son: a) Formación Xayacatlán, compuesta de metaofiolita de serpentina, metagabro, eclogita, anfibolita, esquisto verde y rocas metasedimentarias; b) Granitoides Esperanza, conformada por granitos y granodioritas metamorfoseadas y deformadas cataclásticamente, además de protomilonita-milonita-ultramilonita; c) Tronco de Totoltepec, constituido de granito trondhjémítico deformado y metamorfoseado; d) Diques San Miguel, con granito de moscovita y granate, tonalita de hiperstena, granito de biotita, pegmatitas y aplitas. Su edad es Ordovícico-Devónico (Ortega, 1981), resultado de la colisión continental del evento orogénico denominado Orogenia Acateca (Ortega et al., 1999; Talavera et al., 2005; Talavera, et al., 2006). Es posible que ocurriera una reactivación tectónica del carbonífero al Pérmico (Murphy et al., 2006; Nance et al., 2006; Sánchez, 2008).

Debido al levantamiento orogénico, el Complejo Acatlán fue exhumado, expuesto, sujeto a intemperismo y erosión, por lo que fue la fuente principal de sedimentos que constituyen la cubierta sedimentaria del Paleozoico Superior al Jurásico Medio en el Terreno Mixteco.

3. La cubierta sedimentaria y volcánica

La cubierta sedimentaria y volcánica en el Terreno Mixteco, presenta variaciones regionales y locales, se compone de 31 unidades estratigráficas desde el Paleozoico Superior al Holoceno. En la figura 2 y tabla 1, se indican las principales localidades, su ubicación y su edad. Del Paleozoico Superior son la Formación Olinalá que aflora en el sector central occidental y la Formación



Matzitzi en el noreste. Las secuencias más jóvenes son 14 del Jurásico, 7 del Cretácico y 8 del Cenozoico: a) Unidades Jurásicas: Zorrillo, Consuelo, Cualac, Ayuquila, Simón, Rosario, Piedra Hueca, Tecocoyunca, Tecomazúchitl, Taberna, Otlaltepec, Chimeco, Caliza con Cidarís y Sabinal; b) Unidades del Cretácico: Magdalena, Coyotepec, Tlayúa, Zicapa, Morelos, Teposcolula y Mezcala; c) Unidades del Cenozoico: Grupo Balsas, Huajuapán, Pozo Hondo, Coatzingo, Agua de Luna, Depósitos Clásticos del Neógeno, Rocas Volcánicas Cenozoicas y Depósitos Aluviales. La figura 3 muestra la correlación estratigráfica, las localidades más representativas de la cubierta sedimentaria y volcánica del Terreno Mixteco.

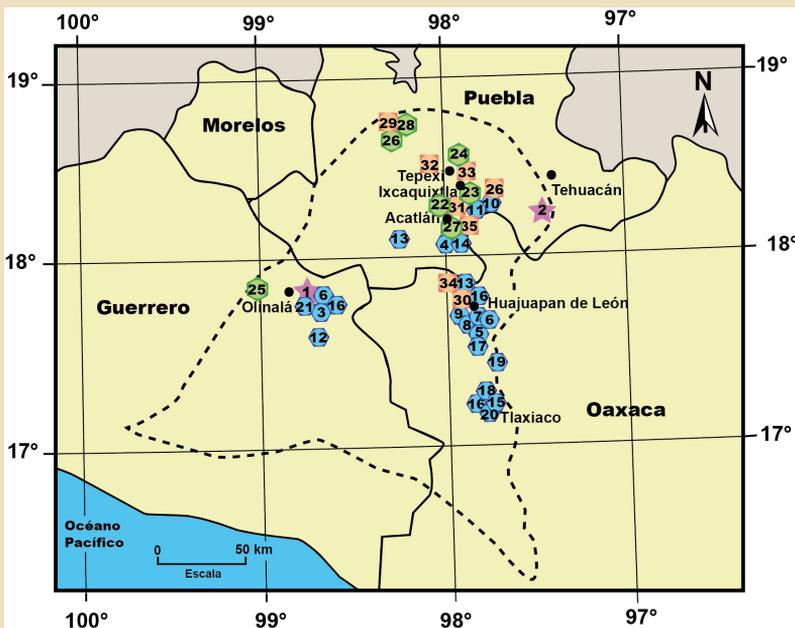


Figura 2. Mapa de ubicación de las principales localidades donde afloran las secuencias estratigráficas de la cubierta del Terreno Mixteco. Las localidades paleozoicas corresponden con el intervalo de 1 a 2; las localidades Jurásicas de la 3 a la 19, las localidades del Cretácico de la 22 a la 28 y las localidades correspondientes al Cenozoico de la 29 a la 35.



Tabla 1. Principales localidades donde afloran las secuencias estratigráficas de la cubierta del Terreno Mixteco.

Paleozoico	Jurásico	Cretácico	Cenozoico
1. Olinalá Guerrero.	3. Olinalá Guerrero.	22. El Gavilán, Puebla.	29. Valsequillo, Puebla.
2. Los Reyes Metzontla, Puebla.	4. San Pablo Ameyaltepec, Puebla.	23. San Vicente Coyotepec, Puebla.	30. Valle de Huajuapán de León, Oaxaca.
	5. Tezoatlán, Oaxaca.	24. Tepexi de Rodríguez, Puebla.	31. Tehuixtla, Puebla.
	6. Tecocoyunca, Oaxaca.	25. San Juan de las Joyas, Guerrero.	32. Cantera de Tlayúa, Puebla.
	7. San Andrés Yutatío, Oaxaca.	26. Sierra de Tentzo, Puebla.	33. Tepexi de Rodríguez, Puebla.
	8. Mixtepec, Oaxaca.	27. Petlalcingo, Puebla.	34. Chila de las Flores, Puebla.
	9. Santo Domingo, Tonalá, Oaxaca.	28. Río Balsas, Puebla (Atoyac).	35. Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca y Otlaltepec, Puebla.
	10. Santo Tomás Otlaltepec, Puebla.		
	11. Santa Cruz Nuevo, Puebla.		
	12. Cualac y Huamuxtitlán, Guerrero.		
	13. Tecomatlán, Puebla.		
	14. Petlalcingo, Puebla.		
	15. Tlaxiaco, Oaxaca.		
	16. Chilixtlahuaca, Oaxaca.		
	17. San Juan Diquiyú, Oaxaca.		
	18. San Juan Mixtepec, Oaxaca.		



Tabla 1. Principales localidades donde afloran las secuencias estratigráficas de la cubierta del Terreno Mixteco (continuación).

Paleozoico	Jurásico	Cretácico	Cenozoico
2. Los Reyes Metzontla, Puebla.	19. Cañada Alejandro, Oaxaca.		
	20. Río Ñumi, Tlaxiaco, Oaxaca.		
	21. Crucero Tres Caminos, Ayotzinapa, Guerrero		

A continuación, se describen las características principales de las unidades estratigráficas del Paleozoico superior al Reciente.

3.1 Paleozoico

3.1.1 Formación Olinalá

Flores y Buitrón (1982) propusieron el nombre de Formación Olinalá para una secuencia clástica marina del Pérmico que aflora en las inmediaciones de Olinalá, Guerrero, en el flanco oeste del sinclinal La Carbonera (Corona, 1985; Flores, 1986; Juárez, 2006). Está compuesta en su base de conglomerados polimícticos y, pasa transicionalmente a areniscas y limolitas con braquiópodos y plantas (Corona, 1983). De acuerdo con su contenido paleontológico, Vachard et al. (1993), le asignan una edad del Pérmico Tardío (Wordiano-Capitaniano). Sobre la secuencia terrígena se tienen boundstones estromatolíticos, rudstones con polydiexodina, biohermas, packstone arcilloso de braquiópodos, wackestone/packstone de fusulínidos, packstone/grainstone de crinoideos briozoarios, braquiópodos, y wackestone de radiolarios y, lutitas con escasos amonitas. Con base en sus biofacies y litofacies, se interpreta que se formó en un ambiente transicional que cambió a ambiente marino de plataforma. Sobreyace discordantemente al Complejo Acatlán (Ramírez, 1984) y subyace discordantemente a la Formación Cualac (Corona, 1985; González et al., 1994; Juárez, 2006) del Jurásico Medio.

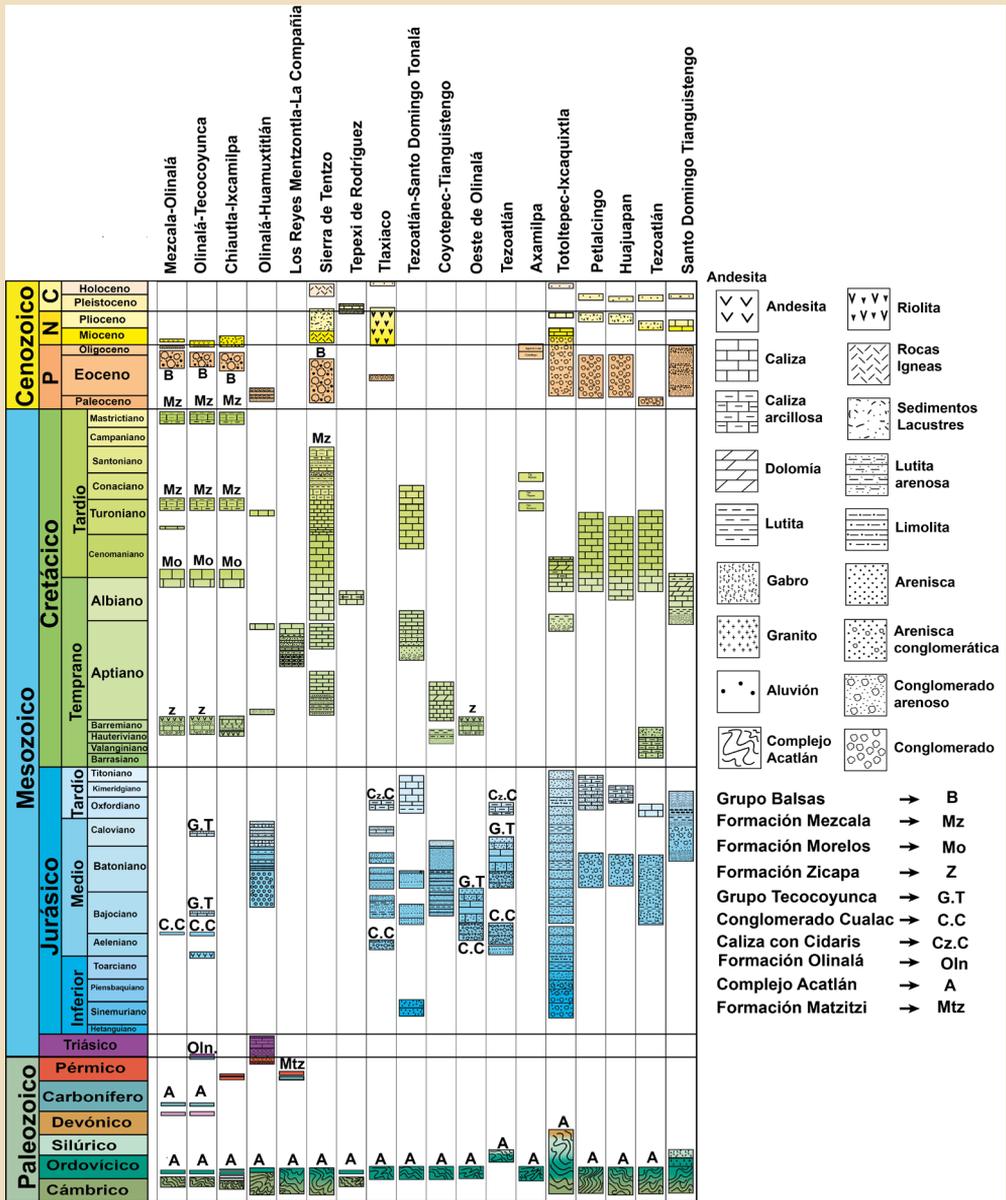


Figura 3. Correlación estratigráfica de las secuencias sedimentarias que cubren al basamento del Terreno Mixteco, modificado de: Sierra y Molina; Morán et al., 1993; Caballero et al., 1990; Beraldi et al., 2006; Ortega, 1989; Gutiérrez, 2010; Cruz, 2012.



3.1.2 Formación Matzitzi

Descrita inicialmente de manera informal por Aguilera (1896), en 1956, Calderón la describe con categoría de formación; posteriormente, Barceló (1978) propone su localidad tipo en el Cerro Matzitzi, ubicado al sureste de San Francisco Xochiltepec, Los Reyes Metzontla y Coatepec, Puebla. La unidad consta de arenisca con intercalaciones de lutita y conglomerado y ocasionales horizontes de carbón (Silva et al., 2003). La sucesión se acumuló en un ambiente fluvial, con flujos de escombros, rellenos de canales arenosos y depósitos de desbordamiento (Centeno et al., 2009). La sucesión contiene flora del Pensilvánico (Silva, 1970; Weber et al., 1989). Weber y Cevallos (1994) asignan esta secuencia al Leonardiano. Se sobrepone en discordancia angular a las rocas cristalinas de los complejos Oaxaqueño (Terreno Oaxaquia) y Acatlán (Terreno Mixteco) y, subyace discordantemente a rocas del Mesozoico y Cenozoico (Hernández, 2000; Silva et al., 2003).

3.2 Mesozoico

3.2.1 Conglomerado Cualac

Descrita por Corona en 1978, aflora en el Arroyo La Carbonera, en las proximidades de Olinalá; se compone de un conglomerado basal continental con matriz cuarcítica, predominando guijarros de cuarzo blanco lechoso, en menor cantidad guijarros de mica-esquistos y de gneis; en algunos niveles se intercalan estratos delgados de limolita y arenisca de grano fino. En 1950, Guzmán le asigna una edad Triásico-Jurásico Temprano y Erben (1956a, 1956c), propone una edad de Aaleniano-Bajociano; por su contenido palinológico Jiménez y Rueda (2002) le asignan una edad de Pliensbachiano-Aaleniano. Su ambiente sedimentario corresponde con depósitos de abanicos aluviales y de planicie aluvial asociada a un río que provenía de la montaña (alta energía) a una planicie fluvial. Sobreyace discordantemente a rocas del Complejo Acatlán y de la Formación Olinalá (Corona, 1983; González et al., 1994), y subyace concordantemente al Grupo Tecocoyunca (Larrabe y Cárdenas, 1982; Corona, 1983; Flores y Buitrón, 1982).

3.2.2 Formación La Mora

La Formación La Mora fue definida por Silva et al. (2011), es una sucesión clástica expuesta en forma aislada entre San José Chapultepec, Oaxaca y San José Ayuquila, Puebla, al noroeste de Huajuapán de León, Oaxaca (Barranca La Mora). Se compone de grauvaca (líticas y feldespáticas), limolita, arenisca y lentes conglomeráticos provenientes de rocas metamórficas del Complejo Acatlán. Con base en fechamientos realizados en circones detríticos (Silva et al., 2011; Campos et al., 2013; Silva et al., 2015), se considera una edad de Triásico Tardío (Cárnico) al Jurásico Temprano (Hettangiano).



Su ambiente de depósito corresponde a un ambiente fluvial, con facies de planicies de inundación con pequeños canales de drenaje e icnofósiles similares a *Scoyenia ichnofacies* (Silva et al., 2014, 2015). Presenta un contacto inferior discordante sobre el Complejo Acatlán en la localidad de Chapultepec, Oaxaca (Silva et al., 2011) y se encuentra cubierta por las Formaciones Tecomazúchil y Ayuquila (Campos et al., 2013), además de rocas volcánicas de la unidad Diquiyú, al sur de Huajuapán de León, Oaxaca (Silva et al., 2015).

3.2.3 Formación Ayuquila

Fue descrita inicialmente por Pérez et al. (1965); Ortega (1978c) describe a la unidad como rocas clásticas portadoras de flora fósil que afloran en el Río Petlalcingo, en las proximidades de Ayuquila, Puebla, argumentando que es una sucesión diferente a la Formación Tecomazúchil; su localidad tipo se encuentra al norte de Chilixtlahuaca, Oaxaca (Campos et al., 2013). Consiste en conglomerados monomícticos de clastos metamórficos o de arenisca, grauvacas líticas y feldespáticas; presenta flora fósil del Jurásico Medio (Silva, 1978). Se depositó en un sistema fluvial con planicies aluviales y sistemas trenzados, con una alta tasa de sedimentación (Campos, 2012), en un clima subtropical y abundante precipitación pluvial y subsidencia continua. La unidad cubre discordantemente al Complejo Acatlán y está cubierta discordantemente por la Formación Tecomazúchil, además de presentarse cortada por cuerpos subvolcánicos cenozoicos (Campos et al., 2013).

3.2.4 Formación Zorrillo

La Formación Zorrillo debe su nombre a Erben (1956a), aflora al este de San Juan Diquiyú, en las proximidades de Tezoatlán, Oaxaca, donde se encuentra su localidad tipo. Se compone de un conglomerado basal cubierto de una alternancia de lutita y arenisca, contiene algunos horizontes de limolita con concreciones ferruginosas y lentes discontinuos de carbón en las facies arcillosas (Díaz y Hernández, 1981). Se formó en un ambiente sedimentario fluvial cercano a la costa, que posteriormente cambia a transicional y a marino somero (transgresión jurásica); las facies finas contienen abundante materia orgánica que indica predominio de condiciones reductoras (Carrasco et al., 2016). Erben (1956b) propone una edad de Bajociano con base en su posición estratigráfica. Sobreyace concordantemente al Conglomerado Cualac y subyace concordantemente a la Formación Taberna (Flores y Buitrón, 1982; Larrabe y Cárdenas, 1982; Sandoval y Westermann, 1986).

3.2.5 Formación Taberna

Erben (1956a, 1956c) propone de manera informal a esta unidad y la incluye dentro del grupo Tecocoyunca, con localidad tipo en la falda de la Loma de la Tierra Amarilla, en el lado sur del Arroyo de la Taberna; aflora al noreste de San Juan Diquiyú, en la región de Tezoatlán, Mixtepec



y Yutatio, Oaxaca (Erben, 1956a; Ochoterena, 1963; Sandoval y Westermann, 1986); también aflora en el noreste de Guerrero en la región de Cualac-Tecocoyunca (Erben, 1956a; Westermann, 1981). Se compone de lutitas calcáreas oscuras ferruginosas con amonitas (Larrabe y Cárdenas, 1982; Cárdenas, 1983), bancos de caliza aislados con *Trigonias* (Erben, 1956a). Contiene, además, intercalaciones de calizas oscuras, margas y areniscas de grano fino con estratificación delgada, con concreciones calcáreas, y mantos de carbón en la parte superior (Sandoval y Westermann, 1986); se formó en un ambiente transicional y marino somero. Su contenido paleontológico consiste en amonitas (Erben, 1956a, c; Westermann, 1981), pelecípodos y plantas (Larrabe y Cárdenas, 1982). Con base en su contenido fósil, Sandoval y Westermann (1986) le asignan una edad Bajociano Temprano, incluyendo la parte baja del Bajociano Tardío. Sobreyace concordantemente a la Formación Zorrillo y subyace de manera transicional y concordante a la Formación Simón (Erben, 1956a; Westermann, 1981; Sandoval y Westermann, 1986; Leyva, 1992).

3.2.6 Formación Simón

Erben (1956c) propone como localidad tipo a la secuencia que aflora en el Arroyo Simón, además, aflora en la Barranca del Carrizo, al noreste de San Juan Diquiyú, en la región de Tezoatlán, Oaxaca (Erben, 1956c) y al noreste del estado de Guerrero (Flores y Buitrón, 1982). Se compone de areniscas cuarcíticas, areniscas conglomeráticas, conglomerados con matriz cuarcítica, así como limolita con concreciones calcáreas, lutitas carbonosas, horizontes de carbón y algunos bancos de caliza (Erben, 1956a, 1956c). El mismo autor, reporta la presencia de plantas fósiles e interpreta un ambiente de depósito continental e infiere a partir de su posición estratigráfica que su edad es del Batoniano temprano-medio, edad que es restringida por Flores y Buitrón (1982) al Batoniano Medio. Carrasco et al. (2016) mencionan que su contacto inferior es transicional con la Unidad Zorrillo/Taberna, y el superior es abrupto, aunque concordante, con la Formación Otatera.

3.2.7 Formación Rosario

Su localidad tipo se ubica en las proximidades del poblado El Rosario, al suroeste de Tezoatlán, Oaxaca (Erben, 1956a,); también aflora en Diquiyú, Oaxaca (Morán et al., 1993). Se compone de un conglomerado basal oligomítico con clastos de andesita derivados de la unidad Diquiyú, además de arenitas líticas con intercalaciones de limolita y lutita pobremente consolidadas, con algunas capas de carbón. Se formó en un ambiente fluvial con planicies de inundación. Su contenido paleontológico es principalmente de plantas (Aramberri y Silva, 1987; Silva y Buitrón, 1998). De acuerdo con Silva y Buitrón (1998), la parte inferior de esta unidad corresponde al Jurásico Temprano (Toarciano) y la parte superior al Jurásico Medio (Bajociano). Bönhel (1999) reporta para la parte media y superior de la unidad contenido de plantas de edad Toarciano-Aaleniano. Descansa discordantemente sobre esquistos del complejo Acatlán (Díaz y Hernández,



1981; Larrabe y Cárdenas, 1982) o con la Unidad Diquiyú y su contacto superior transicional con el Conglomerado Cualac (Schulze, 1988; Morán et al., 1993).

3.2.8 Grupo Consuelo

Erben (1956a) propone el nombre de Grupo Consuelo e incluye dentro de este, a las formaciones Conglomerado Cualac y Rosario, señalando que los sedimentos de ésta última fueron depositados en pantanos que se desarrollaron durante el Jurásico Inferior (Pliensbachiano Tardío al Toarciano) en el noroeste de Oaxaca (Arellano et al., 2021). Alencáster (1963) cuestiona la inclusión de estas dos unidades dentro del grupo Consuelo, argumentando que la Formación Rosario contiene componentes volcánicos, lo cual indica una historia sedimentaria muy específica. El conglomerado Cualac por su parte, es muy diferente litológicamente, y es claramente transgresivo, lo cual, de acuerdo con Flores y Buitrón (1982), consideran desechar el término Grupo Consuelo empleado por Erben (1956a), que abarca del Pliensbachiano Tardío al Toarciano (Jurásico Temprano).

3.2.9 Formación Piedra Hueca

Entre los pueblos de San Vicente Coyotepec, Puebla y Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca, afloran rocas sedimentarias continentales pertenecientes a esta unidad estratigráfica (Morán et al., 1993). Está compuesta de un conglomerado basal y una alternancia de estratos de arcosa, limolita y lutita formados en un sistema de canales y planicies de inundación, desarrollados dentro de un ambiente fluvial entrelazado (Morán et al., 1993). Por su contenido paleontológico, Ortega (1989) le asigna una edad del Jurásico Medio. Por su parte, Silva y Mendoza en el año 2000, proponen una edad Paleozoico Superior. La unidad descansa discordantemente sobre el Complejo Acatlán y el Tronco de Totoltepec; el contacto superior se presenta por medio de una discordancia angular con las unidades Otlaltepec y Magdalena (Ortega, 1989; Ortega y Urrutia, 1993; Morán et al., 1993), la cual puede observarse en el Cerro La Cruz, ubicado al oeste de Santo Tomás Otlaltepec (Ortega, 1989).

3.2.10 Formación Otlaltepec

La localidad tipo se encuentra entre los poblados de San Juan Ixcaquixtla y Totoltepec de Guerrero, Puebla, en las proximidades de Santo Tomás Otlaltepec; sus afloramientos se extienden hasta el sur, en el entorno de Tianguistengo, Oaxaca y de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Se compone de areniscas conglomeráticas, areniscas y limolitas constituidas de fragmentos de cuarzo, así como de esquistos y rocas intrusivas del Tronco de Totoltepec. Las rocas más abundantes son sublitarenitas que se formaron por acumulaciones fluviales derivados de la erosión de porciones expuestas al basamento, depositadas en valles limitados por prominencias topográficas (Martínez y Hernández, 2010; Cruz, 2012; Morales, 2014). Por su contenido paleontológico y sus relaciones estratigráficas



se le asigna una edad Jurásico Medio-Superior (Ortega, 1989; Ramos, 1989; Cruz, 2012). Descansa discordantemente sobre el Complejo Acatlán, el Tronco de Totoltepec y la Unidad Piedra Hueca; está cubierta por la Formación Magdalena.

3.2.11 Grupo Tecocoyunca

Descrita por Erben (1956a), quien propone a su localidad tipo en la Barranca de Tecocoyunca situada entre Cualac y Huamuxtlán, Guerrero. Se compone de dos secuencias diferenciadas: la inferior equivalente a las formaciones Zorrillo, Taberna y Simón (Erben, 1956a), compuesta de arenisca y lutita con intercalaciones de capas de carbón y algunos horizontes calcáreos; la superior, equivalente a las formaciones Otatera y Yucuñuti (Erben, 1956a), la cual consta de arenisca, calizas micríticas, horizontes de calizas esparíticas y capas de coquina (Morán et al., 1993). Flores y Buitrón (1982) proponen incluir dentro de este grupo (en su base) al Conglomerado Cualac, con base en la relación estratigráfica que guarda con la Formación Zorrillo. Se formó en un ambiente de litoral a mar somero, conectado con el mar abierto; recibía aporte de terrígenos continentales (Morán et al., 1993). Se le asigna una edad Batoniano tardío Calloviano temprano (Burckhardt, 1930; Ochoterena 1981; Imlay, 1980; Westermann et al., 1984).

3.2.12 Formación Tecomazúchil

Descrita inicialmente por Pérez et al. (1965), aflora en el área de Petlalcingo y Tecomatlán, Puebla, extendiéndose hasta las proximidades de Huajuapán de León, Oaxaca (Caballero et al., 1990). En su base se compone de una alternancia no rítmica de arcosas líticas conglomeráticas y areniscas líticas arcósicas (Ortega, 1978c), su parte media y superior tiene predominancia de areniscas con estratificación cruzada, con plantas, además de conglomerados arenosos, limolitas, limolitas arenosas y algunas lutitas (Morán et al., 1993). Su depósito ocurrió en amplios valles con subsidencia continua por el depósito fluvial de corrientes trenzadas (Campos et al., 2013), su edad es Jurásico Medio (Calloviano). Sobreyace a la Formación Ayuquila (Bajociano-Batoniano) y subyace de manera concordante y transicional a la Formación Chimeco, la cual contiene fósiles del Oxfordiano (Campos et al., 2013).

3.1.13 Formación Chimeco

Su localidad tipo se encuentra en el Cerro Chimeco, situado al norte del Arroyo Tecomazúchil, al oeste de Petlalcingo, Puebla. Esta unidad está constituida por caliza y calizas arcillosas con algunas intercalaciones de limolita calcárea (Ortega, 1970). En el área de Chazumba, Oaxaca, la base consiste en arenisca conglomerática de cuarzo y fragmentos líticos (metamórficos) cementada por calcita, que cambian a dolomías y calizas dolomitizadas. Su parte media y superior se compone de calizas micríticas recristalizadas interestratificadas con “microcoquinas”



constituidas de fragmentos de pelecípodos; también contiene calizas oolíticas con ostrácodos. Representa la parte basal de la secuencia marina transgresiva del Jurásico tardío (Pérez et al., 1965). A partir del contenido paleontológico y por los depósitos oolíticos, Ortega, (1970) interpreta condiciones marinas someras. Alencaster y Buitrón (1965) considerando su contenido paleontológico, asignan una edad de Oxfordiano. Sobreyace transicionalmente a la Formación Tecamazúchil (Pérez et al., 1965; Ortega, 1970; Böhnelt, 1999) y está cubierta concordantemente por la Formación Mapache (Pérez et al., 1965; Böhnelt, 1999). En la Sierra de Santa Rosa, Ortega (1970) reporta que su contacto superior es con la Formación Morelos por medio de una discordancia angular.

3.2.14 Caliza con *Cidaris*

Fue descrita por Erben (1956a) y posteriormente por Morán et al. (1993), aflora en las proximidades de Tlaxiaco, Oaxaca, al sur de Tezoatlán-Diquiyú. Se compone de horizontes de coquina, biomicrita y calizas margosas. Las coquinas están formadas de pelecípodos, braquiópodos y equinoideos (Buitrón, 1970; Carrasco, 1981). El conjunto faunístico sugiere que se formó en un ambiente litoral, en lagunas costeras y mares someros, con influencia de mar abierto y flujo de sedimentos terrígenos continentales con variaciones de baja a alta energía (Carrasco, 1981; Guillén, 1981; Caballero, 1990). Buitrón (1970) considera que, con base en el alcance de las especies de equinoideos, su edad no solo comprende el Oxfordiano, sino también la parte alta del Calloviano y la base del Kimmeridgiano. Sobreyace en contacto concordante y transicional al Grupo Tecocoyunca (Caballero, 1990; López, 1975; Mendoza y Márquez, 2017) y subyace discordantemente a la Formación Teposcolula (Corro y Ruíz, 2011) y a la Formación Tlaxiaco (Mendoza y Márquez, 2017).

3.2.15 Formación Sabinal

López (1970) propuso cambiar el nombre de Formación La Virgen, propuesta inicialmente por Félix y Lenk (1891 en Meneses et al., 1994), por el de Grupo Sabinal, quien posteriormente propone el rango de Formación Sabinal (López, 1985). Aflora en las áreas de Tezoatlán, Huajuapán de León, Chalcatongo, Llano Yosobé, Huamuxtitlán y Tlaxiaco, Oaxaca. Está compuesta de mudstone y wackestone arcilloso, marga y lutitas bituminosas con abundantes concreciones calcáreas y amonitas (Meneses et al., 1994). En las lutitas bituminosas se presenta la mayor concentración y diversidad de vertebrados marinos del Jurásico en México (peces, ictiosaurios, plesiosaurios, crocodiliformes marinos y tortugas) (Barrientos et al., 2015, 2018; Alvarado y Brito, 2016; López et al., 2017). Por sus facies y litofacies, se interpreta que el depósito ocurrió en un ambiente marino con condiciones reductoras, con gran cantidad de materia orgánica durante el Kimmeridgiano-Tithoniano (López, 1969 en Meneses et al., 1994). Se sobrepone en contacto discordante sobre las secuencias del Jurásico Medio y subyace en discordancia a las unidades del Cretácico (López, 1985).



3.2.16 Unidad Magdalena

Ortega (1989) describió una secuencia de conglomerado, arenisca, lutita y marga, cubierta en la parte superior por caliche y derrubios, cuyos principales afloramientos se encuentran en el Arroyo Magdalena, a 3.5 km al noreste de Santo Tomás Otlaltepec, en la cañada Palma Amarilla, y en las barrancas Chirimiyo y el Encino, al sureste de San Felipe Otlaltepec, Puebla. Cruz (2012) interpreta que su ambiente sedimentario es continental, pasando gradualmente a un ambiente de litoral. Con base a la posición estratigráfica (debajo de la Caliza Coyotepec), Ortega (1989) propone una edad de Aptiano-Albiano. Descansa en discordancia angular sobre las unidades clásticas Piedra Hueca y Otlaltepec y, su contacto superior es transicional con la Caliza Coyotepec (Cruz, 2012).

3.2.17 Caliza Coyotepec

Ortega (1989), la describe como una secuencia de calizas biomicritas parcialmente dolomitizadas con nódulos y bandas de pedernal negro, que afloran en los alrededores de San Vicente Coyotepec, Puebla, cerca de los límites con el estado de Oaxaca. Se compone de calizas de plataforma somera con bancos de rudistas en la parte inferior, con facies lagunares y arrecifales que cambian a un ambiente de intermareal o supramarea considerando que tiene rizaduras y grietas de desecación (Ortega, 1989). El contenido paleontológico en su base es de ostras y rudistas; en la parte media hay miliólidos, gasterópodos y pelecípodos (Ortega, 1989; Morán et al., 1993), que indican una edad Albiano-Cenomaniano. Su contacto inferior es transicional con la Unidad Magdalena (Ortega, 1989; Cruz, 2012) o discordante con la unidad Otlaltepec (Ferreira e Islas, 2009; Morales, 2014); su contacto superior es discordante con depósitos del Paleógeno-Neógeno y Cuaternario (Moran et al., 1993).

3.2.18 Formación Tlayúa

La localidad tipo es la Cantera Tlayúa, localizada al noreste del poblado de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Pantoja, 1992). Esta unidad se divide en tres miembros: a) Miembro inferior, consiste en caliza micrítica con intraclastos y abundantes miliólidos y concreciones de pedernal y biostromas de rudistas; b) Miembro medio, se distingue por su abundante contenido fosilífero, está constituido por caliza micrítica rojiza; c) Miembro superior, consiste de estratos medianos a gruesos de dolomía y caliza dolomítica gris con abundantes intraclastos y miliólidos (Pantoja et al., 1989; Pantoja (1992). Su depósito ocurrió en una laguna somera con circulación restringida e hipersalinidad en condiciones anóxicas, con influencia de sistemas fluviales (Applegate et al., 1984; Applegate, 1988; Applegate y Cabral, 1994; Applegate et al., 2006). La influencia de agua dulce está documentada por la presencia artrópodos, lagartijas, tortugas, pterosaurios, ninfas de odonatos y arácnidos (Cabral y Applegate, 1994; Feldmann et al., 1998; Reynoso, 2000; García y Reynoso, 2006). Con base en el análisis de facies del Miembro Medio, Kashiyama et al. (2004), infieren



condiciones marinas de cuenca anaeróbicas o disaeróbicas, producidas por el estancamiento de aguas. El contenido paleontológico, indica una edad correspondiente con el Albiano (Alencáster, 1973; Seibertz y Buitrón, 1987; Buitrón y Malpica, 1987; Cantú, 1987; Pantoja et al., 1989; Pantoja, 1992). La parte basal de la Formación Tlayúa no aflora, mientras que la parte superior está cubierta discordantemente por la Formación Pie de Vaca y por la Formación Agua de Luna (Espinosa y Montellano, 2006).

3.2.19 Formación Zicapa

Su localidad tipo se ubica en San Juan de las Joyas, Guerrero. La unidad se divide en cinco miembros: a) Miembro Cerro La Cruz, compuesto por conglomerados basales de origen fluvial; b) Miembro San Juan de las Joyas, de carácter calcáreo con fauna arrecifal con bivalvos, gasterópodos y foraminíferos; c) Miembro Ajuatetla, de carácter siliciclástico y de ambiente transicional marino; d) Miembro San Andrés de carácter vulcanosedimentario; e) Miembro Río Poblano, compuesto por limolitas y lutitas rojas con algunas intercalaciones de caliza (Sierra y Molina, 2014). Por su contenido paleontológico se le asigna una edad Aptiano-Albiano (Campa et al., 1997, en Cerca et al., 2007). Su límite inferior es la Cabalgadura Papalutla, que la pone en contacto con los esquistos del Complejo Acatlán, mientras que su contacto superior es transicional con la Formación Morelos (De Cserna et al., 1980; Urrutia, 1988; Cerca y Ferrari, 2000; Vermeij et al., 2004; Nieto et al., 2006). En el Estado de Guerrero, el contacto superior es con la Formación Mezcala (Fries, 1960; en Salinas, 1984).

3.2.20 Formación Morelos

Fries (1960) la describe como una secuencia de calizas de plataforma con facies arrecifales de edad Albiano-Cenomaniano y una secuencia de anhidritas en la base (Fries, 1960; De Cserna et al., 1980). Aflora en los estados de Morelos, Guerrero, Oaxaca, y Puebla; presenta buenos afloramientos en la Sierra del Tentzo, en el Anticlinal de Teyuca y en Santiago Teopantlán, Puebla (Monroy y Sosa, 1984). Se compone de cuatro facies: a) Coquina de orbitolina; b) Conglomerado de fragmentos de caliza; c) Arrecife de rudistas y ostras; d) Mudstone limoso de miliólidos (Johnson, 1990). De acuerdo con García (2004), los carbonatos varían de mudstone a wackestone y grainstone, con algunas partes aisladas de boundstone. Al norte de Santiago Teopantlán, Puebla, las facies postarrecifales están cabalgadas por el Complejo Acatlán, mientras que en el flanco norte de la Cordillera del Tentzo las facies arrecifales cabalgan a la Formación Mexcala (Monroy y Sosa, 1984). De acuerdo con los foraminíferos reconocidos, la unidad se formó del Albiano Medio al Turoniano Temprano (Zamudio, 2005). Benavides (1978) reporta que esta unidad descansa discordantemente sobre el Grupo Tecocoyunca y está cubierta de manera concordante por la Formación Tlaltepexi o bien, es sobreyacida discordantemente por depósitos cenozoicos. Al este de Quechultenango y en las cercanías de Olinalá, Guerrero (García, 2004) indica que sobreyace concordantemente a la



Formación San Juan, mientras que en los alrededores del poblado Filo de los Caballos, subyace concordantemente a la Formación Mexcala y está cubierta por discordancia angular por depósitos sedimentarios continentales o volcánicos del Cenozoico.

3.2.21 Formación Teposcolula

Inicialmente esta unidad fue descrita por Salas (1949) como Formación Petlalcingo, posteriormente fue reportada como Formación Morelos por Pérez et al. (1965). Aflora en las proximidades de Teposcolula y Huajuapán de León, Oaxaca y, en Chila de las Flores, Puebla. Ferrusquía (1976) la describe y define formalmente como Formación Teposcolula, reportando contenido paleontológico del Albiano-Coniaciano, lo que fue corroborado por Gutiérrez (2010). Morán et al. (1993), proponen dividirla en dos partes: a) la inferior esencialmente calcárea, conformada de caliza mudstone a packstone, con nódulos de pedernal; b) la superior, constituida de calizas arcillosas, calizas limosas, areniscas calcáreas, marga y calizas masivas. Gutiérrez (2010) interpreta que el ambiente sedimentario en que ocurrió la sedimentación es marino, de aguas cálidas y someras de plataforma, con influencia de terrígenos continentales. Morán et al. (1993) documentan que la secuencia inferior se formó del Albiano al Cenomaniano (Pérez et al., 1965), sin embargo, los fósiles de la parte superior son del Turoniano. Ortega (1989) correlaciona su porción inferior con la Caliza Coyotepec y la parte superior con la Formación Cautla (Fries, 1960).

3.2.22 Formación Mexcala

Fries (1960) propuso como localidad tipo a los afloramientos que se encuentran a lo largo del Río Mezcala (Río Balsas), en el centro del estado de Guerrero. Aflora en el anticlinal de Teyuca y en el noreste de la Cordillera del Tentzo (Aguilera, 2000). La base está conformada por calizas arcillosas, packstone-wackestone bioclásticos y hacia la cima, cambia a una secuencia terrígena conformada de lutitas, limolitas y areniscas. De acuerdo con los análisis de facies realizados por Guerrero (2004), la unidad se formó por corrientes de turbidez de baja densidad y relativamente diluidas, además de depósitos pelágicos-hemipelágicos. Con base en su contenido paleontológico, se le asigna una edad Cenomaniano-Maastrichtiano (Monroy y Sosa, 1984). El contacto inferior es concordante con la Formación Morelos y su límite superior, es discordante con el Grupo Balsas (Monroy y Sosa, 1984).



3.3 Cenozoico

3.3.1 Grupo Balsas

Fries (1960) la describe como una secuencia continental que aflora en la Cuenca del Río Balsas, en las proximidades de Taxco, Guerrero, en Amacuzac, Morelos y en la Sierra del Tentzo, Puebla (Comisión Nacional del Agua, 2014). Está constituida por conglomerados de fragmentos subangulosos a subredondeados de calizas, además, contiene calizas lacustres, arcosa, arenisca y limolita, así como de brechas volcánicas, toba y derrames de lava (Monroy y Sosa, 1984). En el área de Taxco, Guerrero, el Grupo Balsas está constituido por las formaciones Chontalcuatlán, Atzala y Tetelcingo (Alanís, et al., 2002; Ortega, 1978d), mientras que, en el área de Amacuzac, Morán, et al. (2007) incluyen a las formaciones Tepetlapa, Huajintlán, Toba Teacalco y Toba Piedras Altas. De acuerdo con sus relaciones estratigráficas, Fries (1960), le asigna una edad Eoceno tardío-Oligoceno medio, sin embargo, con base en una datación isotópica obtenida en rocas de la Formación Tetelcingo, Ortega (1978c), sugiere que se amplíe el alcance a Paleoceno-Oligoceno.

3.3.2 Formación Huajuapán

Erben (1956a) propone todo el Valle de Huajuapán como localidad tipo de la unidad, se distribuye en el estado de Oaxaca, en Juxtlahuaca, Tilantongo, Ixcatlán, Suchixtepec, Magdalena Jaltepec, al este de Nochixtlán, al norte de Yanhuitlán, así como entre Yucuaño y Tlaxiaco; en el estado de Puebla, aflora en Chila de las Flores y al sur de Petlalcingo (Salas, 1949); también aflora en el noreste del estado de Guerrero (Guzmán, 1950). Erben (1956a) sugiere dividirla en tres unidades: a) la primera formada por un conglomerado basal, b) la segunda, formada por una caliza color crema de origen lacustre y, c) la tercera constituida por marga y lutita gris, con alto contenido en yeso. En las litologías de la Formación Huajuapán, también hay toba, andesita y dacita (Guzmán, 1950). Es frecuente encontrar fragmentos de areniscas conglomeráticas y de rocas ígneas de extrusiones cercanas dentro de los conglomerados más gruesos. Guzmán (1950) menciona que la unidad representa una época de intenso volcanismo explosivo, acompañada de sedimentación lacustre y fluvial, con sedimentos procedentes de una región semiárida; además tiene depósitos lacustres (López, 1985). Con base en su posición estratigráfica se le asigna una edad Paleógeno (Guzmán, 1950; Salas, 1949) y Erben (1956a) documenta que corresponden al Eoceno superior-Oligoceno inferior (conglomerado basal) y su límite superior se encuentra dentro del Cuaternario. Schulze (1988) documenta que sobreyace discordantemente al Complejo Acatlán y a las formaciones mesozoicas, mientras su contacto superior es con la Formación Yanhuitlán.



3.3.3 Pozo Hondo

Ortega (1989), refiere que esta unidad se encuentra expuesta al este de Santa Catarina Tehuixtla y al norte de Santo Tomás Otlaltepec, Puebla; también aflora entre Ixcaquixtla y Totoltepec, Puebla. Está formada por conglomerados con clastos de cuarzo, pedernal, arenisca, caliza micrítica y caliza biomicrítica. Por sus relaciones estratigráficas se le asigna una edad de Paleógeno temprano (Cruz, 2012). Al este de Santa Catarina Tehuixtla la unidad descansa en discordancia sobre la caliza Coyotepec, y al sur y sureste del mismo poblado, se encuentra sobre la misma caliza en contacto por falla normal (Ortega, 1989).

3.3.4 Formación Coatzingo

De acuerdo con Martínez y Ramírez (1999), inicialmente estas rocas fueron incluidas en lo que Fries (1960) denominó Grupo Balsas. Beraldi et al. (2006) destacan que anteriormente también fue denominada Formación Pie de Vaca (Pantoja et al. 1989); aflora en el Río Axamilpa, dentro de la cuenca Tepexi-Coatzingo (Pantoja et al., 1989; Pantoja, 1992; Ramírez, 1999; Martínez y Ramírez, 1999). Se divide localmente en dos unidades: a) **Unidad Pie de Vaca**, compuesta principalmente por calizas y calizas arenosas con pedernal de ambiente lacustre y, b) **Unidad Ahuehuetes**, de carácter principalmente terrígeno, donde Beraldi (2003) y Beraldi et al. (2006) reconocen tres ambientes de depósito: 1) aluvial-fluvial, marcado por facies mayoritariamente detrítica; 2) transicional fluvial-lacustre, marcado por facies mixtas; y 3) lacustre, marcado por facies calcáreas y evaporíticas. La edad de la Unidad es controversial, sin embargo, el registro paleontológico indica que es Eoceno-Oligoceno (Martínez y Ramírez, 1999; Cabral, 1995; Martínez y Ramírez, 1999) y puede extenderse hasta el Pleistoceno (Applegate et al., 1984). Descansa discordantemente sobre la Formación Tlayúa (Pantoja et al., 1989), mientras que su contacto superior está marcado por una capa conglomerática, sobre la que descansa discordantemente la Formación Agua de Luna (Pantoja et al., 1989).

3.3.5 Formación Agua de Luna

Fue descrita por Pantoja et al. (1989) en la Barranca Tlayúa, entre el arroyo y la cantera Sordo Noriega, Puebla, donde se ubica su sección tipo, aflora al sur y sureste del poblado de Tepexi de Rodríguez, en los alrededores del poblado de Agua de la Luna y El Moralillo, Puebla. Se compone de calizas lacustres, de estratificación gruesa a masiva e intercalaciones delgadas de lutitas y conglomerados de carácter lenticular (Pantoja et al., 1989); con base en su posición estratigráfica se le asigna al Pleistoceno. Sobreyace discordantemente sobre la Formación Coatzingo, y se encuentra cubierta por aluvión y depósitos cuaternarios (Pantoja et al., 1989; Pantoja, 1992).



3.3.6 Depósitos Clásticos del Neógeno

Fueron denominados informalmente por Ortega (1989), como “Depósitos clásticos del Terciario”, se trata de un pequeño cuerpo en forma lenticular que aflora al norte de Santa Cruz Nuevo, Puebla, en la Cañada La Cuesta y la parte baja de la Loma Encinera; representa un depósito antiguo de abanico aluvial disectado. Se compone de litarenitas y conglomerados. Sobreyace a La Unidad Otlaltepec y su edad es Cenozoico superior (Ortega, 1989).

3.3.7 Rocas volcánicas cenozoicas

Caballero (1990) propone el nombre de Unidad Ahuehuetitlán para una secuencia cenozoica de rocas volcánicas compuestas de emisiones lávicas y piroclásticas de composición andesítica, que afloran en las proximidades de Huajuapán de León, Oaxaca y Petlalcingo, Puebla; Monroy y Sosa (1984) reportan afloramientos en el norte de la Sierra del Tentzo, Puebla. Con base en su posición estratigráfica se considera que su edad va del Mioceno al Plioceno inferior (Grimaldo, 2010; Erffa y Hilger, 1979). Cubre discordantemente a las secuencias jurásicas y cretácicas.

3.3.8 Depósitos Aluviales

Estos depósitos se encuentran en la parte centro-norte y oriental de la región de Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca y Santa Cruz Nuevo, Puebla, en donde el relieve acumulativo aluvial está representado por limolita, areniscas de grano fino y areniscas conglomeráticas producidas por llanuras de inundación (terrazas aluviales) con abundante contenido paleontológico del Cuaternario (Ortega, 1989).

4. Conclusiones

El Terreno Mixteco tiene un basamento metamórfico muy variado y cuerpos intrusivos gabroides y graníticos polideformados del Complejo Acatlán del Paleozoico Inferior. Se compone de rocas metasedimentarias en forma de esquistos, gneis, pizarras, así como rocas intrusivas metamorfoseadas, producto de una colisión continental ocurrida del Ordovícico al Devónico. La cubierta sedimentaria más antigua es del Pérmico, contiene sedimentos de origen terrígeno y carbonatado, que están sobreyaciendo discordantemente las rocas metamórficas del Complejo Acatlán y subyacen a secuencias continentales del Triásico-Jurásico Medio (conglomerado, arenisca y limolita), las que a su vez están cubiertas por secuencias terrígenas, calcáreas y calcáreo-arcillosas del Jurásico Superior y del Cretácico. Las unidades Cenozoicas de la cubierta son continentales, desde conglomerado, arenisca, lutitay calizas lacustres, entre otras, hasta rocas



basálticas, andesíticas y piroclásticas de la Faja Volcánica Transmexicana y del vulcanismo de la Sierra Madre del Sur.

Es importante resaltar que, durante el Triásico al Jurásico Medio, ocurrió la disgregación de Pangea en un proceso de rifting, lo que formó altos y bajos estructurales que condicionaron la sedimentación y la entrada de aguas oceánicas a las zonas de topografía más baja. En los valles y en las zonas próximas a las sierras, se acumularon inicialmente depósitos de pie de monte (abanicos aluviales), fluviales, lacustres y llanuras de inundación en un clima tropical que permitió el desarrollo de abundante y variada flora; las zonas templadas y frías se ubicaban en las regiones de mayor relieve (montañas), donde el registro paleontológico es menos abundante. Las zonas de topografía baja fueron paulatinamente inundándose de aguas oceánicas, de forma generalizada a partir del Calloviano, por lo que se tiene registro de rocas arcillosas, arenosas, calcáreas y calcáreoarcillosas de ambiente transicional, que fueron progradando y cambiando las condiciones de sedimentación marina a plataforma, talud y de cuenca, a medida que avanzó la transgresión de aguas oceánicas, teniendo su máximo desarrollo del Aptiano al Cenomaniano, donde la mayor parte de la región fue de ambiente marino. Las condiciones tectónicas cambiaron del Cretácico Superior al Cenozoico Temprano, formándose el orógeno de la Sierra Madre Oriental y el sector norte de la Sierra Madre del Sur, por lo que a partir del Paleoceno la sedimentación cambió a ambientes transicionales y continentales con influencia volcánica.

La diversidad de los procesos geológicos que afectaron al Terreno Mixteco del Paleozoico tardío al Cenozoico dio lugar al depósito de las 31 unidades estratigráficas que conforman su cubierta sedimentaria y volcánica (2 paleozoicas, 14 jurásicas, 7 cretácicas y 8 cenozoicas), donde se tienen marcadas diferencias litológicas y paleontológicas, así como sus relaciones estratigráficas. El estudio de estas secuencias ha permitido comprender la complejidad geológica y paleontológica que tiene la cubierta del Terreno Mixteco, además del desarrollo y distribución de las diferentes formas de vida.

5. Referencias

- Aguilera, J. G. (1896). Sinopsis de la geología mexicana. *Instituto Geológico de México, Boletines* 4, 5 y 6, 187 p.
- Aguilera Franco, N. (2000). *High resolution stratigraphy and palaeoecology of the Cenomanian-Turonian succession, Southern Mexico*. [Tesis doctoral, Imperial College of Science Technology and Medicine, University of London].
- Alencaster de Cserna, G. (1963). Pelecípodos del Jurásico Medio del noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero. *Paleontología Mexicana*, (15), 52.



- Alencaster de Cserna, G. (1973). Una nueva especie de *Toucasia* en el Cretácico medio de los estados de Oaxaca y Puebla. *Paleontología Mexicana*, 36, 4-20.
- Alencaster, G. y Buitrón, B. E. (1965). Estratigrafía y paleontología del Jurásico Superior de la parte centromeridional del Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana* (21), 1-53.
- Alvarado Ortega, J. y Brito, P. M. (2016). A Jurassic pleuropholid fish (Teleostei, Pleuropholidae) in the Tethys Sea domain of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(5). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1201767>
- Applegate, S. P. (1988). A new genus and species of a Holostean belonging to the Family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista del Instituto de Geología*, 7(2), 200-205.
- Applegate, S. P. y Cabral Perdomo, M. A. (1994). The biodiversity of the vertebrate fossils of the Tlayúa Quarries, as a key to the formation of an environmental model. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(3).
- Applegate, S. P., Espinosa Arrubarrena, L. y López Neri, P. (1984). *Las calizas litográficas de la Cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla* [Libreto Guía de la Excursión]. Séptima Convención Geológica Nacional. Ciudad de México, México.
- Applegate, S. P., Espinosa Arrubarrena, L., Alvarado Ortega, J. y Benammi, M. (2006). Revision of Recent Investigations in the Tlayúa Quarry. En J. F. Vega, T. G. Nyborg, M. C. Perrilliat, M. Montellano Ballesteros, S. R. S. Cevallos Ferriz y S. A. Quiroz Barroso (Eds.), *Studies on Mexican Paleontology* (275-304). Springer.
- Aramberri Reyna, G. y Silva Pineda, A. (1987). Flora Fósil de la región de Yucuquimi, Oaxaca (Formación Rosario). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1(1), 55-74.
- Arellano Gil, J., Schulze Schreiber, C. H., Santillán Piña, N., Velasco de León, P., Domínguez Trejo, I., Arcos Hernández, J. L. y López Miguel, C. (2021). Aspectos geológicos del estado de Oaxaca. I Marco Geológico de Oaxaca. En *El patrimonio paleontológico y geológico de Oaxaca* (p. 253), México.
- Barceló Duarte, J. (1978). *Estratigrafía y Petrografía Detallada del Área de Tehuacán-San Juan Raya, Edo. de Puebla: México* [Tesis profesional, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Barrientos Lara, J. I., Alvarado Ortega, J. y Fernández, M. S. (2018). The Marine Crocodile *Maledictosuchus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) from the Kimmeridgian deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(4), (1-14). <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1478419>



- Barrientos Lara, J. I., Fernández, M. S. y Alvarado Ortega, J. (2015). Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32, 293–304.
- Benavides Muñoz, M. E. (1978). *Estudio Geológico del Municipio de Cualac, Estado de Guerrero* [Tesis profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, México].
- Beraldi Campesi, H. B. (2003). *Estratigrafía, sedimentología y paleontología de una porción de la Formación Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México* [Tesis de maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Beraldi Campesi, H. B., Cevallos Ferriz, S. R. S., Centeno García, E., Arenas Abad, C. y Fernández, L. P. (2006). Sedimentology and paleoecology of an Eocene–Oligocene alluvial–lacustrine arid system, Southern Mexico. *Sedimentary Geology* 191, 227–254.
- Böhnell, H. (1999). Paleomagnetic study of Jurassic and Cretaceous rocks from the Mixteca terrane (Mexico). *Journal of South American Earth Sciences*, 12, 545–556.
- Buitrón, B. E. y Malpica Cruz, R. (1987). *Tepexi de Rodríguez, Puebla, una localidad fosilífera famosa de México* [Libreto Guía de la Excursión]. Primer Congreso Nacional de Paleontología, Instituto Mexicano del Petróleo. Ciudad de México, México.
- Buitrón, B. E. (1970). *Equinoideos del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de Tlaxiaco, Oaxaca, Excursión México-Oaxaca, Libro Guía (pp. 154-163)*. Sociedad Geológica Mexicana.
- Burckhardt, C. (1930). *Etude synthétique sur le Mésozoïque mexicain*. Société paleontologique, Suisse.
- Caballero Miranda, C. (1990). *Geología y anisotropía magnética del Jurásico continental del área de Huajuapán de León-Petlalingo, estados de Oaxaca y Puebla* [Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Caballero Miranda, C., Moran Zenteno, D. J., Urrutia Fucugauchi, J., Silva Romo, G., Böhnell, H., Jurado Chichay, Z. y Cabral Cano, E. (1990). Paleogeography of the northern portion of the Mixteca terrain, southern Mexico, during the Middle Jurassic. *Journal of South American Earth Sciences*, 3(4), 195–211.
- Cabral Cano, E., Morán Zenteno D. J. y Urrutia Fucugauchi, J. (1986). Paleomagnetismo y Terrenos Tectonoestratigraficos de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 47(2), 89-102 <http://boletinsgm.igeolcu.unam.mx/bsgm/vols/epoca03/4702/1986-47-2Cano-MoranZenteno-UrrutiaFucugauchi.PDF>
- Cabral Perdomo, M. A. (1995). *Los Icnofósiles de Vertebrados Terrestres del Terciario Tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla*. [Tesis de licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].



- Cabral Perdomo, M. A. y Applegate, S. P. (1994). Pterosaurs from the Tlayúa Quarries near Tepexi de Rodríguez, Central México and its palaeoecological significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(3).
- Campa Uranga, M. F. y Coney, P. J. (1983). Tectono-Stratigraphic Terranes and mineral resource distribution in Mexico. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 20, 1040-1051.
- Campos Madrigal, E. (2012). *Caracterización litoestratigráfica de la sucesión clástica pre-oxfordiano de la cuenca de Ayuquila, Texcalapa, Puebla-Huajuapán de León, Oaxaca* [Resumen]. Reunión Anual 2012, Puerto Vallarta, Jalisco, México. *Unión Geofísica Mexicana*.
- Campos Madrigal, E., Centeno García, E., Mendoza Rosales, C. C., Silva Romo, G. (2012). *Sedimentation, deformation and magmatism of the Jurassic Ayuquila and Tecmazuchil formations in Texcalapa, Puebla-Huajuapán de León, Oaxaca region* (resumen), en Geological Society of America, Cordilleran Section, 108th Annual Meeting, Juriquilla, Querétaro, México: E. U. A., Geological Society of America, Abstracts with Programs, 44(3), p. 62.
- Campos Madrigal, E., Centeno García, E., Mendoza Rosales, C. C. y Silva Romo, G. (2013). Sedimentología, reconstrucción paleoambiental y significado tectónico de las sucesiones clásticas del Jurásico Medio en el área de Texcalapa, Puebla-Huajuapán de León, Oaxaca: Revisiones de las Formaciones Ayuquila y Tecmazúchil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(1), 24-50.
- Cantú Chapa, A. (1987). Las amonitas del Albiano Superior de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 159-160.
- Cárdenas López, J. G. (1983). *Prospección por carbón en la Cuenca Carbonífera de Cualac en el Estado de Guerrero*. [Tesis profesional, Escuela de Ingeniería, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México].
- Carrasco Ramírez, R. (1981). *Geología jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca* [Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Carrasco Ramírez, R. S., Ferrusquía Villafranca, I., Buitrón Sánchez, B. E. y Ruiz González, J. E. (2016). Litoestratigrafía del Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio) en el área del río Ñumí (cerca de Tlaxiaco), Oaxaca y consideraciones sobre la distribución regional de su biota. *Revista Geológica de América Central*, 55, 115-136.
- Centeno García, E., Mendoza Rosales, C. C. y Silva Romo, G. (2009). Sedimentología de la Formación Matzitzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atolotitlán, Estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1), 18-36.
- Cerca, M. y Ferrari, L. (2000). *Patrones estructurales de la deformación laramídica en la parte oriental de la Plataforma Guerrero-Morelos* [Resumen]. Simposio Regional sobre el sur de



- México, Reunión Anual, Puerto Vallarta, Jalisco, México. Unión Geofísica Mexicana, GEOS, 20(3), 326.
- Cerca, M., Ferrari, L., López Martínez, M. y Martini, B. (2007). Late Cretaceous shortening and early Tertiary shearing in the Central Sierra Madre del Sur, southern México: Insights into the evolution of the Caribbean-North American plate interaction. *Tectonics*, 26(3), 1-34.
- Comisión Nacional del Agua. (2014). Determinación de la disponibilidad de agua en el acuífero Valle de Puebla, Estado de Puebla. Subdirección General Técnica, Gerencia de Aguas Subterráneas, Subgerencia de Evaluación y Ordenamiento de Acuíferos.
- Corona Esquivel, R. (1978). *Estudio geológico de los depósitos carboníferos de la porción noreste del Estado de Guerrero: Chilpancingo, Gro., México*. (Archivo Técnico, 120221). Consejo de Recursos Minerales.
- 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.
- Corona Esquivel, R. (1985). *Geología de la región comprendida entre Olinalá y Huamuxtitlán, Estado de Guerrero* [Tesis de maestría, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Corro Ortiz, M. G. y Ruíz González, F. J. (2011). *Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca* [Tesis profesional, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Cruz Cruz, M. A. (2012). *Análisis estratigráfico de la secuencia Jurásica de la región de Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca-Santa Cruz Nuevo, Puebla* [Tesis de licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- De Cserna, Z., Ortega Gutiérrez, F. y Palacios Nieto, M. (1980). *Reconocimiento geológico de la parte central de la cuenca del alto Río Balsas, Estados de Guerrero y Puebla: Libro guía de la excursión geológica en la parte central de la cuenca del Alto Río Balsas, estados de Guerrero y Puebla*. En quinta convención Geológica Nacional. D. F. México. Sociedad Geológica Mexicana.
- Díaz Tapia, F. J. y Hernández, G. A. (1981). Estudio geológico de los depósitos carboníferos de la Cuenca de Cualac, en el Estado de Guerrero: Tlapa, Gro., México (Archivo Técnico, SIGMA-CRM TI 120131). Consejo de Recursos Minerales.
- Elías Herrera, M., Ortega Gutiérrez, F., Sánchez Zavala, J. L., Macías Romo, C., Ortega Rivera, A. y Irondo, A. (2005). La Falla de Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre dos terrenos continentales del sur de México, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, vol. *Conmemorativo del Centenario, Grandes Fronteras Tectónicas de México*, 42, 83-109.



- Erben, H. K. (1956a). *El Jurásico Medio y el Calloviano de México*. [Monografía]. Vigésimo Congreso Geológico Internacional, D.F. México.
- Erben, H. K. (1956b). *El Jurásico Inferior de México y sus amonitas* [Monografía]. Vigésimo Congreso Geológico Internacional, D.F. México.
- Erben, H. K. (1956c). *Estratigrafía a lo largo de la carretera entre México, D.F. y Tlaxiaco, Oaxaca, con particular referencia a ciertas áreas de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca*. En K. Maldonado (Ed.), *Estratigrafía y Paleontología del Mesozoico de la Cuenca Sedimentaria de Oaxaca y Guerrero, especialmente del Jurásico Inferior y Medio* (pp. 11-36). Vigésimo Congreso Geológico Internacional.
- Erffa, A. V. y Hilger, W. (1979). *Geología de la Cuenca Alta de Puebla Tlaxcala y sus contornos*. Comunicaciones 13. Proy. Puebla-Tlaxcala.
- Espinosa Arrubarrena, L. y Montellano Ballesteros, M. (2006). *Libreto guía de la Excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla* [Libreto Guía de la Excursión]. Décimo Congreso Nacional de Paleontología, Ciudad de México, México. Sociedad Mexicana de Paleontología, Instituto de Geología y Facultad de Ingeniería. Ciudad de México, México.
- Feldmann, R. M., Vega, F. J., Applegate, S. P. y Bishop, G. A. (1998). Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology*, 72(1), 79-90.
- Ferreira Hernández, N. H. & Islas Blanco, M. (2009). *Análisis sistemático de la Falla Pozo Hondo en la región Mixteca, estados de Oaxaca y Puebla*. [Tesis profesional, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Ferrusquía Villafranca, I. (1976). Estudios geológico-paleontológicos en la región Mixteca, parte 1: Geología del área Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca, México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín* (97), 160.
- Flores de Dios, A. (1986). *Estratigrafía de la Montaña de Guerrero entre los límites con Puebla y Oaxaca* [Tesis profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, México].
- Flores de Dios, A. y Buitrón, B. E. (1982). Revisión y aportes a la estratigrafía de la Montaña de Guerrero. *Universidad Autónoma de Guerrero, Serie Técnico Científica*, (12), 1-28.
- Fries, C. (1960). Geología del Estado de Morelos y de partes adyacentes de México y Guerrero. Región Central Meridional de México. *Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín* (60), 236.
- García Díaz, J. L. (2004). *Étude Géologique de la Sierra Madre del Sur aux environs de Chilpancingo et d' Olinalá, Gro.: une contribution a la connaissance de l'évolution*



- geodynamique de la marge pacifique du Mexique depuis le Jurassic* [Tesis de doctorado, Université de Savoie, Francia].
- García, R. y Reynoso, V. H. (2006). *Nuevo género de tortugas pleuródiras de la Formación Tlayúa, Puebla y su importancia en la biogeografía de los Pelomedusoides* [Resumen]. Décimo Congreso Nacional de Paleontología, Ciudad de México, México.
- González Arreola, C., Villaseñor, A.B. y Corona Esquivel, R. (1994). Permian fauna of the Los Arcos Formation, Municipality of Olinalá, State of Guerrero, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 11(2), 214-221.
- Grimaldo Ávalos, J. R. (2010). *Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de la región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca* [Tesis de maestría, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Guerrero Suástegui, M. (2004). *Depositional and tectonic history of The Guerrero Terrane, Sierra Madre del Sur; with emphasis on sedimentary successions of the Teloloapan area, southwestern Mexico* [Tesis de doctorado, University of Newfoundland, Canadá].
- Guillén Ramos, O. E. (1981). *Estudio Geológico-Radiométrico de Exploración por uranio en el área de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca* [Tesis profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, México].
- Gutiérrez Navarro, R. (2010). *Cartografía geológico-estructural de la Formación Teposcolula entre Chila de las Flores Puebla y Huajuapán de León Oaxaca* [Tesis de licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Guzmán, E. J. (1950). Geología del noreste de Guerrero. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 2(2), 95-156.
- Hernández Láscars, D. (2000). *Contribución al conocimiento de la Estratigrafía de la Formación Matzitzí, área: Los Reyes Metzontla-Santiago Coatepec, extremo suroriental del Estado de Puebla* [Tesis de maestría, Programa de Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Imlay, R. W. (1980). Jurassic paleogeography of the conterminous United States in its continental setting. *Geological Survey. Professional Paper*, 1062, 125
- Jiménez Rentería, J. y Rueda Gaxiola, J. (2002). *Reestructuración formal de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (sensu Jorge Jiménez-Rentería), con base en el estudio palinoestratigráfico de las formaciones Conglomerado Prieto y Conglomerado Cualac de la Cañada de Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca* [Resumen]. En Tercera Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Puerto Vallarta, Jalisco, México. *GEOS, Unión Geofísica Mexicana*.
- Johnson, C. A. (1990). *Stratigraphy and structure of the San Lucas area, Michoacán and Guerrero Status, Southwestern Mexico, Coral Gables* [Tesis de doctorado, University of Miami, USA]



- Juárez Arriaga, E. (2006). *Marco de Estratigrafía de Secuencias para la Sucesión Sedimentaria Terrígeno-Carbonatada del Paleozoico Superior del área de Olinálá* [Tesis de maestría, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Kashiyama, Y., Fastovsky, D. E., Rutherford, S., King, J. y Montellano Ballesteros, M. (2004). Genesis of a locality of excepcional fósil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico). *Cretaceous Research*, 25, 153-177.
- Larrabe, J. L. y Cárdenas, J. G. (1982). *Cuenca carbonífera jurásica del noreste del Estado de Guerrero. Chilpancingo, Gro., México* [Archivo Técnico, SIGMA-CRM TI 120139]. Consejo de Recursos Minerales.
- Leyva Rodríguez, E. (1992). *Estudio geológico económico de la subcuenca carbonífera San Juan Diquiyu, Oaxaca*. [Tesis profesional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Instituto Politécnico Nacional, México].
- López Conde, O., Sterli, J., Alvarado Ortega, J. y Chavarría Arellano, M. (2017). A new Platychelyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers in Palaeontology* 3, 161–174. <https://doi:10.1002/spp2.1069>.
- López Ticha, D. (1970). *Reconocimiento geológico de la Cuenca de Tlaxiaco*. (Informe inédito, IGZS-551.) Petróleos Mexicanos.
- López Ticha, D. (1975). *Informe Geológico Prospecto Área Sur de Tehuacán, Puebla*. (Informe No 591) Superintendencia General de Exploración Zona Sur, Petróleos Mexicanos.
- López Ticha, D. (1985). Revisión de la estratigrafía y potencial petrolero de la Cuenca de Tlaxiaco, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 37(1), 49-92.
- Martínez Avilés, C. y Hernández Marmolejo, Y. B. (2010). *Análisis de microfacies de las calizas de la Sierra de Santa Rosa, en los estados de Puebla y Oaxaca* [Tesis de maestría, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Martínez Hernández, E. y Ramírez Arriaga, E. (1999). Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, implicaciones cronoestratigráficas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16(2), 187-207.
- Mendoza Torres, A. y Márquez Pérez, O. (2017). Carta Santa Cruz Tacache de Mina E14-D13, escala: 1:50,000: Pachuca, Hidalgo, México, Servicio Geológico Mexicano, informe técnico, 111 pp.
- Meneses Rocha, J. J., Monroy Audelo, M. A. y Gómez Chavarría, J. C. (1994). Bosquejo paleogeográfico y tectónico del sur de México durante el Mesozoico, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 44(2), 18-45.



- Monroy Fernández, M. G. y Sosa Patrón, A. A. (1984). Geología de la Sierra de Tentzo, Pue., borde norte del Terreno Mixteco. Simposio de la Tectónica de la Mixteca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 45 (1-2), 43-71.
- Morales Tolentino, A. K. (2014). *Geología de las unidades clásticas del área de Chazumba, Oaxaca* [Tesis de licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Morán Zenteno, D. J., Caballero Miranda, C. I., Silva Romo, G., Ortega Guerrero, B. y González Torres, E. A. (1993). Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 32(3), 453-473.
- Morán Zenteno, D. J., Monter Ramírez, A., Centeno García, E., Alba Aldave, L. A. y Solé, J. (2007). Stratigraphy of the Balsas Group in the Amacuzac area, southern Mexico: relationship with Eocene volcanism and deformation of the Tilzapotla-Taxco sector. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(1), 68-80.
- Murphy, B., Keppie, D., Nance, D., Miller, B., Dostal, J., Middleton, M., Fernández Suárez, J., Jeffries, T. E. y Storey, C. (2006). Geochemistry and U-Pb protolith ages of eclogitic rocks of the Asi's Lithodeme, Piaxtla Suite, Acatlán Complex, southern Mexico: tectonothermal activity along the southern margin of the Rheic Ocean. *Journal of the Geological Society*, 5, (163), 683-695.
- Nance, R.D., Miller, B. V., Keppie, J. D., Murphy, J. B. y Dostal, J. (2006). The Acatlán Complex, southern México: Record of Pangea assembly to breakup. *Geology*, 34, 857-860.
- Nieto Samaniego, A. F., Alaníz Álvarez, S. A., Silva Romo, G., Eguiza Castro, M. H. y Mendoza Rosales, C. C. (2006). Latest Cretaceous to Miocene deformation events in the Eastern Sierra Madre del Sur, Mexico, inferred from the geometry and age of major structures. *The Geological Society of America Bulletin*, 118(1-2), 238-252.
- Ochoterena, F. M. (1981). Evolución de las unidades morfoestructurales de la región de Diquiyú, Oaxaca. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, Boletín*. 10, 285-317.
- Ochoterena, H. (1963). Amonitas del Jurásico Medio y del Calloviano de México. I *Parastrenoceras* gen. Nov. *Paleontología Mexicana* 16, 1-26.
- Ortega Guerrero, B. (1989). *Paleomagnetismo y Geología de las unidades clásticas mesozoicas del área Totoltepec-Ixcaquixtla, estados de Puebla y Oaxaca* [Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Ortega Guerrero, B. y Urrutia Fucugauchi, J. (1993). Jurassic paleomagnetic results constraining southerly motions of the Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 32(3), 475-485.



- Ortega Gutiérrez, F. (1970). *Geología del cuadrángulo suroccidental de la Hoja Tehuacán, Estados de Puebla y Oaxaca*. [Tesis profesional, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México].
- Ortega Gutiérrez, F. (1978 a). El Gneis Novillo y rocas metamórficas asociadas en los cañones del Novillo y de la Peregrina, área de Ciudad Victoria, Tamaulipas. *Revista del Instituto de Geología*, 2(1), 19-30.
- Ortega Gutiérrez, F. (1978 b). Geología del contacto entre la formación Acatlán paleozoica y el complejo Oaxaqueño precámbrico, al oriente de Acatlán, estado de Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 39, 27-28.
- Ortega Gutiérrez, F. (1978 c). Notas sobre la geología del área entre Santa Cruz y Ayuquila, estados de Puebla y Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 44 (3), 17-26.
- Ortega Gutiérrez, F. (1981). Metamorphic belts of southern Mexico and their tectonic significance. *Geofísica Internacional*, 20(3), 177-202. <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.1981.20.3.1085>
- Ortega Gutiérrez, F. (1993). *Tectonostratigraphic analysis and significance of the Paleozoic Acatlán Complex of southern Mexico*. En F. Ortega Gutiérrez, E. Centeno García, D.J. Morán Zenteno y A. Gómez Caballero (Eds.), First Circum-Pacific and Circum- Atlantic Terrane Conference. Terrane geology of southern Mexico: Guidebook of field trip B (pp. 54-60). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología.
- Ortega Gutiérrez, F., Elías Herrera, M., Reyes Salas, M., Macías Romo, C. y López, R. (1999). Late Ordovician–Early Silurian continental collision orogeny in southern Mexico and its bearing on Gondwana–Laurentia connections. *Geology*, 27(8), 719–722.
- Pantoja Alor, J. (1992). Geología y paleoambiente de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. *Revista del Instituto de Geología, UNAM* 9 (2), 156-169.
- Pantoja Alor, J., Malpica Cruz, V. M. y Galguera Rosas, G. A. (1989). *Geología de los alrededores de la Cantera de Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla* [Resumen]. Tercer Simposio sobre Geología Regional de México, Ciudad Universitaria, México.
- Pérez Ibarquingoitia, J. M., Hokuto Castillo, A. y De Cserna, Z. (1965). Reconocimiento geológico del área Petlalcingo-Santa Cruz, municipio de Acatlán, Estado de Puebla, Parte I. En Estratigrafía y paleontología del Jurásico Superior de la parte centro-meridional del Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana* (21), 1-22.
- Pindell J. y Lorcan K. (2009). Tectonic evolution of the Gulf of Mexico, Caribbean, and northern South America in the mantle reference frame: an update *Geological Society of London, Special Publication*.



- Ramírez Espinosa, J. (1984). La acreción del Bloque del Terreno Mixteco y Oaxaca. Simposio de la Tectónica de la Mixteca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 45 (1-2), 7-19.
- Ramírez Garduño, J. L. (1999). *Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla*. [Tesis de maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Ramos Leal, J. A. (1989). *Estratigrafía y Evolución Paleambiental del área de San Juan Ixcaquixtla, estado de Puebla, México* [Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Reynoso, V. H. (2000). An unusual aquatic Sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayúa Formation (Albian), Central Mexico. *Journal of Paleontology*, 74(1), 133-148.
- Salas, G. P. (1949). Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 1(2), 79-156.
- Salinas Prieto, J. C. (1984). Los límites tectónicos sur y occidental del Terreno Mixteco. Simposio de la Tectónica de la Mixteca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 45 (1-2), 73-85.
- Sánchez Zavala, J. L. (2008). *Estratigrafía, sedimentología y análisis de procedencia de la Formación Tecamate y su papel en la evolución del Complejo Acatlán, sur de México* [Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Sandoval, J. y Westermann, G. E. G. (1986). The Bajocian (Jurassic) Ammonite fauna of Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 60(6), 1220-1271.
- Schulze Schreiber, C. H. (1988). *Análisis estratigráfico y metalogenético del estado de Oaxaca* [Tesis profesional, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Sedlock, R. L., Ortega Gutiérrez, F. y Speed, R. C. (1993). Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico. *Geological Society of America, Special Paper 278*, (153).
- Seibertz, E. y Buitrón, B. E. (1987). Paleontología y estratigrafía de los Neohibolites del Albiano de Tepexi de Rodríguez, Edo. de Puebla (Cretácico Medio, México). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1, 285-299.
- Servicio Geológico Mexicano. (2023, mayo 30). Léxico Estratigráfico de México, de https://www.sgm.gob.mx/Lexico_Es/#
- Sierra Rojas, M. I. y Molina Garza, R. S. (2014). La Formación Zicapa del sur de México: revisión estratigráfica, sedimentología y ambientes sedimentarios. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2), 174-189.
- Silva Pineda, A. (1970). Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán, Puebla. *Paleontología Mexicana*, (29),109.



- Silva Pineda, A. (1978). Plantas del Jurásico Medio del sur de Puebla y noroeste de Oaxaca. *Paleontología Mexicana*, 44, 27-57.
- Silva Pineda, A. y Buitrón, B. E. (1998). *Paleontología de México, Plantas Vasculares Fósiles* (p. 93). División de Ingeniería de Ciencias de La tierra, Departamento de Geología del Petróleo y Geohidrología.
- Silva Pineda, A., Buitrón Sánchez, B. E., Arellano Gil, J., Vachard, D. y Ramírez, J. (2003). *Permian Continental and Marine Biota of South-Central Mexico: A Synthesis*. En C. Bartolini, R. T. Buffler, and J. Blickwede (Eds.), *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics* (Vol.79, pp. 462-475). American Association of Petroleum Geologists.
- Silva Romo, G. y Mendoza Rosales, C. C. (2000). *La unidad Piedra Hueca secuencia clástica Paleozoica (sur de Puebla)*. [Resumen]. En Simposio Regional sobre el sur de México. Reunión Anual, Puerto Vallarta, Jalisco, México. Unión Geofísica Mexicana, GEOS, 20(3), 325.
- Silva Romo, G., Mendoza Rosales, C. C., Campos Madrigal, E., Centeno García, E. (2011). *Formación La Mora, Unidad estratigráfica nueva del Triásico en el Terreno Mixteca (Noroeste de Huajuapán de León, Oax., México)*. *Sedimentología y su significado* en Simposio Dr. Zoltan De Cerna, México, D. F.: México, D. F., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 114-115.
- Silva Romo, G., Mendoza Rosales, C. C., Campos Madrigal, E., Centeno García, E., Peralta Salazar, R. (2014). *Implicaciones paleogeográficas del paleo Río La Mora: Sistema fluvial ancestral del Triásico Tardío-Jurásico Temprano en el sur de México* (resumen), en Memorias de la Convención Nacional Geológica 2014, México, D. F.: México, D. F., Sociedad Geológica Mexicana A. C., p. 22.
- Silva Romo, G., Mendoza Rosales, C. C., Campos Madrigal, E., Centeno García, E., Peralta Salazar, R. (2015). Early Mesozoic Southern México-Amazonian connection based on U-Pb ages from detrital zircons: The La Mora Paleo-River in the Mixteca Terrane and its paleogeographic and tectonic implications: *Godwana Research*, 28(2), 689-701.
- Talavera Mendoza, O., Ruiz, J., Geherels, G., Meza Figueroa, D., Vega Granillo, R. y Campa, F. (2005). U-Pb geochronology of the Acatlan Complex and implications for the Paleozoic paleogeography and tectonic evolution of southern Mexico. *Earth and Planetary Science Letters*, 235, 682-699.
- Talavera Mendoza, O., Ruiz, J., Geherels, G., Meza Figueroa, D., Vega Granillo, R. y Valencia. (2006). Reply to comment on "U-Pb geochronology of the Acatlan Complex and implications for the Paleozoic paleogeography and tectonic evolution of southern Mexico" por Talavera et al., 2006. *Earth and Planetary Science Letters*, 245, 476-480.



- Tolson Jones, G. (2005). La falla Chacalapa en el sur de Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(1), 111-122.
- Urrutia Fucugauchi, J. (1988). Paleomagnetic study of the Cretaceous Morelos Formation, Guerrero State, southern Mexico. *Tectonophysics*, 147(1-2), 121-125.
- Vachard, D., Oviedo, A., Flores de Dios, A., Malpica Cruz, R., Brunner, P., Guerrero, M. y Buitrón, B. E. (1993). La sección de Olinalá (Gro.) su importancia para el conocimiento del Pérmico de México. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 2, 153-160.
- Vermeij, G. J., Herbert, G. S., Vega, F. J. y Perrilliat, M. C. (2004). *Mexfusus rotundicostatus*, a new genus and species of Neogastropod from the Late Cretaceous of Southern Mexico. *Journal of Paleontology*, 78(6), 1123-1127.
- Weber, R. y Cevallos Ferriz, S. R. S. (1994). Perfil actual y perspectivas de la Paleobotánica en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 55, 141-148.
- Weber, R., S. A. Magallón Puebla, y F. Sour Tovar (1989). La flora paleozoica de Puebla. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México), *Información Científica y Tecnológica*, 11 (156), 19-26.
- Westermann G. E. G. (1981). The Bajocian and Lower Bathonian - (Jurassic) Ammonite faunas of Oaxaca. and West-Tethyan Affinities. *Paleontología Mexicana*, (46).
- Westermann, G. E. G., Corona, R. y Carrasco, R. (1984). The Andean Mid-Jurassic Neuquenicerias ammonite assemblage of Cualac, México. En G. E. G. Westerman, (Ed). *Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America* (Special paper 27, pp. 99-112). Geological Association of Canada.
- Zamudio Ángeles, D. J. (2005). *Análisis litoestratigráfico y biogeocronológico del Cretácico en el área Mayanacán-Tulimán, Guerrero Nororiental*. [Tesis de maestría, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México].

La fragmentación de Pangea en el sur de México y sus posibles efectos sobre los ambientes naturales del Jurásico y sus ecosistemas

Mildred Zepeda-Martínez^{*1} y Michelangelo Martini²

¹Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Juriquilla, 76230, Querétaro, México, *correspondencia: mildredzm@geociencias.unam.mx

²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, México, mmartini@geologia.unam.mx

Resumen

La fragmentación de Pangea durante la era Mesozoica fue uno de los eventos geológicos más importantes en la Tierra. La separación de los continentes y la formación de nuevos océanos crearon barreras naturales que afectaron la distribución de la vida. Las fallas corticales y litosféricas asociadas al *rifting* continental dieron lugar a una topografía compleja que influyó en los patrones de drenaje fluvial y la circulación atmosférica. Por lo tanto, la fragmentación de Pangea desempeñó un papel fundamental en la evolución climática global durante el Mesozoico, controlando la distribución de los diferentes ambientes naturales en la Tierra y promoviendo la diversificación de la vida.

En México, se preserva el registro estratigráfico de algunas cuencas continentales jurásicas que se formaron durante la fragmentación de Pangea. Dicho registro estratigráfico ha brindado información detallada sobre la dinámica de la ruptura continental y los ecosistemas jurásicos en el país. En este capítulo se presenta una reseña de las principales cuencas jurásicas del sur de México formadas durante la fragmentación de Pangea, con el objetivo de mostrar que este proceso tectónico del Mesozoico impulsó el desarrollo de una amplia variedad de ambientes naturales, permitiendo la diversificación de los climas y, consecuentemente, de la biota.

Palabras clave: Fragmentación de Pangea, Jurásico, sur de México, barreras naturales, diversificación de climas, diversificación de biota.





Abstract

During the Mesozoic time, the Pangea breakup was one of the major geological events on Earth. The separation of continents and the formation of new oceans created natural barriers that affected the distribution of life. The cortical and lithospheric faulting related to continental rifting resulted in a complex topography that influenced river drainage patterns and atmospheric circulation. Therefore, the Pangea breakup played a fundamental role in global climatic evolution during the Mesozoic time, controlling the distribution of different natural environments on Earth and promoting the diversification of life.

The stratigraphic record of some Jurassic continental basins formed during the Pangea breakup is preserved in Mexico. This stratigraphic record has provided detailed information on the dynamics of continental breakup and Jurassic ecosystems in the country. This chapter presents a review of the main Jurassic basins of southern Mexico formed during the breakup of Pangea, aiming to show how this Mesozoic tectonic process promoted the development of a wide variety of natural environments, allowing the diversification of climates and, consequently, of biota.

Keywords: Pangea breakup, Jurassic time, southern Mexico, natural barriers, climate diversification, biota diversification.

1. Introducción

La progresiva fragmentación del supercontinente Pangea es uno de los acontecimientos geológicos más importantes que haya ocurrido en el planeta Tierra durante la era Mesozoica. Las investigaciones sobre este evento tectónico siguen principalmente intereses económicos, ya que muchas de las cuencas sedimentarias que se formaron durante la disgregación de Pangea alojan algunas de las más grandes reservas de hidrocarburos del planeta (e.g. el Golfo de México; Seni et al., 1995). Sin embargo, la importancia de este evento no es limitada solamente a la esfera económica, en cuanto el proceso de fragmentación de Pangea ha tenido una influencia directa y tangible también sobre el clima y la biosfera. Este proceso ha impulsado continuos cambios geográficos causados por la separación de las masas continentales y la formación de nuevos océanos, los cuales se expandieron progresivamente formando barreras naturales para la biota continental. Además, la progresiva disgregación del supercontinente Pangea fue acomodada por grandes fallas corticales a litosféricas, las cuales promovieron el desarrollo de una topografía compleja, con cuencas y cordilleras, que controló de manera sustancial tanto la evolución del patrón de drenaje fluvial, como la circulación atmosférica (e.g. Tabor et al., 2019). Considerando que la distribución geográfica de las masas continentales, la topografía, la escorrentía superficial y la circulación atmosférica son factores primarios de los cuales dependen las condiciones climáticas de una cierta región, es posible afirmar que el proceso de disgregación de Pangea ha tenido un



control fundamental sobre la evolución climática global durante el Mesozoico, influenciando de manera directa la distribución de los diferentes ambientes naturales en la Tierra y, por ende, controlando la distribución de la biota y promoviendo su diversificación.

En México, se han descrito numerosas cuencas continentales del Jurásico, tanto extensionales como transtensionales, cuya formación y desarrollo están relacionados con el proceso de disgregación del supercontinente Pangea (Goldhammer, 1999; Ochoa-Camarillo et al., 1999; Rubio-Cisneros y Lawton, 2011; Campos-Madrigal et al., 2013; Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 1). En muchos casos, la preservación del registro estratigráfico de estas cuencas es excelente. Esto debido a que las características reológicas de la estratigrafía permitieron que estas rocas no fueran involucradas en el posterior proceso de construcción del Orógeno Mexicano durante el Cretácico Superior y Paleógeno (Fitz-Díaz et al., 2018) y, en el caso en que lo hayan sido, dichas características permitieron que la deformación no produjera modificaciones mayores sobre los depósitos sedimentarios y su contenido fósil. Por esta razón, estas cuencas jurásicas representan una de las fuentes de información más completa actualmente disponible sobre la dinámica del proceso de ruptura continental de Pangea, así como sobre las condiciones ambientales y la variedad de ecosistemas que dominaron el periodo Jurásico en el territorio mexicano.

El objetivo de este trabajo es presentar una reseña de las principales cuencas jurásicas del sur de México formadas durante el proceso de fragmentación de Pangea, para mostrar cómo este evento tectónico impulsó el desarrollo de una gran variedad de ambientes naturales superficiales, en los cuales la biota pudo diferenciarse y evolucionar.

2. El desarrollo del RIFT jurásico en México

Al inicio del Mesozoico, cuando empezó el proceso de fragmentación de Pangea, México se encontraba en la margen ecuatorial occidental de dicho supercontinente (Ross y Scotese, 1988; Dickinson y Lawton, 2001; Pindell et al., 2021a; Figura 2). En aquel periodo, la geografía del territorio mexicano era muy diferente de la actual. La península de Yucatán se encontraba más al norte, traslapándose con las costas meridionales de los estados de Texas y Luisiana, con una orientación rotada de 45–60° en sentido horario respecto a la actual (Pindell y Dewey, 1982; Dickinson y Lawton, 2001; Figura 2). Adicionalmente, el sur de México se encontraba probablemente en una posición más noroccidental con respecto a la actual (Pindell et al., 2021a; Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 2), aunque es difícil definir que tanto más al noroeste estaba situado. Estas posiciones iniciales para Yucatán y el sur de México permiten que no exista traslape entre Norteamérica y Sudamérica en la reconstrucción de Pangea (Figura 2).

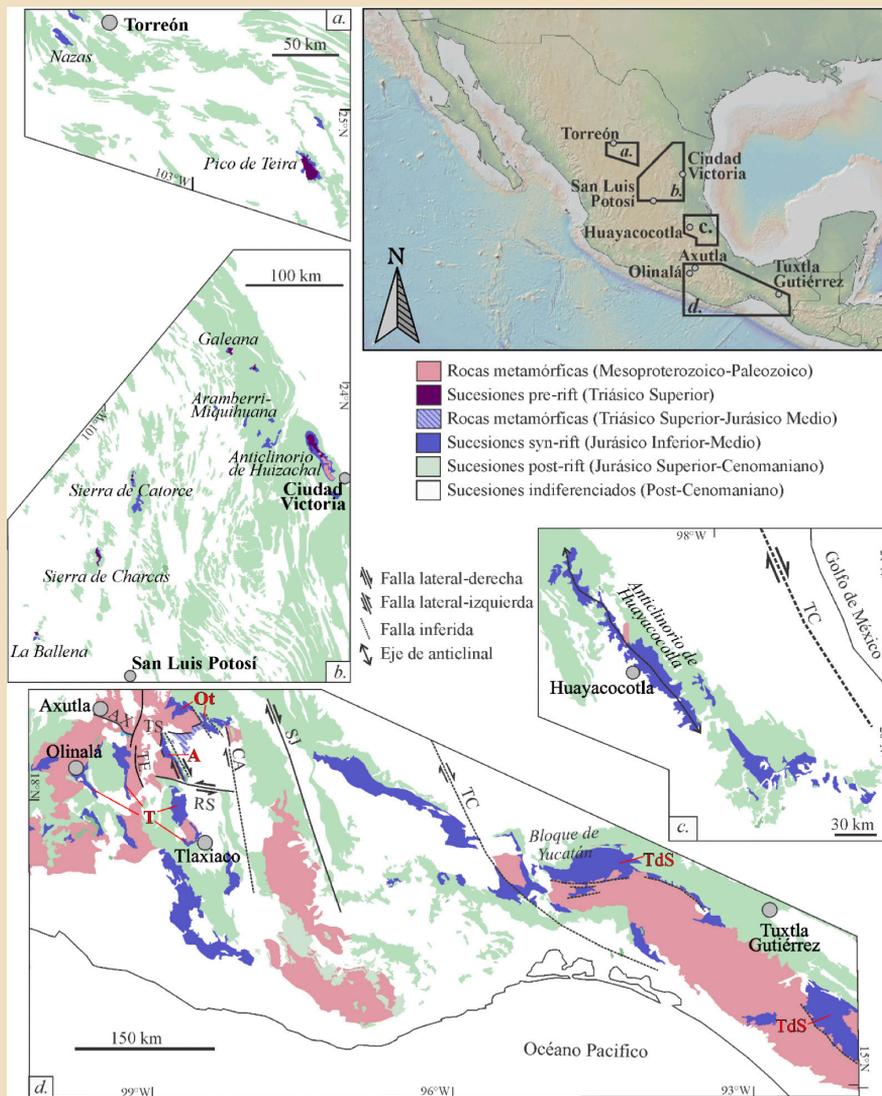


Figura 1. Mapas geológicos que muestran la ubicación y extensión de las sucesiones del Jurásico Inferior y Medio expuestas en las áreas a. Torreón, b. Ciudad Victoria-San Luis Potosí (provincia volcanosedimentaria Nazas), c. Huayacocotla, y d) Olinalá-Tuxtla Gutiérrez. A: Ayuquila; Ot: Otlaltepec; SJ: Faja milonítica de la Sierra de Juárez; SR: Falla Río Salado; AX: Falla Axutla; TE: Falla de Tetla; T: Cuenca de Tlaxiaco; TdS: Todos Santos; TC: Falla Tamaulipas-Chiapas; TS: Sistema de fallas Texcalapa-El Sabino. Modificado de Martini y Ortega-Gutiérrez, 2018. Base topográfica del mapa de ubicación tomada de GeoMapApp.

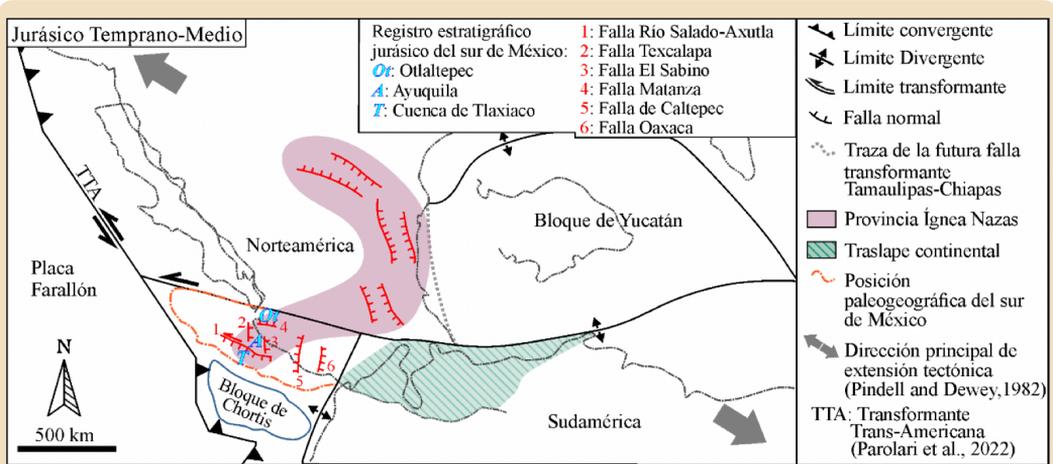


Figura 2. Reconstrucción paleogeográfica del margen oeste ecuatorial de Pangea durante el Jurásico Temprano–Medio, mostrando la posición paleogeográfica del sur de México en una posición más noroccidental y la localización de las fallas mayores que delimitaron las cuencas desarrolladas durante el desarrollo del rift de Pangea. Adaptado de Parolari et al. (2022) y Zepeda-Martínez et al. (2021).

Esta configuración paleogeográfica inicial comenzó a modificarse de manera progresiva durante el Jurásico a causa del proceso de fragmentación de Pangea. En particular, la extensión tectónica durante el Jurásico fue acomodada por fallas corticales con orientaciones principales ~ NO–SE y ~ N–S, las cuales produjeron una topografía compleja, con cuencas donde se acumulaban espesas sucesiones clásticas, bordeadas por bloques levantados de basamento continental, los cuales representaban las fuentes de dichas sucesiones (Michalzik, 1991; Morán-Zenteno et al., 1993; Ochoa-Camarillo et al., 1999; Goldhammer, 1999; Campos-Madrigal et al., 2013; Martini et al., 2016; Figuras 2 y 3a). En un principio, las cuencas sedimentarias alojaron ambientes predominantemente continentales, principalmente de tipo aluvial, fluvial y lacustre (Figura 3a), lo cual permitió que éstas fueran pobladas por diferentes asociaciones florísticas, dependiendo de las condiciones climáticas que dominaban en cada una de ellas. Posteriormente, con el progreso de la extensión tectónica y el incremento del adelgazamiento continental, las aguas marinas invadieron gradualmente las cuencas, hasta cubrir con el tiempo también a varios de los bloques levantados de basamento (Figura 3b). La llegada de la transgresión marina provocó cambios drásticos tanto en la sedimentación como en la biota dentro de las cuencas. Éstas pasaron de manera transicional a ser el sitio de depósito de sucesiones predominantemente carbonatadas y carbonatadas-terrágenas, las cuales preservan un contenido fósil caracterizado por organismos marinos, tanto someros como profundos (Sandoval y Westermann, 1986; Cantú-Chapa, 1998; Goldhammer, 1999;

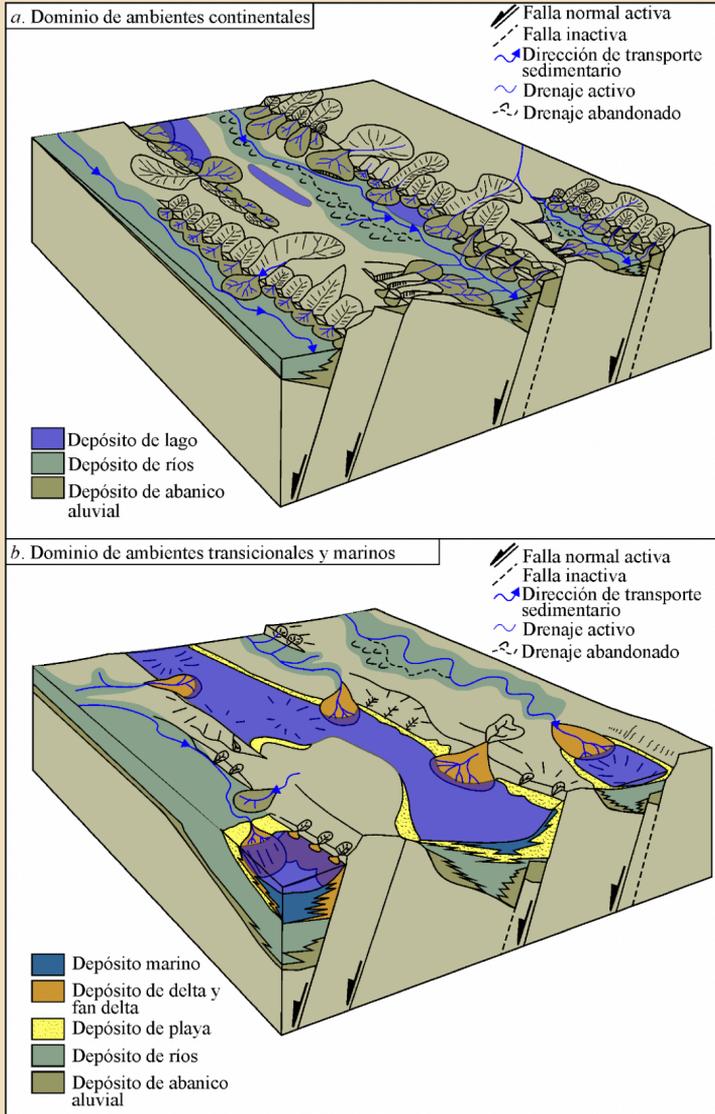


Figura 3. Diagrama esquemático que ilustra los diversos ambientes de depósito presentes en las cuencas del sur de México durante el proceso de fragmentación de Pangea: a. En las etapas iniciales de la extensión tectónica dominaron los ambientes continentales; b. Conforme la extensión tectónica progresaba, las aguas marinas invadieron los continentes y dominaron los ambientes transicionales a marinos. Modificado de Gawthorpe y Leder (2000) y Allen y Allen (2013).



Pieńkowski et al., 2019). A partir de este momento, el territorio mexicano dejó de ser un sitio favorable para el desarrollo de grandes comunidades florísticas, hasta por lo menos el Cretácico Tardío, cuando la construcción del Orógeno Mexicano produjo de nuevo un engrosamiento de la corteza continental (Fitz-Díaz et al., 2018) e impulsó el desarrollo de nuevos ambientes subaéreos en casi todo el territorio mexicano. La edad en que las aguas marinas invadieron el continente durante el Jurásico varía de zona a zona. Esto debido a que la transgresión marina fue un proceso progresivo, que afectó primeramente a las zonas más adelgazadas de la corteza, es decir las zonas topográficamente más deprimidas, y, sucesivamente, a los pilares tectónicos del *rift*, es decir las zonas más elevadas. Hasta el momento, el contenido fósil de las sucesiones jurásicas sugiere que las zonas que se inundaron más tempranamente fueron la cuenca de Huayacocotla, en la porción centro-oriental de México (Fig. 1), en la cual se han identificado amonitas del Sinemuriano (Ochoa-Camarillo et al., 1999; Esquivel-Macías et al., 2017), y la cuenca de Tlaxiaco, en el sur de México, cuyos primeros depósitos marinos contienen amonitas del Bajociano y Batoniano (Sandoval y Westermann, 1986). En todas las demás regiones, la incursión de las aguas marinas ocurrió a partir del Caloviano (Goldhammer, 1999), aunque datos recientes sugieren que, también en el Golfo de México, la incursión marina pudo haber empezado en el Bajociano (Amezcuca et al., 2020; Pindell et al., 2021b), es decir más temprano de lo que había sido propuesto clásicamente por la mayoría de los autores.

Un momento fundamental en el proceso de fragmentación de Pangea en México es la apertura de la cuenca del Golfo de México (Figuras 1 y 4), tal vez la cuenca con más reservas de hidrocarburos del país. La apertura de esta cuenca es el resultado de la localización de la deformación transtensional a lo largo del margen occidental de Yucatán y la consecuente formación de una falla litosférica transformante con orientación ~N-S llamada Transformante del Oriente de México (Pindell et al., 2021a; Figura 4). Esta falla no ha sido observada en afloramiento; sin embargo, su existencia está respaldada por datos geofísicos (Pindell et al., 2021a). A partir del final del Jurásico Medio, Yucatán ha empezado a desplazarse hacia el sur y a rotar en sentido antihorario a lo largo de la Transformante del Oriente de México, hasta alcanzar la posición actual entre el final del Jurásico y el Cretácico Temprano (Marton y Buffler, 1999; Pindell et al., 2021a). La separación de Yucatán de las costas meridionales de Estados Unidos ha permitido la generación de una dorsal y un piso oceánico dentro del Golfo de México (Pindell et al., 2021a; Figura 4).

Otro acontecimiento importante en la evolución paleogeográfica del Jurásico de México es el desplazamiento gradual del sur de México hacia el SE. Este desplazamiento ocurrió probablemente durante el Jurásico Tardío o el inicio del Cretácico a lo largo de otra falla transformante, esta vez con orientación ~NO-SE (Pindell et al., 2021a; Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 4). La existencia de esta falla es aún objeto de discusión, ya que no ha sido observada directamente en superficie y, hasta la fecha, no se han obtenido datos geofísicos que comprueben su existencia. Sin embargo, estudios recientes muestran que la evolución de varias de las cuencas principales del sur de

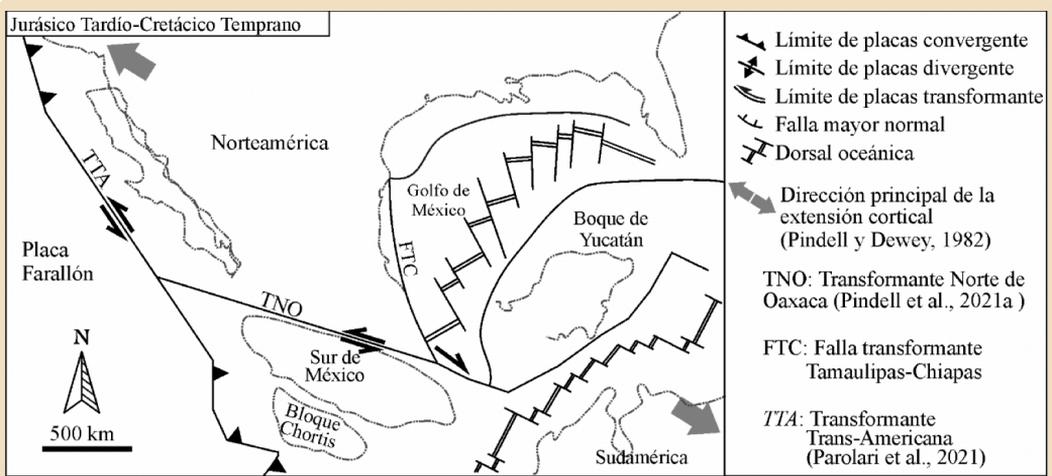


Figura 4. Reconstrucción paleogeográfica del margen oeste ecuatorial de Pangea durante el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano, mostrando la rotación en sentido antihorario del Bloque de Yucatán a lo largo de la Falla transformante Tamaulipas-Chiapas y la consecuente apertura del Golfo de México. Adaptado de Parolari et al. (2022), Pindell et al., (2021a) y Zepeda-Martínez et al. (2021).

México es significativamente controlada por grandes fallas transtensivas con orientación ~ NO–SE, como la Falla Río Salado-Axutla (Martiny et al., 2012; Zepeda-Martínez et al., 2021). Dichas fallas podrían ser estructuras menores asociadas al desarrollo de este límite transformante que produjo el desplazamiento del sur de México durante la fragmentación de Pangea.

3. Las cuencas jurásicas en el sur de México

En el sur de México, se encuentran expuestas varias sucesiones jurásicas, las cuales preservan el registro del proceso de fragmentación del margen occidental de Pangea. Estas sucesiones se encuentran expuestas de manera discontinua en los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca (Morán-Zenteno et al., 1993; Goldhammer, 1999; Campos-Madrizal et al., 2013; Martini et al., 2016; Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 5). En este trabajo, se agrupan las sucesiones en dos dominios tectono-estratigráficos: a) el dominio norte, el cual comprende las sucesiones de Otlaltepec y Ayuquila, y b) el dominio sur, el cual es representado por las sucesiones expuestas en Tlaxiaco, Tezoatlán, Tecmatlán y Olinalá (Figura 5).

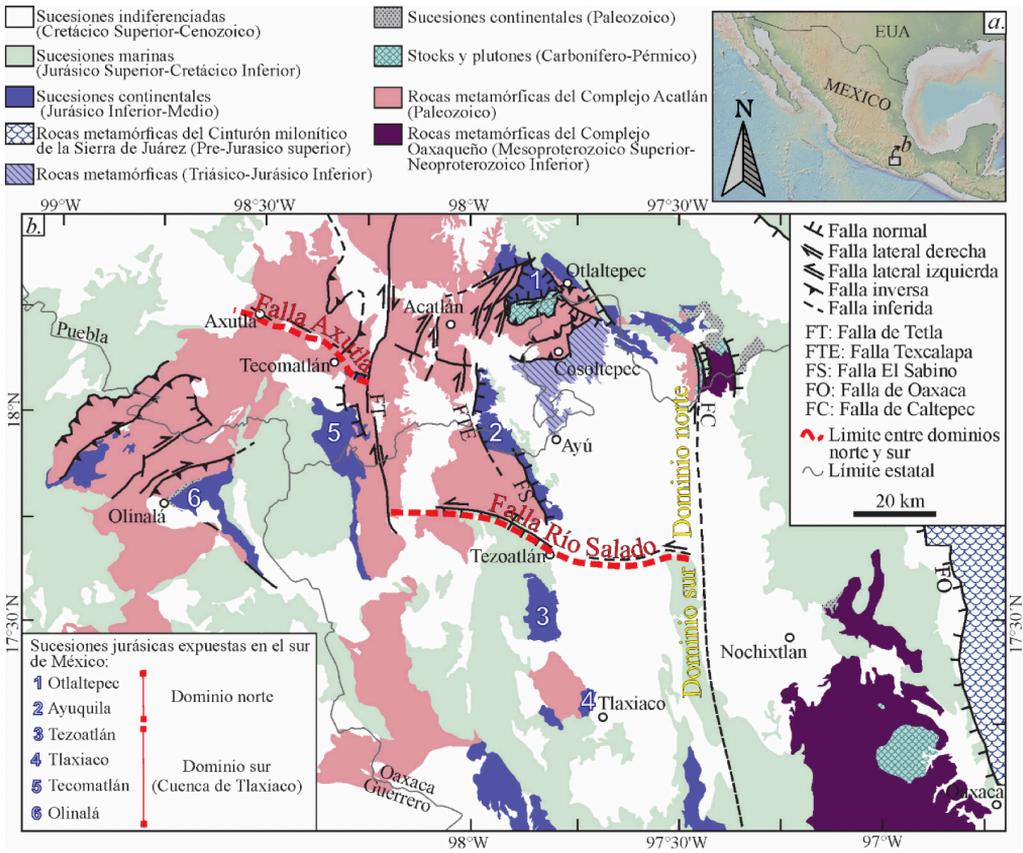


Figura 5. Mapa geológico del sur de México, que muestra la extensión y ubicación de las sucesiones sedimentarias clásticas del Jurásico y los principales basamentos metamórficos y plutónicos. Modificado de Zepeda-Martínez et al. (2021). Base topográfica del mapa de ubicación tomada de GeoMapApp.



3.1 El dominio sur: la Cuenca de Tlaxiaco

El dominio sur está representado por las sucesiones expuestas en las localidades de Tlaxiaco, Tezoatlán, Tecomatlán y Olinalá (Figura 5). En conjunto, estas sucesiones forman la Cuenca de Tlaxiaco, la cual es la cuenca jurásica más extensa que se conozca actualmente en el sur de México. Los primeros estudios estratigráficos de esta cuenca se remontan a los años '50-'80, momento en que se reconoció el potencial fosilífero de la región y, también, se llevó a cabo la primera evaluación de su potencial económico (e.g. Erben, 1956a; López-Ticha, 1985). La extensión de dicha cuenca cubre un área de por lo menos $\sim 150 \times 60$ km, abarcando los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla (Figura 5). El límite oriental de la cuenca está representado por la Falla de Caltepec (Figura 5). Esta falla es una estructura kilométrica con una orientación \sim N-S que se desarrolló en el Pérmico, durante la fase final de consolidación de Pangea, y ha experimentado episodios de reactivación durante el Mesozoico y Cenozoico (Elías-Herrera et al., 2005). Dicha estructura es responsable de la exhumación de las rocas metamórficas del Complejo Oaxaqueño durante el Jurásico, generando un pilar tectónico que representó el borde oriental de la cuenca. El límite septentrional es representado por la Falla Río Salado-Axutla, una estructura que se extiende por ~ 80 km con una dirección ONO-ESE (Martiny et al., 2012; Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 5). Dicha estructura produjo la exhumación de las rocas metamórficas del Complejo Acatlán en el Jurásico y determinó el desarrollo de otro pilar tectónico que bordeó la cuenca de Tlaxiaco hacia el norte.

Originalmente, se habían incluido dentro de la Cuenca de Tlaxiaco las sucesiones jurásicas de las regiones de Ayuquila y Otlaltepec (López-Ticha, 1985). Sin embargo, el estudio detallado de la arquitectura de depósito ha permitido determinar que las sucesiones expuestas en las regiones de Otlaltepec, Ayuquila y Tlaxiaco fueron depositadas en cuencas independientes (Zepeda-Martínez et al., 2021).

El registro estratigráfico de la Cuenca de Tlaxiaco consta de cinco unidades estratigráficas, las cuales sugieren una evolución tectono-estratigráfica compleja, que cuenta con tres etapas principales (Figura 6). La primera etapa está representada por las formaciones Diquiyú y Rosario expuestas en la región de Tezoatlán y la Ignimbrita Las Lluvias en Olinalá (Figura 5 y 6). Las formaciones Diquiyú e Ignimbrita Las Lluvias están compuestas por rocas volcánicas, tanto depósitos piroclásticos como flujos de lava, con una composición que varía de riolítica a andesítica (Corona-Esquivel, 1981; Morán-Zenteno et al., 1993; Zepeda-Martínez et al., 2018). El fechamiento de granos de zircón por el método U-Pb ha permitido asignar a estas rocas volcánicas una edad comprendida entre 197 y 184 Ma en Tezoatlán (Durán-Aguilar, 2014) y entre 179 y 177 Ma en Olinalá (Campa-Uranga et al., 2004; Figura 6). Estas rocas son parte de una provincia magmática más amplia del Jurásico Inferior y Medio, la cual se extiende de manera discontinua en el oriente de México y es llamada provincia volcano-sedimentaria Nazas (Martini y Ortega-Gutiérrez, 2018). Dicha provincia ha sido interpretada por varios autores como el registro del magmatismo de *rift* asociado a la fase inicial

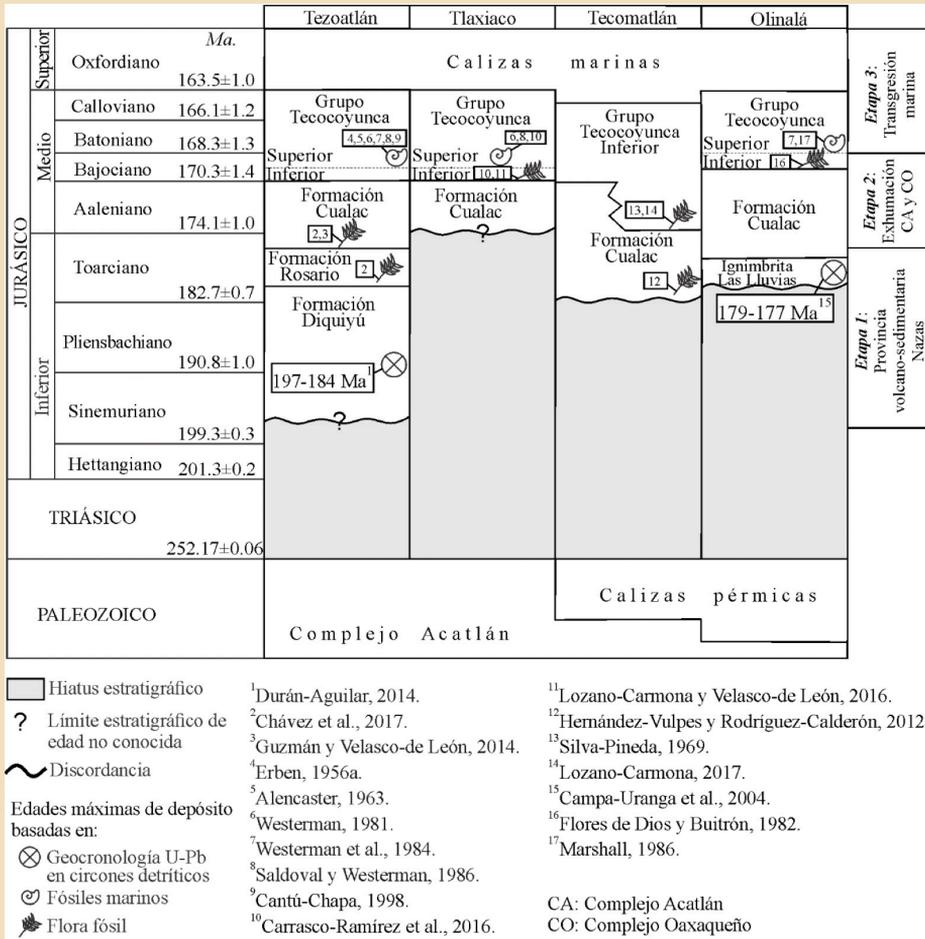


Figura 6. Columnas cronoestratigráficas de las sucesiones volcano-sedimentarias jurásicas de la Cuenca de Tlaxiaco, basadas en investigaciones previas, que muestran las tres etapas de su evolución tectono-sedimentaria. Modificado de Zepeda-Martínez et al., 2021. La escala temporal se ha establecido conforme a Gradstein et al. (2012).

del proceso de fragmentación de Pangea (Martini y Ortega-Gutiérrez, 2018; Busby y Centeno-García, 2022; Parolari et al., 2022). Alternativamente, otros autores han propuesto que estas rocas volcánicas representan los vestigios de un arco continental del Jurásico (Bartolini, 1998; Barboza-Gudiño et al., 2008; Stern y Dickinson, 2010; Lawton y Molina-Garza, 2014). Sin embargo, no se ha reportado evidencia sólida que respalde esta segunda interpretación.



Sucesivamente a su construcción, los edificios volcánicos fueron progresivamente degradados por los procesos meteóricos, y el detrito generado fue transportado pendiente abajo por la gravedad y por la escorrentía superficial, formando un sistema de abanicos aluviales localizados alrededor de los principales centros magmáticos (Figura 7). Estos abanicos son representados por los depósitos volcanoclásticos de la Formación Rosario, expuesta en la región de Tezoatlán (Figuras 6 y 7). Los depósitos de la Formación Rosario muestran que la energía de la corriente en estos abanicos aluviales era altamente variable, alternándose de manera rítmica momentos de alta descarga, durante los cuales se formaron depósitos conglomeráticos con clastos de hasta ~ 40 cm y troncos de árboles de dimensión métrica (Ortega-Chávez et al., 2017), y momentos de baja descarga, durante los cuales se formaron depósitos de arenisca y lodolita que contienen una asociación florística más delicada, caracterizada por hojas y fragmentos de tallos. Debido a su flora fósil, la

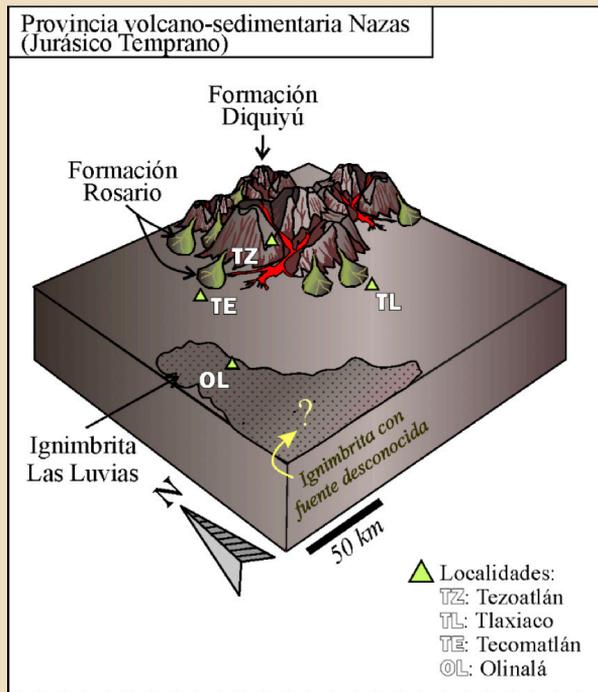


Figura 7. Modelo paleogeográfico esquemático de la etapa inicial de la evolución tectono-sedimentaria de la Cuenca de Tlaxiaco. Durante el Jurásico Temprano, se observa el magmatismo de rift relacionado con la fase inicial del proceso de fragmentación de Pangea, representado por rocas volcánicas de las formaciones Diquiyú e Ignimbrita Las Lluvias. Posteriormente, estos edificios volcánicos se erosionaron, dando lugar al depósito de la Formación Rosario.



Formación Rosario ha sido objeto de varios estudios por diferentes autores durante las últimas décadas. El contenido fósil de la Formación Rosario ha sido descrito en detalle por diferentes autores durante las últimas décadas (Delevoryas y Person, 1975; Person, 1976; Velasco-de León et al., 2013; Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016).

La segunda etapa de la evolución tectono-sedimentaria de la Cuenca de Tlaxiaco es definida por el proceso de exhumación de las rocas metamórficas de los complejos Oaxaqueño y Acatlán a lo largo de las fallas de Caltepec y Río Salado-Axutla, respectivamente. A través de este proceso se empezaron a marcar con claridad los bordes oriental y septentrional de la cuenca (Zepeda-Martínez et al., 2021). La exhumación de estas rocas metamórficas produjo dos cinturones montañosos importantes, uno al este y otro al norte de la cuenca (Figura 8). Estos cinturones fueron desgastados por la meteorización, y el detrito producido fue transportado dentro de la cuenca por dos sistemas de drenaje diferentes. Un sistema consiste en un conjunto de abanicos aluviales que drenaron hacia el sur las rocas del Complejo Acatlán expuestas inmediatamente al norte de la cuenca (Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 8). Los vestigios de este conjunto de abanicos quedan registrados en los depósitos metamorfoclásticos de la Formación Cualac (Figura 6 y 8). Durante un periodo de tiempo, los abanicos de la Formación Cualac cubrieron completamente la parte septentrional de la cuenca de Tlaxiaco, alcanzando dimensiones considerables. También en este caso, el análisis sedimentológico indica que estos abanicos se formaron en condiciones de descarga variable, con momentos de alta energía representados por depósitos conglomeráticos que contienen escasa madera fósil, y momentos de baja energía durante los cuales se depositaron arenisca y lodolita con algunos tapetes de hojas.

El otro sistema de drenaje es representado por un sistema fluvial meándrico, el cual escurría en la parte más profunda de la cuenca y drenaba las rocas del Complejo Oaxaqueño desde el este (Zepeda-Martínez et al., 2021; Figura 8). Este sistema fluvial toma el nombre de Río Tlaxiaco y sus vestigios son representado por los depósitos del Grupo Tecocoyunca Inferior (Zepeda-Martínez et al., 2021; Figuras 6 y 8). Esta unidad contiene diferentes tipos de depósitos, formados en las diversas partes del sistema fluvial: depósitos de barras fluviales, entre las cuales dominan las barras de meandro, depósitos de llanura de inundación y de abanico de desborde. De toda la sucesión jurásica, los depósitos de llanura de inundación son los más ricos en flora fósil, presentando extensos tapetes de hojas en diferentes niveles estratigráficos (Silva-Pineda, 1969; Carrasco-Ramírez et al., 2016; Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016; Lozano-Carmona, 2017) y paquetes de carbón con espesores métricos. Además de las hojas fósiles, en los depósitos de llanura de inundación se han encontrado huellas de dinosaurio (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018).

Es importante aclarar que, originalmente, Erben (1956a) había subdividido el Grupo Tecocoyunca Inferior en varias formaciones que se interpretaron como depósitos formados en tiempos diferentes. Sin embargo, el trabajo de campo ha permitido identificar que las formaciones definidas

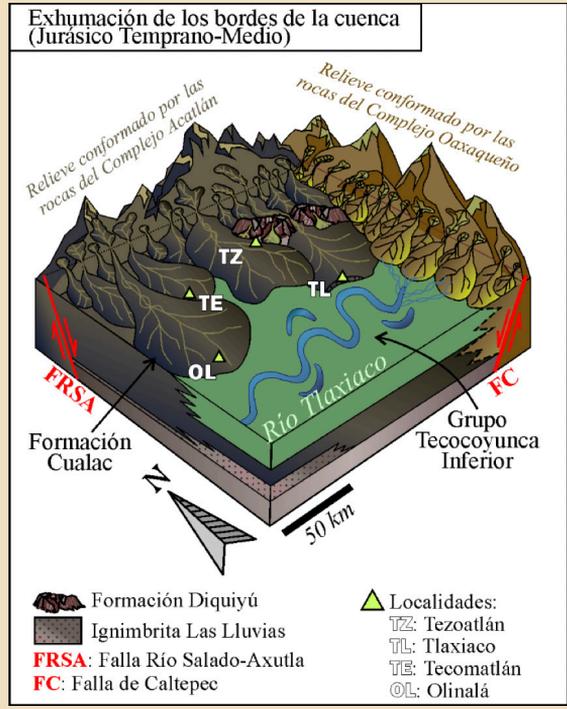


Figura 8. Modelo paleogeográfico esquemático de la segunda etapa de la evolución tectono-sedimentaria de la Cuenca de Tlaxiaco. Durante el Jurásico Temprano–Medio, la actividad de las fallas de Caltepec y Río Salado-Axutla controlan la exhumación de las rocas metamórficas del Complejo Oaxaqueño y Acatlán, definiendo los bordes oriental y septentrional de la Cuenca

por este autor representan en realidad todo el espectro de los diferentes ambientes de depósito que se desarrollan típicamente al mismo tiempo dentro de un sistema fluvial meándrico (i.e. barra de meandro, llanura de inundación, abanico de desborde). Por esta razón, Zepeda-Martínez et al. (2021) han abandonado la nomenclatura formacional de Erben (1956a) y han descrito las variaciones sedimentológicas dentro del Grupo Tecocoyunca Inferior en términos de variaciones de facies entre los diferentes elementos del sistema fluvial.

Es importante destacar que los depósitos del Grupo Tecocoyunca Inferior son ricos en cuarzo (Zepeda-Martínez et al., 2021), a pesar de que las rocas que les dieron origen, las granulitas del Complejo Oaxaqueño, presentan una gran cantidad de feldespato (Martini et al., 2020; Figura 9). El empobrecimiento en feldespato en las rocas del Grupo Tecocoyunca Inferior sugiere que



estos depósitos se formaron bajo condiciones climáticas de gran humedad, las cuales propiciaron la degradación del feldespato y su transformación en minerales arcillosos. Estas condiciones climáticas húmedas son puestas en evidencia también por la riqueza florística de esta unidad y la presencia de horizontes métricos de carbón en varios niveles estratigráficos (Lozano-Carmona, 2012; Velasco-de León et al., 2013).

Por lo menos durante un cierto tiempo, estos dos sistemas de drenaje que caracterizaron la segunda etapa de la evolución de la cuenca de Tlaxiaco fueron contemporáneos e interactuaron entre ellos (Figura 8).

La fase final de esta segunda etapa es marcada por el retroceso gradual de los abanicos de la Formación Cualac, y su consecuente sepultamiento por debajo de la llanura de inundación del sistema fluvial meándrico axial (Figura 10). Probablemente, la desactivación de la Falla Río Salado-Axutla interrumpió el proceso de exhumación de las rocas del Complejo Acatlán en la parte norte de la cuenca y como resultado, se limitó la cantidad de detritos disponibles para la formación de los abanicos (Zepeda-Martínez et al., 2021). El proceso de retroceso de los abanicos se puede observar en la Formación Cualac, donde en la parte superior de la formación se evidencia por la disminución

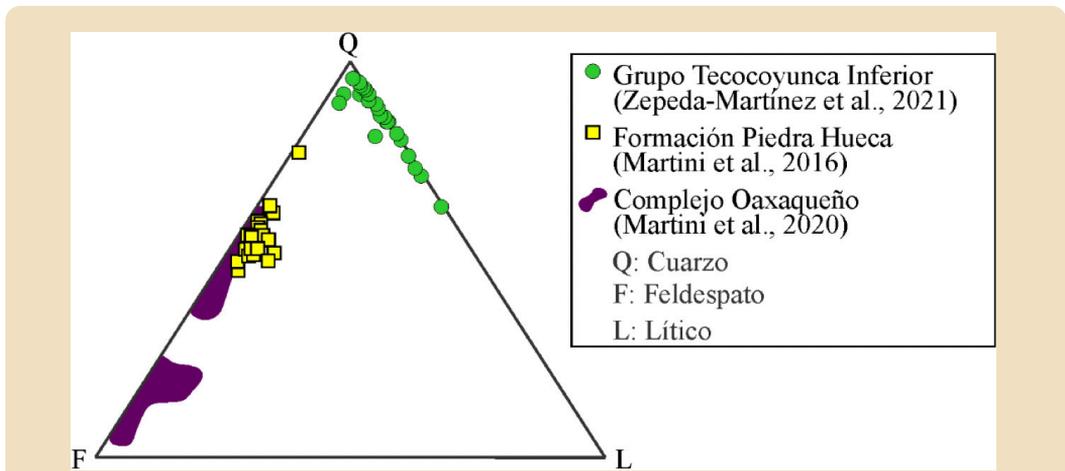


Figura 9. Diagrama ternario QFL que muestra la composición de las areniscas del Grupo Tecocoyunca Inferior, la Formación Piedra Hueca y las rocas metamórficas del Complejo Oaxaqueño (Zepeda-Martínez et al., 2021; Martini et al., 2016; Martini et al., 2021). Aunque las rocas del Complejo Oaxaqueño son la principal fuente de ambas unidades sedimentarias, la diferencia en su composición evidencia distintos grados de empobrecimiento mineral. El empobrecimiento de feldespato en las rocas del Grupo Tecocoyunca sugiere un depósito bajo condiciones climáticas húmedas.

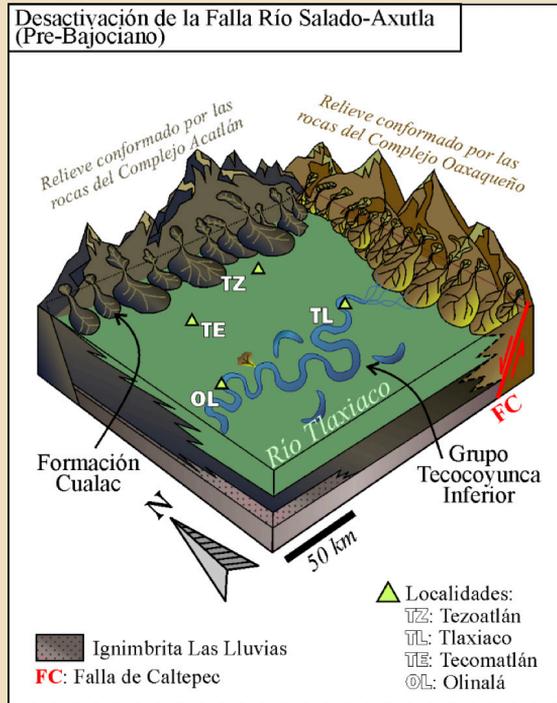


Figura 10. Modelo paleogeográfico esquemático del final de la segunda etapa de la evolución tectono-sedimentaria de la Cuenca de Tlaxiaco. Los abanicos aluviales de la formación Cualac fueron progresivamente sepultados por depósitos de llanura de inundación y de desborde del río Tlaxiaco debido a la desactivación de la Falla Río Salado-Axutla.

del tamaño de grano de los depósitos y la disminución en el espesor de los estratos, antes del contacto con los depósitos del Grupo Tecocoyunca Inferior que se depositaron posteriormente.

La tercera y última etapa de la evolución de la cuenca de Tlaxiaco es marcada por el ingreso de las aguas marinas y la formación de depósitos clásticos a carbonatados con una gran riqueza de organismos marinos, incluyendo cefalópodos, bivalvos, espinas de equinoideos y restos de reptiles marinos como cráneos de *Cricosaurus* (Erben, 1956a; Erben, 1956b; Alencaster, 1963; Sandoval y Westermann, 1986; Marshall, 1986; Cantú-Chapa, 1998; Morán-Zenteno et al., 1993). Los depósitos marinos son agrupados dentro de Grupo Tecocoyunca Superior y la suprayacente unidad carbonatada conocida como Caliza con *Cidaris* (Erben, 1956a; Erben, 1956b). El inicio de la transgresión está fechado con bastante precisión por la edad de las amonitas en los primeros depósitos marinos del Grupo Tecocoyunca Superior. En la parte este de la cuenca, la edad de



las amonitas indica una edad del Bajociano para las primeras incursiones marinas (Sandoval y Westermann, 1986; Cantú-Chapa, 1998; Pieńkowski et al., 2019), mientras que en la parte oeste la edad es ligeramente posterior, y ocurrió en el Batoniano (Westermann et al., 1984; Marshall, 1986). Estos datos, en conjunto con las edades isotópicas de las rocas volcánicas de las formaciones Diquiyú e Ignimbrita Las Lluvias, permiten delimitar el desarrollo de las unidades continentales dentro la cuenca de Tlaxiaco en el intervalo Toarciano–Aaleniano.

3.2 El dominio norte: las sucesiones de Otlaltepec y Ayuquila

El dominio norte está separado del dominio sur por un parteaguas importante, el cual está representado por el pilar tectónico generado por la exhumación del Complejo Acatlán a lo largo de la Falla Río Salado-Axutla (Figura 5). En el dominio norte, las principales exposiciones del registro jurásico se encuentran en las localidades de Otlaltepec y Ayuquila (Figura 5). Aunque algunos autores han llevado a cabo trabajos pioneros y exhaustivos en ciertas áreas de este dominio (por ejemplo, Campos-Madrigal et al., 2013; Verde-Ramírez, 2015), todavía no existe un estudio integral de la arquitectura regional de los depósitos de estas sucesiones y los datos sobre su procedencia son todavía insuficientes. Por lo tanto, las sucesiones de este dominio son menos conocidas respecto a las de la cuenca de Tlaxiaco. Por ejemplo, no es claro aún si estas sucesiones que actualmente se encuentran aisladas son remanentes del registro estratigráfico de una misma cuenca o si se depositaron en dos cuencas separadas e independientes. En contraste con el dominio sur, donde se ha logrado precisar con mucha precisión la edad de depósito de las sucesiones continentales mediante datos isotópicos y paleontológicos, la edad de las unidades fluviales del dominio norte sigue siendo pobremente constreñida, particularmente en la región de Otlaltepec. Consecuentemente, es difícil poder establecer correlaciones estratigráficas entre estas sucesiones y entender si su depósito ocurrió contemporáneamente al desarrollo de la cuenca de Tlaxiaco. Otra cuestión que aún no se ha resuelto es la delimitación de los bordes de la o las cuencas de este dominio. En el dominio norte, hay numerosas fallas que han experimentado una compleja historia de reactivación durante el Cretácico y el Cenozoico. Debido a esto, no está claro cuáles de estas estructuras estuvieron activas durante el proceso de fragmentación de Pangea y cuáles pudieron haber delimitado la sedimentación jurásica en la zona.

En general, tanto en Otlaltepec como en Ayuquila, el registro estratigráfico jurásico está compuesto por dos unidades fluviales, cubiertas por calizas de aguas marinas someras, cuya edad se ha sugerido que podría ser del Oxfordiano en el área de Ayuquila (Alencaster y Buitrón-Sánchez, 1965) y del Cretácico Inferior en Otlaltepec (Morán-Zenteno et al., 1993; Figura 11). Subyaciendo a las unidades fluviales del Jurásico, se encuentra una sucesión clástica conocida con el nombre de Formación La Mora en la región de Ayuquila (Silva-Romó et al., 2015) y Formación Tianguistengo en Otlaltepec (Verde-Ramírez, 2015; Figura 11). La edad de dicha sucesión es todavía objeto de debate.

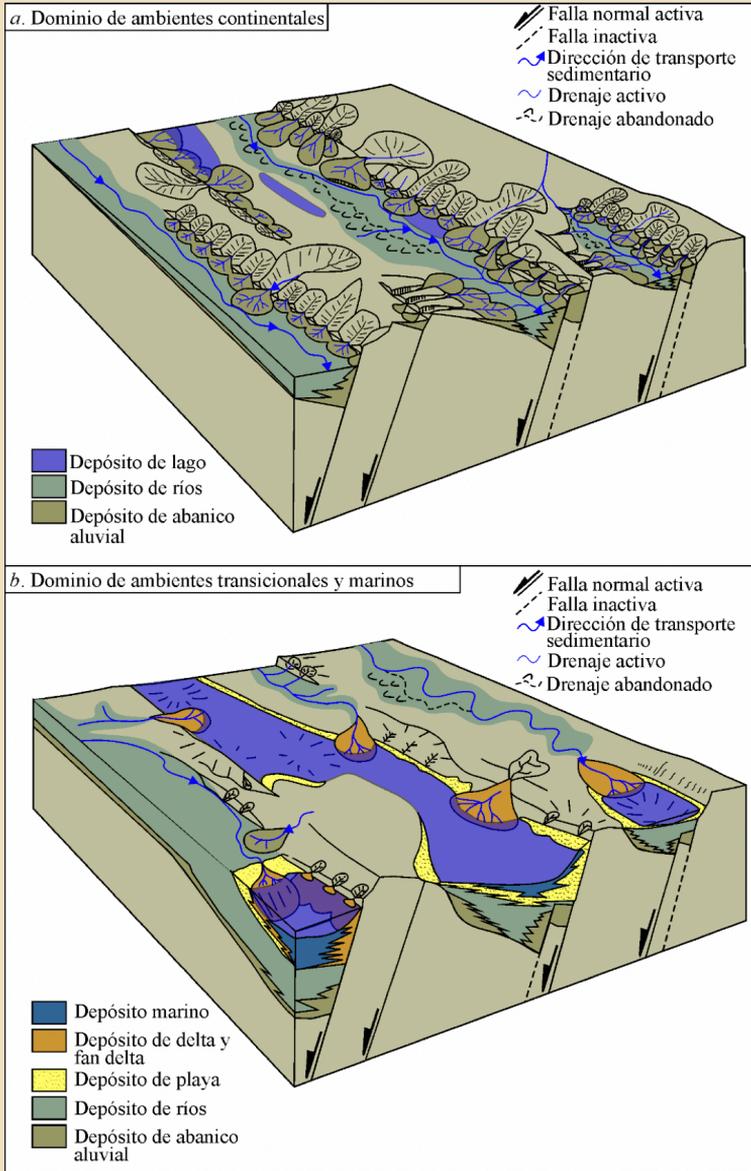


Figura 11. Modelo paleogeográfico esquemático de la evolución tectono-sedimentaria del dominio norte. Los abanicos aluviales de las formaciones Piedra Hueca y Ayuquila fueron alimentados por el detrito generado a partir de la erosión de las rocas del complejo Oaxaqueño, situado al este del área.



En los últimos años, algunos autores han propuesto que estas rocas podrían representar depósitos fluviales de edad triásica (Silva-Romo et al., 2015; Ramírez-Calderón et al., 2021). Por ende, en este trabajo, estas rocas no serán consideradas como parte del registro estratigráfico jurásico.

Tanto en Otlaltepec como en Ayuquila, la parte inferior de la sucesión jurásica está compuesta por depósitos formados en abanicos aluviales y ríos trenzados de alta energía. Dichos depósitos son agrupados dentro de la Formación Piedra Hueca en el área de Otlaltepec (Morán-Zenteno et al., 1993; Martini et al., 2016) y la Formación Ayuquila en la región homónima (Campos-Madrigal et al., 2013; Figura 11). El fechamiento U-Pb de zircons detríticos indica una edad máxima de depósito de ~ 184 Ma para la Formación Piedra Hueca (Martini et al., 2016) y ~ 181 Ma para la Formación Ayuquila (Campos-Madrigal et al., 2013). El estudio petrográfico detallado, en conjunto con el análisis de minerales pesados y las edades U-Pb de zircons detríticos, indica que, por lo menos en la región de Otlaltepec, estos depósitos fueron derivados de un alto topográfico importante ubicado hacia el este, el cual estaba compuesto por las rocas metamórficas del Complejo Oaxaqueño, los granitoides carboníferos y pérmicos que lo intrusionan, además de su cubierta volcano-sedimentaria del Pérmico Superior–Triásico Medio representada por la Formación Matzitzti (Martini et al., 2016; Figura 12). Por lo contrario, para el área de Ayuquila, no hay al momento datos sólidos sobre la procedencia de estas rocas. Algunos autores han sugerido tentativamente que los depósitos de la Formación Ayuquila podrían haber sido derivados de las rocas metamórficas del Complejo Ayú (Campos-Madrigal et al., 2013; Figura 5). Sin embargo, los datos termocronológicos actualmente disponibles indican claramente que las rocas del Complejo Ayú fueron exhumadas a la superficie entre el final del Jurásico y el Cretácico Tardío (Helbig et al., 2012), lo cual excluye que este complejo pueda haber sido la fuente de unidades clásticas del Jurásico Inferior y Medio. Por otro lado, la distribución de las edades de los zircons detríticos para la Formación Ayuquila (Campos-Madrigal et al., 2013) es muy parecida a la de la Formación Piedra Hueca (Martini et al., 2016), lo cual sugiere que estas unidades podrían haber sido derivada del mismo alto topográfico (Figura 12).

Un aspecto notable que merece destacarse se refiere a la composición de los depósitos fluviales. A diferencia de los depósitos del Grupo Tecocoyunca Inferior en la cuenca de Tlaxiaco, que tienen una abundancia notable de cuarzo a pesar de provenir de rocas fuente ricas en feldespato, los depósitos de la Formación Piedra Hueca presentan una gran cantidad de feldespato, al igual que sus rocas fuentes (Martini et al., 2016; Figura 9). Esto sugiere que, a diferencia del dominio sur, donde dominaban condiciones climáticas húmedas, en el dominio norte predominaban probablemente ambientes más secos o, por lo menos, con temporadas de sequía importantes, lo que no permitió la degradación del feldespato durante la meteorización y el transporte sedimentario. Condiciones estacionales con periodos de sequía importantes son puestas en evidencia también por la presencia de ferricretas en diversos niveles estratigráficos de la Formación Ayuquila (Campos-Madrigal et al., 2013).

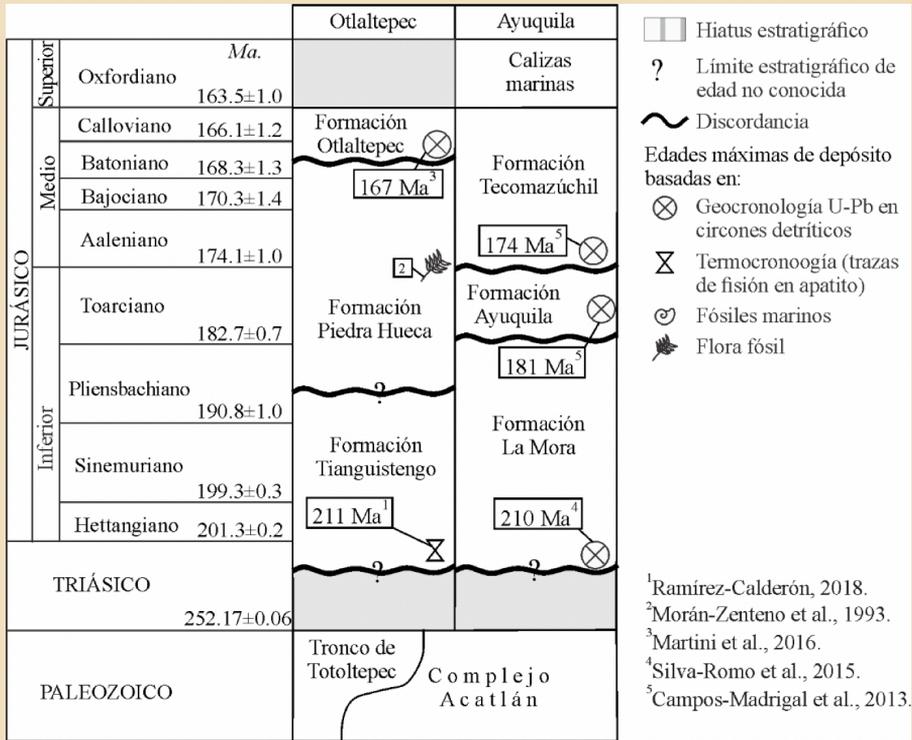


Figura 12. Columnas cronoestratigráficas de las sucesiones jurásicas de las áreas de Otlaltepec y Ayuquila (dominio norte). Las edades mostradas se establecieron con base en los datos geocronológicos de U-Pb en circones, termocronología por el método de trazas en apatito, fósiles marinos y flora fósil, disponibles en la literatura. La escala temporal se ha establecido conforme a Gradstein et al. (2012)

El contenido fósil de estas unidades inferiores de la sucesión jurásica es relativamente escaso y menos preservado en comparación con las unidades suprayacentes. En los depósitos conglomeráticos, los cuales predominan ampliamente en esta parte de la sucesión, es representativa la presencia de troncos hasta de dimensión métrica, mientras que hojas fósiles se han reportado localmente en los escasos niveles de lodolita y arenisca fina (Campos-Madrigal et al., 2013; Velasco-de León et al., 2019).

Sobre las formaciones Piedra Hueca y Ayuquila se superpone, en discordancia angular, un conjunto de depósitos de barras fluviales arenosas, de llanura de inundación y de abanicos de desborde, los cuales presentan numerosos niveles de paleosuelos (Campos-Madrigal et al., 2013; Verde-



Ramírez, 2015; Martini et al., 2016). Estos depósitos toman el nombre de Formación Otlaltepec en la región homónima (Morán-Zenteno et al., 1993; Martini et al., 2016) y Formación Tecomazúchil en el área de Ayuquila (Campos-Madrigal et al., 2013; Figura 11). La falta de un control temporal exhaustivo, especialmente para la región de Otlaltepec, hace que sea difícil definir actualmente si la discordancia angular es de la misma edad en ambas regiones y si las formaciones Otlaltepec y Tecomazúchil son potencialmente correlacionables. Sin embargo, en este trabajo se plantea la posibilidad de que estas unidades puedan formar parte del mismo sistema fluvial, al menos en parte. Actualmente, la falta de información sedimentológica y petrológica sobre estas unidades impide la formulación de un escenario tectono-sedimentario sólido para esta parte del registro estratigráfico. Se requieren más trabajos de investigación para determinar la arquitectura de depósito regional de estas sucesiones y los relieves que las alimentaron, así como para definir una correlación entre ellas.

Tanto la Formación Otlaltepec como la Formación Tecomazúchil son conocidas por su importante contenido fósil, que se caracteriza por grandes tapetes de hojas y tallos (Campos-Madrigal et al., 2013; Velasco-de León et al., 2019), además de su contenido palinológico (Gerwert-Navarro, 2016). A pesar de algunas diferencias menores, la flora de ambas unidades presenta similitudes importantes (Velasco-de León et al., 2019), sugiriendo una posible conexión entre las dos regiones y, sobre todo, condiciones ambientales similares.

4. La fragmentación de Pangea como proceso impulsor de la diversidad ambiental y biológica en el sur de México

Los ambientes naturales modernos nos indican claramente que la distribución de la biota en una región no es homogénea ni aleatoria (Pellissier et al., 2013 y referencias incluidas). Existen numerosos factores que influyen en la distribución espacial de los individuos que conforman un ecosistema. Entre ellos, destacan las características físicas de los ambientes sedimentarios, tales como la altura del ambiente, la energía de la escorrentía superficial y de las corrientes de aire que actúan en él, la tasa de sedimentación y el tipo de sustrato. Todos estos factores pueden ser altamente variables dentro de una misma cuenca sedimentaria, como es el caso de las cuencas jurásicas del sur de México. Los datos actualmente disponibles indican que estas cuencas presentaban una arquitectura interna compleja, con una distribución de los ambientes sedimentarios principalmente controlada por las fallas jurásicas que acomodaron la fragmentación del supercontinente Pangea. En particular para la cuenca de Tlaxiaco, es muy claro como las fallas mayores activas durante el Jurásico determinaron la formación de grandes sistemas de abanicos aluviales y controlaron su distribución en el espacio. Los abanicos aluviales son ambientes topográficamente elevados, y dominados por una alta energía de la escorrentía superficial y una alta



tasa de sedimentación. Las partes más profundas de las cuencas, a su vez estaban dominadas por grandes ríos axiales, como es el caso del Río Tlaxiaco (Zepeda-Martínez et al., 2021), y de extensas llanuras de inundación aledañas, las cuales son ambientes generalmente caracterizados por una más baja tasa de sedimentación y una baja energía durante la mayor parte del tiempo. Debido a sus marcadas diferencias, estos ambientes tienen el potencial para haber hospedado diferentes comunidades florísticas y faunísticas, determinando así la diferenciación de la biota dentro de una misma región. La variación de las condiciones ambientales dentro de una misma región geográfica es, por lo tanto, una de las causas fundamentales que ha permitido a los organismos diferenciarse y evolucionar. Considerando que esta variedad de ambientes sedimentarios es el resultado directo de la actividad de las fallas y los consecuentes cambios topográficos que se verificaron durante la fragmentación de Pangea, es posible afirmar con claridad que la disgregación de dicho supercontinente ha sido uno de los procesos más importantes que ha impulsado la biodiversidad durante el Jurásico.

Otro factor de importancia vital en la distribución de la biota en una región es el clima. El mundo moderno nos enseña que las diversas zonas climáticas del planeta son pobladas por diferentes comunidades animales y vegetales. A este respecto, es importante poner en evidencia que la distribución de las condiciones climáticas en el planeta es también, por lo menos en parte, el resultado del proceso de disgregación de Pangea. En efecto, uno de los principales resultados de la actividad de fallas extensionales y transtensionales es la generación de una topografía compleja, con pilares tectónicos que separan zonas topográficamente deprimidas. Un ejemplo tangible de esta configuración topográfica es representado por los dominios sur y norte del sur de México. Estos dominios son zonas deprimidas, donde se acumulaban grandes cantidades de sedimentos clásticos, y estaban separados por un parteaguas importante, generado por la actividad de la Falla Río Salado-Axutla (Zepeda-Martínez et al., 2021). Como sabemos de los ambientes modernos, los pilares tectónicos ejercen un control fundamental sobre la circulación atmosférica, funcionando, en caso de alcanzar una altura considerable, como barreras morfológicas que impiden el tránsito del aire y de la humedad en este contenida (Hay, 1996). Con base en esta premisa, el parteaguas que separa el dominio sur del dominio norte representa un potencial factor de control sobre el clima jurásico en el sur de México y, consecuentemente, pudo haber tenido una influencia de primer orden en la generación de diferentes ecosistemas. Los datos sedimentológicos y petrológicos preliminares con que se cuenta actualmente indican que las condiciones climáticas en el dominio sur eran de gran humedad, al punto de permitir el desarrollo de mantos de carbón de espesor métrico y generar depósitos fluviales muy enriquecidos en cuarzo aún a partir de rocas fuentes con una gran abundancia de feldespato (Zepeda-Martínez et al., 2021). Por otro lado, las características de las sucesiones del dominio norte sugieren tentativamente el desarrollo, por lo menos durante un cierto tiempo, de condiciones climáticas más estacionales, con temporadas de sequía importantes, lo que permitió la preservación del feldespato en los depósitos fluviales y la generación de



ferricretas (Campos-Madriral et al., 2013; Martini et al., 2016). Una posibilidad para explicar esta diferencia en las condiciones climáticas entre estos dos dominios geográficamente tan cercanos entre ellos es que el parteaguas que los separó durante el Jurásico haya producido efectos importantes sobre la circulación horizontal del aire, favoreciendo la descarga de la humedad procedente del Pacífico en el dominio sur, y propiciado el desarrollo de una zona de sombra de lluvia en el dominio norte (Figura 13). De este modo, el proceso de fragmentación de Pangea habría permitido el desarrollo de diferentes condiciones climáticas en el territorio mexicano, lo cual a su vez habría impulsado la diversificación de la biota jurásica, la cual se repartió en las diferentes áreas geográficas de acuerdo con las características climáticas a las cuales más fácilmente se adaptaba. Esta idea para el sur de México queda hasta el momento como una hipótesis de trabajo, la cual tendrá que ser puesta a prueba en estudios futuros.

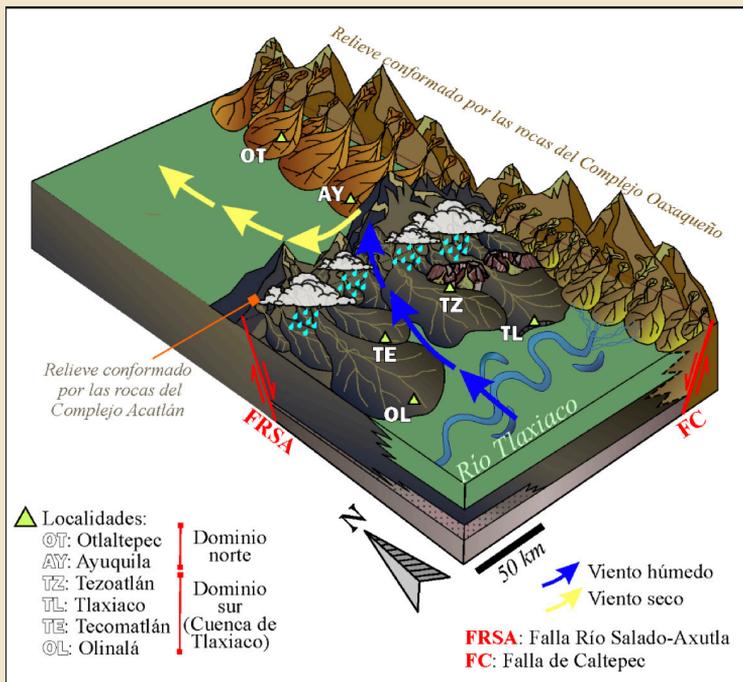


Figura 13. Modelo paleogeográfico esquemático del Jurásico Inferior-Medio que ilustra el relieve que separaba los dominios norte y sur del sur de México. Este relieve fue generado por la actividad de la Falla Río Salado-Axutla y estaba compuesto por las rocas del Complejo Acatlán. Probablemente, durante la fragmentación de Pangea, este relieve tuvo un impacto significativo en la diversificación de los climas y, por lo tanto, en la biota del sur de México al propiciar una zona de sombra de lluvia en el dominio norte.



A pesar de que la relación entre la tectónica y la evolución de la biósfera ha sido planteada desde hace tiempo, son escasos los ejemplos en el registro pasado de la Tierra que con solidez han demostrado cuantitativamente esta relación (e.g. Donnadieu et al., 2006; Retallak, 2007; Suarez et al., 2014). Por esto, la búsqueda de nuevos casos de estudio que verifiquen el control fundamental que la tectónica ha tenido sobre la actividad biológica en la superficie del planeta sigue siendo un objetivo de importancia fundamental en las ciencias de la Tierra. La importancia del sur de México en este contexto es que este tiene todo el potencial para convertirse en un laboratorio natural para entender la influencia de la disgregación de un supercontinente sobre la biosfera, a través de investigaciones multidisciplinaria que impliquen la colaboración estrecha entre personas especializadas en los campos de la sedimentología y la paleontología.

Conclusiones

La fragmentación de Pangea durante el Jurásico ha sido un proceso crucial que ha impulsado la diversidad ambiental y biológica en el sur de México. Los progresivos cambios topográficos debido a la actividad de fallas mayores durante el Jurásico han generado una variedad de ambientes sedimentarios, como abanicos aluviales, ríos y llanuras de inundación, que han albergado diferentes comunidades florísticas y faunísticas. La presencia del relieve conformado por las rocas del Complejo Acatlán durante el Jurásico constituyó un parteaguas que separó los dominios sedimentarios sur y norte en el sur de México. Dicho parteaguas es clave para denotar la influencia que tiene el proceso de disgregación de Pangea en la distribución de las condiciones climáticas. La presencia de este parteaguas ha generado diferentes ecosistemas, el dominio sur caracterizado por condiciones más húmedas, mientras que el dominio norte se caracterizó por temporadas de sequía importantes. Estas variaciones climáticas han propiciado la adaptación y diferenciación de la biota jurásica en los distintos dominios. Aunque se requieren más estudios para comprobar esta relación entre la tectónica y la evolución de la biosfera, el sur de México se presenta como un laboratorio natural para comprender la influencia de la fragmentación de un supercontinente en la biodiversidad, a través de investigaciones multidisciplinarias.

Agradecimientos

Se agradece el proyecto PAPIIT IN105421 a cargo de Michelangelo Martini por el apoyo brindado durante la realización de esta investigación. Los autores de este trabajo expresan su especial agradecimiento a la Dra. María Patricia Velasco de León y a su grupo de trabajo, cuyas valiosas discusiones y colaboraciones han enriquecido significativamente el trabajo de campo y los avances



de esta investigación. Asimismo, se agradece a la comunidad de Rosario Nuevo, Oaxaca, por su confianza y apoyo durante los últimos años de colaboración en el descubrimiento del tesoro paleontológico y geológico de este sitio.

Referencias

- Alencaster, G. (1963). Pelecípodos del Jurásico Medio del Noroeste de Oaxaca y Noroeste de Guerrero. *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, 5, 42 p.
- Alencaster, G. y Buitrón-Sánchez, B.E. (1965). Fauna del Jurásico Superior de la región de Petlalcingo, Estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 21, 53 p.
- Allen, P. A. y Allen, J. R. (2013). *Basin analysis: Principles and application to petroleum play assessment*, U.K., John Wiley Sons.
- Amezcuca, N., Rochin, H. y Martínez, L. E. (2020). Preliminary strontium isotope stratigraphy of the Jurassic Minas Viejas Formation, México. *AAPG Search and Discovery Article*, 51652.
- Barboza-Gudiño, J.R., Orozco-Esquivel, M.T., Gómez-Anguiano, M. y Zavala-Monsiváis, A. (2008). The Early Mesozoic volcanic arc of western North America in northeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 25, p. 49-63.
- Bartolini, C. (1998). *Stratigraphy, geochronology, geochemistry and tectonic setting of the Mesozoic Nazas Formation, north-central Mexico*. [Tesis de Doctorado] The University of Texas at El Paso, E.U.A.
- Busby, C. J. y Centeno-García, E. (2022). The “Nazas Arc” is a continental rift province: Implications for Mesozoic tectonic reconstructions of the southwest Cordillera, US and Mexico. *Geosphere*, 18(2), p. 647-669.
- Campa-Uranga, M.F., García-Díaz, J.L. e Iriondo, A. (2004). El arco sedimentario del Jurásico Medio (Grupo Tecocoyunca y Las Lluvias) de Olinalá, Guerrero. *GEOS: Unión Geofísica Mexicana*, 24(2), p. 174.
- Campos-Madrigal, E., Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C.C. y Silva-Romo, G., (2013). Sedimentología, reconstrucción paleoambiental y significado tectónico de las sucesiones clásticas del Jurásico Medio en el área de Texcalapa, Puebla-Huajuapán de León, Oaxaca: Revisión de las formaciones Ayuquila y Tecomazúchil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(1), p. 24-50.
- Cantú-Chapa, A. (1998). Las trasgresiones jurásicas en México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 15(1), p. 25-37.



- Carrasco-Ramírez, R. S., Ferrusquía-Villafranca, I., Buitrón-Sánchez, B.E. y Ruiz-González, J.E. (2016). Litoestratigrafía del Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio) en el área del Río Numí (Cercanías de Tlaxiaco), Oaxaca y consideraciones sobre la distribución regional de su Biota. *Revista Geológica de América Central*, (55), p. 115-136.
- Corona-Esquivel, R. J.J. (1981). Estratigrafía de la región de Olinalá-Tecocoyunca, Noreste del Estado de Guerrero. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 5(1), p. 17-24.
- Delevoryas, T. y Person, C. P. (1975). *Mexiglossa varia* gen. et sp. nov., a new genus of glossopteroid leaves from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica Abteilung B*, p. 114-120.
- Dickinson, W.R. y Lawton, T. (2001). Carbonaceous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 113, p. 1142–1160.
- Donnadieu, Y., Goddéis, Y., Pierrehumbert, R., Dromart, G., Fluteau, F. y Jacob, R. (2006). A GEOCLIM simulation of climatic and biogeochemical consequences of Pangea breakup. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 7. <https://doi.org/10.1029/2006G C001278>
- Durán-Aguilar, R.F. (2014). *Sedimentología y geocronología de los lechos rojos del Jurásico, Region Norte de la Cuenca de Tlaxiaco, Tezoatlán, Oaxaca: Correlaciones y procedencia*. [Tesis de Maestría]. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 92 p.
- Elías-Herrera, M., Ortega-Gutiérrez, F., Sánchez-Zavala, J.L., Macías-Romo, C., Ortega-Rivera, A. e Iriondo, A. (2005). La falla de Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre dos terrenos continentales del sur de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Volumen Conmemorativo del Centenario 57, p. 83–109.
- Erben, H.K., (1956a). *El Jurásico Medio y el Caloviano de México*, en XX Congreso Geológico Internacional, México, D.F., Monografía, 140 p.
- Erben, H.K., (1956b). *El Jurásico Inferior de México y sus amonitas*, en XX Congreso Geológico Internacional, México, D.F., Monografía, 393 p.
- Esquivel-Macías, C. (1996). *Invertebrados del Paleozoico tardío de las regiones de Olinalá, Gro. y Patlanoaya, Pue.* [Tesis de Maestría]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Esquivel-Macías, C., Solís-Marín, F. y Buitrón, B. (2004). Nuevos registros de placas columnares de crinoideos (Echinodermata, Crinoidea) del Paleozoico Superior de México, algunas implicaciones paleobiogeográficas y paleoambientales. *Col. Paleont.*, 54, p. 15-23
- Fitz-Díaz, E., Lawton, T. F., Juárez-Arriaga, E. y Chávez-Cabello, G. (2018). The Cretaceous-Paleogene Mexican orogen: Structure, basin development, magmatism and tectonics. *Earth-Science Reviews*, 183, p. 56-84.
- Flores de Dios, A., Buitrón, B.E., (1982). Revisión y aportes a la estratigrafía de la Montaña de Guerrero. Universidad Autónoma de Guerrero, *Serie Técnico Científica*, (12), p. 1-28.



- Gawhorpe, R.L. y Leeder, M.R. (2000). Tectono-sedimentary evolution of active extensional basins: *Basin Research*, v. 12, p. 195–218.
- Goldhammer, R.K. (1999). Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of northeast Mexico, in Bartolini, C., Wilson, J.L., Lawton, T.F., eds., Mesozoic Sedimentary and Tectonic History of North-Central Mexico. *Geological Society of America, Special Paper*, 340, p. 1–58.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D. y Ogg, G. M. (2012). *The geologic time scale*. Elsevier, Boston, 1144 p.
- Guzmán, M.D.S y Velasco-de León, M.P. (2014). Morfología foliar y cuticular de *Mexiglossa varia* del Jurásico Inferior de la Formación Cuarcítica Cualac Localidad Rosario Nuevo. *II Simposio de Paleontología en el sureste de México*, Puerto Escondido, Universidad del Mar, Abstracts, p. 51.
- Hay, W. W. (1996). Tectonics and climate. *Geologische Rundschau*, 85, p. 409–437.
- Helbig, M., Keppie, J. D., Murphy, J. B. y Solari, L. A. (2012). U–Pb geochronological constraints on the Triassic–Jurassic Ayú Complex, southern Mexico: derivation from the western margin of Pangea-A. *Gondwana Research*, 22(3-4), p. 910-927.
- Hernández-Vulpes, R.M., y Rodríguez-Calderón, M. (2012). *Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas de la región Tecocoyunca-Tecomatlán en Puebla* [Tesis de licenciatura]. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 154 p.
- Lawton, T.F. y Molina-Garza, R.S. (2014). U-Pb geochronology of the type Nazas Formation and superjacent strata, northeastern Durango, Mexico: Implications of a Jurassic age for continental-arc magmatism in north-central Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 126(9–10), p. 1181–1199.
- López-Ticha, D. (1985). Revisión de la Estratigrafía y potencial petrolero de la Cuenca de Tlaxiaco. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 37, p. 49–92.
- Lozano-Carmona, D. E. (2012). *Paleoclima y flora fósil de Río Numí, Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, Oaxaca*. [Tesis de Licenciatura]. Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, 170 p.
- Lozano-Carmona, D. E. y Velasco-de León, M. P. (2016). Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane. *Paleontología Mexicana*, 5 (2), p. 87–101.
- Lozano-Carmona, D.E. (2017). *Distribución y taxonomía de Ginkgoales (Engler, 1987) y grupos afines del Jurásico del Sur de México* [Tesis de Maestría]. Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 107 p.



- Marshall, M. C. (1986). *The Middle Jurassic Tecocoyunca Group, Mexico* [Tesis de Maestría]. McMaster University, Hamilton, Ontario, 281 p.
- Martini, M., Ramírez-Calderón, M., Solari, L., Villanueva-Amadoz, U., Zepeda-Martínez, M., Ortega-Gutiérrez, F. y Elías-Herrera, M. (2016). Provenance analysis of Jurassic sandstones from the Otlaltepec Basin, southern Mexico: Implications for the reconstruction of Pangea break-up. *Geosphere*, 12, p. 1–23.
- Martini, M., y Ortega-Gutiérrez, F. (2018). Tectono-stratigraphic evolution of eastern Mexico during the break-up of Pangea: a review. *Earth-Science Reviews*, 183, p. 38-55.
- Martini, M., Luigi, S., Peña-Guerrero, M., Zepeda-Martínez M. y Montomoli, C. (2020). Guidelines for assessing the provenance of Mesozoic and Cenozoic clastic successions sourced by pre-Jurassic basement complexes in southernmost North America. *Journal of Sedimentary Research*, 90 (5), p. 513–532.
- Martini, B.M., Morán-Zenteno, D.J., Tolson, G., Silva-Romo, G. y López-Martínez, M. (2012). The Salado River fault: reactivation of an Early Jurassic fault in a transfer zone during Laramide deformation in southern Mexico. *International Geology Review*, 54(2), p. 144–164.
- Marton, G.L. y Buffler, R.T. (1999). Jurassic-Early Cretaceous tectono-paleogeographic evolution of the southeastern Gulf of Mexico Basin. In: P., M. (Ed.), *Caribbean Basins*, Elsevier Science, Amsterdam. *Sedimentary Basins of the World*, 4, p. 63–91.
- Michalzik, D. (1991). Facies sequence of Triassic–Jurassic red beds in the Sierra Madre Oriental (NE Mexico) and its relation to the early opening of the Gulf of Mexico. *Sedimentary Geology* 71, p. 243–259.
- Morán-Zenteno, D., Caballero-Miranda, G., Silva-Romo, G., Ortega-Guerrero, B. y González-Torres, E. (1993). Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 23, p. 453–473.
- Ochoa-Camarillo, H.R., Buitrón, B.E., Silva-Pineda, A. (1999). Redbeds of the Huayacocotla anticlinorium, state of Hidalgo, east-central Mexico. In: Bartolini, C., Wilson, J.L., Lawton, T.F. (Eds.), *Mesozoic Sedimentary and Tectonic History of North-Central Mexico*. *Geological Society of America Special Paper 340*, p. 59–68.
- Ortega Chávez, E., Velasco de León, M. P. y Rentería Jiménez, J. (2017). *Agathoxylon* sp. del Jurásico Inferior, Rosario Nuevo, Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 6(2), 73-77.
- Parolari, M., Martini, M., Gómez-Tuena, A., Ortega-Gutiérrez, F., Errázuriz-Henao, C. y Cavazos-Tovar, J. G. (2022). The petrogenesis of Early–Middle Jurassic magmatism in southern and central Mexico and its role during the break-up of Western Pangaea. *Geological Magazine*, 159(6), p. 873-892.



- Pellissier, L., Pinto-Figueroa, E., Niculita-Hirzel, H., Moora, M., Villard, L., Goudet, J., Guex, N., Pagni, M., Xenarios, I., Sanders, I., Guisan, A., (2013). Plant species distributions along environmental gradients: do belowground interactions with fungi matter?. *Frontiers in plant science*, 4 (500).
- Person, C.P., (1976). *The Middle Jurassic Flora of Oaxaca, Mexico* [Tesis de Doctorado]. Austin, University of Texas, 200 p.
- Pieńkowski, G., Martini, M., y Zepeda-Martínez, M., (2019). Bajocian transgressive-regressive sequences of the Tecocoyunca Group, southern Mexico, with maximum flooding surfaces marked by Thalassinoides. *Geological Quarterly*, 63(3), p. 449-459.
- Pindell, J.L. y Dewey, J.F., (1982). Permo-Triassic reconstruction of western Pangea and the evolution of the Gulf of Mexico/Caribbean region. *Tectonics*, 1, p. 179–211.
- Pindell, J., Villagómez, D., Molina-Garza, R., Graham, R., Weber, B. (2021a). A revised synthesis of the rift and drift history of the Gulf of Mexico and surrounding regions in the light of improved age dating of the Middle Jurassic salt. *Geological Society, London, Special Publications*, 504(1), 29-76.
- Pindell, J., Weber, B., Hale-Erlich, W., Cossey, S., Bitter, M., Garza, Graham, R., Erlich, R. N. (2021b). Strontium isotope dating of evaporites and the breakup of the Gulf of Mexico and Proto-Caribbean Seaway. In Southern and Central Mexico: Basement Framework, Tectonic Evolution, and Provenance of Mesozoic-Cenozoic Basins (eds U Martens and RS Molina-Garza). *Geological Society of America, Special Papers*, published online 23 August 2020.
- Ramírez-Calderón, M. G., (2018). *Formación Tianguistengo: el registro de un ambiente fluvial del triásico en el sur de México (Puebla, Oaxaca)* [Tesis de Maestría]: Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, 211 p.
- Ramírez-Calderón, M., Bedoya, A., Abdullin, F., Martini, M., Solari, L. y Ortega-Obregón, C. (2021). Triassic breakup of Pangea in southern Mexico: Thermochronological evidence from the Tianguistengo formation. *Geochemistry*, 81(3), 125776.
- Retallack, G.J., (2007). Cenozoic paleoclimate on land in North America. *Journal of Geology*, 115, p. 271–294.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., Velasco-de León, M. P., Arellano-Gil, J., y Lozano-Carmona, D. E., (2018). Middle Jurassic ankylosaur tracks from Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 70(2), p. 379–395.
- Ross, M.I., and Scotese, C.R., (1988). A hierarchical tectonic model of the Gulf of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics*, 135, p. 139–168.



- Rubio-Cisneros, I.I. y Lawton, T.F., (2011). Detrital zircon U-Pb ages of sandstones in continental red beds at Valle de Huizachal, Tamaulipas, NE Mexico: Record of Early-Middle Jurassic arc volcanism and transition to crustal extension. *Geosphere*, 7(1), p. 159–170.
- Sandoval, J., Westermann, G.E.G., (1986). The Bajocian (Jurassic) ammonite fauna of Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 60(6), p. 1220–1271.
- Seni, S.J., Desselle, B. A., Tremblay, T.A., (1995). Atlas of Northern Gulf of Mexico Gas and Oil Reservoirs, Volume 1 - Miocene and Older Reservoirs. *Bureau of Economic Geology*, The University of Texas at Austin, 23 pp.
- Silva-Pineda, A., (1969). Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Estado de Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*, 27, p. 3–77.
- Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C.C., Campos-Madriral, E., Centeno-García, E., y Peralta-Salazar, R., (2015). Early Mesozoic Southern Mexico–Amazonian connection based on U–Pb ages from detrital zircons: The La Mora Paleo-River in the Mixteca Terrane and its paleogeographic and tectonic implications. *Gondwana Research*, 28(2), p. 689–701.
- Stern, R.J., Dickinson, W.R., (2010). The Gulf of Mexico is a Jurassic backarc basin. *Geosphere*, 6 (6), p. 739–754.
- Suarez, C.A., González, L.A., Ludvigson, G.A., Kirkland, J.I., Cifelli, R.L., and Kohn, M.J., (2014). Multi-Taxa Isotopic Investigation of paleohydrology in the lower cretaceous cedar mountain formation, Eastern Utah, U.S.A.: Deciphering effects of the nevadaplano plateau on regional climate. *Journal of Sedimentary Research*, 84(11), 975–987.
- Tabor, C. R., Feng, R. y Otto-Bliesner, B. L. (2019). Climate responses to the splitting of a supercontinent: implications for the breakup of Pangea. *Geophysical Research Letters*, 46(11), 6059–6068.
- Velasco-de León, M.P., Ortiz-Martínez, E.L., Silva-Pineda, A., Lozano-Carmona, D.E., (2013). Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del Terreno Mixteco. *Paleontología Mexicana*, 63, 122–143.
- Velasco-de León, M. P., Ortiz-Martínez, E. L., Lozano-Carmona, D. E. y Flores-Barragan, M. A., (2019). Paleofloristic comparison of the Ayuquila and Otlaltepec basins, Middle Jurassic, Oaxaca, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 93, 1–13.
- Verde-Ramírez, A., (2015). *Relación entre la tectónica y la sedimentación del Jurásico, Santo Domingo Tlanguistengo, Oaxaca* [Tesis de maestría]. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 101 p.
- Westermann, G. E., (1981). The Upper Bajocian and Lower Bathonian (Jurassic) Ammonite faunas of



Oaxaca, Mexico and West-Tethyan affinities. *Paleontología Mexicana*, 46, 68 p.

- Westermann, G.E.G., Corona, R., y Carrasco, R., (1984). The Andean Mid-Jurassic Neuquenicas ammonite assemblage of Cualac, México, en Westermann, G.E.G. (ed.), Jurassic–Cretaceous biochronology and palaeogeography of North America. *Geological Association of Canada, Special Paper*, 27, p. 99–112.
- Zepeda-Martínez, M., Martini, M., y Solari, L., (2018). A major provenance change in sandstones from the Tezoatlán basin, southern Mexico, controlled by Jurassic, sinistral normal motion along the Salado River fault: implications for the reconstruction of Pangea. *Journal of South American Earth Science*, 86, p. 447–460.
- Zepeda-Martínez, M., Martini, M., Solari, L. A., Mendoza-Rosales, C. C., (2021). Reconstructing the tectono-sedimentary evolution of the Early–Middle Jurassic Tlaxiaco Basin in southern Mexico: new insights into the crustal attenuation history of southern North America during Pangea breakup. *Geosphere*, 17(4), 1294-1317.



Invertebrados del jurásico de Puebla, Oaxaca y Guerrero, región centro-sur de México

3

Blanca Estela Buitrón Sánchez¹ y José Carlos Jiménez López²

1. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, C.P. 04510, CDMX, México. blancab@unam.mx *
2. Instituto de Geología, Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, C.P. 04510, CDMX, México. jcjl1712@gmail.com

Resumen

En este estudio se presenta información actualizada sobre invertebrados marinos que proceden de afloramientos del Jurásico Inferior, Medio y Superior en los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca, ubicados en la región centro-sur de México.

Las asociaciones de los invertebrados están constituidas principalmente por cnidarios (corales), braquiópodos, moluscos (pelecípodos, gasterópodos, cefalópodos) y equinodermos (crinoideos, equinoideos).

El análisis de la distribución de los invertebrados permitió establecer relaciones estratigráficas con faunas de otras regiones de México (Sonora, Chihuahua, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas, Hidalgo, Veracruz), así como de diversas localidades de Estados Unidos de Norteamérica (California, Utah, Wyoming), Europa (Inglaterra, Suiza, Francia), Asia (Japón) y África (Etiopía, Kenia).

La biota sugiere condiciones ambientales diversas correspondientes a plataforma, mar epicontinental, mar abierto de profundidad variable con influjo de terrígenos, zonas transicionales como esteros, pantanos y lagunas y regiones con depósitos de sal, que se formaron durante el Jurásico en la región estudiada.

Durante el Jurásico Tardío y particularmente para el Oxfordiano gran parte del oriente y sur de México presentaba un amplio desarrollo de plataformas de agua somera con formación de barreras oolíticas en regiones alrededor de la margen occidental del proto-Golfo de México.

Palabras clave: Invertebrados, Jurásico, Estratigrafía, Centro-Sur, México.





Abstract

This study presents updated information on marine invertebrates from Lower, Middle and Upper Jurassic outcrops in the states of Puebla, Guerrero and Oaxaca, located in the central-southern region of Mexico.

The invertebrate associations mainly correspond to cnidarians (corals), brachiopods, mollusks (pelecypods, gastropods, cephalopods), and echinoderms (crinoids, echinoids).

The invertebrate distribution analysis allow us to establish stratigraphic relationships with faunas from other regions of Mexico (Sonora, Chihuahua, Nuevo León, San Luis Potosí, Zacatecas, Hidalgo, Veracruz), as well as from various locations in the United States of America (California, Utah, Wyoming), Europe (England, Switzerland, France), Asia (Japan) and Africa (Ethiopia, Kenya).

The biota suggests diverse environmental conditions corresponding to a platform, epicontinental sea, open sea of variable depth with terrigenous influence, transitional zones such as estuaries, swamps and lagoons, and regions with salt deposits, which were formed during the Jurassic in the studied region.

During the Late Jurassic and particularly for the Oxfordian, much of eastern and southern Mexico presented extensive development of shallow water platforms with formation of oolitic barriers in regions around the western margin of the proto-Gulf of Mexico.

Keywords: Invertebrate, Jurassic, Stratigraphy, Central-South, Mexico.

I. Introducción

La biota del Jurásico procedente de rocas sedimentarias marinas y continentales de la región del centro-sur de México, particularmente de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca, está constituida principalmente por plantas, microfósiles, cnidarios (corales), braquiópodos, moluscos (pelecípodos, gasterópodos, cefalópodos), equinodermos (crinoideos, equinoideos) y vertebrados. El estudio de la biota ha sido realizado por diversos autores desde el siglo XIX hasta el presente entre ellos, Felix, 1891; Félix y Lenk, 1899; Wieland, 1909, 1912, 1913, 1914-1916, 1926; Burckhardt, 1927, 1930; Erben, 1956; Ochoterena, 1960, 1963; Alencáster, 1963, 1986; Alencáster y Buitrón, 1965; Silva-Pineda, 1978, 1984, 1990; Westermann, 1981; Silva-Pineda et al., 1984; Silva y Arambarri, 1991; Silva Pineda, et al., 2011, Velasco de León et al., 2012.

Durante el Jurásico, gran parte de la región centro-sur de México se encontraba inundada por el mar, con algunas partes emergidas en las que se desarrollaron bosques de coníferas, cicadofitas y helechos entre otras plantas, así como se ha documentado la existencia de diversos grupos de reptiles entre ellos dinosaurios terópodos y saurópodos (Fastovsky *et al.*, 1995; Ferrusquía *et al.*, 1995).



En esta área se ha documentado la existencia de algunas regiones someras de profundidad variable que formaron lagunas o pantanos con sal, yeso y anhidrita, en tanto que en las regiones más profundas se formaron depósitos principalmente de lutita y caliza con predominancia de los moluscos.

II. Consideraciones sobre la estratigrafía y las asociaciones fósiles de invertebrados de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca

En los siguientes apartados se presenta la información relacionada con las unidades estratigráficas y la composición biótica de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca (Figs. 1-3).

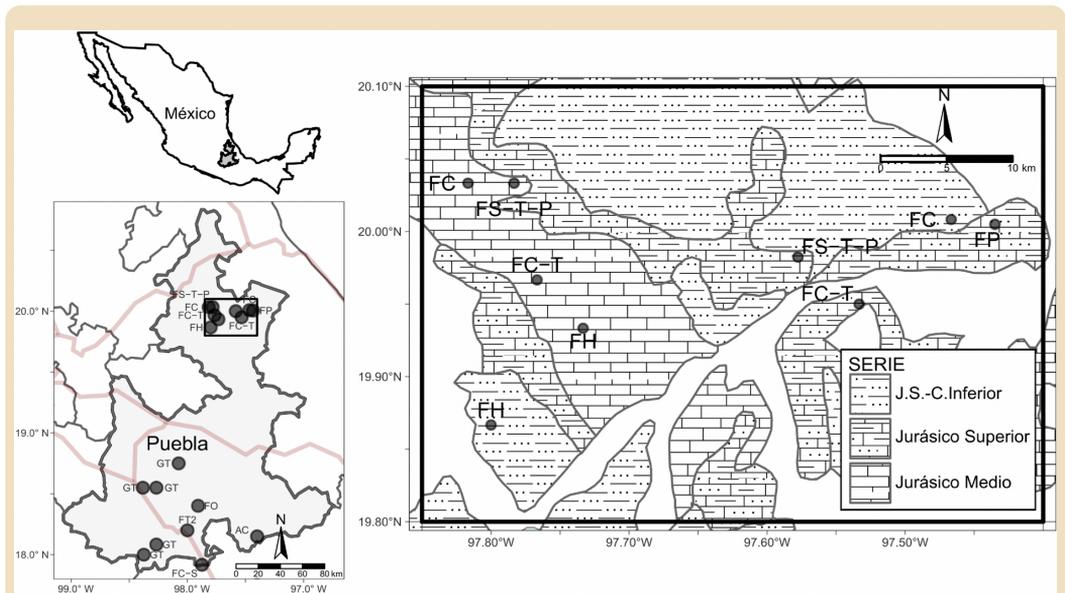


Figura 1. Mapa de localización de las unidades estratigráficas del Jurásico en Puebla. Abreviaturas: AC: Arenisca Coatepec; FC: Formación Cahuasas; FH: Formación Huayacocotla; FO: Formación Otlaltepec; FP: Formación Pimienta; FT2: Formación Tecomazúchil; FC-T: Formaciones Cahuasas-Tenexcate; FS-T-P: Formaciones Santiago, Tamán y Pimienta; GT: Grupo Tecocoyunca.

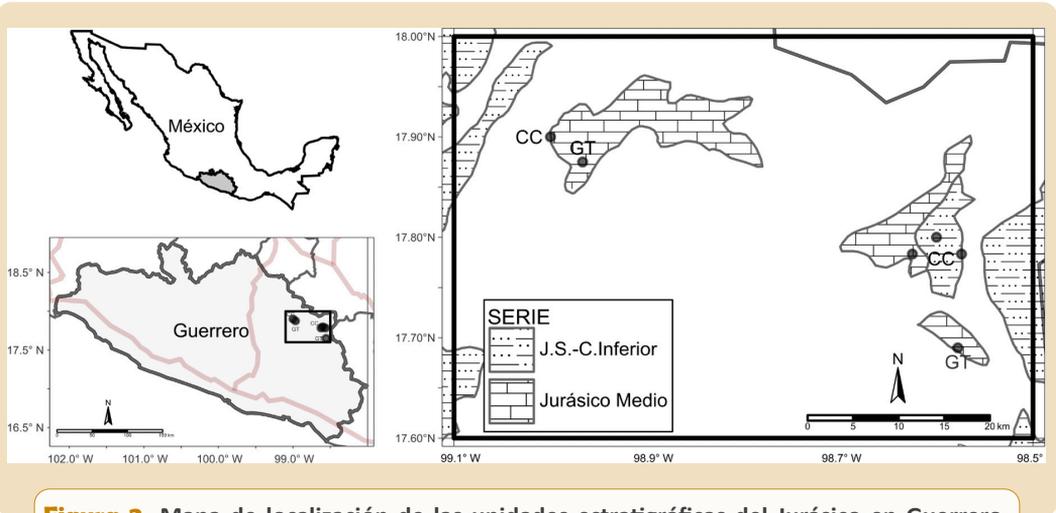


Figura 2. Mapa de localización de las unidades estratigráficas del Jurásico en Guerrero. Abreviaturas: CC: Conglomerado Cualac; GT: Grupo Tecocoyunca.

1. Estado de Puebla

De acuerdo con Morán-Zenteno et al. (1993) en Puebla existen varias unidades litoestratigráficas entre ellas, el conglomerado Peña Colorada (unidad informal) del Jurásico Inferior-Medio (¿Toarciense-Aaleniano?), las unidades Tepexic y Yucuñuti del Jurásico Medio (Bathoniano Superior-Calloviano); Otlaltepec, Caliza Chimeco, Mapache y Tepexilotla del Jurásico Superior (Oxfordiano-Tithoniano). En las formaciones antes mencionadas se presenta litología variada conformada por intercalaciones de conglomerados, calcarenita, caliza, caliza arcillosa y caliza conglomerática.

En la región norte de Puebla se encuentran afloramientos de la Formación Tepexic del Jurásico Medio. En esta unidad se tiene registro de pelecípodos (*Ostrea*, *Liogryphaea*, *Gryphaea*) y amonites (*Neuqueniceras*, *Reineckeia*) (Erben, 1956; Cantú-Chapa, 1971; Silva-Pineda y Buitrón, 1999) que vivieron en un ambiente transicional de plataforma somera con desarrollo de bancos oolíticos y estratificación ondulosa, típicos de zonas litorales, con cambio a ambiente más profundo debido a una importante transgresión relacionada con la apertura del Golfo de México (Cantú-Chapa, 1971; Aguayo-Camargo, 1977; Ochoa-Camarillo et al., 1998).

En Mazatepec existen afloramientos del Jurásico Superior de la Formación Pimienta con registro considerable de amonites que conforman asociaciones del Jurásico Superior (Tithoniano), entre ellas la Zona Semiforme/Verruciferum (*Butticeras butti*, *B. antilleanum*, *Pseudolissoceras* aff. *bavaricum*); la Zona Burckhardticerias (*Subdichotomiceras* gr.

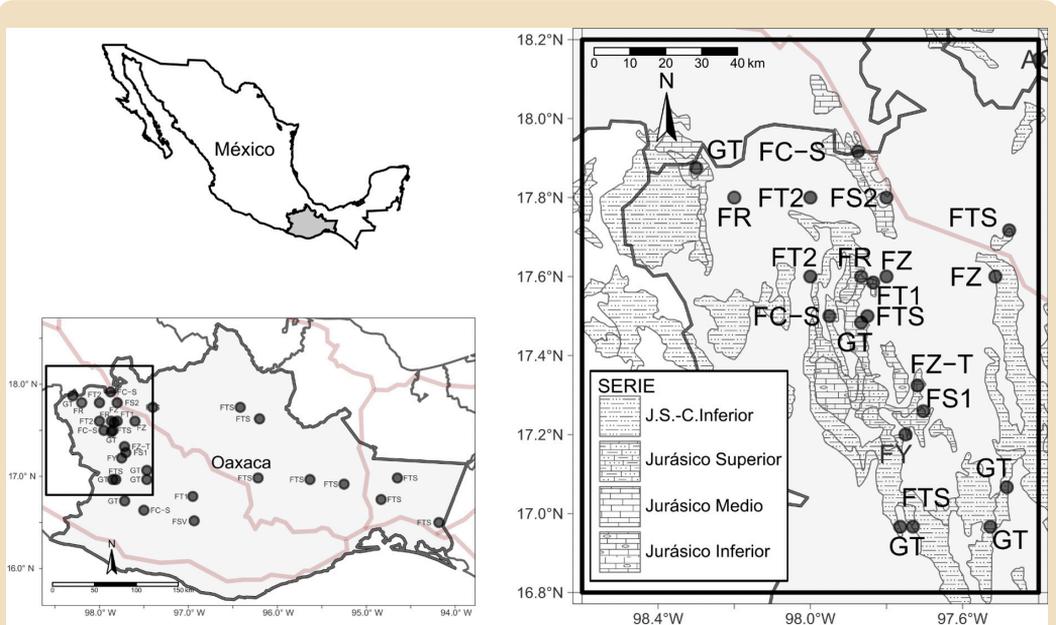


Figura 3. Mapa de localización de las unidades estratigráficas del Jurásico en Oaxaca. Abreviaturas: FC: Formación Cahuassas; FR: Formación Rosario; FS1: Formación Sabinal; FSV: Formación Sola de Vega; FT1: Formación Taberna; FTS: Formación Todos Santos; FZ: Formación Zorrillo; FC-T: Formaciones Cahuassas-Tenexcate; FC-S: Formaciones Chimeco-Sabinal; FZ-T: Formaciones Zorrillo-Taberna Indiferenciadas; FY: Formación Yucuñuti; GT: Grupo Tecocoyunca.

pseudocolubrinus, *Parapallascieras* sp., *Paraglochiceras* sp. 2 sensu López-Caballero, 2006) y Zona Simplisphinctes (*Mazatepites arredondense*, *Mazatepites* sp., *Micracanthoceras* (*Corongoceras*) gr. *lotenoense*, *M. (C.)* cf. *fillicostatium*, *Suarites floreslopezi*, *S. bituberculatum* y *Wichmanniceras* cf. *hernandense*), pelecípodos (*Aulacomyella neogae*, *Lucina potosina*, *Astarte*, *Posidonia*), correlacionables con especies europeas de amonites (Cantú-Chapa, 1968, 1980, 1982; López-Caballero, 2006), (Fig. 1).

También para el Jurásico Superior las asociaciones faunísticas de invertebrados incluyen braquiópodos (*Parathyridina mexicana*, *Rhynchonella arellanoi*), gasterópodos (*Harpagodes oceani*, *Purpuroidea acatlana*, *Trachynerita nodilirata*), pelecípodos (*Anatina* sp., *Astarte posticalva*, *A. ajuriana*, *Arctica coteri*, *Eomyodon microphyes*, *Gryphaea mexicana*, *Modiola maloniana*, *Myophorella* (*Myophorella*) *sologureli*, *Lima comatulicosta*, *Lucina potosina*, *L. balmensis*, *Parallelodon* (*Grammatodon*) *montanayensis*, *Pholadomya filicula*, *P. hemicardia*, *P. protei*, *Pinna*



quadrifrons, *Pleuromya incostans*, *Tancredia autissiodorensis*, *Tapes cuneovatus*, *Unicardium excentricus*), amonites (*Decipia* sp., *Idoceras* sp., *Neuquenicerias* y *Reineckeia*) y equinoideos (*Cidaris submarginata*) que se desarrollaron en ambientes marinos diversos en regiones someras y marinas restringidas con formación de anhidrita y yeso, ambientes continentales transicionales de afluentes o lagunas y facies de plataforma (Erben, 1956; Mena-Rojas, 1960; Ochoterena, 1960; Bonet y Carrillo-Bravo, 1961; Alencáster y Buitrón, 1965; Pérez-Ibargüengoitia et al., 1965; PEMEX, 1988. Ortega-Guerrero; 1989; Mendoza-Rosales et al., 2013).

2. Estado de Guerrero

En el estado de Guerrero las rocas del Triásico-Jurásico incluyen al esquisto Tejupilco y la formación Soyamichel (ambas unidades informales). El esquisto Tejupilco es una unidad altamente deformada con rocas pelíticas, esquistos, pizarras de estructura compacta, foliada y caliza recristalizada (Flores et al., 1996; Montiel-Escobar et al., 1998) que se desarrolló en un ambiente tectónico de arco intraoceánico con elementos de contaminación cortical y sustrato síalico, en una zona de subducción con polaridad hacia el poniente que conformó el basamento pre-Cretácico del Terreno Guerrero (Elías-Herrera, 2004; Martini, 2008). Con respecto a la formación Soyamichel, se considera que está relacionada a una cuenca caracterizada por zonas locales de alta energía y calizas depositadas por precipitación química y con solamente un registro de belemnites de probable edad jurásica (Yáñez-García, 1977).

Para el Jurásico Inferior-Medio del estado de Guerrero se han descrito las formaciones Rosario y Conglomerado Cualac (Grupo Consuelo). La Formación Rosario está conformada por litología siliciclástica con coquina de pelecípodos del género *Ostrea* (Erben, 1956). El Conglomerado Cualac consiste en roca siliciclástica, esquisto sericítico y cuarcita casi pura, con componentes guijarrosos de cuarzo lechoso, mica-esquisto y gneis (Waitz, en Burckhardt, 1927, Guzmán, 1950; Corona-Esquivel, 1978, 1983). Ambas formaciones se consideran depositadas en ambiente continental y, particularmente, la Formación Rosario representa facies de relleno del Aulacógeno de Huayacocotla, con desarrollo de ambientes palustres y de llanuras de inundación (Arambarri-Reyna y Silva-Pineda, 1987; PEMEX, 1988) en tanto que el conglomerado Cualac se ha relacionado a ambiente fluvial (Erben, 1956).

Respecto al Jurásico Medio de Guerrero, particularmente con edades del Bajociano al Calloviano, se presentan las formaciones Piedra Hueca, Zorrillo, Taberna, Otatera, Simón y Yucuñuti, cuyas localidades tipo se encuentran entre Cualac y Huamuxtlán. Las unidades están conformadas principalmente por arenisca con restos de plantas continentales, margas con braquiópodos, gasterópodos, pelecípodos y caliza margosa con amonites (Burckhardt, 1927; Erben, 1956).



Particularmente, sobre las formaciones Zorrillo y Taberna se ha interpretado que su depósito fue en un ambiente costero fluvial con probable desarrollo de complejo deltaico (Carrasco-Ramírez, 1981), aunque también se ha propuesto el desarrollo de estas unidades en un ambiente de cuenca con condiciones reductoras debido a la presencia de pelitas rojizas y amarillentas (Cárdenas-López, 1986). Los invertebrados que se han encontrado en la Formación Taberna están representados principalmente por pelecípodos (*Trigonia*) y amonites de las especies *Dactylioceras*, *Leptosphinctes*, *Oppelia*, *Parastrenoceras mixteca*, *P. mixteca mixteca*, *P. mixteca zapoteca*, *P. oaxacanum* y *P. tlaxiacense*, *Phaulostephanus burckhardti*, *Stephanoceras*, *Subcollina lucretia* y *Stephanosphinctes buitroni* (Erben, 1956; Ochoterena, 1963; Westermann, 1981; Sandoval y Westermann, 1986).

Con relación al Jurásico Superior en el estado de Guerrero, se tiene registro estratigráfico correspondiente a la Formación Angao, cuya edad de depósito comprende del Jurásico Superior (Kimmeridgiano) al Cretácico Inferior (Valanginiano) y consiste en una sucesión clástica compuesta principalmente de arenisca con textura gradada de gruesa a fina, lutita y conglomerado con guijas de caliza, cuarzo, esquisto y filitas, ocasionalmente conglomerado polimíctico con algunos depósitos volcanoclásticos con tobas riolítico-dacíticas de estructura almohadillada, traquitas y traquibasaltos (Pantoja-Alor, 1959, 1990; Campa, 1978; Campa et al., 1981, Montiel-Escobar et al., 1998; Guerreiro-Suastegui, 1997; Morales-Gámez, 2005; Martini, 2008).

El registro fósil de la Formación Angao incluye fósiles del Jurásico Superior al Cretácico Inferior correspondientes a pelecípodos (*Exogyra potosina*, *Gervilla* sp.), amonites (*Ancycloceras* sp., *Micracanthoceras* sp., *Taraisites camachoensis*, *Wichmanniceras* sp.), y microbiota conformada por calpionélidos (*Calpionella alpina* y *C. elliptica*) y radiolarios asociados a bioclastos de crinoideos, briozoarios y braquiópodos (Pantoja-Alor, 1959; Guerrero-Suastegui, 1997; PEMEX, 1988; Montiel-Escobar et al., 1998; Ramírez-Garza, 2007), (Figs. 2, 4).

3. Estado de Oaxaca

El Jurásico de Oaxaca se encuentra relativamente bien representado por las formaciones Rosario del Jurásico Inferior-Medio (Pliensbachiano-Bajociano); Otatera, Taberna (unidad informal), Tecamazúchil del Jurásico Medio (Bajociano-Calloviano); caliza con *Cidaris* (unidad informal), Sola de Vega y La Victoria, del Jurásico Superior-Cretácico Inferior (Oxfordiano-Aptiano). Estas formaciones están conformadas por alternancia de arenisca de grano fino a medio, lutita, limolita, caliza y margas; algunos estratos de caliza tienen textura tipo wackestone, wackestone limoso o packstone con bioclastos e intraclastos (radiolarios y oncolitos) y pellets.



ERATEMA	SISTEMA	SERIE	Olinalá-Huamixtlán (Corona-Esquivel, 1983, 1985; Flores <i>et al.</i> , 1982)	Petalcingo (Pérez-Ibargüengoitia, <i>et al.</i> , 1965)	Ixcaquixtla-Totaltepec (Ortega-Guerrero, 1989)	Tezoatlán (Erben, 1956; Morán-Zenteno, 1987)	Los Reyes Metzontla-San Luis Atlotitlán (Ortega-Gutiérrez, en Morán-Zenteno, 1987)	
MESOZOICO	SUPERIOR	Tithoniano	Grupo Tecocoyunca	Formación Mapache	Unidad Otlattepec	Formación Innominada (Grupo Sabinal?)	Formación Tecamazúchil	
		Kimmeridgiano						
		Oxfordiano						
	MEDIO	Calloviano		Formación Chimeco		Unidad Piedra hueca		Caliza con <i>Cidaris</i>
		Batoniano						G. Tecocoyunca S. (F. Otatera, Yucuñuti)
		Bajociano		Formación Tecamazúchil				G. Tecocoyunca I. (F. Zorrillo, Taberna, Simón)
	Aaleniano	Conglomerado Cualac	Conglomerado Cualac					
	INFERIOR	Toarciano	Conglomerado Cualac	Unidad Piedra hueca	Conglomerado Cualac			
		Pliensbachiano						
		Sinemuriano						
		Hatagiano						

Figura 4. Correlación de unidades estratigráficas en Oaxaca, correspondientes a la parte norte del Terreno Guerrero (modificada de Ortega-Guerrero, 1989).

Particularmente, la Formación Rosario está constituida por arenisca de grano medio a fino, limolita y lodolita con coloraciones gris, café-rojiza y café-amarillenta con conglomerados intercalados y horizontes de carbón (Erben, 1956; Guillén-Ramos, 1981). En esta unidad se presentan pelecípodos (*Ostrea*) y una amplia diversidad de plantas, entre ellas *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Williamsonia*, *Ptilophyllum*, *Stangerites*, *Trigonocarpus*, *Rhabdocarpus*, *Pelourdea*, *Araucarioxylon*, *Cycadolepsis*, *Cladophlebis*, *Coniopteris*, *Dicksonia*, *Piazopteris*, *Araucarioxylon*, *Anomozamites*, *Macrotaeniopteris*, *Mexiglossa varia*, *Pelourdia* sp., *Piazopteris*, de ambiente continental palustre (Ham Wong, 1982), que se desarrollaron en llanuras de inundación (Wieland, 1909, 1912, 1913, 1914-1916, 1926; Erben, 1956; Silva-Pineda, 1978, 1984, 1990; Person y Delevoryas, 1982, Silva-Pineda et al., 1984; Morán-Zenteno, 1987; Silva-Pineda et al., 2011; Velasco de León et al., 2012).

En la región centro-este de Oaxaca, se encuentran también afloramientos correspondientes al Grupo Tecocoyunca conformado por una secuencia de arenisca, lutita, limolita, lutita carbonosa y caliza la cual incluye a las Formaciones Zorrillo, Taberna, Simón, Otatera y Yucuñuti (Erben, 1956).



La Formación Yucuñuti tiene un espesor aproximado de 800 m en el área del río Ñumí e incluye biota continental con plantas cicadofitas y filicales (*Zamites oaxacensis*, *Z. lucerensis*, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, *Ptilophyllum acutifolium*) y marina conformada por pelecípodos (*Lucina* cf. *L. bellona*, *Vaugonia* (*Vaugonia*) *costata-mexicana*, *Trigonia* (*Indotrigonia*) *impresa*, *Eocallista imlayi*, *Crenotrapezium hayami*, *Lima* (*Plagiostoma*) sp., *Gryphaea mexicana*); algunas de estas especies se han descrito también para las regiones de Chalcatongo, Cerro La Virgen, El Rosario, Tezoatlán, Mixtepec, Yucuquimi, San Andrés Yutatío, en Oaxaca y en la región de Cualac, Guerrero (Félix, 1891; Alencáster, 1963; Ferrusquía-Villafranca, 1976; Silva-Pineda, 1990; Silva-Pineda y Arambarri, 1991; Carrasco-Ramírez, 2003; Carrasco-Ramírez et al., 2016).

Carrasco et al. (2016) infirieron para el Grupo Tecocoyunca ambientes de depósito con base en análisis estratigráficos, sedimentológicos y mineralógicos. Para la “Unidad” Zorrillo/Taberna sugirieron la generación de condiciones reductoras y una transición entre ambiente marino con aporte fluvial y pasividad tectónica. Acerca de la Formación Simón consideraron la presencia de sedimentos de playa con influjo de materiales metamorfizados. Para la Formación Otatera sugieren el desarrollo de una zona marina somera con aporte esporádico de materiales terrígenos y fases de sepultamiento continuo que dieron lugar al desarrollo de coquinas. Para la Formación Yucuñuti consideraron el establecimiento de condiciones marinas someras en zona de planicie, con agua estancada y aporte de materiales ígneos y metamórficos provenientes de un área fuente relativamente lejana.

Particularmente, Alencáster (1963), indica para afloramientos de la Formación Otatera, en la región noroeste de Oaxaca, la presencia de pelecípodos de las especies *Crenotrapezium hayami* y *Eocallista imlayi* con una edad del Bathoniano Superior asociados con amonites de la especie *Epistrenoceras paracontrarium* (Burckhardt, 1927).

La Formación Yucuñuti, con localidad tipo en el Arroyo de Yucuñuti, en Tezoatlán, Oaxaca, está constituida por caliza, caliza margosa, lutita, concreciones calcáreas y coquinas de *Gryphaea*, así como la existencia de otros pelecípodos de los géneros, *Volsella*, *Mytilus*, *Inoceramus*, *Lima*, *Lucina*, *Vaugonia*, *Astarte*, *Eomiodon*, *Anisocardia*, *Isocardia*, *Unicardium*, *Corbula*, y *Pholadomya* con asociación y gasterópodos y amonites del Calloviano (Erben, 1956; Alencáster, 1963; Carrasco-Ramírez, 2003; Carrasco-Ramírez et al., 2016). Algunos de estos registros se han citado para Europa (Inglaterra, Suiza, Francia), Asia (Japón) y África (Etiopía, Kenia) (Alencáster, 1963).

La caliza con *Cidaris*, del Jurásico Superior, se considera con relevancia bioestratigráfica y paleogeográfica. Esta unidad consiste en caliza cristalina, lutita, lutita calcárea, calcarenita, biomicrita y biomicrita con intraclastos y numerosos equinoideos de las especies *Cidaris submarginata*, *C. florigemma*, *Cidaris* cf., *C. baloensis*, *C. bradfordensis*, *C. florigema*, *Polycyphus delongchompsi*, *Pedina* (*P.*) *sublaevis*, *Heterosalenia tlaxiacensis*, *Pseudocidaris* cf. *P. quenstedti*,



Acrocidaris nobilis y *Stomechinus semiplacenta*, *Pseudodiadema*, pelecípodos de las especies *Astarte microphyes*, *Gryphaea mexicana*, *Lima comatulicosta*, *Lima (Plagiostoma) sp.*, *Ostrea sp.*, *Trigonia sologureni*, y *Exogyra spiralis*, *Exogyra cf. E. trychodes*, *E. subplicifera*, *E. ptychodes* y braquiópodos de las especies *Parathyridina mexicana*, *P. mexicaria quadriplicata*, *Rhynchonella sp.*, *Sellithyris subsella*, *Animonithyris dorenbergi*. (Erben, 1956; Buitrón, 1970; Carrasco-Ramírez et al., 2016) (Figs. 3, 4).

III. Consideraciones paleoecológicas y paleogeográficas

Con relación a la historia paleogeográfica del sur de México, existen diversas interpretaciones que incluyen modelos sobre la evolución tectónica durante este período (Centeno-García y Silva-Romo, 1997; Keppie, 2004) así como estudios regionales sobre el marco tectónico durante la formación del Golfo de México y del Caribe. En estos estudios se ha propuesto el desplazamiento de la Península de Yucatán, la cual formaba un bloque que cambió de posición hasta su configuración actual. Además, en el oeste del territorio nacional se encontraba un arco de islas, cuya actividad alteró la superficie mediante la formación de pliegues y sistemas de fallas y la intrusión de cuerpos de granito (Goldhammer, 1999; Pindell et al., 2006; Padilla y Sánchez, 2007).

Santillán (1936) presenta el esquema estratigráfico-sedimentológico en el que menciona registros dispersos que formaron masas montañosas en el poniente, centro y sur del territorio nacional. El autor indica que para el Jurásico temprano se tienen registros en Sonora, Hidalgo, Oaxaca, Puebla y Veracruz con macro y microbiota representada en diversos afloramientos conformados por lutitas del Jurásico Inferior (Liásico), lutitas y carbonatos de coloraciones claras y oscuras hacia el centro de México (región de Huauchinango, Puebla), además menciona la existencia de intercalaciones de lutita y arenisca de grano fino en el noroeste en la región de Altar y Magdalena, Sonora. A esta interpretación se puede sumar para la región centro-sur de México el desarrollo de una cuenca carbonosa en la región de Tlaxiaco, representada por depósitos de arenisca, lutita y lodolita carbonosa con formación de coquinas de pelecípodos (*Ostrea sp.*) y zonas con biohermas de la Formación Rosario hacia el noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero (Erben, 1956; Lázaro-Lárrabe y Cárdenas, 1982; Morán-Zenteno, 1987, Morán-Zenteno et al., 1993) y cuyos sedimentos se encuentran subyacentes al conglomerado Cualac del Jurásico Medio.

Santillán (1936) menciona que el Jurásico Medio ha sido identificado en el municipio de Cualac, Guerrero y en pequeñas áreas de Oaxaca, donde se presentan afloramientos de caliza y marga oscura con braquiópodos y bivalvos. López-Ramos (1981) indica para el Jurásico Medio, especialmente en el intervalo Bajociano-Calloviano, que parte importante del territorio experimentó un levantamiento ya iniciado desde el Jurásico temprano con algunas regiones



marinas y con la formación de zonas con posibles capas rojas hacia la región de Todos Santos, Chiapas, en el sureste de México. López-Ramos (*op. cit.*) enfatiza el hecho de que muchas de las localidades del sureste de Puebla y noreste de Oaxaca contienen fósiles de plantas continentales con algunos depósitos de fósiles marinos provenientes de las cercanías de Rosario, Oaxaca y Zacatlán, Puebla. Morán-Zenteno (1987) propone como registro importante para el centro de México, a los depósitos representados por el Grupo Tecocoyunca conformado de manera general por carbonatos marinos y continentales, con fósiles de plantas y amonites que indican algunas regresiones e invasiones marinas.

Con relación al Jurásico tardío, Santillán (1936) destaca que este período está bastante más representado en afloramientos de Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí, Oaxaca, Puebla y Veracruz. Algunas localidades con relevancia estratigráfica corresponden a los afloramientos de arenisca y marga deleznales en Sierra de Catorce, San Luis Postosí y afloramientos con caliza gris compacta, con ejemplares de *Nerinea*, en el distrito minero entre Mazapil y Concepción del Oro, en Zacatecas. También se encuentran afloramientos de arenisca, cuarcita y marga en San Pedro del Gallo, Durango y en localidades hacia el sur de México en Tlaxiaco, Oaxaca y San José Chapultepec, Tutotepec y Ometepec, Puebla.

Registros del Jurásico Superior (Oxfordiano-Kimmeridgiano) con importancia estratigráfica corresponden a las unidades de origen marino, Caliza con *Cidaris*, Chimeco y Mapache, localizadas al sur de Puebla. La Caliza con *Cidaris* presenta un registro fósil conformado por diversos invertebrados entre ellos, braquiópodos, moluscos y equinoideos. Los afloramientos de la Caliza Chimeco contienen corales, pelecípodos y pistas de gusanos (Buitrón-Sánchez 1964, 1970; Pérez-Ibargüengoitia et al., 1965; Morán-Zenteno, 1987). La Formación Mapache contiene abundantes pelecípodos, gasterópodos, corales del género *Isastrea* y braquiópodos de la especie *Rhynchonella arellanoi* (Buitrón-Sánchez, 1964; Pérez-Ibargüengoitia et al., 1965). Ortega-Gutiérrez (1970) propone que algunos niveles son correlacionables con la Sierra de Santa Rosa, al noreste del municipio de Santiago Chazumba, Oaxaca.

Cabe señalar la presencia de zonas marinas depositadas durante el Jurásico tardío (Kimmeridgiano-Tithoniano), en particular, la formación Sabinal (unidad informal) que constituye el registro sedimentario de un mar con condiciones reductoras. En esta unidad se presenta una gran cantidad de materia orgánica y el contenido fosilífero está constituido por amonites (*Subplanites*, *Ataxioceras* e *Idoceras*) preservados en caliza con textura mudstone y wackestone arcilloso, así como marga y lutita bituminosa (Ham-Wong, 1981 en Meneses-Rocha et al., 1994; López-Ticha, 1985).

Varios autores concuerdan que durante el Jurásico tardío y particularmente en el Oxfordiano, gran parte del oriente y sur de México presentaba un amplio desarrollo de plataformas de agua somera con formación de barreras oolíticas de borde de plataforma en regiones del margen occidental



del proto-Golfo de México. Los depósitos característicos de estas regiones están conformados por lutita y carbonato con intercalaciones de caliza arcillosa a manera de bandas concéntricas bien definidas y con zonas emergidas de basamento que conformaron áreas fuente de sedimentos (Salvador, 1987, 1991a, 1991b, 1991c, Winker y Buffler, 1988, Williams-Rojas y Hurley, 2001; Padilla y Sánchez, 2007).

Iv. Conclusiones

Los invertebrados del Jurásico Inferior, Medio y Superior procedentes de afloramientos, marinos de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca, México corresponden a cnidarios (corales), braquiópodos, moluscos (pelecípodos, gasterópodos, cefalópodos) y equinodermos (crinoideos, equinoideos). Las asociaciones faunísticas denotan relaciones estratigráficas con otras regiones de México, Estados Unidos de Norteamérica Europa, Asia y África.

La revisión estratigráfica y sedimentológica, en conjunto con la biota, sugiere zonas marinas de profundidad variable y ambientes transicionales desarrolladas durante el Jurásico en la región estudiada. Particularmente, para el Oxfordiano, se ha indicado que gran parte del oriente y sur de México presentaba un amplio desarrollo de plataformas de agua somera con formación de barreras oolíticas en regiones alrededor de la margen occidental del proto-Golfo de México.

Bibliografía

- Aguayo-Camargo, J. E., 1977. Sedimentación y diagénesis de la Formación "Chipoco" (Jurásico Superior) en afloramientos de Estado de Hidalgo y San Luis Potosí. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 9 (2), pp. 11-37.
- Alencáster, G., 1963. Pelecípodos del Jurásico Medio del noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero. *Paleontología Mexicana*, 15, 52 p.
- Alencáster, G., 1986. Moluscos fósiles de México. *Memoria de la II Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología*, UNAM, Facultad de Ciencias, pp. 296-323.
- Alencáster, G., Buitrón-Sánchez, B. E., 1965. Fauna del Jurásico Superior de la región de Petlalcingo, estado de Puebla, *Paleontología Mexicana*, 21, parte II, 1-23, 14.
- Arambarri-Reyna, G., Silva-Pineda, A., 1987. Flora Fósil de la región de Yucuquimi, Oaxaca (Formación Rosario). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 1 (1), pp. 55-74.



- Bonet y Carrillo-Bravo, 1961. Sobre la llamada Formación Patoltecoya. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 13 (7-8), pp. 259-268.
- Buitrón-Sánchez, B. E., 1964. *Moluscos del Jurásico Superior de la región de Petlalcingo-Acatlán, estado de Puebla*. [Tesis de pregrado]. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Ciudad de México, México.
- Buitrón-Sánchez, B. E., 1970. Equinoides del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de Tlaxiaco, Oaxaca, p. 154-163 *Libro Guía de la Excursión México-Oaxaca*. 190 p, Sociedad Geológica Mexicana (Ed.).
- Burckhardt, C., 1927. Cefalópodos del Jurásico Medio de Oaxaca y Guerrero. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 47, 108 p.
- Burckhardt, C., 1930. Etude Synthétique sur le Mésozoïque Mexicain. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 49-50, 289 p.
- Campa, M. F., 1978. La evolución tectónica de Tierra Caliente, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 2, pp. 52-64.
- Campa, M. F., Ramírez, J., Coney, P. J., 1981. Conjuntos estratotectónicos de la Sierra Madre del Sur, región comprendida entre los estados Guerrero, Michoacán, México y Morelos. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 42 (1-2), pp. 46-67.
- Cantú-Chapa, A., 1968. El límite Jurásico-Cretácico en Mazatepec, Puebla (México). *Ingeniería Petrolera*, 8 (2), pp. 5-26.
- Cantú, Chapa, A., 1971. La Serie Huasteca (Jurásico Medio-Superior) del Centro Este de México. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 3, pp. 17-40.
- Cantú-Chapa, A., 1980. El límite Jurásico-Cretácico en México, pp. 177-184. *Actas de II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Asociación Paleontológica Argentina.
- Cantú-Chapa, A. 1982. The Jurassic-Cretaceous boundary in the subsurface of Eastern Mexico. *Journal of Petroleum Geology*, 4 (3), pp. 311-318.
- Cárdenas-López, J. G., 1986. *Prospección por carbón en la Cuenca Carbonífera de Cualac en el Estado de Guerrero: San Luís Potosí, S.L.P.* [Tesis de pregrado]. Universidad Autónoma de San Luís Potosí, Escuela de Ingeniería, 41 p.
- Carrasco-Ramírez, R. S., 1981. *Geología Jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca*. [Tesis de maestría]. México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 105 p.
- Carrasco-Ramírez, R. S., 2003. Los ammonites del Caloviano de la región Mixteca, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 56 (1), pp. 42-55.



- Carrasco-Ramírez, R. S., Ferrusquía-Villafranca, I., Buitrón-Sánchez, B. E., Ruíz-González, J., 2016. Litoestratigrafía del Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio) en el área del Río Ñumí (cerca de Tlaxiaco), Oaxaca y consideraciones sobre la distribución regional de su biota. *Revista Geológica de América Central*, 55, pp. 115-136. DOI: 10.15517/rgac.v55i0.27067
- Centeno-García, E., Silva-Romo, G., 1997. Proterogenesis and tectonic evolution of central Mexico during Triassic-Jurassic time. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14 (2), pp. 244-260.
- Corona-Esquivel, R., 1978. Estudio geológico de los depósitos carboníferos de la porción noreste del Estado de Guerrero: Chilpancingo, Gro., México, *Consejo de Recursos Minerales, Archivo Técnico*, 120221, 23 p.
- Corona-Esquivel, R., 1983. Estratigrafía de la región de Olinalá-Tecocoyunca, Noreste del Estado de Guerrero. *Revista del Instituto de Geología*, 5 (1), pp. 17-24.
- Elías-Herrera, M., 2004. *Geología precenozoica de la región de Tejupilco, Estado de México y sus implicaciones tectónicas*. [Tesis de doctorado]. Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, 201 p.
- Erben, H. K., 1956. El Jurásico Medio y el Caloviano de México: México, *Congreso Geológico Internacional, 20 a Sesiones*, 104 p.
- Fastovsky D. E., Clark, J., Strater, N., Montellano, M., Hernández, R., Hopson, J.A., 1995. Depositional environments of a Middle Jurassic terrestrial vertebrate assemblage, Huizachal Canyon, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15, pp. 561-575.
- Félix, J., 1891. Versteinerungen aus der Mexicanischen Jura und Kreide Formation. *Palaeontographica*, 37, 140-199.
- Felix, J., Lenk, H., 1899. Beiträge zur Geologie und Paläontologie des Republik Mexico. Stuttgart, *Schweizerbert*, 1, 114 p.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1976. Estudios geológico-paleontológicos en la región Mixteca, Pt. 1: Geología del Área Tamazulapan-Teposcolula-Yanhuitlán Mixteca Alta, estado de Oaxaca, México. Universidad Nacional Autónoma de México, *Boletín del Instituto de Geología*, 97, 160 p.
- Ferrusquía-Villafranca I., Jiménez-Hidalgo E., Bravo-Cuevas, V., 1995. Jurassic and Cretaceous dinosaur footprints from Mexico; additions and revisions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (Supplement 3), 28 A.
- Flores, J., De la Teja-Segura, M. A., Salazar-Reyes, J., 1996. Informe final complementario a la cartografía geológico-minera y geoquímica escala 1:50 000, Carta Tejupilco de Hidalgo clave E14-A56, estado de México. Pachuca, Hidalgo, *Consejo de Recursos Minerales, informe técnico*, 145 p.



- Goldhammer, R. K., 1999. Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of northeast Mexico. *Geological Society of America Special Paper*, 340, 58 p.
- Guerrero-Suástegui, M., 1997. *Depositional history and sedimentary petrology of the Huetamo sequence, Southwestern Mexico*. [Master Thesis]. Department of Geological Sciences, Faculty of the Graduate School of University of Texas, El Paso, Texas, U.S.A. 120 p.
- Guillén-Ramos, O. E., 1981. *Estudio geológico-radiométrico de exploración por uranio en el área de Tlaxiaco, estado de Oaxaca*. [Tesis de pregrado]. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, 68 p.
- Guzmán, E. J., 1950. Geología del noreste de Guerrero. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 2 (2), pp. 95-156.
- Ham-Wong, 1982. Prospecto Chalcatongo, Brigada 13, PEMEX, Informe inédito.
- Keppie, J. D., 2004. Terrains of Mexico Revisited: A 1.3 Billion Year Odyssey. *International Geology Review*, 46, pp. 765-794.
- Lázaro-Lárrabe, J. L., Cárdenas, J. G., 1982. Cuenca carbonífera jurásica del noreste del Estado de Guerrero: Chilpancingo, Guerrero, México. *Consejo de Recursos Minerales, Archivo Técnico, SIGMA-CRM TI 120139*, 79 p.
- López-Caballero, G. I., 2006. *Estudio bioestratigráfico de la fauna de ammonites del Jurásico Superior del área de Mazatepec, Puebla*. [Tesis de pregrado]. Ciudad de México, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 142 p.
- López-Ramos, E., 1981. Paleogeografía y tectónica del Mesozoico en México. Universidad Nacional Autónoma de México. *Boletín del Instituto de Geología*, 5 (2), pp. 158-177.
- López-Ticha, D., 1985. Revisión de la estratigrafía y potencial petrolero de la Cuenca de Tlaxiaco, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 37 (1), pp. 49-92.
- Martini M., 2008. *Estratigrafía, deformación y magmatismo de la región comprendida entre Huetamo y Zihuatanejo (Michoacán, México): implicaciones para la evolución tectónica del sur de México durante el Cretácico y el terciario temprano*. [Tesis de doctorado]. Juriquilla, Querétaro, Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 256 p.
- Mena-Rojas, 1960. El Jurásico marino de la región de Córdoba. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 12 (7-8), 45 p.
- Meneses-Rocha, J.J., Monroy-Aduello, M.A., Gómez-Chavarría, J.C., 1994. Bosquejo paleogeográfico y tectónico del sur de México durante el Mesozoico. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 44 (2), pp. 18-45.



- Mendoza-Rosales, C. C., Centeno-García, Rodríguez-Otero, M., 2013. La Formación Chivillas en Tehuacán, Puebla, México: definición, análisis de facies y procedencia. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65 (3), pp. 457-480.
- Montiel-Escobar, J. E., Librado-Flores, J., Salazar-Reyes, J., Sánchez-Garrido, E., Bustamante-García, J., 1998. *Informe final complementario a la cartografía geológico-minera y geoquímica de la Carta Morelia (E14-1) escala 1:250 000*. Pachuca, Hidalgo, Consejo de Recursos Minerales, informe técnico, 152 p.
- Morales-Gámez, M., 2005. Geología Estructural del Sistema de Fallas Transcurrentes Postcretácico de la región de Tiquicheo, Michoacán, México. [Tesis de maestría]. México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 104 p.
- Morán-Zenteno, D. J., 1987. *Paleogeografía y paleomagnetismo precenozoicos del Terreno Mixteco. México*. [Tesis de maestría]. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 177 p.
- Morán-Zenteno, D. J., Caballero-Miranda, C. I., Silva-Romo, G., Ortega-Guerrero, B., González-Torres, E., 1993. Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 32 (3), pp. 453-473.
- Ochoa-Camarillo, H. R., Buitrón, B. E., Silva-Pineda, A., 1998. Contribución al conocimiento de la bioestratigrafía, paleoecología y tectónica del Jurásico (Anticlinorio de Huayacocotla) en la región de Molango, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 15 (1), pp. 57-63.
- Ochoterena, H., 1960. Variación intraespecífica en *Parathyridina mexicana* n. sp. terebratúlido del Oxfordiano de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 9, 40 p.
- Ochoterena, H., 1963. Amonitas del Jurásico Medio y del Caloviano de México: I *Parastrenoceras* gen. nov. *Paleontología Mexicana*, 16, pp. 1-26.
- Ortega-Guerrero, B., 1989. *Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca*. [Tesis de maestría]. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, 155 p.
- Ortega-Gutiérrez, F., 1970. *Geología del cuadrángulo suroccidental de la Hoja Tehuacán, Estados de Puebla y Oaxaca*. [Tesis de pregrado]. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, 130 p.
- Pantoja-Alor, J., 1959. Estudio geológico de reconocimiento de la región de Huetamo, Estado de Michoacán. *Boletín del Consejo de Recursos no Renovables*, 50, pp. 3-33.
- Pantoja-Alor, 1990. Redefinición de las unidades estratigráficas de la secuencia mesozoica de la Región de Huetamo-Ciudad Altamirano, Estados de Michoacán y Guerrero (resumen). P. 66.



- Décima Convención Geológica Nacional. México, D. F., Memoria de la Sociedad Geológica Mexicana.
- Pérez-Ibargüengoitia, J. M., Hokuto-Castillo, de Cserna, Z., 1965. Estratigrafía y paleontología del Jurásico Superior de la Parte centro-meridional del estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*, 21, pp. 5-22.
- Petróleos Mexicanos (PEMEX), 1988. *Estratigrafía de la República Mexicana: Mesozoico*, 216 p.
- Padilla y Sánchez, R. J., 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 59 (1), pp. 19-42.
- Person, C. P., Delevoryas, T., 1982. The Middle Jurassic Flora of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica B* 180, pp. 82–119.
- Pindell, J., Kennan, L., Stanek, K. P., Maresch, W. V., Draper, G., 2006. Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved. *Geologica Acta*, 4 (1-2), pp. 303-341.
- Ramírez-Garza, B. M., 2007. *Bioestratigrafía de la Formación San Lucas con base en el estudio de ammonites del Barremiano inferior y la parte más baja del Barremiano superior, en Huetamo, Michoacán*. [Tesis de maestría]. México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 89 p.
- Salvador, A., 1987. Late Triassic–Jurassic paleogeography and origin of Gulf of Mexico basin. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin*, 71, pp. 419–451.
- Salvador, A., 1991a. Editor, *The Gulf of Mexico Basin*. Geological Society of America, The Geology of North America, volume J.
- Salvador, A., 1991b. Triassic-Jurassic, pp. 131-180. Salvador, A. (Ed.). *The Gulf of Mexico Basin*. Geological Society of America, The Geology of North America, volume J.
- Salvador, A., 1991c. Origin and development of the Gulf of Mexico Basin, pp. 389-444. A. Salvador, A. (Ed.). *The Gulf of Mexico Basin*. Geological Society of America, The Geology of North America, volume J.
- Sandoval, J., Westermann, G. E. G, 1986. The Bajocian (Jurassic) Ammonite fauna of Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 60 (6), pp. 1220-1271.
- Santillán, M., 1936. Synopsis of the Geology of Mexico. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 20 (4), pp. 394-402.
- Silva-Pineda, A. 1978. Plantas del Jurásico medio del sur de Puebla y noroeste de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*, 44 (3), 56 p.



- 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, 103 p.
- Silva-Pineda, A., 1990. Flora fósil del Jurásico medio de la región da Chalcatongo, en el suroeste del estado de Oaxaca. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2 (2), pp. 7-18.
- Silva Pineda, A., Arambarri, R. G., 1991. Flora jurásica de San Andrés Yutatío, noroeste de Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 4, pp. 57-61.
- Silva-Pineda, A., Buitrón-Sánchez, B. E., 1999. Mesozoic reedbed floras in east-central Mexico and their stratigraphic relationships with marine beds, In: Bartolini, C., Wilson, J. L., Lawton, T.F. (eds.), Mesozoic sedimentary and tectonic history of North-Central Mexico: Boulder, Colorado. *Geological Society of America, Special Paper*, 340, pp. 151-160.
- Silva Pineda, A., Buitrón, B. E. y Carrasco 1984. Bioestratigrafía del Jurásico de la región de Tlaxiaco, Oaxaca. *VIII Convención Geológica Mexicana* p. 84 (Resumen).
- Silva Pineda, A., Velasco de León, M. P., Arellano-Gil, J., Grimaldo, J. R., 2011. Una nueva especie de *Weltrichia* (Bennettitales) del Jurásico Medio de la Formación Tecomazúchil (Oaxaca, México). *Geobios*, 44, pp. 519–525.
- Velasco de León, M. P., Ortiz-Martínez, E. L., Silva-Pineda, A., 2012. La distribución de las bennettitales y sus estructuras reproductoras en el Terreno Mixteco. *Paleontología Mexicana*, 62, pp. 159-165.
- Westermann, G. E. G., 1981. The Upper Bajocian and Lower Bathonian (Jurassic) ammonite faunas of Oaxaca, México and West-Tethyan affinities. *Paleontología Mexicana*, 46, 42 p.
- Wieland, G. R., 1909. The Williamsonia of the Mixteca Alta. *Botanical Gazette*, 48, pp. 427-441.
- Wieland, G. R., 1912. La Flora Fósil de la Mixteca Alta. *Boletín de la Sociedad Geológica de México*, 8 (1), 8 (Resumen).
- Wieland, G. R., 1913. The Liassic flora of the Mixteca Alta of Mexico - Its composition, age and source. *American Journal of Natural Sciences*, 36, pp. 251-281.
- Wieland, G. R., 1914-1916. La Flora Liásica de la Mixteca Alta. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31, pp. 1-165.
- Wieland, G. R., 1926. The El Consuelo Cycadeoids. *Botanical Gazette*, 81, pp. 72-86.
- Winker, C. D., Buffler, R.T., 1988. Paleogeographic Evolution of Early Deep-Water Gulf of Mexico and Margins, Jurassic to Middle Cretaceous (Comanchean). *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 72, pp. 318-346.



Williams-Rojas, C. T., Hurley, N.F., 2001. Geologic controls in reservoir performance in Muspac and Catedral gas fields, Southeastern Mexico. Bartolini, C., Buffler, R. T., Cantú-Chapa, A., (Eds.), *The Western Gulf of Mexico Basin: Tectonics, Sedimentary Basins, and Petroleum Systems*: American Association of Petroleum Geologists, Memoir 75.

Yáñez-García, C., 1977. *Estudio geológico-minero del yacimiento vulcanogenético de Camalotito, municipio de Petatlán, Estado de Guerrero*. [Tesis de pregrado]. México, D. F., Instituto Politécnico Nacional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, 36 p.



Los vertebrados marinos jurásicos de Oaxaca

Jesús Alvarado-Ortega¹, Jair Israel Barrientos-Lara² y Stephanie Pacheco-Ordaz³

¹Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México. alvarado@geologia.unam.mx

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Alcaldía Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México. j4ir@me.com

³Posgrado en Ciencias Químico-Biológicas. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Carpio y Plan de Ayala, Colonia Santo Tomás, Alcaldía Miguel Hidalgo. Ciudad de México. C.P. 11340 México. Stepby.Pach@hotmail.com

Resumen

Los fósiles de vertebrados marinos en Oaxaca son escasos. En los albores de la paleontología mexicana, los intentos por coleccionar, estudiar y conservar estos materiales fueron insuficientes, llevando a la pérdida irreparable de ejemplares e información sobre su origen; sin embargo, en años recientes, los esfuerzos de paleontólogos de distintas instituciones académicas de México han venido corrigiendo tal descuido histórico. Por ahora, estos fósiles se limitan a restos de peces, cocodrilos marinos, tortugas, pliosáuridos e ictiosaurios recuperados en secuencias litoestratigráficas marinas del Jurásico tardío y el Cretácico Temprano, depositadas en la Cuenca Tlaxiaco. Hoy, la Colección Nacional de Paleontología, en el Instituto de Geología de la UNAM, alberga cerca de 200 fósiles de estos vertebrados de Oaxaca. Aunque sólo una mínima parte de esta asociación ha sido estudiada adecuadamente; ésta contiene elementos taxonómicos importantes que complementan el conocimiento de la historia natural de diferentes clados; unos llenan diferentes hiatos bioestratigráficos y biogeográficos, otros son los primeros registros observados en América y algunos más ya son parte de hipótesis sobre la evolución y diversificación temprana de sus respectivos grupos. En conjunto, tales aportes fundamentarán de manera integral y robusta la interpretación de los fenómenos histórico-biológicos de los diferentes vertebrados marinos.

Palabras clave: vertebrados, reptiles, peces, Jurásico, Cretácico, Oaxaca.





Abstract

Fossils of marine vertebrates in Oaxaca are scarce. At the dawn of Mexican paleontology, attempts to collect, study, and preserve these materials were insufficient, leading to the irreparable loss of specimens and information about their origin; however, in recent years, the efforts of paleontologists from different academic institutions in Mexico have been correcting this historical setback. For now, these fossils are limited to remains of fish, marine crocodiles, turtles, pliosaurids, and ichthyosaurs recovered in marine lithostratigraphic sequences from the late Jurassic and early Cretaceous, deposited in the Tlaxiaco Basin. Today, the National Collection of Paleontology, at the Institute of Geology of the UNAM, houses about 200 fossils of these vertebrates from Oaxaca. Although only a minimal part of this set has been adequately studied; it contains important taxonomic elements that complement the knowledge of the natural history of different clades; some fill different biostratigraphic and biogeographic hiatuses, others are the first records observed in America and some more are already part of hypotheses about the evolution and early diversification of their respective groups. Together, these contributions will support in an integral and robust way the interpretation of the historical-biological phenomena of the different marine vertebrates.

Keywords: vertebrates, reptiles, fishes, Jurassic, Cretaceous, Oaxaca.

1. Introducción

Los vertebrados marinos representan un grupo artificial de organismos cordados craneados que comparten la capacidad de sobrevivir, de manera obligada o facultativa, en alguna parte o en toda la columna de agua de diferentes ambientes marinos. Naturalmente, este grupo incluye diferentes clados de peces, reptiles, mamíferos y aves. De acuerdo con el registro fósil, los primeros peces agnatos y mandibulados tuvieron origen durante el Gran Evento de Diversificación del Ordovícico en ambientes marinos poco profundos (Sallan et al., 2018), desde donde posteriormente y en diferentes momentos, invadieron los cuerpos de agua continentales. En cambio, otros vertebrados marinos son tetrápodos amniotas que surgieron posteriormente en ambientes continentales —los reptiles durante el Carbonífero (Laurin y Reiz, 1995), los mamíferos a finales del Triásico (Hu et al., 2005), y las aves en el Jurásico (Lucas, 2022)— e incluyen algunos subgrupos que, de manera secundaria, en diferentes momentos y en condiciones diversas, se adaptaron nuevamente a la vida marina.

Hasta ahora, los descubrimientos de restos fósiles de vertebrados marinos en el territorio de Oaxaca están limitados a yacimientos marinos del Jurásico tardío pertenecientes a la Formación Sabinal y del Cretácico temprano que son parte de la Formación Tlaxiaco, mismos que corresponden a las secuencias sedimentarias presentes en la Cuenca Tlaxiaco (Alvarado-Ortega et al., 2014) (Figura 1).

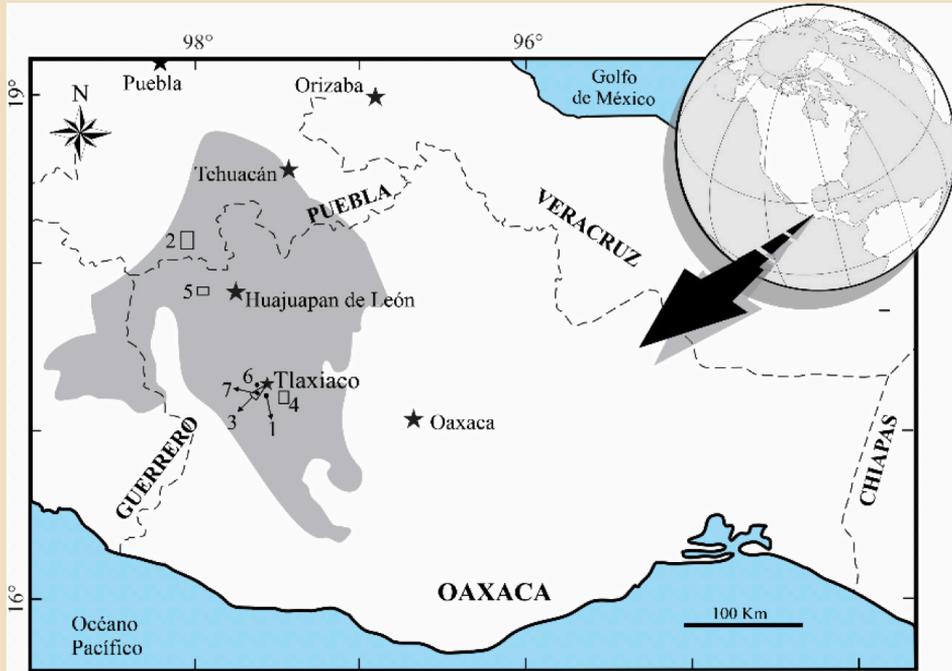


Figura 1. Mapa del sur de México mostrando la extensión ocupada por la Cuenca Tlaxiaco en Oaxaca, Guerrero y Puebla, así como, la posición de las distintas localidades donde se han encontrado fósiles de vertebrados marinos del Mesozoico en Oaxaca (modificado de Alvarado-Ortega et al., 2014, figura 1). Abreviaciones: 1, Cerro de la Virgen; 2, región Petlalcingo; 3, región Wieland; 4, región Amoltepec; 5, región Papalutla; 6, La Lobera; 7, Yosobé.

Durante este tiempo, dicha depresión geológica abarcó la parte sur de Puebla, el centro y noreste de Oaxaca y la región este de Guerrero, y en ella se acumularon sedimentos continentales, así como transicionales y marinos bajo condiciones de eventos regresivos y transgresivos (Zepeda-Martínez, et al., 2021).

A pesar de que el registro fósil de vertebrados marinos en Oaxaca es escaso y relativamente poco diverso; hallazgos recientes han comenzado a revelar que sus implicaciones tienen eco en la escala regional, continental y global. Así, el objetivo de la presente contribución es mostrar el estado actual que guarda el conocimiento de los vertebrados marinos de Oaxaca y revisar el devenir histórico de los estudios correspondientes.



2. Materiales y métodos

Para cumplir con los objetivos planteados en esta contribución, los autores han revisado las referencias bibliográficas disponibles con el objeto de develar la secuencia histórica del estudio de los vertebrados marinos fósiles de Oaxaca. Se consultó el acervo de las dos colecciones científicas donde dichos fósiles han sido depositados, la Colección Nacional de Paleontología (CNP) del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (Igl-UNAM) y la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, cuyos acrónimos en este trabajo son IGM y FCMGP, respectivamente. Las fotografías que ilustran este trabajo fueron tomadas bajo diferentes condiciones de iluminación y contraste; los ejemplares fueron fotografiados en laboratorio con luz blanca, luz ultravioleta, sin ser contrastados y contrastados con humo de magnesio.

3. Resultados

3.1. Los descubrimientos y estudios

De manera general, el descubrimiento y estudio de los vertebrados marinos de Oaxaca puede dividirse en tres episodios. El primero se remonta a finales del siglo XIX y la primera década del siglo XX, cuando la paleontología mexicana aún era una actividad marginal dentro del ámbito científico nacional y estuvo marcada por las incursiones esporádicas de investigadores extranjeros. El segundo, transcurrió en lo que resta del siglo XX, cuando la paleontología ya contaba con un cuerpo académico maduro y propio del país, activo en diferentes entidades académicas, en particular en el Igl-UNAM. Y, el último, corresponde a los hallazgos recientes ocurridos en el presente siglo.

Tras triunfar en la Segunda Intervención Francesa y derrocar al Imperio de Maximiliano, el gobierno mexicano se dio a la tarea de crear y fortalecer entidades científicas para impulsar el desarrollo social y económico del país. Así, se planeó la creación de las primeras colecciones y catálogos de bienes científicos, entre los que se incluyó el anunciado y mal logrado “Catálogo Paleontológico de México”, proyectado por Antonio del Castillo. En 1870, probablemente el primer fósil de un vertebrado marino oaxaqueño fue recuperado en la Cuenca Tlaxiaco, un “ictiosaurio enaliosaurio”, recolectado en el área de suministro de carbón jurásico de Petlalcingo, un municipio que hoy está formalmente incluido en el Estado de Puebla y que, entonces fue referido como parte de Oaxaca. Este ictiosaurio fue enviado al ingeniero de minas del Castillo para que lo albergara en el Museo Nacional y lo incluyera en su mencionado y “nunca terminado” catálogo; así, aparentemente, este fósil se perdió y su origen y depósito final nunca fueron documentados (Morelos-Rodríguez,



2012). Desafortunadamente, en la región de Petlalcingo nunca más se escucharon rumores sobre la existencia de fósiles similares.

Poco antes de finalizar el siglo XIX, Félix (1891) estudió los escasos restos de tres peces colectados en las rocas de origen marino del Neocomiano expuestos en el Cerro de la Virgen, Tlaxiaco. Estas especies fueron descritas como *Otomitla speciosa*, *Belonostomus ornatus* y como posibles restos de *Thrissops*. Desafortunadamente, el destino final de estos ejemplares fuera de México es poco claro y hasta el momento no han sido revisados nuevamente. Labores recientes de prospección en el Cerro de la Virgen tampoco han llevado a la recuperación de fósiles atribuibles a estos peces.

En 1909, Wieland (1910) emprendió un viaje para recuperar fósiles en México, en el que se incluyó la región oriental de la Cuenca Tlaxiaco. Allí, en sedimentos que él pensó eran del Cretácico temprano, en un punto impreciso, colectó el hocico de lo que pensó era un reptil marino de cuello largo que nombró como *Plesiosaurus (Polypticodon) mexicanus*. Al revisar la bitácora de trabajo de este paleontólogo norteamericano, Buchy (2008) reconoció que ese fósil fue recuperado el 8 de marzo de 1909, en un punto a 6 km al sursuroeste del pueblo de Tlaxiaco, al norte del camino que lo une al pueblo de Putla. Posteriormente, Young et al. (2010) y Buchy et al. (2013) plantearon las sospechas de que, este ejemplar en realidad pertenece a *Cricosaurus*, un género de los llamados cocodrilos marinos o talatosuquios, refiriéndose a éste como “*?Cricosaurus mexicanus*”. Más tarde, Barrientos-Lara et al. (2016) confirmaron que este fósil si es cocodrilo marino, pero con suficientes rasgos morfológicos para renombrarlo *Torvoneustes mexicanus*, y además observaron que la naturaleza taxonómica, los sedimentos portadores y el modo de conservación de este fósil no corresponden con aquellos observados en las rocas del Cretácico temprano de la región Tlaxiaco-Putla, concluyendo que, es altamente probable que este fósil haya sido recuperado en los depósitos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal.

Carlos Burckhardt fue empleado del Instituto Geológico de México (hoy Igl-UNAM) entre 1904 y 1915 y fue un promotor importante de la paleontología de invertebrados, labor que le valió el reconocimiento de “paleontólogo honorario del Instituto de Geología de la UNAM” (Müllerried, 1935). Durante su tiempo laboral, este suizo llevó a cabo intensos trabajos de prospección en territorio mexicano, pero tras su retiro sólo trabajó con materiales colectados por otras personas. Tal vez por eso, su reporte de un sitio con abundantes peces del Kimmeridgiano cerca del pueblo de Amoltepec, Oaxaca (Burckhardt, 1930), no fue documentado apropiadamente. Desafortunadamente, esos peces fósiles de Amoltepec no fueron estudiados, al parecer están perdidos y nunca más se reportó un hallazgo similar cerca de tal población.

Entre 1979 y 1980, el geólogo argentino Oscar Jorge Comas Rodríguez y sus estudiantes de la Facultad de Ciencias de la UNAM, colectaron fósiles de invertebrados y vertebrados marinos en la región de Huajuapán de León. De acuerdo con los registros de la CNP y de publicaciones



derivadas de dichos fósiles, éstos provienen de afloramientos rocosos del Neocomiano expuestos en torno al Km 30 de la carretera Huajuapán de León-Tonalá de Cárdenas, cerca del pueblo de Papalutla (e.g., González Arreola y Comas Rodríguez, 1981; Barrios-Rivera, 1985). Entre estos fósiles, Applegate y Comas (1980) identificaron restos de peces; uno fue vagamente referido como una forma indeterminada afín a *Aspidorhynchiformes*; otros, se señalaron como posibles representantes de un nuevo género y especie de *Elopomorpha*. A su vez, Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez (1988) reconocieron que los restos de reptiles incluyen huesos de un cocodrilo marino talatosuquio indeterminado y el fragmento del hocico de un pliosáurido afín al género *Pliosaurus*. Por desgracia, los fósiles de esos peces no fueron motivo de una publicación formal y en conjunto con los restos de los reptiles mencionados parecen estar perdidos, pues al intentar revisarlos para este trabajo se encontró que no están depositados en la Facultad de Ciencias ni en el Instituto de Geología. Los escasos restos de huesos recuperados en trabajos paleontológicos en sitios jurásico-cretácicos de la región Papalutla no están bien conservados y no ha sido posible determinarlos. No obstante, tales labores de prospección permiten reconocer que, los restos de los reptiles referidos no muestran el modo de conservación fuertemente comprimido observado en los fósiles del Neocomiano de la región Papalutla, correspondientes a la Formación Tlaxiaco, sino a al registrado en fósiles del Jurásico tardío de otros sitios de la Cuenca Tlaxiaco (Alvarado-Ortega et al., 2014).

En abril de 2009, con la intención de ampliar el conocimiento de la diversidad de peces fósiles de México, el primer autor de este trabajo y sus estudiantes iniciaron la colecta de fósiles en la Cuenca Tlaxiaco, incluyendo los sitios reportados por autores previos. Con ayuda de gente local, este equipo ha venido recuperando restos de vertebrados fósiles del Kimmeridgiano de dicha cuenca, de los cuales, algunos ya han sido motivo de diferentes proyectos de tesis y publicaciones científicas. También, algunos restos de peces han sido recuperados en estratos del Neocomiano de la Formación Tlaxiaco, expuestos en el Cerro de la Virgen (Tlaxiaco) y en la región Papalutla; sin embargo, estos aún no han sido estudiados. Por ahora, la mayor parte del conocimiento de los vertebrados marinos fósiles de Oaxaca se deriva de los logros de este proyecto.

3.2. Diversidad de vertebrados marinos jurásicos de Oaxaca

En esta sección se presenta de manera ordenada la identidad taxonómica de los restos fósiles de vertebrados marinos hasta ahora descubiertos en Oaxaca, así como una breve reseña de sus implicaciones científicas (Tabla 1).



3.2.1. Peces

Clase Condrictios
Orden Hybodontiformes
Planohybodus sp.

Material referido— IGM 9316, diente aislado. IGM 9317, fragmento de la espina de una aleta predorsal. Ambos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— Aunque incompleto, IGM 9316 es un diente con la raíz rectangular poco profunda y la corona alta, larga, labiolingualmente muy comprimida y compuesta de una cúspide central triangular y un par de cúspides laterales a cada lado. El borde cortante de la corona es continuo, afilado y débilmente sinuoso o aserrado en la base de la cúspide principal. IGM 9317 es la parte media de una espina predorsal que, en sección transversal es trapezoidal y ensanchada posteriormente; sus bordes laterales son planos y los bordes anteriores y posteriores son redondeados. Dos tercios anteriores de sus superficies laterales están ornamentados con crestas apicobasales rectas, paralelas y espaciadas uniformemente; además, en su superficie posterior tiene dos filas de dentículos mediales (Figuras 2a, 2b).

Nota— *Planohybodus* es un género de la familia Hybodontidae que incluye los llamados tiburones de aletas con espinas. Éste cuenta con tres especies del Jurásico Medio y tardío de Europa y Brasil (Stumpf y Kriwet, 2022). Aunque incompleto, IGM 9316 posee los rasgos dentales diagnósticos de *Planohybodus* señalados por Rees y Underwood (2008); éste tiene la raíz alta y ancha, así como la corona comprimida labiolingualmente, con bordes cortantes, formada por una cúspide central más dos o tres pares de cúspides laterales pequeñas y ornamentada con pliegues cortos y simples. Los fósiles de Yosobé, disponibles por ahora y atribuibles a este tiburón, no exhiben rasgos adecuados para determinar su especie; sin embargo, los arriba descritos representan el primer registro de un tiburón hybodontido en México y llenan un hiato geográfico de *Planohybodus* (Alvarado-Ortega et al., 2014).

Clase Osteictios
Orden Pycnodontiformes
Gyrodus sp.

Material referido— IGM 9318, cabeza y parte del abdomen. IGM 9319, escamas y huesos desarticulados. Ambos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— Aunque parcialmente conservados, los huesos de la cabeza, el opérculo y preopérculo están intensamente ornamentados con tubérculos pequeños y dispersos. Dos huesos



Figura 2. Peces fósiles del Jurásico tardío de Oaxca. a-b) IGM 9316 e IGM 9317, diente aislado y fragmento de una espina predorsal de *Planohybodus* sp.; c) IGM 9318, acercamiento de dientes vomerino de *Gyrodus* sp.; d) IGM, 4901, acercamiento de dientes dentarios de *Nhanulepisosteus mexicanus*; e-f) IGM 9320, acercamiento de una escama aislada y dientes de *Scheenstia* sp.; g) IGM 9321, escama Morfotipo 1 de un pez Lepisosteiforme; h) IGM 9322, escama Morfotipo 2 de un pez Lepisosteiforme. Abreviaciones: pad, proceso anterior dorsal; pvd, proceso anterior ventral; pdp, proceso dorsal posterior; las flechan indican la dirección anterior.



escleróticos enmarcan la órbita. Los dientes son ovalados, crenulados, con una papila central (Figura 2c); los dientes mayores tienen un surco entre el borde crenulado y la papila central. El cuerpo está cubierto por escamas no imbricadas, romboidales y delgadas excepto por el margen anterior que es notablemente engruesado y muestra una mella dorsal y una espina ventral; aquí, la articulación de las escamas es tipo “clavija y enchufe”, en donde la espina anterior de una escama se ancla a la mella dorsal de la escama ventral siguiente. Las escamas están pobremente ornamentadas con tubérculos distribuidos y anastomosados aleatoriamente (Alvarado-Ortega et al., 2014).

Nota— *Gyrodus* es un pez bien diagnosticado por la presencia de una papila central en los dientes del vómer y prearticular (Poyato-Ariza y Wenz, 2002). Entre el Jurásico y Cretácico temprano, las cerca de 10 especies de *Gyrodus* habitaron aguas marinas someras tropicales y templadas de Europa, África y América (Kriwet y Schmitz, 2005). Este género es parte de los Pycnodontiformes, un orden extinto de peces durófagos, con cuerpos fuertemente comprimidos, sin vértebras osificadas y amplias aletas, cuya anatomía externa y modo de vida son similares a los observados en peces arrecifales modernos, como los peces mariposa, peces ángel, o peces unicornio. Los ejemplares de Yosobé aquí referidos pertenecen a *Gyrodus* porque los dientes del vómer y prearticular tienen papila central. En América, este hallazgo se suma a otros registros del género en Cuba, USA, y Tamán en San Luis Potosí, México (Gregory, 1923; Dunkle y Maldonado-Koerdell, 1953).

Orden Lepisosteiformes

Nhanulepisosteus mexicanus Brito, Alvarado-Ortega, Meunier, 2017.

Material referido— IGM 4898, parte del cráneo. IGM 4899, fragmento del dentario izquierdo. IGM 4900, parte y contraparte de una mandíbula inferior izquierda. IGM 4901, de un lacrimomaxilar izquierdo; IGM 4902, dentario fracturado con otros huesos y escamas. Todos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, en Yosobé, Tlaxiaco.

Etimología— El nombre *Nhanulepisosteus mexicanus* significa “mexicano viejo con escamas de hueso”. Éste se compone de las palabras “Nanhu” ó viejo en Mixteco; “lepis” ó “escama” y “osteus” ó “óseo” en Griego; más el término “mexicanus” que es un término latinizado de “mexicano”.

Rasgos distintivos— Esta especie difiere otros lepisosteoides por poseer un hueso intercalar bien desarrollado. Hueso posttemporal portador del canal sensorial de la línea lateral y con un proceso ventral hipertrofiado y con forma de bastón. Dos dientes dentarios anteriores hipertrofiados. Coronas dentarias con casi toda la superficie cubierta con surcos y estrías apicobasales que afectan la dentina. Pliegues de plecidentina ocupando casi toda la cavidad pulpar (Figura 2d) (Brito et al.,



2017).

Nota— Esta especie forma parte de la casi extinta Familia Lepisosteidae, cuyos representantes vivos son conocidos en México como “pejelagartos”. Hoy, la familia sólo incluye peces dulceacuícolas de la región Caribe de Norte y Centroamérica; sin embargo, antes del descubrimiento de *N. mexicanus*, sus congéneres más antiguos ocupaban regiones marinas del Cretácico temprano del noreste de Brasil y Marruecos. Así el hallazgo de *N. mexicanus* extiende el alcance temporal de los pejelagartos por casi 46 millones de años, permite sugerir a México como el punto de origen de Lepisosteidae y además llena un vacío morfológico importante en la comprensión de la diversificación temprana del grupo.

Scheenstia sp.

Material referido— IGM 9320, 22 fragmentos de escamas, dientes y huesos de un mismo individuo. Colectado en rocas del Oxfordiano temprano-Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, en La Lobera, Tlaxiaco.

Etimología— El nombre *Scheenstia* significa “animal hermoso” y se deriva de las palabras de una lengua antigua de Baviera, Alemania, “scheens” o “hermoso” y “tia” animal.

Rasgos distintivos— En la diagnosis de este género, sus autoras López-Arbarello y Sferco (2011) incluyeron rasgos del cráneo, dientes, escamas y aletas que no pueden ser observados en IGM 9320 (Alvarado-Ortega et al., 2014). A pesar de ello, éste fósil posee dos rasgos que, de acuerdo con las hipótesis filogenéticas (\approx evolutivas) de Cavin and Suteethorn (2006) y López-Arbarello (2012), demuestran que representa a *Scheenstia*; éstos son la articulación rostrocaudal de las escamas a través dos procesos anteriores, uno ventral y otro dorsal, así como dientes trituradores, robustos, redondeados y lisos (Figuras 2e, 2f).

Nota— Hoy, *Scheenstia* cuenta con seis especies del Jurásico tardío de Europa (López-Arbarello, 2012). Aunque, los rasgos de IGM 9320 son insuficientes para reconocer a que especie pertenece; éste fósil representa el primer registro de *Scheenstia* en América.



Género y especie indeterminados
= Morfotipo 1 de Alvarado-Ortega et al. (2014).

Material referido— IGM 9321, escama aislada. Colectado en el Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— IGM 9321 es una escama romboidal, casi dos veces más larga que alta, con los bordes dorsal y ventral redondeados, y con espinas robustas y agudas en sus extremos anterior y posterior (Figura 2g). Una capa delgada de ganoina cubre la escama excepto por los procesos anterior y dorsal. El proceso anterior dorsal es robusto y agudo, el proceso anterior ventral es amplio y redondeado, y el proceso dorsal es agudo y pequeño. Por encima de la espina posterior, hay estrías pequeñas intercaladas con dos pequeñas espinas.

Nota— Esta escama romboidal es atribuible al orden Lepisosteiformes y suborden Lepisosteoidi porque tiene dos procesos anteriores y de éstos el ventral es pequeño.

IGM 9321 y las escamas de *Araripelepidotes* y *Pliodetes* ambas no pertenecientes a la familia Lepisosteidae, comparten la presencia de una espina posterior conspicua que dorsalmente es acompañada por dos pequeñas espinas. Aunque es posible que esta IGM 9321 pudiera pertenecer a *Nhanulepisosteus mexicanus*, aún no se ha identificado un fósil que demuestre la conexión orgánica entre este tipo de escamas y los restos óseos craneales con los rasgos de esa especie.

Género y especie indeterminados
= Morfotipo 2 de Alvarado-Ortega et al. (2014).

Material referido a— IGM 9322, fragmento del cuerpo con las escamas de ambos flancos. Colectado en el Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— IGM 9322 tiene cinco hileras de escamas y fragmentos de los huesos pélvicos (Figura 2h). Sus escamas son romboides, gruesas, casi totalmente lisas y cerca de dos veces más largas que altas; además, tienen un proceso dorsal redondeado y ancho más dos procesos anteriores desiguales, el dorsal es una espina larga y el ventral es redondeado y corto. La ganoina es casi totalmente lisa, ocasionalmente tiene algunos pequeños tubérculos, y se pliega formando crestas superficiales que se proyectan posteriormente formando un borde posterior serrado. Las escamas son desiguales; las dorsales muestran algunos tubérculos en el centro más crestas conspicuas que forman espinas pronunciadas; en cambio, las escamas más ventrales pierden



los tubérculos, sus crestas son menos pronunciadas y sus bordes serrados tienen espinas más pequeñas y numerosas.

Nota— Las escamas de este ejemplar tienen los dos procesos anteriores típicos de Lepisosteiformes, así como el proceso anterior ventral reducido de Lepisosteoidei. Las escamas de IGM 9322 son similares a las de *Ararilepidotes*, pero éste tiene tubérculos superficiales y sus serraciones posteriores son bien pronunciadas mientras que, en *Ararilepidotes* las escamas son lisas y las serraciones son ondulantes. IGM 9322 puede pertenecer a *Nhanulepisosteus mexicanus* o ser una variedad extrema del Morfotipo 1; sin embargo, no es claro que exista una conexión orgánica entre estos. Por el momento, es posible reconocer que los Lepisosteiformes de Yosobé estaban representados por cuatro taxa, *Nhanulepisosteus mexicanus*, *Scheenstia*, y dos especies indeterminadas con escamas de los morfotipos 1 y 2 aquí descritos.

Orden Ionoscopiformes
***Otomitla speciosa* Felix, 1991.**

Material referido. Un único ejemplar no catalogado apropiadamente. Colectado en el Neocomiano de la Formación Tlaxiaco, en el Cerro de la Virgen, Tlaxiaco.

Etimología— Aunque su autor no explicó el origen del nombre de la especie, es posible que éste se refiera a un pez “bello originario de México” y se derive de dos palabras; del náhuatl “otomitl” o “quien camina con flechas o flechador de pájaros” [en México tal término se utiliza para referirse a un grupo étnico del centro del país, pero antes, éste fue un etnónimo usado por los extranjeros para referirse a los indígenas de México] y del Latín “speciosa” o “Bella”.

Rasgos distintivos— A pesar de que su autor proporcionó una amplia diagnosis de esta especie; no es posible reconocer rasgos distintivos únicos de *Otomitla* excepto por la presencia de varias placas gulares cubriendo la superficie ventral de la mandíbula inferior y escamas ornamentadas superficialmente con crestas retorcidas que recuerdan “letras árabes” (Figura 3a) (Felix, 1991, Figura 3 en lám. XXIX, figs. 5-5, 5a en lám. XXX).

Nota— Aunque su autor sugirió que esta especie es miembro de la familia Saurodontidae (Felix, 1991, p. 192) y luego ésta fue referida al orden Amiformes (Maldonado-Koerdell, 1953); la osteología de *Otomitla*, no incluye rasgos que soporten ninguna de tales determinaciones. En cambio, al considerar las semejanzas que este pez mexicano tiene con *Ophiopsis* y *Eugnathus* (en particular con la especie tipo *Eugnathus orthostomus*, hoy conocida como *Furo orthostomus*, es posible que *Otomitla* sea un ionoscopiforme miembro de la Familia Ophiopsidae, siendo ésta el

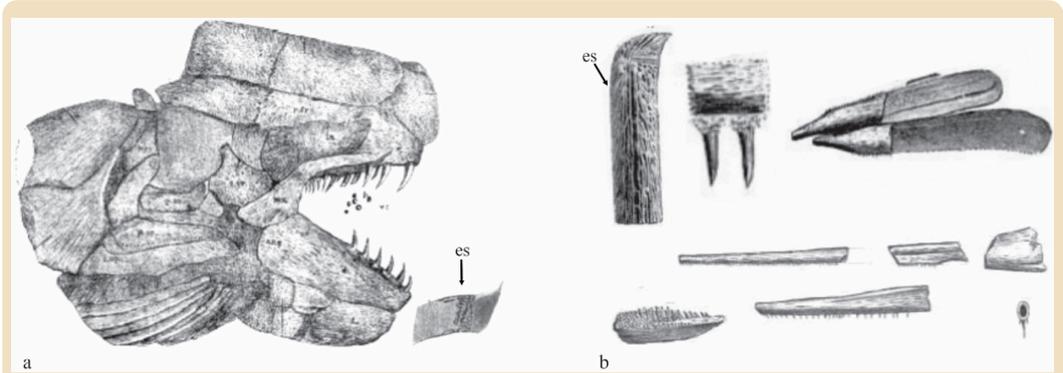


Figura 3. Peces fósiles de Oaxaca descritos por Felix (1891). a) Cabeza y escama de *Otomitla speciosa*; b) Escama y huesos aislados de *Belonostomus ornatus*. Ambos sin escala. Abreviaciones: es, escama.

segundo representante de esta familia y el más antiguo conocido en América. Los ofiósidos surgieron en el Jurásico tardío en Europa desde donde se dispersaron para extinguirse en el Cretácico “medio”. En América, los ofiósidos conocidos son *Macrepistius arenatus* del Albiano Medio de Texas, USA, dos especies de *Placidichthys* del Aptiano-Albiano del noreste de Brasil y dos especies del género *Teoichthys* del Albiano de la Cantera Tlayúa al centro México (Cope, 1894; Applegate, 1988; Brito, 2000; Brito y Alvarado-Ortega, 2008; Machado et al., 2013). Aunque, el aspecto chato del rostro de *Otomitla* es similar al de *Ophiopsis*, *Macrepistius* y *Teoichthys*, es necesario llevar a cabo una comparación osteológica más detallada de estos peces que incluya la revisión directa de *Otomitla*.

Orden Aspiorhynchiformes
***Belonostomus ornatus* Felix, 1891.**

Material referido. No registrado apropiadamente. El autor de la especie señaló que los restos óseos descritos son parte de un ejemplar del Neocomiano colectado en el Cerro de la Virgen, Tlaxiaco (Félix, 1991, Figuras 14-18 en lám. XXVIII, Figuras 8 y 8a en lám. XXX).

Etimología— *Belonostomus ornatus* significa pez con “hocico de aguja y muy ornamentado”. Tal nombre se deriva de las palabras del Griego “belono” o aguja y “stoma” o boca además de “ornatus” o “muy adornado” del Latín.



Rasgos distintivos— De acuerdo con su autor, esta especie toma su nombre de la fuerte ornamentación de las escamas rectangulares, altas y estrechas que cubren los flancos de su cuerpo. Esta ornamentación incluye pliegues y tubérculos de diferente tamaño, ordenados de manera reticular y orientados ventrodorsalmente (Figura 3b). Más recientemente, Brito (1997, p. 745), señaló que *Belonostomus ornatus* y otras dos especies cretácicas —*B. cinctus* del Turoniano en Inglaterra y *B. longirostris* del Cenomaniano en USA)— comparten la presencia de un canal longitudinal expuesto en los dos tercios posteriores de la superficie lateral del hueso predentario.

Nota— No es claro que colección científica alberga el único fósil de *Belonostomus ornatus* o si éste se perdió; sin embargo, dado que, algunos de los rasgos señalados por Félix (1991) siguen siendo distintivos, esta especie es válida. Hasta la segunda mitad del siglo XX, este fósil fue el único aspidorinchiforme de México, hasta que numerosos ejemplares del mismo género fueron encontrados en el Albiano de la Cantera Tlayúa, Puebla (Applegate, 1996), y otros de *Belonostomus longirostris* fueron recuperados en el Turoniano de Vallecillo, Nuevo León (Giersch, 2014). El único ejemplar de Vallecillo descrito como *Robertichthys riograndensis* en realidad pertenece a *B. longirostris*.

***Vinctifer ferrusquiai* Cantalice, Alvarado-Ortega, Brito, 2018.**

Material referido. IGM 8873 (holotipo), cabeza y parte anterior del cuerpo (Figura 4a, 4b), colectado en rocas de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Etimología— El nombre de la especie honra al Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca, paleontólogo de la UNAM, por sus aportaciones al conocimiento geológico y paleontológico de Oaxaca.

Rasgos distintivos— Este pez difiere de otras especies del género *Vinctifer* por presentar una combinación única de características, en la que se incluyen huesos dérmicos del cráneo fuertemente ornamentado con tubérculos y crestas, así como por escamas rectangulares, lisas y con bordes continuos (no serrados) formando una línea principal sobre los flancos.

Importancia— El género *Vinctifer* es parte de Aspidorhynchiformes, un orden de peces teleósteos primitivos, poseedores de cuerpos serpentiformes y con rostros alargados en forma de pico. Durante la segunda mitad del Mesozoico (Jurásico Medio-Cretácico) y tal vez una pequeña parte del Paleoceno, los aspidorinchiformes habitaron aguas marinas poco profundas de las regiones tropicales y templadas del planeta (Brito, 1997). Antes del descubrimiento de *V. ferrusquiai* en rocas del Jurásico de Oaxaca, un territorio que, durante ese período y parte del Cretácico representó el extremo sur del supercontinente Laurasia, este género sólo incluía dos especies conocidas en

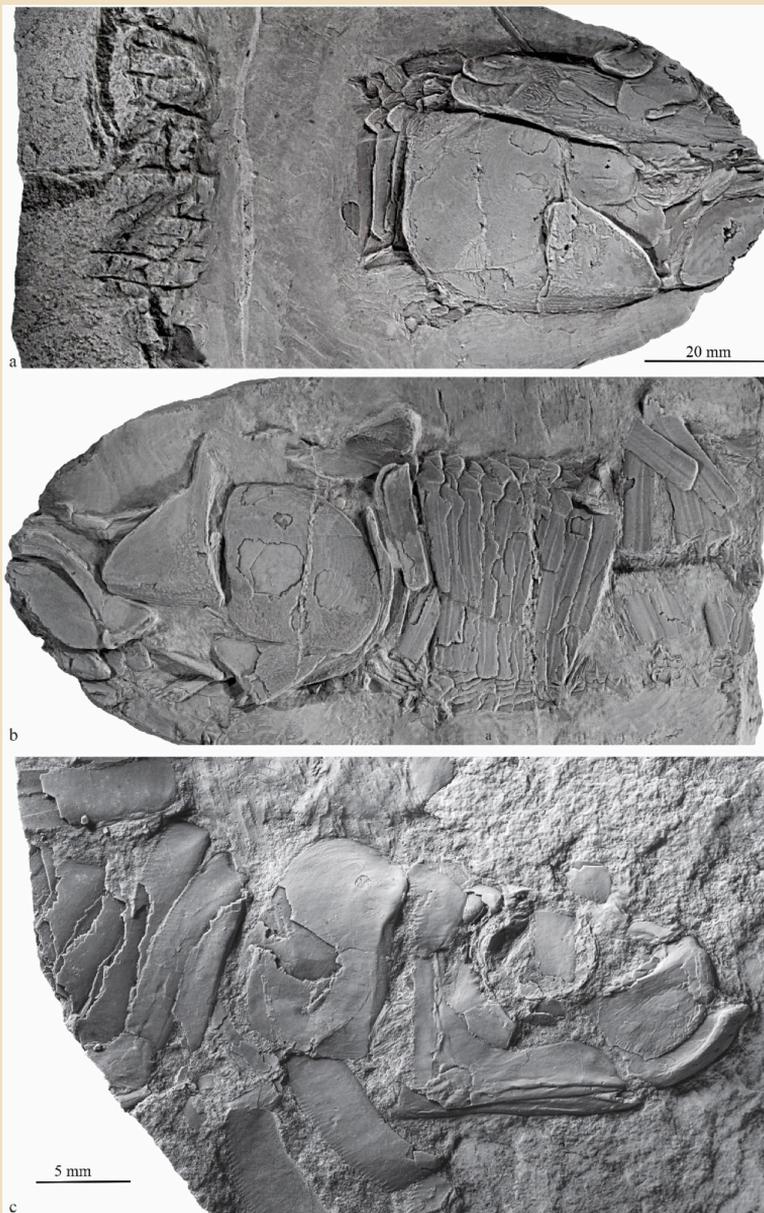


Figura 4. Peces fósiles osteictios descubiertos en Yosobé, Tlaxiaco. a-b) IGM 8873 (holotipo), lados derecho e izquierdo de la cabeza y parte del cuerpo de *Vinctifer ferrusquaii*; b) IGM 4733 (holotipo), cabeza y parte del cuerpo de *Pleuropholis cisnersorum*.



depósitos marinos del Cretácico temprano del supercontinente Gondwana, en territorios hoy ocupados por Brasil, Venezuela y la Antártida (Silva et al., 2022). Además, existen ejemplares inéditos referidos a *Vinctifer* sp., recuperados en rocas del Albiano en la Cantera Tlayúa, Puebla (Alvarado-Ortega et al., 2006). De esta manera, *V. ferrusquiai* es el representante más antiguo del género, el único del hemisferio norte hasta ahora descrito, y posiblemente sea la prueba de que el género se originó durante el Jurásico tardío en México, donde sobrevivió al menos hasta el Albiano y amplió su distribución hacia aguas marinas más australes.

Género y especie indeterminado
= ?*Aspidorhynchiformes* en Applegate y Comas (1980).

Material referido. No registrado apropiadamente. Procedente del Neocomiano de la Formación Tlaxiaco, en la región Papaluta.

Importancia—Applegate y Comas (1980) sólo reportaron vagamente fósiles atribuibles a este orden de peces, recuperados en rocas del Cenomaniano de la región Papalutla, pero su investigación no concluyó en un trabajo formal. Por ello, no existen datos suficientes que aclaren que ejemplares fósiles fueron analizados por estos autores, tampoco mayores evidencias de su procedencia ni el registro de la colección científica donde estos fueron albergados. Por eso, este reporte debe considerarse insuficiente e inválido.

Orden sin nombre
Familia *Pleuropholidae*
***Pleuropholis cisnerosorum* Alvarado-Ortega y Brito, 2016.**

Material referido—IGM4733 (holotipo), cráneo y parte anterior del cuerpo (Figura 4c). IGM 9323, parte de la cabeza, aleta pectoral y escamas desplazadas. IGM 4734, escamas aisladas. IGM 4735, región abdominal y aletas pélvicas. Todos los ejemplares son del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Etimología— El nombre significa pez “con escamas laterales de la familia Cisneros” y se compone de las palabras “pleura” o “lateral” y “pholis” o “escama” y del apellido Cisneros compartido por la gente local que ayudó en la recolecta de estos peces.



Rasgos distintivos—Como en todos los miembros del género *Pleuropholis*, en *P. cisnerosorum* los flancos del cuerpo están cubiertos por una hilera de escamas inusualmente altas, la órbita está bordeada por numerosos huesos supra e infraorbitarios, el maxilar es hipertrofiado y la mandíbula inferior es corta y se articula con la suspensión mandibular debajo del margen anterior de la órbita. Esta especie mexicana difiere de otras especies congéneres por presentar una combinación única de rasgos que incluye la presencia de finas estrías oblicuas en el borde posterior de las escamas del flanco, un maxilar relativamente corto (1.5 veces más largo que alto) y el borde posterior del preopérculo finamente serrado.

Importancia—*Pleuropholis* es un género de peces teleósteos de afinidad incierta, que vivieron entre el Bajociano (Jurásico Medio) y el Cenomaniano (Cretácico tardío) y está representado por 15 especies distribuidas en secuencias marinas someras de Medio Oriente, Europa, México y las regiones ecuatorial y norte de África (Brito y Vullo, 2023), de las cuales *Pleuropholis cisnerosorum* es la única americana.

Orden Ichthyodectiformes
***Thrissops* (?) sp. en Félix (1991).**

Material referido. No registrado. Procedente del Neocomiano de la Formación Tlaxiaco, Cerro de la Virgen, Tlaxiaco (Félix, 1991, Figura 10 en lám XXX).

Nota—El único ejemplar referido representa el fragmento de un radio que, por su terminación proximal aguda, podría pertenecer a la aleta caudal. Dichos huesos no tienen atributos distintivos del orden ichthyodectiformes del género *Thrissops*; por lo tanto, este reporte es inválido.

Elopomorpha
Género y especie indeterminados
= Elopomorpha?, nuevo género y especie de Applegate y Comas (1980).

Material referido. No registrado. Colectado en rocas del Neocomiano de la Formación Tlaxiaco, región Papalutla.

Importancia— Estos fósiles sólo fueron reportados vagamente por Applegate y Comas (1980) y no existen datos adicionales de su morfología ni de la colección científica que conserva este material. Por eso, es imposible verificar la existencia de tal elopomorfo.



3.2.2. Reptiles (formalmente Clase Sauropsida)

Orden Plesiosauria
Familia Pliosauridae
Liopleurodon sp.

Material referido— IGM 4545, fragmento anterior de la premaxila derecha (Figs. 5a-5c). Colectado en el Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— IGM 4545 es un fragmento óseo alargado similar a un cuarto longitudinal de un cilindro, donde el extremo anterior se reduce progresivamente hasta formar terminación redondeada. Su superficie lateral interna o sínfisial es lisa, casi plana y tiene crestas ventrales poco evidentes que forman parte de la sutura interpremaxilar, así como una oquedad posterior amplia y poco profunda que daba cabida al vómer. La superficie externa del hueso, desde su borde dorsal hasta el ventral, es armoniosamente convexa, y está cubierta por numerosos forámenes. En el borde dentado, los alvéolos son profundos, más abiertos en su extremo lateroanterior y están organizados en dos hileras; la hilera primaria tiene alvéolos grandes y ovalados cerca del labial del hueso; en cambio, en la hilera secundaria, los alveolos son notablemente más pequeños, sus posiciones están intercaladas con alveolos primarios y se disponen cerca del borde sínfisial del hueso. Un canal longitudinal recto interconecta los alveolos secundarios. En los dientes, la corona es cónica, casi recta y circular en sección transversal. Crestas apicobasales conspicuas y rectas cubren la corona dental, éstas son más numerosas y regularmente espaciadas en la superficie lingual que en la labial (Barrientos-Lara et al., 2015).

Nota— Los plesiosaurios son un grupo extinto de reptiles nadadores altamente especializados a la vida marina; entre éstos, el género *Liopleurodon* incluye a su representante de mayor tamaño. Contrariamente al significado de su nombre “lagartos con dientes lisos”, *Liopleurodon* difiere de otros plesiosaurios por presentar dientes cónicos con esmalte fuertemente ornamentado con crestas apicobasales, conspicuas y paralelas cubriendo toda la corona. Hasta ahora, *Liopleurodon* es un género monoespecífico representado por la especie *L. ferox*, presente en depósitos del Caloviano de Europa. Actualmente, se están preparando otros huesos fósiles de Yosobé que podrán ser parte de este pliosáurido; por eso, por el momento la determinación taxonómica de estos reptiles podrá ser más precisa en el futuro cercano.



Figura 5. Restos de pliosáuridos del Jurásico Tardío de Yosobé, Tlaxiaco. a-b) IGM 4545, vistas lateral y ventral de un fragmento anterior de la maxila derecha de *Liopleurodon* sp.; c) acercamiento de un diente IGM 4545; d-f) IGM 4546, vistas anterior y lateral de la vértebra dorsal y elementos recuperados de una aleta de posición incierta de un pliosáurido de género y especie indeterminados.



Género y especie nuevos affin a *Pliosaurus* sp.
(en Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez, 1988, p. 173-175, figs. 2B-2F).

Material referido— FCMGP E-407B y FCMGP E-403, fragmento del hocico y una vértebra cervical del mismo individuo. Colectado en rocas del Neocomiano de la región Papalutla. Actualmente, estos fósiles están perdidos.

Rasgos distintivos— Según Ferrusquía-Villafranca y Comas-Rodríguez (1988), el ejemplar consta de la parte anterior del dentario izquierdo y ambas premaxilas. De éstos, las premaxilas son los más altos; ambos huesos son tubulares con bordes alveolares rectos y extremos anteriores redondeados y afilados. Los dientes son homodontes, caniniformes, un poco curvos anterodorsalmente y levemente comprimidos labiolingualmente (ovoides en sección transversal). La posición intercalada de los dientes dentarios y maxilares permiten una oclusión armoniosa. En general, las coronas miden entre 8 y 12 mm de altura y están totalmente cubiertas con finas estrías apicobasales. Los alveolos son profundos, ovoides (un poco alargados) y están separados por espacios interalveolares que miden al menos tres veces más que la longitud anteroposterior promedio de los de los alveolos adyacentes.

La vértebra cervical es cilíndrica y cerca de dos veces más alta que larga; sus caras intervertebrales son ovaladas, poco profundas (levemente anficélica), casi 1.2 veces más anchas que altas y al centro están perforadas por un foramen notocordal diminuto. Su superficie dorsal es casi plana y la ventral convexa. En cada una de sus caras laterales, el tercio superior tiene una faceta articular poco profunda para el arco neural, debajo hay un foramen nutricional y cerca del borde ventral hay una faceta circular para la costilla.

Nota— Ambas partes de este ejemplar muestran rasgos que permite reconocerlo como parte de Pliosauridae. Sus huesos premaxilares y dentarios son largos y portan dientes alineados e insertados en alveolos profundos, con coronas caniniformes, curvas, inclinadas y estriadas, así como vértebras alargadas, discoideas y poco anficélicas. En su descripción original, los autores concluyeron que este ejemplar podría ser un género nuevo afin a *Pliosaurus*; sin embargo, su edad neocomiana y sus dientes ovoides totalmente ornamentados por crestas apicobasales son notoriamente diferentes a los de ese género. En la última revisión de *Pliosaurus*, Knutsen (2012) reconoció que este género del Jurásico Tardío de Europa es problemático y que sus siete especies válidas, conocidas por fósiles incompletos, comparten la presencia de 6-9 pares de dientes adyacentes a la sínfisis mandibular, de los cuales los dientes anteriores son facetados, triédricos en sección transversal y su cara labial plana y lisa mientras que la cara lingual es convexa y totalmente ornamentada con crestas apicobasales. Aunque el dentario de FCMGP E-407B conserva el sexto diente, no es claro que éste corresponda a la sección de la sínfisis, lo que impide reconocer que tal fósil es *Pliosaurus* o algo similar. Por eso, el precisar la identidad taxonómica de estos fósiles de la región de Papalutla requiere su revisión directa.



Género y especie indeterminados
(en Barrientos-Lara et al., 2015, p. 297).

Material referido— IGM 4546, huesos aislados de un individuo, incluyendo 16 vértebras (9 dorsales y 7 caudales), un arco hemal, numerosos fragmentos de costillas y otros huesos no identificados, así como un epipodial, cinco mesopodiales (3 proximales y 2 distales), cuatro metapodiales y 26 falanges de la misma aleta (Figs. 5d-5f). Colectados en un mismo punto dentro de Yosobé, Tlaxiaco, en rocas del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal.

Rasgos distintivos— Las vértebras son autógenas (no fusionadas a otros huesos), robustas, cilíndricas, casi dos veces más altas que largas, con superficies intervertebrales ligeramente cóncavas. Las vértebras dorsales tienen superficies intervertebrales casi redondas y no tienen facetas para las costillas. En cambio, las vértebras caudales tienen superficies intervertebrales ovaladas, son un poco más anchas que los dorsales y presentan sólo una faceta para las costillas en la mitad superior del cuerpo vertebral, demostrando que su posición es cercana a la región sacra. Sin poder determinar si el epipodial recuperado es de la aleta anterior o posterior, este hueso es robusto y su superficie ventral es trapezoide, 1,5 veces más larga que ancha y sus bordes son casi rectos y desiguales. El mesopodial es hexagonal, más largo que ancho y sus facetas articulares son rugosas y ligeramente convexas. La posición y orden de los metapodiales y falanges de este fósil están sugeridos por sus formas y tamaños decrecientes (Barrientos-Lara et al., 2015).

Nota— IGM 4546 es reconocible como miembro de la familia Pliosauridae por la forma de sus vértebras (casi dos veces más altas que largas) y por la presencia de forámenes nutritivos (pareados y no pareados) en las superficies ventral y lateral de las vértebras caudales y dorsales. Como no se conoce si la aleta conservada es anterior o posterior; por el momento, es imposible precisar su identidad taxonómica del ejemplar referido.

Orden Crocodyliformes
Suborden Thalattosuchia
Familia, género, y especie indeterminados
(en Alvarado-Ortega et al., 2014, p. 15, Figuras 10.1-10.3).

Material referido— IGM 9324, restos de dos vértebras dorsales. Colectadas en rocas del Kimmeridgian de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— Los centros vertebrales son cilíndricos, alargados, robustos, anficélicos y constreñidos a la mitad. Ambas superficies intervertebrales son ovoides, ligeramente anchadas



y poco profundas. El arco neural es tan largo como el centro vertebral y su sutura neurocentral es sinuosa. El área posterior ventral de la espina neural se proyecta posteriormente formando la postzigapófisis, en la que hay superficies articulares para la zigapófisis anterior de la vertebra posterior. La zigapófisis anterior es un proceso pequeño proyectado anterodorsalmente. El proceso diapófisial es bilobulado en sección transversal y se extiende lateralmente desde el centro (Alvarado-Ortega et al., 2014).

Nota— IGM 9324 es identificado como un talatosuquio por su condición vertebral anficélica débil, su arco neural largo, su fuerte constricción media y la proyección anterodorsal de su zigapófisis anterior. El ejemplar no tiene otros rasgos que permitan precisar su identidad taxonómica.

Familia, género, y especie indeterminados
(en Ferrúsquía-Villafranca y Comas Rodríguez, 1981, p. 171-173, Figura 2A).

Material referido— FCMGPE-400, FCMGPE-404, y FCMGPE-407A vértebras dorsales casi completas de un individuo. Colectado en rocas del Neocomiano de la región Papalutla. Actualmente, estos fósiles están perdidos.

Rasgos distintivos— Las vértebras están casi completa, son cilíndricas, robustas, anficélicas, alargados, constreñidos a la mitad. Ambas superficies intervertebrales son ovoides, ligeramente ensanchadas y poco profundas. El arco neural es tan largo como el centro vertebral, muestra una escotadura a debajo de la postzigapófisis y su sutura neurocentral sinuosa. El arco y espina neurales están inclinados posterodorsalmente. El proceso transversal (=proceso diapófisial) tan largo como la vertebra (Ferrúsquía-Villafranca y Comas Rodríguez., 1988).

Nota— Como en el caso anterior, este fósil es identificado como un talatosuquio por la condición anficélica incipiente de sus vértebras, el arco neural largo y oblicuo, la fuerte constricción media y la proyección anterodorsal de la zigapófisis anterior. El ejemplar no tiene rasgos que permitan precisar su identidad taxonómica.



Familia Metriorhynchidae
Subfamilia Metriorhynchinae
Género y especie indeterminados

= **Metriorinchinae** indeterminado de Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega (2019).

Material referido— IGM 9516, mandíbula casi completa (Figuras 5e, 5f). Colectado en los sedimentos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— En vista dorsoventral, la mandíbula tiene forma de “Y” y cada una de sus ramas incluye los huesos esplenial, angular y dentario, siendo este último el que forma la mayor parte de cada rama mandibular. Su sínfisis es larga y ocupa toda la región alveolar de los dentarios. En vista lateral, la mandíbula es sigmoidea y muestra el canal surangulodentario. En la rama mandibular izquierda hay 14 dientes conservados y la derecha 13; estos tienen coronas cónicas, curvas, completamente bicarinadas sólo un poco comprimidas labiolingualmente e inclinadas anterolateralmente. La superficie lingual de los dientes es la más convexa y están ornamentadas con numerosas crestas apicobasales discontinuas mientras que la superficie labial es lisa tiende a ser plana cerca del ápice. Las carenas son lisas (no serradas). Los dientes están insertos en una línea de alvéolos ovalados, amplios y profundos que están separados por espacios interalveolar pequeños, cuya longitud es cercana a 1/3 del diámetro de los alveolos contiguos.

Nota—IGM 9516 es reconocido como parte de Thalattosuchia, Metriorhynchidae y Metriorhynchinae respectivamente porque presenta los tres siguientes rasgos, el surco surangulodentario, el aspecto esbelto de la región sinfisial del dentario y la presencia de dientes con carinas no serradas. Desafortunadamente, el ejemplar no exhibe rasgos osteológicos que permitan determinar su identidad con mayor precisión.

Tribu Racheosaurini

***Maedictosuchus nuyivijanan* Barrientos-Lara, Alvarado-Ortega, Fernández, 2018.**

Material referido— IGM 4863 (holotipo), fragmento del rostro. Colectado en los sedimentos del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, cerca de Tlaxiaco.

Etimología— El nombre de la especie significa “cocodrilo maldito del mundo antiguo” y resulta de las palabras “maledicto” ó “maldito” en Latín, “sûkhos” o “Dios cocodrilo Sobek” en Griego, así como “ñuyivi” y janaán” ó “mundo” y “antiguo” en Mixteco.



Rasgos distintivos— Esta especie peculiar tiene un hueso frontal ancho con el proceso anterior robusto, redondeado y extendido hasta borde anterior de los prefrontales. Sus dientes bicarinados están ornamentados con crestas apicobasales discontinuas que sólo cubren los dos tercios basales de su cara labial (Figura 6c-6e) (Barrientos-Lara et al., 2018).

Nota— El género metriorrínchido *Maledictosuchus* incluye dos especies, *M. riclaensi* del Caloviano de España (Parrilla-Bel et al., 20139 y ahora por la más más joven y única americana, *M. nuyinijanan* del Kimmeridgiano de Yosobé. Como en todo cocodrilo marino, *M. nuyinijanan* tiene órbitas oculares en posición lateral y anteriormente bordeadas por los huesos prefrontales; además esta especie comparte con *M. riclaensis* la presencia de un rasgo exclusivo, la sutura palatino-maxilar con forma de W.

Subfamilia Geosaurinae

Tribu Geosaurini

Torvoneustes mexicanus (Wieland, 1910).

Material referido— IGM 9026 (holotipo), fragmento del hocico incluyendo parte de los maxilares y dentarios (Fig. 6f-6h). Este ejemplar fue descubierto por Wieland (1910) en lo que él pensó eran rocas del Neocomiano, en un lugar impreciso aquí llamado Región Wieland. Recientemente, Barrientos-Lara et al. (2016) identificaron que esta región es cercana a Tlaxiaco y en ella afloran rocas del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal (Figura 1).

Rasgos distintivos— Este pequeño fragmento del hocico este exhibe dientes robustos colocados en alvéolos profundos y casi contiguos. Cerca del borde ventral del dentario hay un canal surangulodentar profundo. Los dientes son dientes robustos, con puntas agudas, curvados lingualmente, bicarinados, y con denticulos isomorfos microscópicos bien definidos a lo largo de toda las carinas. En los dientes, la corona está fuertemente ornamentada, en sus dos tercios basales el esmalte muestra crestas apicobasales gruesas y espaciadas uniformemente, y su ápice tiene tubérculos cortos y anastomosados distribuidos aleatoriamente que llegan a las carinas (Figura 6f- 6h) (Barrientos-Lara et al., 2016).

Nota— El género *Torvoneustes* incluye tres especies del Kimmeridgiano, dos de Inglaterra (Andrade et al., 2010) y *T. mexicanus* como primer representante americano. Entre los geosaurini, donde la ornamentación dental es variable, *Torvoneustes* es peculiar porque sus dientes poseen crestas apicobasales prominentes, largas y alineadas cubren, al menos, el tercio basal de la corona y el ápice tiene un patrón anastomosado de tubérculos cortos, aplanados y apilados. Esta especie de Oaxaca hay cuatro rasgos que soportan inclusión en la tribu Geosaurini y, por extensión, en



Figura 6. Fósiles de cocodrilos marinos del Jurásico Tardío recuperados cerca de Tlaxiaco. a-b) IGM 9516, mandíbula y detalle de un diente de *Metriorinchinae* identificado como un género y especie indeterminados; c-e) IGM 4863 (holotipo), vista lateral derecha, vista ventral y acercamiento de un diente de *Maledictosuchus nuyivijanan*; f-h) IGM 9026, vistas lateral derecha, sección transversal anterior y acercamiento de un diente de *Torvoneustes mexicanus*.



la familia Metriorhynchidae; sus alvéolos son más profundos que los espacios interalveolares, su canal surangulodentar es profundo, sus dientes son bicarinados y sus carinas dentales tienen denticulos homogéneos. Además, *Torvoneustes mexicanus* tiene un rasgo dental único; sus coronas son fuertemente curvas, con punta muy aguda y un patrón anastomosado de tubérculos apicales que se extiende hasta las carinas.

Orden Ichthyosauria
Familia Ophthalmosauridae
Género y especie indeterminados
(en Alvarado-Ortega et al., 2014, p. 17-18, Figuras 10.4-10.6).

Material referido—IGM 9325, cuatro centros vertebrales caudales articulados, colectados en el Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos— Las vértebras caudales son cilíndricas y profundamente anficélicas, cerca de 1.8 veces más altas que largas y con superficies intervertebrales ovoides. En la cara dorsal, el piso del canal neural es rectangular, plano y lateralmente bordeado por crestas que representan las facetas articulares de los arcos neurales (que debieron ser autógenos). En la cara ventral, hay un foramen nutritivo medio mientras que, en las bases de sus caras laterales se extienden los procesos transversos, en donde hay una faceta ovoide para la articulación de la costilla respectiva.

Nota— A pesar de lo incompleto de su conservación y como en otros ictiosaurios, las vértebras de IGM 9325 son más altas que anchas y fuertemente anficélicas. Por desgracia, este ejemplar no muestra rasgos suficientes para precisar su identidad taxonómica; sin embargo, puede éste ser reconocido como Ophthalmosauridae porque ésta es la única familia ictiosauria que sobrevivió después del Jurásico Medio, excepto por la especie *Malawania anachronous* del límite Jurásico-Cretácico de Irak, en la cual, por cierto, no se recuperaron vértebras caudales (Fisher et al., 2013). Ejemplares más completos de esta familia recuperados en Yosobé hoy forman parte de una investigación en proceso.



Orden Testudines
Clado Pan-Pleourodira
Familia Platychelyidae

Notoemys tlaxiacoensis López-Conde, Sterli, Alvarado-Ortega y Chavarría-Arellano, 2017.

Material referido— IGM 4861 (holotipo), caparazón y plastrón casi completos. IGM 12994, parte del caparazón. Colectados en el Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Yosobé, Tlaxiaco.

Rasgos distintivos—En conjunto estos ejemplares tienen los escudos vertebrales 3 y 4 con una cresta anteromedial; sus placas neural 3, 4 y 6 son hexagonales; posterolateralmente, su placa suprapygial 1 tiene contacto con la placa periférica 11 y lateralmente con la placa costal 8; la placa periférica 10 sólo contacta con la costal 7 y el límite de las costales 7-8; el surco entre los escudos pleural 4 y vertebral 5 está sobre la placa periférica 11; y el mesoplastrón es mucho más ancho que largo (López-Conde et al., 2017; López-Conde y Alvarado-Ortega-Lara, 2021).

Nota— *Notoemys tlaxiacoensis* es una tortuga Platychelyidae porque el surco entre sus escudos vertebrales 3 y 4 está sobre la placa neural 6, tiene una fontanela plastral central y sus mesoplastrones son reducidos. Es parte del género *Notoemys* porque tiene dos suprapigiales y el surco entre sus escudos vertebrales 4 y 5 está sobre la placa suprapigial 1. Antes de su descubrimiento, este género era conocido por cuatro especies, una del Kimmeridgiano-oxfordiano de Europa, otra del Oxfordiano de Cuba, una más del Yitoniano de Argentina y otra del Valanginiano de Colombia. Así el descubrimiento de *N. tlaxiacoensis* llena un hiatus geográfico del género en América del Norte.

4. Discusión y conclusiones

Aunque en los dos primeros episodios de la historia de los estudios sobre los fósiles de vertebrados marinos de Oaxaca, aquí señalados, ocurrieron eventos desafortunados que condujeron a la pérdida tanto de materiales fósiles y de la información de los sitios donde estos fueron colectados; en el presente siglo, se ha dado un vuelco a esa condición. Las últimas colectas y estudios de estos fósiles han enriquecido el acervo de la CNP y también ha permitido caracterizar elementos taxonómicos importantes para el entendimiento integral de la evolución e historia de los vertebrados marinos del Jurásico. Por ahora, el registro fósil de estos organismos está limitado a sitios dentro de la Cuenca Tlaxiaco con edades comprendidas entre el Oxfordiano y el Neocomiano, siendo los del Jurásico los más abundantes. Hasta ahora, la diversidad taxonómica de estos fósiles de Oaxaca incluye 25 vertebrados marinos identificados con diferente precisión (Tabla 1, Figura 5). Entre ellos se incluyen 14 peces y 11 reptiles. Los peces representan un condrictio y 13



osteictios; de los cuales, cinco son especies nominales válidas y aparentemente endémicas de esta región del país, tres son representantes de géneros reconocidos en otras regiones del planeta (*Planohybodus*, *Gyrodus* y *Schneestia*), otros cuatro son taxa de afinidades inciertas y/o dudosas dentro de categorías superiores, y además hay dos morfotipos basados en escamas. En cambio, entre los reptiles se cuenta con una tortuga, dos ictiosaurios, cinco talatosuquios y tres pliosaurios; entre los cuales, hay tres especies nominales válidas y aparentemente endémicas de esta región del país, un representante impreciso de *Liopleurodon* más siete taxa de afinidades inciertas y/o dudosas dentro de categorías superiores.

Tabla 1. Diversidad taxonómica de vertebrados marinos del Mesozoico observada en diferentes localidades de Oaxaca.

Taxa	Jurásico Tardío		Cretácico Temprano
	Oxfordiano-Kimmeridgiano	Kimmeridgiano	Neocomiano
Conductictios			
1. <i>Planohybodus</i> sp.		Yosobé	
Osteictios			
2. <i>Aspidorhynchiformes</i> ?			Región Papalutla
3. <i>Belonostomus ornatus</i>			Cerro de la Virgen
4. <i>Elopomorpha</i> ?			Región Papalutla
5. <i>Gyrodus</i> sp.		Yosobé	
6. <i>Nhanulepisosteus mexicanus</i>		Yosobé	
7. <i>Otomitla speciosa</i>			Cerro de la Virgen
8. Pez indeterminado		Región Amoltepec	
9. <i>Pleuropholis cisnerosorum</i>		Yosobé	
10. <i>Scheenstia</i> sp.	La Lobera		
11. Lepisosteiformes morfotipo 1		Yosobé	
12. Lepisosteiformes morfotipo 2		Yosobé	



Tabla 1. Diversidad taxonómica de vertebrados marinos del Mesozoico observada en diferentes localidades de Oaxaca (*continuación*).

Taxa	Jurásico Tardío		Cretácico Temprano
	Oxfordiano-Kimmeridgiano	Kimmeridgiano	Neocomiano
13. <i>Thrissops?</i> sp.			Cerro de la Virgen
14. <i>Vinctifer ferrusquiai</i>		Yosobé	
Reptiles			
15. aff. <i>Pliosaurus</i> sp.		Región Papalutla	
16. Ictiosaurio "enalosaurio"		Región Petlalcingo	
17. <i>Liopleurodon</i> sp.		Yosobé	
18. Metriorhynchinae indeterminado		Yosobé	
19. <i>Maledictosuchus nujivijanan</i>		Yosobé	
20. <i>Notoemys tlaxiacoensis</i>		Yosobé	
21. Ophthalmosauridae indeterminado		Yosobé	
22. Plesiosauria indeterminado		Yosobé	
23. Talatosuchia indeterminado		Yosobé	
24. Talatosuchia indeterminado			Región Papalutla
25. <i>Torvoneustes mexicanus</i>		Región Wieland	

Tomando en cuenta el año de publicación de los vertebrados marinos descritos en este trabajo nominales mencionadas y el resguardo y protección que estos materiales tienen es evidente que, los esfuerzos invertidos en la colecta, estudio y conservación de estos fósiles ha mejorado significativamente en el presente siglo. De las cinco especies nominales de peces referidas, tres de ellas fueron erigidas en la última década y sus ejemplares tipo forman parte de una colección científica formal; en cambio el destino de los fósiles "tipo" de las otras dos especies es confuso y tal vez estén irreparablemente perdidos. Lo que ocurre con los reptiles marinos es algo diferente; de las tres especies nominales hasta ahora descritas, dos incluyen ejemplares recolectados en este siglo y la otra, descubierta por Wieland (1910) incluye un ejemplar que también está depositado

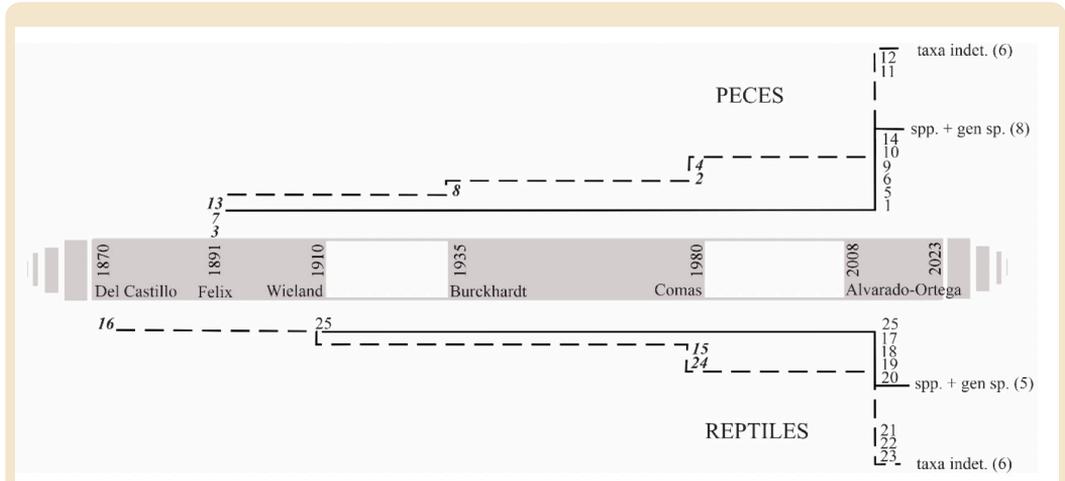


Figura 7. Historia y diversidad conocida de peces y reptiles marinos del Jurásico y Cretácico de Oaxaca (los números corresponden con los taxa enlistados en la Tabla 1; las áreas grises muestran los personajes principales en los tres episodios en la historia del estudio de estos fósiles).

en la CNP, donde fue posible su revisión posterior y reciente reasignación taxonómica bajo el nombre de *Torvoneustes mexicanus*.

Aunque los estudios sobre la taxonomía alfa (= a nivel de especie) de los fósiles de vertebrados marinos de Oaxaca ha generado datos aún e insuficientes para emprender biogeografías mayores; los resultados hasta ahora obtenidos son significativos en varias esferas.

- 1) Todas las especies hasta ahora descritas del conjunto de vertebrados marinos de Oaxaca representan un conjunto taxonómico único de los mares Jurásicos de México, con especies de peces (*Belonostomus ornatus*, *Nhanulepisosteus mexicanus*, *Otomitla spaciosa*, *Pleuropholis cisnerosorum* y *Vinctifer ferrusquiai*) y reptiles (*Maledictosuchus nujivijanan*, *Notoemys tlaxiacoensis* y *Torvoneustes mexicanus*) exclusivas que podrían llevar a reconocer endemismos aparentes.
- 2) Las especies ya incluidas en estudios filogenéticos (*Nhanulepisosteus mexicanus*, *Maledictosuchus nujivijanan* y *Notoemys tlaxiacoensis*) han complementado el conocimiento de la diversidad taxonómica y morfológica de sus respectivos grupos y también han llevado al establecimiento de nuevas hipótesis de su evolución (Brito et al., 2017; López-Conde et al., 201; Barrientos-Lara et al., 2018).



- 3) Dado que, el desconocimiento de los vertebrados marinos del Jurásico-Cretácico de Oaxaca persistió hasta hace poco; en general, los taxa descritos en esta región del país llenan huecos importantes en la distribución temporal y geográfica de sus respectivos grupos. Por un lado, es notoria la posición geográfica de México, entre sitios de Europa y América del Sur que tienen grupos taxonómicos comunes (e.g. *Planohybodus*, *Notoemys* y *Gyrodus*). Por otro lado, en particular, el descubrimiento de *Nhanulepisosteus mexicanus* y *Vinctifer ferrusquiai* llama la atención porque estos expanden cerca de 50 ma los rangos estratigráficos de la Familia Lepisosteidae y el género *Vinctifer*, previamente conocidos por fósiles del Cretáceo inferior (Aptiano-Albiano) y sugieren que tales taxa tuvieron origen en los mares tropicales mexicanos.

Agradecimientos

Agradecemos a la Dra. Patricia Velasco de León por invitarnos a participar en esta obra. También, agradecemos al pueblo de Oaxaca que nos ha permitido prospectar y coleccionar fósiles en el Estado. La UNAM ha financiado la generación de la información aquí presentada, a través de las subvenciones IN225008, IN207314, IN209017, IN 110920 e IN 115223, otorgados a través del programa DGAPA-PAPIIT.

Referencias

- Alvarado-Ortega, J. y Brito, P. M. (2016). A Jurassic pleuropholid fish (Teleostei, Pleuropholidae) in the Tethys Sea domain of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(5), e1201767.
- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J. I., Espinosa-Arrubarrena, L. y Melgarejo-Damián, M. del P. (2014). Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca state, southern Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 17(2), 1-25.
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K. A., Blanco-Piñón, A., Espinosa-Arrubarrena, L. y Ovalles-Damián, E. (2006). Mesozoic osteichthyans of Mexico. *Studies on Mexican Paleontology*, 169-207.
- Andrade, M. B., Young, M. T., Desojo, J. B. y Brusatte, S. L. (2010). The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5), 1451-1465.



- Applegate, S. P. (1988). A new genus and species of a holostean belonging to the family Ophiopsidae, *Teoichthys kallistos*, from the Cretaceous, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 7(2), 200-205.
- Applegate, S. P. (1996). An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Mesozoic Fishes*, 1, 529-538.
- Applegate, S.P. y Comas, O. R. (1980). Primera ictiofauna del Cretácico Inferior de México, estado de Oaxaca. *5a Convención Geológica Nacional, Resúmenes*, 110.
- Barrientos Lara, J. I., Herrera, L. Y., Fernández, M. S. y Alvarado Ortega, J. (2016). Occurrence of *Torvoneustes* (Crocodylomorpha, Metriorhynchidae) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19.
- Barrientos-Lara, J. I. y Alvarado-Ortega, J. (2019). Restos mandibulares de un cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, Metriorhynchidae) del Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 8(1), 65-73.
- Barrientos-Lara, J. I., Alvarado-Ortega, J. y Fernández, M. S. (2018). The marine crocodile *Maledictosuchus* (*Thalattosuchia*, Metriorhynchidae) from the Kimmeridgian deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(4), 1-14.
- Barrientos-Lara, J. I., Fernández, M. S. y Alvarado-Ortega, J. (2015). Kimmeridgian pliosaurids (*Sauropterygia*, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32(2), 293-304.
- Barrios-Rivera, H. (1985). *Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México*: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis profesional, 225.
- Brito, P. M. (1997). Révision des *Aspidorhynchidae* (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas*, 19(4), 681-772.
- Brito, P. M. (2000). A new halecomorph with two dorsal fins, *Placidichthys bidorsalis* ng, n. sp.(Actinopterygii: Halecomorphi) from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeast Brazil. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 331(11), 749-754.
- Brito, P. M. y Alvarado-Ortega, J. (2008). A new species of *Placidichthys* (Halecomorphi: Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Marizal Formation, northeastern Brazil, with a review of the biogeographical distribution of the Ophiopsidae. *Geological Society, London, Special Publications*, 295(1), 145-154.
- Brito, P. M. y Vullo, R. (2023). A new species of *Pleuropholis* (Teleostei: Pleuropholidae) from the Upper Cretaceous Akrabou Formation of southeastern Morocco, with comments on the evolutionary history of the genus. *Cretaceous Research*, 148, 105500.



- Brito, P. M., Alvarado-Ortega, J. y Meunier, F. J. (2017). Earliest known lepisosteoid extends the range of anatomically modern gars to the Late Jurassic. *Scientific reports*, 7(1), 1-8.
- Buchy, M. C. (2008). Reevaluation of the holotype of *Plesiosaurus* (Polyptychodon) *mexicanus* Wieland, 1910 from the? Upper Jurassic of Mexico: a thalattosuchian, not a sauropterygian. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25:517–522.
- Buchy, M. C., Young, M. T. y Andrade, M. B. (2013). A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae. *Oryctos*, 10, 9-21.
- Burckhardt, C. (1930). Etude synthétique sur le Mesozoïque mexicain. *Mém. Soc. Paleont. Suisse*, 49, 50, 280 p.
- Cantalice, K. M., Alvarado-Ortega, J. y Brito, P. M. (2018). On the occurrence of *Vinctifer ferrusquíai* sp. nov. (Actinopterygii, Aspidorhynchiformes) in the Kimmeridgian (Late Jurassic) deposits near Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 35(2), 179-187.
- Cattoi, N. y Freiberg, M. A. (1961). Nuevo hallazgo de Chelonia extinguidos en la República Argentina. *Physis*, 22(63), 202.
- Cavin, L. y Suteethorn, V. (2006). A new semionotiform (actinopterygii, Neopterygii) from Upper Jurassic–lower cretaceous deposits of north-east thailand, with comments on the relationships of semionotiforms. *Palaeontology*, 49(2), 339-353.
- Cope, E. D. (1894). *New and little known Paleozoic and Mesozoic fishes*. *Journal Academy of Natural Science of Philadelphia*, ser 2, 9, 427-448.
- Dunkle, D. H. y Maldonado-Koerdell, M. (1953). Notes on some Mesozoic fossil fish remains from Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 43(10), 311-317.
- Felix, J. (1891). Versteinerungen aus der mexicanischen Jura- und Kreide-Formation. *Palaeontographica (1846-1933)*, 140-194.
- Ferrusquía-Villafranca, I. & Comas-Rodríguez, O., (1988). Reptiles marinos Mesozoicos en el Sureste de México y su significación Geológico-Paleontológica. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 7(2), 168-181.
- Fischer, V., Appleby, R. M., Naish, D., Liston, J., Riding, J. B., Brindley, S. y Godefroit, P. (2013). A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters*, 9(4), 20130021.
- Giersch, S. (2014). *Die Knochenfische der Oberkreidezeit in Nordostmexiko: Beschreibung, Systematik, Vergesellschaftung, Paläobiogeographie und Paläoökologie* (Doctoral dissertation).



- González Arreola, C. E. y Comas Rodríguez, O. (1981). Una Nueva Localidad del Cretácico Inferior (Neocomiano) en el Estado de Oaxaca: Figuras. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 42(1), 69-77.
- Hu, Y., Meng, J., Wang, Y. y Li, C. (2005). Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature*, 433(7022), 149-152.
- Knutsen, E.M. (2012). A taxonomic revision of the genus *Pliosaurus* (Owen, 1841a) Owen, 1841b. *Norwegian Journal of Geology*, 92, 259-276.
- Kriwet, L Schmitz (2005). New insight into the distribution and palaeobiology of the pycnodont fish *Gyrodus*. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (1): 49-56.
- Lambe, L. M. (1902). New genera and species from the Belly River Series (mid-Cretaceous). *Contributions to Canadian Palaeontology*, 3(part II), 25-81.
- Laurin, M. y Reisz, R. R. (1995). A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113 (2): 165-223.
- López-Arbarello, A. (2012). Phylogenetic interrelationships of ginglymodian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *PLoS One*, 7(7), e39370.
- López-Arbarello, A. y Sferco, E. (2011). New semionotiform (Actinopterygii: Neopterygii) from the Late Jurassic of southern Germany. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(2), 197-215.
- López-Conde, O. A. y Alvarado-Ortega, J. (2021). New remains of *Notoemys tlaxiacoensis* from the Llano Yosobé, Sabinal Formation (Upper Jurassic, Kimmeridgian), Oaxaca, Mexico. *Paleontología Mexicana*, 10(2), 123-128.
- López-Conde, O. A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J. y Chavarría-Arellano, M. L. (2017). A new platycheilyd turtle (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico. *Papers in Palaeontology*, 3(2), 161-174.
- Lucas, S. (2022). 15 dinosaurs and the origin of birds. In *Dinosaurs* (pp. 277-294). *Columbia University Press*.
- Machado, G. P., Alvarado-Ortega, J., Machado, L. P. y Brito, P. M. (2013). *Teoichthys brevipina*, sp. nov., a new ophiopsid fish (Halecomorphi, Ionoscopiformes) from the Lower Cretaceous Tlayúa Formation, Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(2), 482-487.
- Matthew, W. D. (1911). A Description Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay. Part I. By Dr. CW Andrews. Published by the British Museum. 1910. 4to, pp. 1-205, pls. ix. *Science*, 34(864), 84-84.
- Morelos-Rodríguez, L. (2012). *La geología mexicana en el siglo XIX: una revisión histórica de la obra de Antonio del Castillo, Santiago Ramírez y Mariano Bárcena*. Secretaría de Cultura del Estado de Michoacán.



- Müllerried, F. (1935). Burckhardt, C. (1869-1935). Nota necrológica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 9(1), 23-29.
- Parrilla-Bel, J., Young, M. T., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J. I. (2013). The first metriorhynchid crocodylomorph from the Middle Jurassic of Spain, with implications for evolution of the subclade Rhacheosaurini. *PLoS One*, 8(1), e54275.
- Poyato-Ariza, F. J. y Wenz, S. (2002). A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversitas*, 24(1), 139-248.
- Sallan, L., Friedman, M., Sansom, R. S., Bird, C. M. y Sansom, I. J. (2018). The nearshore cradle of early vertebrate diversification. *Science*, 362(6413), 460-464.
- Silva, J. L. E., Gallo, V., Bantim, R. A. M., Lima, F. J., Oliveira, G. R., Batista, T. A., Santos Filho, E.B. y Saraiva, A. A. F. (2022). Presence of the Aspidorhynchidae *Vinctifer longirostris* in the Early Cretaceous of the Araripe Basin. *Historical Biology*, 1-11.
- Stumpf, S., Meng, S. y Kriwet, J. (2022). Diversity Patterns of Late Jurassic Chondrichthyans: new insights from a historically collected hybodontiform tooth assemblage from Poland. *Diversity*, 14(2), 85.
- Wieland, G.R. (1910). *Plesiosaurus* (Polyptychodon) *mexicanus* Wieland. *Parergones del Instituto Geológico de México*, 3(6):359-365.
- Young, M. T., Brusatte, S. L., Ruta, M. y de Andrade, M. B. (2010). The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158(4), 801-859.
- Zepeda-Martínez, M., Martini, M., Solari, L. A. y Mendoza-Rosales, C. C. (2021). Reconstructing the tectono-sedimentary evolution of the Early–Middle Jurassic Tlaxiaco Basin in southern Mexico: new insights into the crustal attenuation history of southern North America during Pangea breakup. *Geosphere*, 17(4), 1294-1317.



El orden filicales, en el Jurásico de México

**Erika Lourdes Ortiz Martínez¹, Elizabeth Ortega Chávez¹,
María Patricia Velasco-de León¹**

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

Resumen

El presente trabajo consiste en la revisión de los estudios paleobotánicos enfocados a los helechos fósiles de las unidades jurásicas que afloran en el Terreno Mixteco, con el objetivo de mostrar los resultados obtenidos. El análisis incluye cinco formaciones y siete localidades, tres de ellas ubicadas recientemente en la región por los paleobotánicos de la FES Zaragoza. Los diferentes trabajos taxonómicos, enfocados en Filicales realizados al sur de la República Mexicana hasta el momento indican que, aunque el listado paleoflorístico a nivel de familias (Dicksoniaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae y Osmundaceae) no muestra cambios con respecto a lo reportado a mediados del siglo XX, la diversidad de helechos para el Jurásico en el sureste de México tuvo un aumento del 66.6% a nivel de géneros al sumar al listado paleoflorístico los géneros *Insertae sedis Aspidistes*, *Koralipteris*, *Spiropteris* y el nuevo género *Paralophosoria*. A nivel de especie el incremento de la diversidad biológica fue del 111% con 10 nuevos registros, para la paleoflora del Terreno Mixteco. Y aunque siguen siendo escasos los trabajos sobre este grupo, la información generada hasta el momento indica que el Jurásico Medio es la época con la mayor diversidad de especies fósiles reportadas por lo que se infiere la existencia de un ambiente húmedo que favoreció el establecimiento de los helechos en diferentes localidades del Terreno Mixteco.

Palabras clave: Filicales, Diversidad, Mesozoico, Terreno Mixteco, Registro fósil.





Abstract

The present work consists of the review of the paleobotanical study focused on the fossil ferns of the Jurassic units that emerge in the Terreno Mixteco, with the objective of showing the results obtained during the last years. The analysis includes five formations and seven localities, three of them recently located in the region by the paleobotanists of the FES Zaragoza. The different taxonomic works, focused on Filicales, carried out to date in the south of the Mexican Republic indicate that, although the paleofloristic list at the family level (Dicksoniaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae and Osmundaceae) does not show changes with respect to what was reported in the middle of century. XX, the diversity of ferns for the Jurassic in southeastern Mexico had an increase of 66.6% at the genera level when the genera *Insertae sedis Aspidistes*, *Koralipteris*, *Spiropteris* and the new genus *Paralophosoria* were incorporated into the paleofloristic list. At the species level, the increase in biological diversity was 111% with 10 new records, for the paleoflora of the Mixteco Terrain. And although studies on this group are still scarce, the information generated so far indicates that the Middle Jurassic is the period with the greatest diversity of reported fossil species, thus inferring the existence of a humid environment that favored the establishment of ferns in different localities of the Terreno Mixteco.

Key words: Filicales, Diversity, Mesozoic, Terreno Mixteco, Fossil record.

1. Introducción

Las Equisetopsidas son aquellas plantas que forman un embrión a partir de un cigoto, el cual es producto de la fusión de dos células sexuales, razón por la que son conocidas también como embriofitas (Delgadillo-Moya et al., 2022). Sin embargo, a pesar de que el término embriofita es de uso común, técnicamente, lo correcto de acuerdo con las reglas nomenclaturales actuales es llamarlas Equisetopsidas (Chase y Reveal, 2009). El ciclo de vida de estos organismos presenta dos fases pluricelulares, alternantes y con independencia ecológica (Moran, 2004). En la fase sexual también llamada gametofítica se producen los gametos, se caracteriza por ser una etapa generalmente pequeña, no foliosa y sin tejidos especializados. En la fase asexual o esporofítica se producen esporas. Esta última es una etapa donde el individuo se caracteriza por ser de tamaño variable, generalmente presenta hojas, ejes y raíces (Tejero-Díez et al., 2016). En helechos y licopodios las esporas al germinar dan lugar al desarrollo de los gametófitos, el cual va a dar origen a los gametangios: anteridios y arquegonios, donde se forman por meiosis los gametos masculinos y femeninos. Después de la unión de los gametos se forma el cigoto (diploide) responsable del desarrollo del esporofito, el cual producirá esporas las cuales pueden desarrollar un gametófito como parte de la siguiente generación (Tejero-Díez et al., 2016; Sánchez González et al., 2016).



Las Equisetopsidas de acuerdo con las características de su sistema vascular (Chase y Reveal, 2009) se dividen en:

- **Briofitas:** organismos que no presentan tejidos conductores especializados (xilema y floema), por lo que se denominan plantas no vasculares. Se incluye en este grupo a hepáticas, antocerotes y musgos.
- **Traqueófitas:** Pertenecen a esta categoría aquellos organismos que presentan tejidos conductores (vasculares) conformados por traqueidas y elementos de vaso (tejido vascular), cuyas funciones son el soporte estructural de los organismos y el movimiento del agua y nutrientes en los mismos. Característica por lo que son llamados también plantas vasculares. Helechos, licofitas, gimnospermas y angiospermas son los integrantes de este grupo.

Helechos, psilófitas, licofitas y equisetos son las primeras plantas vasculares que habitaron la Tierra, durante mucho tiempo fueron conocidas bajo el término Pteridofita, palabra que deriva del griego pteris (helecho) y phyta (planta). En la clasificación taxonómica a estas plantas se les considera como una subdivisión o división que incluye a organismos sin semillas con características muy diversas, y que presentan dos generaciones (gametofítica y esporofítica) alternas e independientes.

El término Pteridofita fue válido mientras no se conocían las relaciones filogenéticas entre los grupos incluidos. Sin embargo, recientemente análisis cladísticos donde se utiliza la ultraestructura de sus anterozoides y secuencias de ADN han empezado a dilucidar dichas relaciones. A partir de estos trabajos se asume un origen parafilético para el grupo por lo que los botánicos actualmente las llaman simplemente, helechos y licofitas (Pryer et al., 2004). El grupo con mayor éxito biológico en la actualidad son los helechos, que, de acuerdo con el origen, tamaño, posición y otras características morfológicas de sus estructuras reproductoras o esporangios se divide en eusporangiados y leptosporangiados (ver capítulo 9).

En la actualidad la diversidad biológica de los helechos asciende a más de 10000 especies en el mundo y 1200 en México (Handal-Silva et al., 2011), lo que los ubica como uno de los grupos de plantas más importante. Lo mismo ocurre en el registro fósil de nuestro país en donde la diversidad de helechos del Jurásico es también predominante, razón por la cual este capítulo se centra en ellos.



2. Definición y origen de los helechos

Aunque se desconoce la secuencia exacta de los acontecimientos que llevaron al establecimiento de las plantas vasculares, su evolución ha sido vista como la aparición de una serie sucesiva de caracteres que han incrementado su complejidad, algunos de ellos son: los tejidos de conducción que formaron el sistema vascular de las plantas y la presencia de traqueidas fuertemente lignificadas (Tejero-Díez et al., 2016). Ahora se acepta que la dicotomía filogenética que produjo la separación de los dos grandes grupos que conforman a las Traqueófitas (licofitas y eufilofitas) se dio durante el Devónico Temprano, hace 400 millones de años (Ma) aproximadamente (Pryer et al., 2004).

De las eufilofitas, los helechos se caracterizan por presentar los rasgos más simples y presumiblemente más primitivos que se encuentran entre las especies vivas de plantas vasculares. Estas características incluyen esporas libres, soros desnudos (es decir, sin indusio); maduración simultánea de esporangios dentro de un soro; un anillo multiseriado lateral, terminal o en forma de C; y un tallo esporangial corto y ancho (Stewart, 1983). Estos organismos presentan una gran diversidad de tamaños y características morfológicas que les permiten establecerse en diferentes hábitat: crecen sobre suelo, rocas, árboles (epífitas) o incluso sobre el agua como los géneros *Azolla* Lamarck, *Marsilea* Linneo y *Salvinia* Séguier (Ramírez-Cruz y Sánchez-González, 2009). Son abundantes principalmente en lugares húmedos, en los bosques o cerca de los ríos, particularmente, en regiones montañosas y serranías (Arana y Bianco, 2011).

Junto a las angiospermas, los helechos son el grupo más grande y diverso de plantas vasculares vivas (Bierhorst, 1971), tienen hoy, una distribución mundial y una gran riqueza en el registro fósil. Aunque su origen, antepasados y patrones de radiación evolutiva siguen sin comprenderse por completo (Galtier y Scott, 1985;). Hasta el momento, los fósiles de plantas más antiguos corresponden a esporas triletes, de distribución cosmopolita, preservadas en limolita y lutita del Ordovícico Superior, que indican la existencia de plantas terrestres que podían vivir expuestas al aire hace unos 460-450 Ma (Gray, 1985, 1993, Gray et al., 1982).

Sobre la evolución de los helechos Stewart (1983) menciona como posible ancestro de los eusporangiados y leptoesporangiados (ver capítulo 9) a las Coenopteridiales debido a que en estas plantas al igual que en los helechos; 1) se presentan frondas biseriadas consideradas evidencias inequívocas de que las hojas megafilas se desarrollaron a partir de un sistema de ramas tridimensionales característico de las Trimerofitas. 2) en ellas al igual que en los diferentes tipos de helechos se desarrollan eusteles, 3) en las Coenopteridiales se presentan ramas especiales que en otros organismos resultan en la producción de yemas axilares a las hojas cuyo papel es la producción vegetativa de nuevas plántulas y 4) en las Coenopteridiales se puede fundamentar



la aparición de los helechos leptosporangiados a partir de eusporangiados ya que en la familia Zygopteridaceae se presenta un esporangio intermedio entre los dos tipos de esporangios.

A pesar de que su aparición en el registro fósil indica que los primeros helechos se establecieron en la Tierra durante el Carbonífero algunos autores se han mostrado renuentes a reconocer a las especies preservadas anteriores al Pérmico como Filicales, mientras que otros, han ubicado a sus miembros en depósitos carboníferos (Taylor, 1981; Stewart, 1983). La mayoría de los investigadores ahora están de acuerdo en que las características que definen al orden derivaron de los helechos del Carbonífero Temprano, ya que el esporangio de las Filicales apareció en el registro fósil hace 355 Ma en el Tournaisiano (Galtier, 1981; Scott y Galtier, 1985), lo que proporciona evidencia inequívoca de que algunos helechos del Paleozoico Tardío estaban mucho más avanzados de lo que se sospechaba.

A partir de su establecimiento durante el Carbonífero, el grupo tuvo una rápida dispersión, que llevó a sus miembros a colonizar toda la superficie disponible y a convertirse en el grupo dominante de las comunidades vegetales del Paleozoico. Su registro fósil es amplio e incluye principalmente esporas y fragmentos de frondas, que indican tres eventos importantes de diversificación para el grupo. El primero, se presentó durante el Paleozoico hace aproximadamente 358 Ma, durante el Carbonífero (Qi et al., 2018; Lehtonen et al., 2020). Durante este período en la Tierra se presentó un dramático cambio ambiental que permitió la aparición de nuevos grupos de plantas y un incremento relativamente rápido de sus especies. Las estimaciones realizadas por Knoll, (1984) y Niklas (1997) sugieren que en cuestión de 20 Ma el número de plantas productoras de esporas se triplicó. Además, los nuevos habitantes de la superficie terrestre adquirieron estructuras reproductivas más complejas e incrementaron su tamaño. El reporte de numerosas especies de helechos arborescentes del género *Psaronius* es evidencia de ello (Willis y McElwain, 2002). Las especies de este género corresponden a los organismos más altos (hasta 10 m de altura) reportados para el Carbonífero, se ha asumido que su altura les habría permitido explotar la luz de manera eficiente en los bosques pantanosos de *Lepidodendron*, donde ocuparon las zonas más secas (Willis y McElwain, 2002). Esta radiación condujo también al origen de varias familias ahora extintas de helechos que proliferaron principalmente en el bioma húmedo tropical establecido por Willis y McElwain, (2002) para el Carbonífero Superior con base en la distribución de la flora fósil y de sedimentos paleoindicadores.

La evidencia fósil amplia y bien conservada recuperada en diferentes partes del mundo marca el inicio de la segunda radiación evolutiva de las Filicales posiblemente durante el Pérmico. Durante este evento las plantas atraviesan un periodo de grandes cambios evolutivos que se produjeron en un contexto creciente de calidez y aridez global relacionado con la formación del super continente Pangea. Lo anterior habría provocado un cambio climático global y con él la extinción



y aparición de nuevas especies (Willis y McElwain, 2002). Este evento se habría extendido hasta el Jurásico provocando el establecimiento de varias de las familias más primitivas de helechos con representantes vivos (Rothwell, 1987), que difieren de las formas carboníferas en la anatomía del pecíolo, en el tipo de maduración de los esporangios y en la posición y número de estos (Rothwell, 1987).

Durante el Mesozoico estas plantas conformaron principalmente el estrato herbáceo de las diferentes comunidades vegetales que se establecieron en la Tierra, aunque algunos de sus miembros mantuvieron las formas de vida arbustiva y arborescente, que habían sido comunes entre los miembros de las especies paleozoicas.

Para el Jurásico Temprano familias cosmopolitas como Osmundaceae, Matoniaceae y Dipteridaceae alcanzaron su máxima diversificación, aunque en la actualidad están restringidas a menos de 10 géneros que crecen en las regiones tropicales del mundo. La familia Dicksoniaceae, de hábitos arborescentes, por ejemplo, alcanzó su máxima diversificación durante el Jurásico Medio, mientras que los helechos eusporangiados de la familia Marattiaceae fueron poco abundantes durante el Jurásico y actualmente su distribución está restringida a las regiones tropicales del planeta (Silva-Pineda, 1978).

La última etapa de radiación de los helechos inicio durante el período Cretácico cuando grandes cambios ambientales impactaron la biología funcional de la flora que habitaba en ese momento la Tierra y que llevaron al dominio actual de las angiospermas o plantas con flor. El rápido ascenso de las angiospermas al dominio ecológico coincidió con la disminución o extinción de muchas especies de gimnospermas y de linajes primitivos de plantas vasculares (Watkins y Cardelus, 2012).

Desde el Mesozoico tardío hasta el Cenozoico las especies de helechos leptosporangiados se multiplicaron. Quizá el evento más notable dentro de este grupo fue la aparición de los helechos xerófilos y epífitos. Los últimos dominan hoy en día las copas de los bosques húmedos tropicales. Las evidencias litológicas, biogeoquímicas y fosilíferas recuperadas hasta el momento señalan que, al inicio de la era Cenozoica, las precipitaciones y temperaturas global aumentaron drásticamente lo que provocó una serie de cambios macroclimáticos que favorecieron la rápida radiación de las angiospermas (Boyce et al., 2010; Watkins y Cardelus, 2012) que una vez establecidas en los ecosistemas terrestres, provocaron un ciclo de retroalimentación positiva, donde el marcado aumento en sus tasas de transpiración (en comparación con otras plantas) provocó el incremento exponencial de la humedad atmosférica general. Lo anterior, probablemente dio lugar a nichos ecológicos nuevos, algunos de los cuales fueron colonizados por aquellos helechos que desarrollaron el hábito epífita (Watkins y Cardelus, 2012). Otro factor importante en esta última etapa de radiación fue la ruptura de Pangea durante el Jurásico Superior y la posterior migración de las masas continentales. Este evento global está ligado al origen de los helechos xeromórficos



ya que provocó entre otras cosas el establecimiento de vastas zonas áridas en México y el mundo. Zonas caracterizadas por presentar precipitaciones escasa e irregular, diferencias importantes entre las temperaturas diurnas y nocturnas, suelos con poca materia orgánica y humedad, además de una elevada capacidad de evapotranspiración. Condiciones que tradicionalmente se consideraban desfavorables para las Filicales. Sin embargo, cambios principalmente en sus estrategias de reproducción (reproducción apomíctica) y de dispersión permitieron a los helechos homosporicos habitar durante el Cenozoico ambientes de climas secos donde tradicionalmente no se les encontraba (Haufler et al., 2016), ampliando el área de distribución del grupo y aumentando el número de especies presentes en los ecosistemas actuales.

3. Clima y habitat

Análisis biogeoquímicos y de distribución de sedimentos y fósiles indican que el Mesozoico fue una época de clima cálido a escala mundial. Sin embargo, la presencia de grandes depósitos de sal para esta edad en algunas regiones del planeta señala también el establecimiento de amplias áreas de gran aridez, mientras que el reporte de extensos depósitos de carbón ha sido a menudo utilizado como indicador de ambientes húmedos (Vakhrameev, 1991). Por lo anterior, se ha sugerido la existencia de un cinturón árido en el lado occidental de Pangea, mientras que para el lado este del mismo continente se infieren condiciones más húmedas. Además, la presencia de plantas fósiles descritas como termófilas en zonas que hoy en día se ubican en las regiones polares del planeta (Ártico y Antártida) indican la ausencia de casquetes polares y probablemente de un cinturón de clima frío en esta zona. Estas evidencias corroboran la propuesta de Willis y McElwain (2002) quienes propusieron que el clima de la Pangea durante el Triásico Jurásico no fue uniforme. Sin embargo, a pesar de las condiciones ambientales tan heterogéneas los helechos lograron tener una distribución casi cosmopolita durante el Jurásico Temprano, pues se reporta su presencia en cuatro (temperatura fría, cálida, húmedo en invierno, desértico subtropical y húmedo en verano “tropical”) de los cinco biomas propuestos a partir de los trabajos estadísticos de Ziegler et al. (1993) y de los análisis de correspondencia realizados por Rees (1999).

Los ambientes húmedos reportados para el margen este de la Pangea habrían sido los más favorables para el establecimiento de las Filicales durante el Triásico Tardío y Jurásico Medio, por lo tanto, la región donde estos organismos se recuperaron de la extinción del Paleozoico. La preferencia ecológica del grupo propuesta por Vakhrameev (1991) por climas cálidos y húmedos se cree se mantuvo hasta el Jurásico Superior. Lo anterior se ha asumido debido a la ausencia en el registro fósil de helechos xerófilos antes del Cretácico y la poca evidencia de organismos epífitos para el Mesozoico, pues, aunque se conocen fósiles de Marattiales relacionadas a troncos que provienen del Carbonífero, el hábito epífita de estos organismos (Sahni, 1931; Mamay, 1952;



Rothwell, 1991) ha estado sujeto a la interpretación debido a lo escaso de las evidencias que hacen imposible determinar con certeza si él helecho era realmente epífito o solo ocupó un tronco caído como substrato (Watkins y Cardelus, 2012). Por otro lado, la diversificación del grupo en esta etapa dio lugar a un aumento explosivo de helechos que conformaron la vegetación herbácea dominante en el Jurásico (Adame, 2007). Establecida principalmente en zonas pantanosas, a las orillas de los ríos o en los bosques de coníferas como parte del sotobosque, vegetación que más tarde pudo originar yacimientos de carbón comunes para el Jurásico.

Durante el Triásico y Jurásico los órdenes de helechos que alcanzaron una distribución y diversidad notables según Smith et al. (2006), fueron Osmundales, Hymenophyllales, Gleicheniales, Schizaeales, Cyatheaales y Polypodiales, estando al final de la segunda radiación del grupo representados todos los órdenes actuales con excepción de las Salviniales. A nivel de familia el registro fósil del Jurásico señala como las mejor representadas a Marattiaceae, Guaiareaceae, Osmundaceae y Gleicheniaceae, familias que incluían organismos antiguos, todavía relacionadas con los helechos del Paleozoico (Tidwell y Ash, 1994).

4. Morfología

Los helechos actuales pueden medir desde medio centímetro como es el caso de las especies del género *Salvinia* hasta 20 m en el género *Cyathea* Smith. Sin embargo, sus representantes fósiles pudieron alcanzar tallas mucho más grandes. Las características anatómicas de los helechos, aunque extremadamente variables incluyen: verdaderas raíces, tallos y hojas llamadas frondas (Figura 1a), como en el resto de las plantas vasculares. En estas plantas la posición y morfología de los esporangios son elementos importantes utilizados para la identificación de los helechos eusporangiados y leptosporangiados (Smith, 1955). Sin embargo, aunque se reconoce la importancia de estas características en la identificación de los helechos actuales, en los ejemplares fósiles del grupo no siempre se pueden reconocer o no están presentes, por lo que, los paleobotánicos han tenido que recurrir a características morfológicas principalmente de las frondas para su identificación taxonómica.

En términos generales las hojas en las plantas son definidas como el principal órgano fotosintetizador (Bierhost, 1971). Constan de una lámina simple aplanada dorsoventralmente (Figura 1a), que a veces presenta un pecíolo que corresponde a la posición alargada cilíndrica que une a la lámina foliar con el tallo (Arana y Bianco, 2011).

En los helechos se reconocen frondas: megáfilas. Las primeras son generalmente pequeñas, no presentan pecíolo y poseen solamente una nervadura que se desprende del cilindro central, sin que

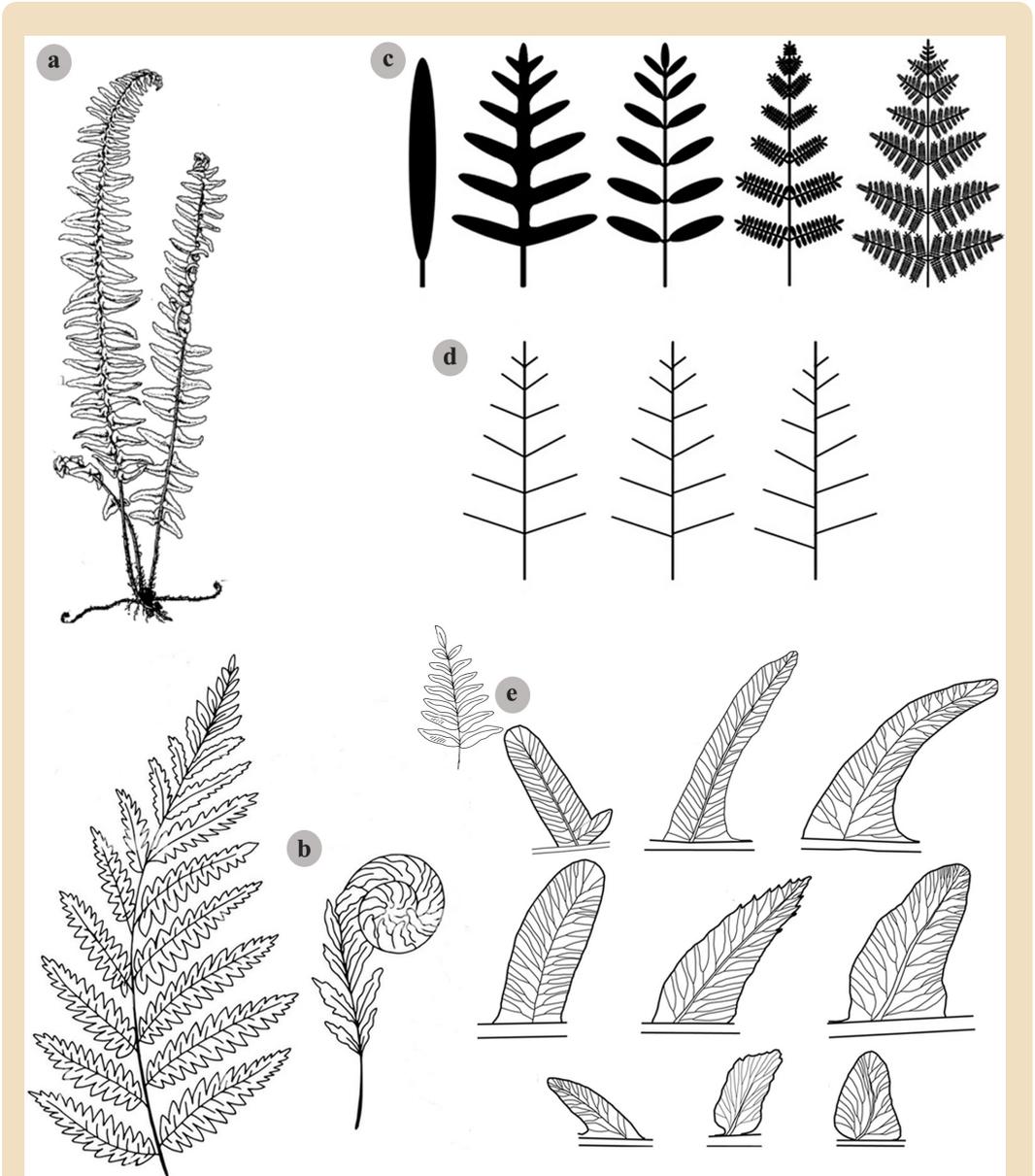


Figura 1. Morfología general de un helecho. a. Lámina foliar de los helechos, b. Crecimiento circinado c. Divisiones de las frondas, d. Posición de las pinnas a lo largo de la fronda y e. Venación presente en los helechos.



se observe alguna estructura relacionada (Arana y Bianco, 2011). Por otro lado, las hojas megáfilas o frondas, tienen haces vasculares que se separan del cilindro vascular del tallo pasando por una estructura parenquimatosa hacia un pecíolo y de allí a la lámina donde se ramifican (Tejero-Díez et al., 2016; Valencia-Avalos et al., 2012). Algunas especies de helechos poseen polimorfismo foliar (Tejero-Díez et al., 2016), en general vinculadas con la reproducción (producción de esporas). Estas últimas se denominan esporofilos u hojas portadoras de esporangios, los cuales se localizan en el envés y/o en los bordes de las láminas, mientras que las hojas que sólo realizan la función fotosintética son llamadas trofofilos (Valencia-Avalos et al., 2012).

Las frondas son entonces hojas megáfilas que cuando jóvenes están enrolladas sobre si mismas, a este tipo de prefoliación se le llama circinada (Figura 1b). Estas estructuras se originan a partir de una especialización del tallo Bierhost (1971), pueden o no estar cubiertas por pelos, escamas o ceras (frondas) y la lámina presentar diferentes grados de división, característica que se utiliza para dividir las frondas en pinnadas, bipinnadas, tripinnadas o tetrapinnadas (Figura, 1c). A los segmentos en los que se divide la lámina foliar se les denomina pinnas (Valencia-Avalos et al., 2012). La disposición de las pinnas en el raquis puede seguir dos patrones principales: 1) Alternas: cuando hay una pinna por nudo que se dispone en forma de hélice. 2) Opuestas: En este patrón dos pinnas salen del mismo nudo (Figura 1d). Probablemente una de las características más visibles en las pinnas y taxonómicamente de las más importantes es la presencia de una vena media y venas secundarias que pueden ser libres o bifurcadas una o más veces antes de llegar al margen (Figura 1e).

Algunos helechos pueden llegar a tener crecimiento arbóreo, ampliamente representado en las especies del Paleozoico, aunque en la mayoría de las especies los tallos suelen ser subterráneos, es decir, se encuentran creciendo bajo el suelo, al igual que las raíces, que tienen la particularidad de desarrollarse a partir del tallo (adventicias), ya que la raíz del embrión muere pronto. El tallo de crecimiento subterráneo recibe el nombre de rizoma, y puede llegar a estar cubierto de pelos y escamas de importancia taxonómica (Arana y Bianco, 2011; Lavallo et al., 2011). Los esteles de los tallos de helechos pueden ser protosteles, sifonosteles o dictiosteles (Arana y Bianco, 2011); no se ha podido establecerse una relación filogenética, tomando en cuenta solamente al estele, porque las especies de un mismo género pueden presentar diferentes tipos (Smith, 1955).

5. El registro fósil en el Jurásico de México

En México, al igual que en el resto del mundo la flora jurásica más abundante y de distribución geográfica más amplia está representada por permineralizaciones, impresiones y compresiones carbonosas de gimnospermas y helechos. Las primeras son consideradas el componente principal de las comunidades de plantas de esta edad, mientras que las Filicales fueron el



miembro herbáceo más común de la vegetación secundaria. Para el Jurásico la flora fósil más importante de nuestro país ha sido recolectada en la región conocida como Terreno Mixteco, la cual está localizada al sur de la República Mexicana en los límites de los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca. En esta zona las localidades con plantas fósiles son numerosas y han sido asignadas a una de las siete unidades estratigráficas que afloran en la región (Formación (F)) Rosario (Jurásico Temprano), F. Cualac (Jurásico Temprano /Jurásico Medio), F. Ayuquila, F. Otlaltepec, F. Tecamazúchil, Grupo Tecocoyunca (miembro inferior) y F. Zorrillo (Jurásico Medio)). Las rocas de estas formaciones y sus fósiles se conocen desde el siglo XIX, con excepción de la unidad poblana “Otlaltepec”, nombrada informalmente por Ortega-Guerrero en 1989. A partir de su descubrimiento la flora fósil del Terreno Mixteco fue estudiada intermitentemente por investigadores nacionales y extranjeros principalmente durante la primera mitad del siglo XX. Sin embargo, la información generada era en muchos casos imprecisa y dispersa, por lo que a partir del año 2009 el grupo de paleobotánica de la FES Zaragoza, UNAM retomaron el estudio de los fósiles de la región (Ángeles Favila, 2009). Durante los más de 10 años de trabajo en esta zona se han ubicado nuevos sitios fosilíferos, reevaluado la asignación taxonómica de algunas especies y descrito un número importante de nuevos taxa (Silva Pineda et al., 2011; Ortega, 2013; Grajeda, 2015; Lozano-Carmona et al., 2019; Flores-Barragan et al., 2017), los datos generados indican la dominancia de las gimnospermas (75%) y la presencia de los helechos (25 %) en todas las formaciones geológicas que afloran en el Terreno Mixteco, aunque el número de estos organismos varía en cada una de ellas y su grado de preservación no siempre ha permitido su identificación taxonómica (Ortiz Martínez, 2014, Figura 2 g-h).

El listado paleoflorístico de las Filicales del Terreno Mixteco hasta los primeros años del siglo XXI incluía como era de esperar por su abundancia y amplia distribución durante el Jurásico a las familias Dicksoniaceae, Matoniaceae y Osmundaceae, así como a la familia Gleicheniaceae, poco común en las floras del Jurásico (Tabla 1). Los representantes de estas familias fueron asignados (Silva Pineda, 1969; 1978; 1984; Delevoryas, 1982; Person y Delevoryas, 1982; Aguilar Arellano, 2004) a los géneros *Coniopteris* Brongniart, *Gonatosorus* Raciborski, *Piazopteris* Lorch, *Phlebopteris* Brongniart, *Sphenopteris* Sternberg y *Cladophlebis* Brongniart, con tres especies entre ellas *C. denticulata* Figura 2e (Tabla 1). De acuerdo con este listado las familias Dicksoniaceae, Matoniaceae y Osmundaceae eran hasta ese momento las mejor representadas (Tabla 1). Mientras que las formaciones Cualac y Tecamazúchil fueron reportadas como las más diversas.

Los trabajos taxonómicos enfocados al estudio de los helechos fósiles del Terreno Mixteco son pocos, abarcan solo algunas localidades (Rojas Chávez, 2010; Albarrán Almaráz, 2020; Morales Toledo et al., 2022), y no incluyen a todas las formaciones antes mencionadas, debido principalmente a la poca abundancia y mala preservación del grupo en algunas formaciones como por ejemplo Ayuquila, lo que impide en algunos casos la descripción de los caracteres taxonómicos necesarios para su identificación. Sin embargo, se ha logrado incrementar la diversidad de helechos

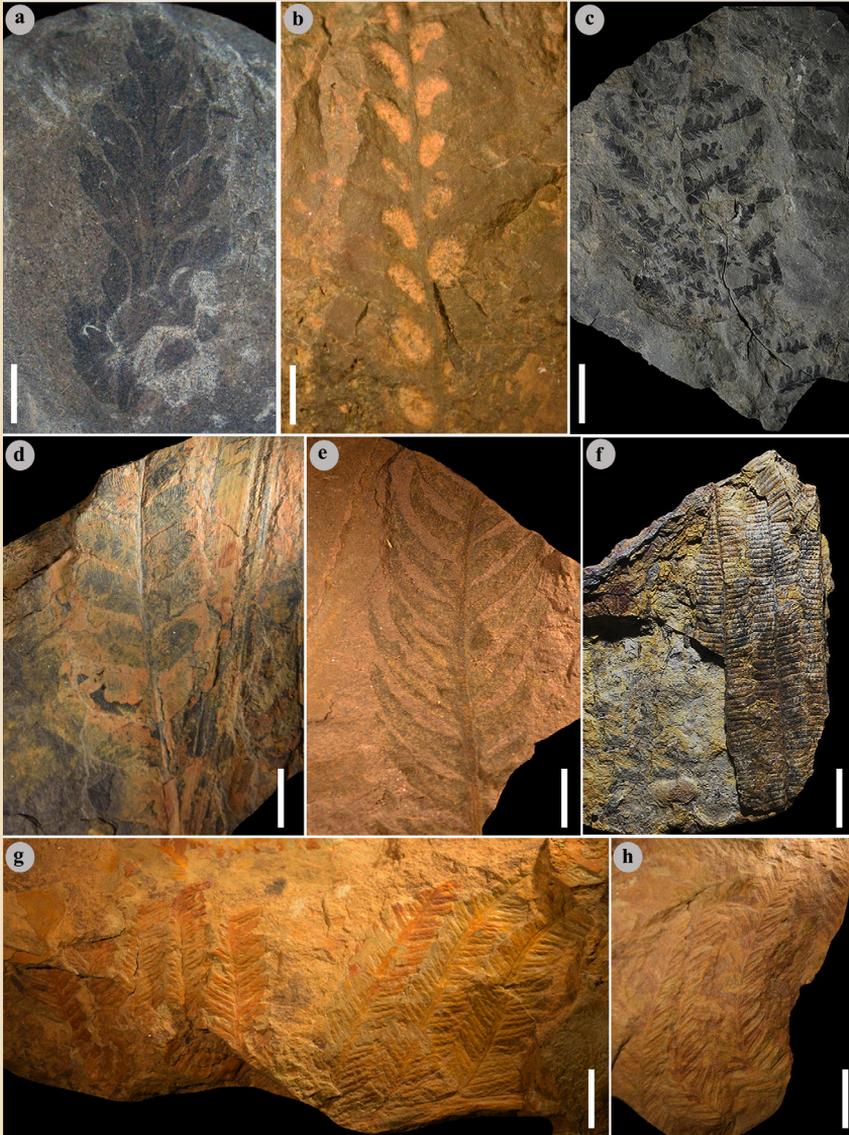


Figura 2. Nuevos registros de Filicales para la flora del Terreno Mixteco. a. *Coniopteris* cf. *Bella*, escala de 0.5 cm b. *Gonatosorus*, escala de 0.5 cm c. Insertae sedis *Koralipteris*, escala de 1 cm d. *Cladophlebis exiliformis*, escala de 0.5 cm e. *Cladophlebis denticulata*, escala de 0.5 cm f. *Piazopteris branneri*, escala de 1 cm g y h. fosilitaxones de helechos de la localidad Ayuquila, Formación Ayuquila escala de 1 cm.



Tabla 1. Especies de helechos fósiles reportadas para el Jurásico del Terreno Mixteco. * Registros hechos antes del 2004, RC. Especies reportadas por Rojas Chávez (2010), MT. Especies reportadas por Morales Toledo (2016), AA. Especies reportadas por Albarrán Almaraz (2020) y NR. Nuevos registros para el Terreno Mixteco.

Especies	F. Rosario (Jurásico Inferior)	F. Cualac (Jurásico Inferior/Jurásico Medio)	F. Tecomazúchli (Jurásico Medio)	F. Otitaltepec (Jurásico Medio Morales Toledo (2022))	F. Zorrillo (Loc. Arroyo del Carrizo) (Jurásico Medio)	F. Zorrillo (Loc. Numi) (Jurásico Medio)	F. Zorrillo (Loc. Mixtepec)-Albarrán Almaraz (2020)
Dicksoniaceae							
<i>Coniopteris arguta</i>	*	*	*		*	RC	
<i>C. hymenophyllioides</i>	*	*	*		*	RC	*
<i>C. weberii</i>			*				
<i>C. cf. bella</i>							AA (NR)
<i>Gonatosorus nathorstii</i>	*/RC	*	*/RC				
<i>Paralophosoria jurassica</i>				MT (NR)			
Gleicheniaceae							
<i>Sphenopteris geoppertii</i>	RC	*	*		*	RC	AA
<i>Sphenopteris sp</i>				MT (NR)			
Matoniaceae							
<i>Piazopteris branneri</i>	*/RC	*	*			*/RC	
<i>Phlebopteris sp</i>		*					
Osmundaceae							
<i>Cladophlebis browniana</i>	*	*	*		*	RC	
<i>C. denticulata</i>			*/RC				
<i>C. exiliformis</i>			RC (NR)			RC (NR)	
Insertae sedis							
<i>Aspidistes silvapiinedae</i>				MT (NR)			AA (NR)
<i>Koralopteris sp 1</i>							AA (NR)
<i>Koralopteris sp 2</i>							AA (NR)
<i>Koralopteris sp 3</i>							AA (NR)
<i>Koralopteris sp 4</i>							AA (NR)
<i>Spiropteris sp</i>				MT (NR)			



jurásicos descritos para México en un 111 % al incluir diez registros, al listado paleoflorístico de los helechos del Terreno Mixteco (Tabla 1), porcentaje que puede variar al incorporar los resultados de la revisión taxonómica que actualmente se está llevando a cabo en tres localidades de la unidad Grupo Tecocoyunca (miembro inferior). Trabajo que hasta el momento señala la presencia de al menos cinco fosilitaxones para esta unidad estratigráfica, uno de los cuales podría ser un nuevo registro para la región (comunicación personal, Casariego-Castillero, 2023).

Los resultados obtenidos en estos trabajos (Rojas Chávez, 2010; Albarrán Almaráz, 2020; Morales Toledo et al., 2022) corroboran la presencia de las familias Dicksoniaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae y Osmundaceae en el Jurásico del Terreno Mixteco (Tabla 1) y aunque no se identifica miembros de otras familias a nivel de género se incrementa la diversidad de helechos fósiles reportados para el Terreno Mixteco en un 66.6% (Tabla 1) al sumar al listado paleoflorístico de la región los géneros *Insertae sedis* *Aspidistes* Harris, *Spiropteris* Schimper (F. Otlaltepec) *Koralipteris* Vera y *Passalia* (localidad Mixtepec, F. Zorrillo) y el nuevo género *Paralophosoria* Morales-Toledo, Mendoza-Ruiz y Cevallos-Ferriz descrito también para la F. Otlaltepec (Morales Toledo et al., 2022). La descripción taxonómica del material fósil sobre el que descansa la descripción del nuevo género señala su parecido a la especie *Cladophlebis browniana*, sin embargo, los autores mencionan que los ejemplares difieren en la forma, número y posición de los soros por lo que aunque se asigna a la familia Dicksoniaceae, la combinación única de sus características permiten nombrar al nuevo género *Paralophosoria*, el cual se caracteriza por presentar pínulas pinnatífidas, soros redondos en forma de riñón, y esporas de forma triangular a triangular redondeada con un perisporo reticulado. Los datos obtenidos recientemente corroboran a la familia, Dicksoniaceae como la más diversa, ya que a los géneros descritos anteriormente para ella (*Coniopteris* y *Gonatosorus*) se suma el reporte del nuevo género *Paralophosoria*, mientras que el número de especies descritas aumenta a seis, de las cuales *Coniopteris* cf. *bella* Ash (Figura 2a), reportada para la localidad Mixtepec (F. Zorrillo) y *Paralophosoria jurassica* Morales-Toledo, Mendoza-Ruiz y Cevallos-Ferriz (F. Otlaltepec) sería nuevos registros para el Terreno Mixteco (Albarrán Almaráz, 2020; Morales Toledo et al., 2022). Mientras que las especies *C. arguta* Lindley y Hutton y *C. hymenophylloides* Seward, consideradas componentes típicos de la flora mesozoica del Jurásico Temprano al Cretácico Temprano ampliaron su distribución a la localidad Ñumi de la F. Zorrillo, por lo que al igual que en otras partes del mundo estas especies tuvieron una distribución amplia desde el Jurásico Temprano y hasta el Jurásico Medio en la zona trabajada. Incluso a estas dos especies se les ha atribuido un papel importante en la estratigrafía de la era debido a su rápida evolución, lo que permite que especies como *C. hymenophylloides* sean reconocidas como fósiles índices (Ma et al., 1995; Deng, 2002; Miao, 2005).

Sin embargo, aunque las frondas del género *Coniopteris* han sido reconocidas tradicionalmente como miembros de la familia Dicksoniaceae, la ubicación taxonómica del género ha sido problemática, por ejemplo, Harris (1961) lo describe como “muy insatisfactorio nomenclaturalmente”, pues



las frondas estériles, que son lisas y muy delicadas, suelen confundirse con géneros como *Sphenopteris* Sternberg, y *Todites*, por lo que su taxonomía depende en gran medida de las estructuras reproductivas. Incluso análisis morfológicos y moleculares realizados recientemente por Li y sus colaboradores (2020) señalan la necesidad de reevaluar la posición sistemática de *Coniopteris* ya que los resultados de estos estudios señalan que al incluir organismos que presenta un tamaño promedio de 20 cm, indusios en forma de copa, ánulos verticales y establecerse principalmente en lugares de clima templado, no puede ser incluido en la familia Dicksoniaceae, pues estas características no describen a sus miembros, que como se menciona arriba son helechos arborescentes de zonas tropicales que presentar indusios bivalvos y ánulos oblicuos. Por lo anterior, proponen que *Coniopteris* puede no estar relacionado con Dicksoniaceae. Siendo probablemente un género madre de Polypodiales (Li et al., 2020). Por lo que su asignación en este trabajo puede variar conforme se confirmen los resultados anteriores.

El otro miembro importante de esta familia presente en el Terreno Mixteco es el género *Gonatosorus* (Fig. 2b), representado por la especie *G. nathorstii* Raciborski la cual había sido reportada previamente para las formaciones Rosario, Cualac y Tecamazúchil (Tabla 1), Rojas Chávez (2010) corrobora su presencia en la F. Tecamazúchil, y realiza análisis cuticulares en los ejemplares que así lo permitieron. Sus resultados indican que la especie puede presentar heterofilia, es decir características morfológicas de las frondas variables, por lo que su identificación taxonómica es más fácil si se utilizan las características morfológicas constantes de sus esporas. Estas estructuras se caracterizan por ser esporas triletes, que tienen un diámetro aproximado de 10 μ , forma triangular o triangular redondeada, lesura trirrasgada, fuertemente marcada, con ornamentación suavemente granular.

Las Gleicheniaceae representadas solo por las especies *Sphenopteris goepperti* Dunker y *Sphenopteris* sp, continúa siendo una familia poco diversa para el Jurásico de México. *Sphenopteris goepperti*, fue reportada por primera vez para el Jurásico Medio de la Formación Tecamazúchil (localidad Ayuquila). Rojas Chávez (2010) y Albarrán Almaráz (2020) amplían su distribución a la F. Zorrillo (localidades Ñumi y Mixtepec). Probablemente la poca representatividad de la familia se debe a la fragilidad de sus pinas reportada por Leppe y sus colaboradores (2006). Por otro lado, Morales Toledo et al. (2022) reportan la presencia en la F. Otlaltepec de la especie *Sphenopteris* sp. Los autores mencionan que si bien nueve ejemplares recolectados en la F. Otlaltepec pueden ser asignados a la especie *Sphenopteris* sp se requieren frondas fértiles que permitan afinar su asignación taxonómica.

En cuanto a las formaciones estudiadas, la más diversa es la F. Zorrillo con 11 registros (Tabla 1) ocho de ellos realizados del 2010 a la fecha, seis de los cuales se suman al listado paleoflorístico del Terreno Mixteco, cinco presentes en la localidad de Mixtepec, los cuales corresponden a la especie *Coniopteris* cf. *bella* (Fig. 2a) y a cuatro fosilitaxones del género *Insertae sedis Koralipteris* (Fig. 2c),



cuyos ejemplares están preservados como impresiones o compresiones carbonosas en arenisca de grano fino, que aunque permiten asignarlos a este género, con base en la presencia de frondas sin yema laminar y con pinnas primarias de tamaño y forma variable y secundarias alternas o subopuestas con ápices redondos o agudos, vena media marcada y con dos a cinco pares de venas secundarias simples y/o ramificadas una o dos veces, su preservación no permitió la asignación de los ejemplares a una especie. El sexto registro corresponde a la especie *Cladophlebis exiliformis* (Fig. 2d), reportada previamente para el Jurásico de Colombia e identificada por primera vez por Rojas Chávez (2010) en las localidades Ñumi (F. Zorrillo) y Ayuquila (F. Tecomazúchil). por lo que sería su primer registro en México. Una mención aparte merece la formación Otlaltepec pues además de ser la menos diversa con tres taxones (Tabla 1), la distribución de estos habría estado restringida durante el Jurásico Medio a la región donde aflora esta formación.

En términos generales la diversidad de helechos para el Jurásico Inferior es baja, ya que solo cinco de las especies descritas (*Cladophlebis browniana* Seward, *Coniopteris arguta*, *Coniopteris hymenophylloides*, *Gonatosorus nathorstii* Raciborski, y *Piazopteris branneri*) se habían establecido en el Terreno Mixteco durante esta época, y aunque todas ellas mantienen su presencia durante el Jurásico Medio, son las especies *Cladophlebis browniana*, *Coniopteris arguta*, *Coniopteris hymenophylloides*, y *Piazopteris branneri* (Fig. 2f) los taxones con la distribución geográfica y el alcance estratigráfico más amplio en la zona estudiada. El listado paleobotánico para el Jurásico Medio en contraste es el más diverso, incluye 13 de las especies de helechos descritas, todas restringidas a esta edad (Tabla 1), lo que permite suponer el aumento de la humedad durante esta época y con ello el incremento de lugares con condiciones favorables para el establecimiento y proliferación de este grupo de plantas.

Conclusiones

En México los estudios enfocados en los helechos fósiles del Jurásico son escasos. Sin embargo, el hallazgo de nuevas localidades fosilíferas en el Terreno Mixteco y el muestreo de estas durante los últimos años por el grupo de paleobotánicos de la FES Zaragoza ha permitido incrementar los registros del grupo al sur de la República Mexicana en un 111 %. Lo anterior incluye a los géneros *Insertae sedis Aspidistes*, *Koralipteris*, *Spiropteris* y al nuevo género asignado por el momento a la familia Dicksoniaceae. Además, se establece a los géneros *Coniopteris* y *Koralipteris* como los elementos más diversos de la paleoflora aquí citada. Por otro lado, los registros realizados para la F. Zorrillo no solo la ubican como la formación con el número más alto de especies fósiles de helechos, sino que también permite ampliar el área de distribución de las especies *Coniopteris arguta*, *C. hymenophylloides*, *Sphenopteris geoppertii* y *Cladophlebis browniana*, descritas anteriormente para otras formaciones que afloran en la región. El Jurásico Medio es la época



con la mayor diversidad de especies fósiles reportadas por lo que se infieren la existencia de un mayor número de localidades donde las condiciones ambientales permitían el establecimiento de este grupo de plantas. El estudio de estos organismos es importante no solo para describir la diversidad de helechos de una región sino también para inferir sus condiciones paleoecológicas ya que debido a los requerimientos ecológicos reportados para el grupo durante el Jurásico su presencia permite afinar las propuestas paleoambientales de una región.

Agradecimientos

Los autores damos las gracias al Biólogo Enrique Albarrán Almazán por proporcionarnos fotografías de su tesis para ilustrar parte de este capítulo.

Referencias

- Adame-Juárez, H. (2007). *Flórula del Jurásico Medio de la región de Ayuquila, Noroeste del Estado de Oaxaca*. [Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Aguilar-Arellano, F. J. (2004). *Plantas jurásicas de la región noroccidental de Oaxaca (formaciones Rosario y Cualac): implicaciones paleobiogeográficas*. [Tesis de Maestría, Instituto de Geología] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ángeles-Favila, R. (2009). El género *Brachyphyllum* en el Mesozoico de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México. TESIUNAM Digital <http://132.248.9.195/ptd2009/octubre/0650726/Index.html>
- Albarrán-Almaráz, E. E. (2020). *Descripción de filicales del Jurásico Medio de la Formación Zorrillo en la localidad de Mixtepec, Oaxaca*. [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arana, D. M. y Bianco, A. C. (2011). *Helechos y Licofitas del centro de Argentina*. Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Bierhorst, D. W. (1971). *Morphology of Vascular Plants*. MacMillan, New York.
- Boyce, C. K., Lee, J. E., Feild, T. S., Brodribb, T. J. y Zwieniecki, M. A. (2010). Angiosperms Helped Putt the Rain in the Rain in the Rainforests: The Impact of Plant Physiological Evolution on Tropical Biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 97(4) 527 – 540. <https://doi.org/10.3417/2009143>



- Chase, M. W. y Reveal, J. L. (2009). Una clasificación filogenética de las plantas terrestres para acompañar a APG III. *Revista Botánica de la Sociedad Linneana*, 161, 122-127.
- Delgadillo-Moya, C., Escolástico, A. D., Hernández-Rodríguez, E., Herrera-Paniagua, P., Peña-Retes, P. y Juárez-Martínez, C. (2022). *Manual de Briofitas*. Instituto de Biología. <https://www.ib.unam.mx/ibunam/Manual-Briofitas.pdf>
- Delevoryas, T. (1982). A new Coniopteris from the Middle Jurassic of Tecomatlan, Puebla México. *Phyta, Studies on Living and Fossil Plants, Pant Comm.* 71-76.
- Deng, S. (2002). Ecology of the Early Cretaceous ferns of northeast China. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 119(1-2), 93 – 112.
- Flores-Barragan, M. A., Velasco-de León, M. P. y Corro-Ortiz, M. G. (2017). El género *Williamsoniella* (Thomas) y Flora asociada de la formación Zorrillo-Taberna Indiferenciada (Jurásico Medio) Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*. 6(2), 59 – 65.
- Galtier, J. (1981). Structures foliaires de Fougères et Ptéridospermales du Carbonifère inférieur et leur signification évolutive. *Palaeontographica Abteilung*. 180, 1 – 38.
- Galtier, J. y Scott, A. C. (1985). Diversification of early ferns. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. 86, 289 – 301.
- Grajeda Cruz, L. I. (2015). *Identificación de Maderas Fósiles de la Unidad Magdalena y Formación Otlaltepec, Puebla*. [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gray, J., Massa, D. y Boucot, A. J. (1982). Caradocian land plants microfossils from Libya. *Geology*. 10(4), 197. DOI: 10.1130/0091-7613(1982)10<197:CLPMFL>2.0.CO;2
- Gray J. (1985). The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970–1984. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 309, 167–195.
- Gray, J. (1993). Major Paleozoic land plant evolutionary bio-events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 104(1-4), 153–169. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90127-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90127-5)
- Handal-Silva, A., Cantú-Montemayor B., Espino-Barros, O. A. V., Antonio-López, P. López-Reyes, L., Cruz-Angón, A. y Camacho-Rico, F. (2011). *La Biodiversidad en Puebla, estudio de estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado Puebla y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Harris, T. M. (1961). *The Yorkshire Jurassic Flora 1*. British Museum of Natural History, London.
- Haufler, C. H., Kathlee, M. P., Shuettelpelz, E., Sessa, E. B., Farrar, D. R., Moran, R., Schneller, J. J.M Watkins, J. E. y Windman Jr. M. D. (2016) *BioScience*. 66(11), 928 – 937. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>



- Knoll, A. H. (1984). Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In Nitecki, M. H. (Ed.), *Extinctions* (pp 21 – 68) USA: University of Chicago Press.
- Lavalle, M.C., Mengascini, A. y Rodríguez, M. (2011). Morfología de esporas y sinangios en especies neotropicales del helecho *Marattia* (Marattiaceae). *Revista de Biología Tropical*. 59(4), 1833 – 1844.
- Li, C., Moran, R. C., M, J., Wang, B. y Hao, J. (2020). A new record of Lindasaeaceae (Polypodiales) from the mid-Cretaceous amber of Myanmar. *Cretaceous Research*. 105, 104040. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.12.010>
- Lehtonen, S., Poczai, P., Sablok, G., Hyvönen, J., Karger y Flores, J. (2020). Exploring the phylogeny of the marattialean ferns. *Cladistics*. 36, 569 – 593
- Leppe, M., Moisan, P., Abad, E. y Palma-Heldt, S. (2006). Paleobotánica del Triásico Superior del valle del río Biobío, Chile: Clase Filicopsida. *Revista geológica de Chile*. 33(1), 81-107. <https://dx.doi.org/10.4067/S0716-02082006000100004>
- Lozano-Carmona, D. E., Velasco-de León, M. P. y Flores-Barragan, M. A. (2019). Jurassic Flora in Southern Mexico: *Anomozamites* Shimper. 1870 emend. Pott et McLoughlin, 2009 from Mixteco Terrane, Phytogeographical Implications of Williamsoniaceae Family (Benettitales). *Open Journal Geology*. 9(3), 142 – 156. DOI: 10.4236/ojg.2019.93010
- Ma, Q. W., Wang, Y. F. y Chen, Y. (1995). Advances of genus *Coniopteris*. *Bullet Botanic*. 13(supl), 26 – 32.
- Mamay, S. H. (1952). An epiphytic American species of *Tubicaulis* Cotta. *Annale des Sciences Natyrelles; botanique*. 62, 145–163.
- Miao, Y. Y. (2005). New material of Middle Jurassic plants from Baiyang river of northwestern Junggar Basin, Xinjiang, China. *Acta Paleontologica Sinica*. 44(4), 517 – 534.
- Morales-Toledo, J., Mendoza-Ruiz, A. C. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2022). The ferns in a new Middle Jurassic locality from the Otlaltepec Formation, Puebla, México. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 113(2), 127 – 140.
- Moran, R.C. (2004). A Natural history of ferns. *Timber press*. Portland y Cambridge.
- Niklas, K. J. (1997). *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press.
- Ortega-Chávez (2013) *Paleoxilología de Gimnospermas en el Jurásico Medio, Formación Tecamazuchil, de la localidad de Partideño, Oaxaca* [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortega-Guerrero, B. (1989). *Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca*. [Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias] Universidad Nacional Autónoma de México.



- Ortiz- Martínez, E. L. (2014). *Estudio Paleocológico del Jurásico Inferior y Medio de la Zona Norte de Oaxaca*. [Tesis de Doctorado en ciencias biológicas Facultad de Estudios Superiores Zaragoza]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Person, C. P. y Delevoryas, T. (1982). The Middle Jurassic flora of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica abtelung*. 180. 82 – 119.
- Pryer, M. K., Schuettpelz, E., Wolf, G. P., Schneider, H., Smith, R. A. y Cranfill, R. (2004). Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the Early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*. 91 (10), 1582 – 1598.
- Qi, X., Kuo, L. Y., Guo, C., Li, H., Li, Z., Qi, J. I., Wang, L., Hu, Y. I., Xiang, J., Zhang, C., Guo, J., Huang, C. H. y Ma, H. (2018). Un bien La filogenia nuclear resuelta del helecho revela la historia evolutiva de numerosas familias de factores de transcripción. *Filogenética Molecular y evolución*. 127, 961–977. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.043>
- Ramírez-Cruz, S., Sánchez-González, A. y Tejero-Díez, D. (2009). La Pteridoflora del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 84, 35 – 44.
- Ress, P. M., Gibbs, M. T., Ziegler, A. M., Kutzbach, J. E. y Behling, P. J. (1999). Permian climates: evaluating model predictions using global paleobotanical data. *Geology*. 27, 891 – 894.
- Rojas-Chávez, C. (2010). *Taxonomía de Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Matoniaceae (filicales) del jurásico en la región Mixteca, México*. [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rothwell, G. W. (1987). Complex Paleozoic Filicales in the Evolutionary radiation of Ferns. *American Journal of Botany*. 74(3), 458 – 461.
- Rothwell, G. W. (1991). *Brotryopteris forensis* (Botryopteridaceae), a Trunk Epiphyte of the Tree Fern *Psaronius*. *American Journal of Botany*. 78(6), 782 – 788. <https://doi.org/10.2307/2445068>
- Sahni, B., 1931. On certain fossil epiphytic ferns found on stems of the Palaeozoic tree-fern *Psaronius*. In: Proceedings of the 18th Indian. *Science Congress, Nagpur, India*.
- Scott, A. C. y Galtier, J. (1985). Distribution and ecology of early ferns. *Proceedings of the Royal Society of Edinburg*. 86, 141 – 149.
- Sánchez-González, A., Tejeros-Díez, J.D., Pérez-Atilano, Y., Hernández-Álvarez, A.G., Gutiérrez-Lozano, M., Pérez-Paredes, M.G. y Álvarez-Zuñiga, E. (2016). Helechos y lycopodios del estado de Hidalgo, México. *Universidad Autónoma del estado de Hidalgo*. ISBN: 978-607-482-487-2
- Silva-Pineda, A. (1969). Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecomatlan, estado de Puebla. *Paleontología Mexicana*. 27, 3 – 73.



- Silva-Pineda, A. (1978a). Paleobotánica del Jurásico de México. *Paleontología Mexicana*. 44(1), 1 – 13.
- Silva-Pineda, A. (1984). Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región del consuelo Oaxaca. *Paleontología Mexicana*. 49, 1 – 103.
- Silva-Pineda, A., Velasco-de León, M. P., Arellano-Gil, J. y Grimaldo, J. R. (2011). Una nueva especie de *Weltrichia* (Bennettitales) del Jurásico Medio de la Formación Tecomazúchil (Oaxaca). *Geobios*. 44(5), 519 – 525. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.01.004>
- Smith, G. (1955). *Cryptogamic Botany*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Shuettpelez, E., Korall, P., Shneider, H. y Wolf, P. G. (2006). A classification for extant ferns. *Taxon*. 55(3), 705 – 731.
- Stewart, W. N. (1983). *Paleobotany and evolution of plants*. Cambridge University Press, New York.
- Taylor, T. M. (1981). *Paleobotany: An Introduction to Fossil Plant Biology*. McGraw-Hill.
- Tidwell, W. D. y Ash, S. R. (1994). A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. *Journal of Plant Research*. 107, 417 – 442.
- Tejero-Díez, J. D., Torres-Díaz, A. y Sánchez-González, A. (2016). Helechos de la Sierra Madre del Sur. En I. Luna-Vega, D. Espinosa, R. Contreras-Medina (Ed), *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur* (pp. 121 – 138). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vakhrameev, V. A. (1991). *Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth*. En Norman, F. H. (Ed), Cambridge University Press.
- Valencia-Avalos, S., Martínez, G. M., Cruz, D. R. y Jiménez, R. J. (2012). *Glosario ilustrado de embriofitas*. Prensas de Ciencias.
- Watkins, J. J. E. y Cardelus, C. L. (2012). Ferns in an angiosperm world: cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor. *International Journal of Plant Sciences*. 173(6), 695 – 710.
- Willis, K. J. y McElwain, J. C. (2002). *The evolution of plants*. Oxford University Press. Oxford
- Ziegler, A. M., Parrish, J. M., Ping, Y., Gyllenhaal, E. D., Rowley, D. B., Parrish, J. T., Shangyou, N., Bekker, A. y Hulver, M. L. 1993. Early Mesozoic phytogeography and climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological sciences*. 341, 297 – 305.



Capítulo 6

Las Cycadophytas del Jurásico del sur de México

Miguel Angel Flores-Barragan^{*1} y María Patricia Velasco-de León¹

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

Resumen

La paleoflora del Jurásico de México ha sido estudiada desde mediados del siglo pasado, siendo uno de los elementos más importantes de esta vegetación las cicadofitas. Sin embargo, el constante descubrimiento de nuevos elementos florísticos y/o localidades hace necesaria una reevaluación del conocimiento actual de la paleoflora. El objetivo de este capítulo es dar a conocer la diversidad de los órdenes Cycadales y Bennettitales presentes en el Jurásico del sureste de México, así como los caracteres diagnósticos de los taxones más representativos de cada orden. Las descripciones aquí realizadas se basan en el análisis de más de 2000 ejemplares depositados en la Colección de Paleontología de la FES Zaragoza; dicho material pertenece a ocho formaciones, la mayoría de ellas del Jurásico Medio (F. Ayuquila, Cualac, Otlaltepec, Tecocoyunca, Tecomazúchil Zorrillo y Zorrillo-Taberna Indiferenciadas) y sólo una de ellas perteneciente al Jurásico Inferior (F. Rosario). Para el orden de las Cycadales se identificaron únicamente tres géneros y cuatro especies, siendo en la mayoría de los casos elementos raros de las comunidades vegetales. Esta poca diversidad del orden contrasta con lo que se ha encontrado en otras localidades alrededor del mundo, probablemente debido a la competencia con el segundo orden abordado en este capítulo. Las Bennettitales están representadas en el Jurásico de México con ocho géneros distintos; cinco pertenecen a taxones de hojas (*Anomozamites*, *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum* y *Zamites*) que comprenden hasta 13 especies. Por otro lado, los tres géneros restantes corresponden a estructuras reproductoras, algunas de ellas masculinas (*Weltrichia*), femeninas (*Williamsonia*) y hermafroditas (*Williamsoniella*); si bien algunos de estos taxones son escasos, la mayoría de ellos son abundantes





en las formaciones aquí analizadas (ej. *Zamites lucerencis*) lo que demuestra el alto grado de tolerancia que tuvieron las Bennettitales para colonizar diferentes ambientes durante el Jurásico.

Palabras clave: Bennettitales, Cycadales, México, *Zamites*, Estructuras reproductoras.

Abstract

The Jurassic palaeoflora of Mexico has been studied since the middle of the last century, one of the most important elements of this vegetation being the Cycadophyta. However, the constant discovery of new floristic elements and/or localities makes necessary a re-evaluation of the current knowledge of the palaeoflora. Therefore, the aim of this chapter is to present the diversity of the orders Cycadales and Bennettitales present in the Jurassic of Southeastern Mexico, as well as the diagnostic characters of the most representative taxa of each order. The descriptions made here are based on the analysis of more than 2000 specimens deposited in the Palaeontology Collection of the FES Zaragoza; this material belongs to eight different formations, most of them from the Middle Jurassic (F. Ayuquila, Cualac, Otlaltepec, Tecocoyunca, Tecomazúchil Zorrillo and Zorrillo-Taberna Undifferentiated) and only one of them belonging to the Lower Jurassic (F. Rosario). For the order Cycadales only three genera and four species were identified, being in most cases rare elements of the plant communities. This low diversity of the order contrasts with other localities around the world, probably due to competition with the second order discussed in this chapter. The Bennettitales are represented in the Jurassic of Mexico by eight genera; five belong to leaf taxa (*Anomozamites*, *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum* and *Zamites*) comprising up to 13 species. On the other hand, the remaining three genera correspond to reproductive structures, some of them male (*Weltrichia*), female (*Williamsonia*) and hermaphrodite (*Williamsoniella*); although some of these taxa are scarce, most of them are abundant in the formations analyzed here (e.g. *Zamites lucerencis*), which shows the high degree of tolerance that Bennettitales had to colonize different environments during the Jurassic.

Key words: Bennettitales, Cycadales, Mexico, *Zamites*, reproductive structures.

1. Introducción

La paleobotánica es considerada una ciencia interdisciplinaria que se relaciona con la geología y la botánica, insustituible para el entendimiento cabal de las plantas, su historia evolutiva y sus extinciones; pues aporta información sobre diversidad, distribución e interacciones que trasciende los resultados de las extrapolaciones posibles a partir de las plantas y los ecosistemas actuales (Hernández-López y Castillo-Cerón, 2022). Sin duda uno de los grupos más importantes en la historia



de la vida en la Tierra corresponde a las gimnospermas, que es un grupo abundante en localidades jurásicas del territorio nacional. En este capítulo se abordan los órdenes más abundantes hasta la actualidad registrados en las formaciones pertenecientes al Jurásico. Es importante que al lector de este capítulo le quede claro los caracteres diagnósticos de cada género, apoyado en las imágenes que se seleccionaron que no corresponden a ningún tipo, sino a ejemplares con un buen grado de preservación. Además, se comenta en que formaciones se han registrado y de esta manera aportar información sobre su distribución.

1.2 Características generales del grupo

Las gimnospermas son un grupo de plantas vasculares, leñosas, con semillas y sin carpelo (Meyen, 1984; Christenhusz et al., 2011). Siguiendo la clasificación de Meyen (1984, 1987) se proponen dentro de la división Gymnospermae (Pinophyta) tres clases, Ginkgoopsida, Cycadopsida y Pinopsida. Sin duda alguna, la que mejor representación tiene en el registro paleobotánico de México es la clase Cycadopsida, la cual se caracteriza por presentar hojas enteras y/o compuestas generalmente pinnadas. Son plantas dioicas, presentando conos compactos con desarrollo definido, ubicándose generalmente de manera axilar y lateral; además, poseen un tronco que generalmente no está ramificado. De acuerdo con Meyen (1984) la clase Cycadopsida comprende cuatro órdenes, Cycadales, Bennettiales, Lagenostomales y Trigonocarpaceles, en este capítulo se analizan los dos primeros órdenes, ya que son los mejor representados en el Jurásico de México (Velasco-de León et al., 2013).

2. Origen y desarrollo de los órdenes Cycadales y Bennettiales, del Pérmico al Jurásico

Actualmente se considera a las gimnospermas como un grupo monofilético (con un ancestro común) (Bowe, et al., 2000; Christenhusz, et al., 2011). El conocimiento de las relaciones filogenéticas de plantas ya extintas, como muchas gimnospermas, se basa en la morfología observada en su registro fósil, lo que ha permitido identificar al grupo denominado progimnospermas como su posible ancestro (Cleal y Thomas, 2019).

Las progimnospermas aparecieron durante el Devónico y se caracterizaron por tener una anatomía similar a las gimnospermas, pero con reproducción por esporas (Beck, 1960). Este grupo está compuesto por tres órdenes, Aneurophytales, Archaeopteridales y Protopytales, que están presentes en el estrato arbustivo o herbáceo de este período y se caracterizan por un crecimiento



monopodial y un xilema secundario lignificado que se asemeja a las coníferas actuales (Taylor et al., 2009). Determinar el ancestro directo de las gimnospermas es un tema en discusión, ya que no existe un consenso generalizado; Sin embargo, no fue hasta principios del Carbonífero cuando se reportaron inequívocamente las primeras semillas pertenecientes a las primeras gimnospermas y grupos afines (Taylor et al., 2009).

Específicamente en el caso de las Cicadofitas, el registro de las primeras Cycadales es tema de discusión ya que algunos proponen el origen del orden en el género *Eremopteris* del Pensilvánico, a partir de la morfología de la semilla *Platispermica* (Delevoryas, 1982). Otros asocian el origen de las Cycadales con *Archaeocycas* y *Phasmatocycas*, debido a la morfología y posición de las semillas (Mamay, 1976). Considerando concretamente del registro de este grupo para México, los primeros reportes de este orden se basan en los géneros cf. *Bjuvia* y *Nilssonia* de la Formación Matzitzi (Pensilvánico-Pérmico Superior); así como posibles reportes de *Pseudoctenis* en la Formación Tuzancoa (Cisuraliense) (Flores-Barragan y Velasco-de León, 2021).

Con respecto a las Bennetttales, se trata de un orden extinto de plantas que dominaron gran parte del Mesozoico; si bien, su morfología general es muy similar a las Cycadales, estas últimas se caracterizan por presentar estomas de tipo haploquelico mientras que las Bennetttales presentan estomas de tipo sindetoquelico (Florin, 1933).

De manera clásica los registros de Bennetttales más antiguas proceden del Triásico Medio de Europa (Wachtler y Van Konijnenburg-van Cittert, 2000; Kustatscher y Van Konijnenburg-van Cittert, 2005); sin embargo, estos registros carecen de cutícula, por lo que su diferenciación con respecto a Cycadales es complicado; aunado a esto, la repentina aparición y diversificación de las Bennetttales en el registro fósil parece indicar un posible origen anterior (Blomenkemper et al., 2021).

Esta idea se ve reforzada con los nuevos registros de Jordania del Pérmico Inferior y Superior de la formación Umm Irna, reportando las especies *Pterophyllum potti* Bomfleur et Kerp y *Nilssoniopteris shanxiensis* Baumer, Backer et Wang (Blomenkemper et al., 2021). En el caso particular de México los primeros reportes de este orden proceden del Triásico Superior de la Formación Santa Clara, Sonora, donde se reportan gran variedad de géneros, tales como: *Cycadolepis*, *Laurozamites*, *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Williamsonia* y *Zamites* (Weber, 1996; 1997; Weber y Zamudio-Varela, 1995).

Looy et al. (2014) mencionan que los géneros derivados (aparición reciente), como las Cicadofitas, evolucionaron en condiciones ambientales de sequía. Esto explicaría el aislamiento geográfico y reportes intermitentes (cronológicos) de este tipo de hojas durante el Paleozoico.



3. El registro paleontológico en el Jurásico de Oaxaca

Como ya se mencionó, los caracteres cuticulares son de suma importancia para la asignación taxonómica de las Cicadofitas (Pott et al., 2010). Sin embargo, la cutícula no siempre se conserva. Ya que depende del proceso de fosilización y la textura de las hojas. En la mayoría de las localidades de México, la preservación de la cutícula en los fósiles es rara (ver capítulo 9). Por lo que, la asignación a los géneros de las Cycadales y Bennettitales se basan en su mayoría en caracteres morfológicos.

3.1 Cycadales

Este orden de plantas vasculares tiene su origen en el Carbonífero Superior y alcanza su esplendor a mediados del Mesozoico, para declinar constantemente durante el Cretácico y Paleógeno (Scagel et al.; 1980; Jones, 1993). Generalmente las Cycadales tienen forma de pequeñas palmeras, con hojas enteras o pinnadas y fructificaciones unisexuadas dispuestas apicalmente, además de tener granos de polen monosulcados (Villar-de Seoane, 1997). Actualmente su distribución se restringe a zonas tropicales y subtropicales (Scagel et al., 1980; Jones, 1993). En el registro fósil de México está representado por los géneros *Taeniopteris* Brongniart, *Pseudoctenis* Seward y *Nilssonia* Brongniart.

3.1.1 Sistemática paleobotánica

Incertae sedis

Taeniopteris Brongniart, 1828 (Figura 1B)

Descripción: Hojas simples, de margen entero, nervio medio rígido, que se extiende por toda la longitud de la hoja. Nervios laterales aproximadamente perpendiculares al nervio medio, simples o bifurcados en la base. Evidencia de estructura epidérmica desconocida (Van Konijnenburg-van Cittert et al., 2017).

Discusión: *Taeniopteris* se considera un género artificial con diferentes afinidades taxonómicas y que sólo deben usarse para hojas que carecen de caracteres cuticulares, que podría asegurar la identidad taxonómica de las hojas (Pott y Launis, 2015); sin embargo, algunos autores han propuesto que al menos en parte algunos taxones presentan afinidad con Cicadofitas (Pott y Launis, 2015; Van Konijnenburg-van Cittert et al., 2017). Para el Jurásico de México se tienen descritas dos especies, *T. oaxacensis* Pearson y Delevoryas y *T. orovillensis* Fontaine (Tabla 1).

Distribución: Formaciones Rosario (Localidad Rosario), Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Localidad Río Ñumi).

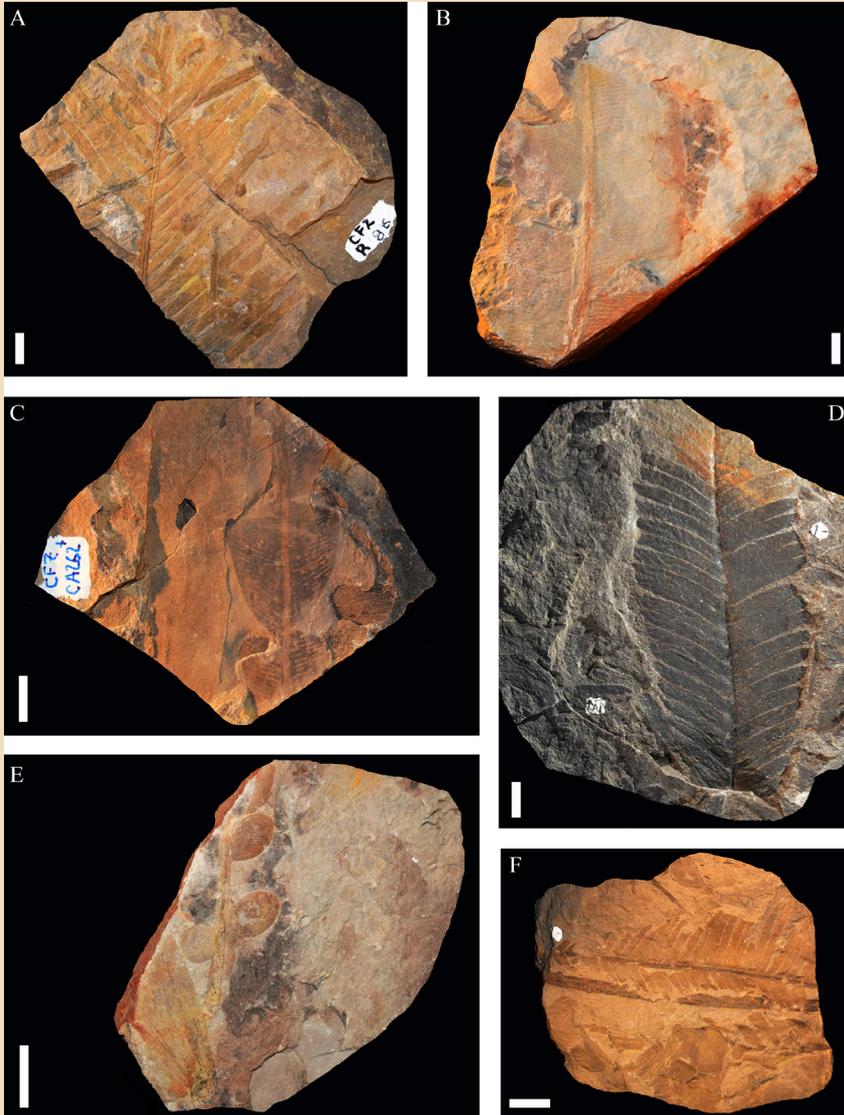


Figura 1. Cycadopsidas del Jurásico de México. A. Hoja segmentada de *Pseudoctenis lanei*, con base decurrente; B. Ejemplar de *Taeniopteris oaxacensis*, con su característica vena media; C, *Anomozamites* cf. *A. triangularis* con foliolos casi tan largos como anchos; D. Lamina de *Otozamites hespera*, con su característica base asimétrica; E. Fósil de *Otozamites mandelslohi* se observan sus foliolos completamente circulares; F. Hoja incompleta de *Ptilophyllum cutchense*, con sus foliolos delgados. Escala 1 cm.



Tabla 1. Caracteres diagnósticos de las especies del orden Cycadales presentes en el Jurásico de Oaxaca.

Especie	Tipo de hoja	Unión de la hoja con respecto al raquis y/o vena media	Venación secundaria	Tamaño de la hoja y/o segmentos (largo y ancho)	Ancho del raquis	Densidad de venación por cm ²
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>	Entera	Lateral	Paralela	23 cm por 7 cm	0.35 cm	6-8
<i>Taeniopteris Orovillensis</i>	Entera	Lateral	Paralela	5.5 cm por 2.5 cm	0.5 cm	30-40
<i>Pseudoctenis lanei</i>	Segmentada	Lateral	Paralela	8 cm por 0.7 cm	0.4 cm	26
<i>Nilssonia pterophylloides</i>	Segmentada	Borde superior	Dicotómica	7 cm por 0.7 cm	0.4 cm-0.6 cm	24

Clase CYCADOPSIDA Brongniart, 1843

Orden CYCADALES Dumortier, 1829

***Pseudoctenis* Seward, 1911 (Figura 1A)**

Descripción: Hojas pinnadas, más o menos confluentes, generalmente lineares, lanceoladas u oblongas, pinnas insertadas de manera lateral al raquis, dispuestas en un ángulo próximo a 90° con respecto al raquis. Base generalmente ensanchada, formando una expansión aliforme a cada lado del raquis. Venación simple o con una dicotomía cerca de la base (Bonetti, 1968).

Discusión: Al igual que otras Cycadales del Jurásico de México este es un género raro para el territorio nacional, teniendo únicamente una especie reportada hasta el momento y en todos los casos con una baja abundancia (Silva-Pineda, 1984; Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016). Este género es muy similar al género *Pterophyllum* Brongniart (Bennettitales). Sin embargo, se diferencian en que este último presenta una base simétrica y nunca forma una expansión aliforme en su base (Tabla 1).

Distribución: Formaciones Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Localidad Río Ñumi) Rosario y Tecomazúchil.



Nilssonia Brongniart, 1825

Descripción: Hoja lineal u oblanceolada, lámina unida al borde superior del raquis, en algunos casos ocultándolo completamente, lámina entera o segmentada transversalmente. Venas simples, numerosas, iguales y terminadas en su margen distal; cuerpos de resina a menudo presente entre las venas. Estomas de tipo haploqueílicos confinados al lado inferior de la hoja, dispersos entre venas, células subsidiarias no especializadas o cada una con una papila proyectándose sobre la abertura (Harris, 1964).

Discusión: Si bien este género es similar a *Pseudoctenis* y *Ctenis*, la gran diferencia con respecto a estos es que en el caso de *Nilssonia*, la hoja siempre se une al borde superior de raquis y no de manera lateral como en los otros géneros. Para México se tienen los reportes de hasta cuatro especies; si bien la mayoría de estos reportes son dudosos; por lo cual solo se considera para este trabajo la especie *Nilssonia pterophylloides* Nathorst que se distingue por sus folíolos cortas de no más de 10 cm (Tabla 1).

Distribución: Formaciones Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Localidad Río Ñumi) y Tecomazúchil.

3.2 Bennettitales

Este orden de plantas vasculares tiene su origen en el Pérmico Superior y alcanza su esplendor durante el Mesozoico, para declinar constantemente durante el Cretácico; aunque algunos reportes llegan hasta el Oligoceno de Tasmania (McLoughlin et al., 2011). Generalmente las Bennettitales presentan un follaje similar al de las cícadas (una vez pinnada), sus segmentos son típicamente rómbicos, falcados, o lineales, además presentan venación dicotómica, paralela y en algunos casos anastomosada (Watson y Sincock, 1992). También se caracterizan por sus estructuras reproductivas parecidas a flores con diferentes sexos (masculina, femenina y hermafrodita). A nivel cuticular las Bennettitales son fácilmente distinguibles de Cycadales por sus estomas sindetoqueílicos en lugar de haploqueílicos (Florin, 1933).

En el Jurásico de México, el orden Bennettitales está representado por los géneros de hojas: *Anomozamites*, *Otozamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, y *Zamites*; además de las estructuras reproductoras tales como: *Cycadolepis*, *Weltrichia*, *Williamsonia* y *Williamsoniella*.



3.2.1 Sistemática paleobotánica

Clase CYCADEOIDOPSIDA Scott, 1923

Orden BENNETTITALES Engler, 1892

Familia WILLIAMSONIACEAE Carruthers, 1870

Anomozamites Schimper (1870) emend. Pott et McLoughlin, 2009 (Figura 1C)

Descripción: Hojas segmentadas, folíolos tan anchos como largos o dos veces más largos que anchos, con una base ancha generalmente insertada lateralmente al raquis, con numerosas venas, simples o una vez bifurcadas (Pott y McLoughlin, 2009). Estomas de tipo sindetoquelico.

Discusión: Este taxón es poco diverso y abundante dentro de las Bennettitales en México ya que únicamente se encuentra reportado con sólo una especie registrada (Tabla 2), *Anomozamites angustifolium* Pott y McLoughlin, además de algunas afinidades (Person y Delevoryas, 1982; Lozano-Carmona et al., 2019). Este género tiene una amplia distribución en el Triásico-Cretácico de Laurasia (Pott y McLoughlin, 2009).

Distribución: Formaciones Cualac, Otlaltepec (Localidad Otlaltepec), Rosario y Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Localidad Cañada Alejandro).

Otozamites Braun, 1842 (Figura 1D-E)

Descripción: Hoja segmentada, foliolos unidos al lado superior del raquis, de forma lanceolada, base de los foliolos contraídos asimétricamente, ya que son unidos a una pequeña área que se ubica por debajo de la mitad de la base, provocando que el ángulo basal acroscópico se agrande formando una aurícula; venas divergentes de la base del pabellón auricular; Venas dicotómicas, terminando en los márgenes de los foliolos y el ápice. Estomas de tipo sindetoquelico con una célula subsidiaria al lado de cada célula guarda (Harris, 1969).

Discusión: Las bases asimétricas con el lóbulo basiscópico pronunciado hace difícil su similitud con cualquier otro taxón; Este parece haber sido un género con un amplio rango de tolerancia ecológica ya que se encuentra ampliamente distribuida durante todo el Mesozoico alrededor del mundo, y este parece también ser el caso de México ya que se registra en todas las formaciones del Jurásico de Oaxaca (Morales-Lara y Silva-Pineda, 1996; Pérez-Crespo, 2011), Aunque su diversidad siempre es baja con solamente dos especies reportadas hasta el momento (Tabla 2).

Distribución: Formaciones Zorrillo-Taberna, Tecamazúchil, Cualac, Otlaltepec, Rosario, Tecocoyunca.



Tabla 2. Caracteres diagnósticos de las especies y afinidades de hojas para el orden de las Bennettitales presentes en el Jurásico de Oaxaca.

Especie	Unión de los foliolos al raquis	Base de los foliolos	Tamaño de la hoja (largo y ancho)	Arreglo de los foliolos	Tamaño de los foliolos (largo y ancho)	Ancho del raquis	Densidad y arreglo de la venación por cm ²	Ápice de los foliolos
<i>Anomazamites angustifolium</i> Pott y McLoughlin,	Unido por toda su base	Contraída en ambos lados	6.1 cm por 3 cm	Subopuesto	0.7-1.8 cm por 0.9-1.3 cm	0.1 cm	Dicotómica, 15-25	Truncado
<i>Anomazamites</i> cf. <i>A. triangulares</i> Nathorst	Unido por toda su base	Contraída en ambos lados	6.8 por 2.5 cm	Opuestos o subopuestos	1-1.3 cm por 2.1-2.6 cm	0.1 cm	Dicotómica, 22-25	Redondo
<i>Otozamites hespera</i> Wieland	Unido por una pequeña área	Asimétrica, formando una aurícula más grande	18 cm por 7 cm	Opuestos o subopuestos	4-4.5 cm por 0.3-0.5 cm	0.3-0.4 cm	Dicotómica, 40	obtusos
<i>Otozamites mandeishohi</i> (Kurr) Brongniart	Unido por una pequeña área	Asimétrica, formando una aurícula más grande	16.5 cm por 2.5 cm	Opuestos	1-1.3 cm por 0.8-0.9 cm	0.2 cm	Dicotómica, 25-30	Redondo
<i>Pterophyllum munsteri</i> (Presl) Goepfert	Unido por toda su base	Decurrente a ambos lados	20 cm por 4 cm	Opuestos o subopuestos	1.6-2.3 cm por 0.5-0.6 cm	0.1-0.2 cm	Paralela, 11-12	Agudo
<i>Pterophyllum spinosum</i> Person y Delevoryas	Unido por toda su base	Decurrente a ambos lados	-	subopuestos	4.5 cm por 0.8 cm	1 cm	-	Agudo
<i>Ptilophyllum cutchense</i> Morris	Unido por toda su base	Parte basiscopica decurrente	8 cm por 2.8 cm	Alterna	1.3-2.5 cm por 0.3-0.4 cm	0.1-0.3 cm	Dicotómica, 22 a 24 por foliolo	Redondo
<i>Ptilophyllum acutifolium</i> Morris	Unido por toda su base	Parte basiscopica decurrente	10 cm por 8.5 cm	Opuestos o subopuestos	1-4.5 cm por 0.1-0.4 cm	0.1-0.3 cm	Paralelo, 8 a 10 por foliolo	Agudo



Tabla 2. Caracteres diagnósticos de las especies y afinidades de hojas para el orden de las Bennettitales presentes en el Jurásico de Oaxaca (*continuación*).

Especie	Unión de los foliolos al raquis	Base de los foliolos	Tamaño de la hoja (largo y ancho)	Arreglo de los foliolos	Tamaño de los foliolos (largo y ancho)	Ancho del raquis	Densidad y arreglo de la venación por cm ²	Ápice de los foliolos
<i>Zamites diquiyui</i> Person y Delevoryas	Unido por una pequeña área	Simétrica, formando dos aurículas iguales	26 cm por 19 cm	Opuesto	4.9-10.6 cm por 1.7-3.5 cm	0.4 cm	Dicotómica, de 7 a 10 por foliolo	Agudo
<i>Zamites lucerensis</i> (Wieland) Person y Delevoryas	Unido por una pequeña área	Simétrica, formando dos aurículas iguales	20 cm por 4 cm	Alterno o subopuesto	1.2-2 cm por 0.4-0.8 cm	0.1-0.2 cm	Dicotómica, 10-11	Redondo
<i>Zamites Oaxacensis</i> (Wieland) Person y Delevoryas	Unido por una pequeña área	Simétrica, formando dos aurículas iguales	22 cm	Alterno	6.5-16 cm por 1.3-2 cm	-	Dicotómica, 15-20	Agudo
<i>Zamites tribulosus</i> (Wieland) Person y Delevoryas	Unido por una pequeña área	Simétrica, formando dos aurículas iguales	19 cm por 9 cm	Opuestos o subopuestos	3-5.1 cm por 0.8-1.2 cm	0.3-0.5 cm	Dicotómica	Agudo
<i>Zamites truncatus</i>	Unido por una pequeña área	Simétrica, Estrecha	9.5 cm por 8 cm	Alterno	6-7.8 cm por 1.5-2 cm	0.4 cm	Paralela	-
<i>Zamites feneonis</i>	Unido por una pequeña área	Simétrica, formando dos aurículas iguales	15 cm por 15 cm	Subopuesto	7 cm por 1-1.3 cm	0.5-0.6 cm	30-40 por foliolo	Agudo



Pterophyllum Brongniart, 1828

Descripción: Hoja segmentada, lanceolada y peciolada, la lámina adherida lateralmente al raquis, segmentos típicamente al menos dos veces más largos que anchos, la base de estos se expande en su base, número variable de venas por segmento, paralelas o divididas dicotómicamente. Estomas de tipo sindetoquelico, con dos células subsidiarias ubicadas lateralmente (Harris, 1969).

Discusión: Brongniart (1824) introdujo el género *Pterophyllum* para dos especies del Triásico Superior de Suecia, que posteriormente fueron transferidas al género *Anomozamites* Schimper (Pott et al., 2007). Como resultado, el nombre *Pterophyllum* se volvió ilegítimo. Debido a que este nombre fue ampliamente utilizado, se conservó con *P. filicoides* (Schlotheim) Zeiller como especie tipo (Pott et al., 2007). Para el Jurásico de México su diversidad es cuestionable ya que, si bien se tienen hasta cinco taxones identificados, la mayoría de ellos son de dudosa determinación; por lo que en este trabajo se consideran únicamente las especies *P. spinosum* Person y Delevoryas y *P. cf. P. munsteri* Presl (Tabla 2).

Distribución: Formaciones Rosario, Tecomazúchil y Zorrillo.

Ptilophyllum Morris, 1840 (Figura 1F y 2A)

Descripción: Hoja segmentada, folíolos unidos al lado superior del raquis, folíolos alargados, con ápice agudo, la base de estos es asimétrica, el margen basiscópico es decurrente y el acroscópico contraído, número variable de venas por segmento, paralelas o divididas dicotómicamente. Estomas de tipo sindetoquelico (Harris, 1969).

Discusión: Si bien por la forma que se unen los segmentos al raquis, podría ser similar a *Nilssonina*, se diferencian fácilmente debido a que esta última tiene una base expandida tanto de manera basiscópica como acroscópica; Mientras que en *Ptilophyllum* esta expansión es únicamente observable en el lado basiscópico. Para el Jurásico de México se tienen el reporte fiable de dos especies: *P. catchense* Morris y *P. acutifolium* Morris (Tabla 2).

Distribución: Formaciones Zorrillo-Taberna indiferenciadas, Tecomazúchil, Cualac, Rosario y Grupo Tecocoyunca.



Zamites Brongniart, 1828 (Figura 2B, E y F)

Descripción: Hoja segmentada, folíolos unidos al lado superior del raquis, de forma lanceolada, base de los folíolos contraídos simétricamente y unidos a una pequeña área en la mitad del margen basal; venas divergentes de la base del pabellón auricular; Venas dicotómicas, terminando en los márgenes de los folíolos y el ápice. Estomas de tipo sindetoquelico con una célula subsidiaria al lado de cada célula guarda (Harris, 1969).

Discusión: El género *Zamites* es fácilmente distinguible por la naturaleza simétrica de las bases de sus folíolos. En el caso particular de México se trata del género más abundante y diverso de todo el Jurásico, ya que se pudo encontrar en todas las formaciones del Jurásico de Oaxaca (Morales-Lara y Silva-Pineda, 1996; Pérez-Crespo, 2011) y con hasta seis especies distintas (Tabla 2), destaca la plasticidad de tamaños dentro del género ya que se han encontrado folíolos de apenas 2 cm de largo como en la especie *Z. lucerencis* Wieland (Person y Delevoryas) y en el extremo contrario folíolos de hasta 16 cm en el caso de la especie *Z. oaxacensis* Wieland (Person y Delevoryas).

Distribución: Formaciones Ayuquila, Zorrillo-Taberna indiferenciadas, Tecamazuchil, Cualac, Otlaltepec, Rosario, Grupo Tecocoyunca.

Cycadolepis, Saporta 1874

Descripción: Hojas escamosas de tamaño bastante grande, de forma lanceolada a circular; margen completo, superficie cóncava, por un lado, convexa por el otro; estomas de tipo sindetoquelico (Harris, 1969).

Discusión: Este género se usa para nombrar al conjunto de brácteas que probablemente rodeaban las estructuras reproductoras de algunas Bennettitales y que se desprendían con la madurez floral (McLoughlin, 2017). Para el Jurásico de México se conoce únicamente la especie *C. mexicana* Wieland, la cual corresponde a una bráctea lanceolada, con estrías longitudinales, con presencia de tricomas en el margen.

Distribución: Formaciones Cualac, Rosario y Grupo Tecocoyunca.



Figura 2. Cycadopsidas del Jurásico de Oaxaca. A. Hoja segmentada de *Ptilophyllum* sp. donde se nota su base decurrente del lado basiscopico; B. Ejemplar de *Zamites tribulosus* que si diferencia por la forma de sus foliolos; C. Estructura reproductora de *Williamsonia* con sus características brácteas; D. Estructura reproductora masculina del género *Weltrichia*; E. Pínula aislada de *Zamites oaxacensis*; F. Hoja segmentada de *Zamites truncatus*. Escala 1 cm.



Williamsonia Carruthers, 1870 (Figura 2C)

Descripción: Estructura femenina, receptáculo floral con escamas; el aspecto de flor se lo da un verticilo de brácteas acomodados en dos o tres hileras. En el centro de la estructura se observa las escamas interseminales muy numerosas y semillas pequeñas, el micropilo de las semillas es ligeramente saliente (Harris, 1969).

Discusión: El género *Williamsonia* se utiliza tanto para impresiones de estructuras monoesporangias como para formas permineralizadas. Este es el taxón de estructuras reproductoras más diverso en el Jurásico de Oaxaca (Pérez-Crespo, 2011; Velasco de León et al. 2012), con un total de siete especies descritas hasta el momento (Tabla 3), esto debido en parte a que algunas especies son propuestas a partir del tamaño y forma de las brácteas y otras con base en las escamas interseminales.

Distribución: Formaciones Ayuquila, Zorrillo-Taberna indiferenciadas, Tecomazúchil, Cualac, Otlaltepec, Rosario y Grupo Tecocoyunca.

Tabla 3. Caracteres diagnósticos de las especies del género *Williamsonia*, presentes en el Jurásico de Oaxaca.

Especie	Diámetro externo del cono	Número de Brácteas	Largo y ancho de las brácteas	Formas de las escamas interseminales	Tamaño de las escamas interseminales
<i>W. cuauhtemoci</i> Wieland	9-10 cm	Mas de 11	7-9 cm por 1-1.2 cm	-	-
<i>W. diquiyui</i> Delevoryas y Gould	2.3 cm de largo y 3.4 cm de ancho	Mas de 8	-	-	1 cm
<i>W. huitzilopochtlii</i> Wieland	3.5-4 cm	7-8	1.5-2 cm por 0.5-0.6 cm	-	-
<i>W. oligosperma</i> Delevoryas	3 cm	-	-	-	-
<i>W. nathorstii</i> Wieland	11 cm de ancho	-	-	Hexagonal	0.2 cm
<i>W. netzahualcoyotlii</i> Wieland	3-4.5 cm de largo	-	-	Poligonal	0.1-0.6 cm
<i>W. oaxacensis</i> Delevoryas y Gould	2 cm	-	-	Poligonal	0.03-0.08 cm



Williamsoniella Thomas, 1915

Descripción: Estructura reproductora pedunculada, hermafrodita, eje floral alargado, la base lleva brácteas involucrales, posteriormente se observa un verticilio de microsporofilos libres, en forma de cuña, lateralmente comprimidos que rodea un receptáculo reducido donde se observan escamas interseminales y semillas. Granos de polen ovalados y sulcados. (Harris, 1969).

Discusión: Este el último género de Bennettitales reportado para México, ya que su primera mención corresponde al año 2017 (Flores-Barragan y colaboradores); hasta el momento, se cuentan con únicamente dos reportes en el territorio nacional, uno de ellos corresponde a la nueva especie *Williamsoniella rosarensis* Velasco-de León (en prensa), endémica del Jurásico de Oaxaca que se caracteriza por ser una estructura de 9.8 mm de alto y 11.2 mm de ancho, el gineceo de 8.34 mm de largo, y 3.5 mm en su parte más ancha; además de poseer cuatro microsporofilas libres rodeando el gineceo.

Esta poca abundancia y diversidad es una constante alrededor del mundo ya que solamente existen tres especies más de este género: *Williamsoniella coronata* Thomas, *Williamsoniella papillosa* Cridland y *Williamsoniella lignieri* Nathorst (Harris, 1974). Por último, la afinidad de esta estructura con algunos fosilitaxones de hojas es variable, ya que se ha propuesto una posible afinidad con láminas del género *Nilssonia* (*W. coronata*), *Nilssoniopteris* Nathorst (*W. papillosa*) y en el caso de la especie mexicana con *Zamites diquiyui* Person y Delevoryas (*W. rosarensis*).

Distribución: Formaciones Cualac y Zorrillo-Taberna Indiferenciadas.

Weltrichia Braun, 1847 (Figura 2D)

Descripción: Estructura masculina, en forma de copa, formado por la fusión de microesporófilos en la parte basal del receptáculo y libres en la parte distal, ocasionalmente con brácteas estériles o radios centrípetos en una sola fila. El lado interior de los microesporófilos lleva sinangios, que pueden disponerse en una o varias filas, toda la estructura tiene simetría radial (Harris, 1969).

Discusión: Este género de estructuras reproductoras es poco abundante en el registro fósil de México; sin embargo, en fechas recientes la diversidad del grupo ha aumentado, hasta el momento se tienen registradas cinco especies (Tabla 4), algunas con pocos centímetros de diámetro externo del cono por ejemplo *Weltrichia digitata* Delevoryas (3 cm) y algunos otros con hasta 22.6 cm ej. *Weltrichia magna* Guzmán-Madrid y Velasco-de León (Lozano-Carmona et al., 2021).

Distribución: Formación Zorrillo.



Tabla 4. Caracteres diagnósticos de las especies para el género *Weltrichia* presentes en el Jurásico de Oaxaca. Tomado y modificado de Lozano-Carmona et al., 2021.

Especie	Diámetro externo del cono	Diámetro de la copa basal	Número de rayos centrifugos	Largo y ancho de los rayos centrifugos	Numero sacos de polen
<i>W. ayuquilana</i> Delevoryas	6 cm	3.0 cm	10	1.5 cm por ancho desconocido	Varios
<i>W. microdigitata</i> Delevoryas	3 cm	1.5 cm	14	0.8 cm por ancho desconocido	20-30
<i>W. mixtequensis</i> Silva-Pineda	7.58 cm	2.0 cm	14	7.9 cm por 0.9 cm ancho desconocido	7-9
<i>W. xochitetlii</i> Lozano-Carmona y Velasco-de León	3.2 cm	0.9-1.4 cm	8	1.4 cm por 0.3 cm	6
<i>W. magna</i> Guzman-Madrid y Velasco-de León	22.6 cm	3.7 cm	5-10	10.2 cm por 1.5 cm	Desconocido

4. Conclusiones

En este trabajo se presenta un panorama general de la diversidad de cicadofitas en el terreno Mixteco; destaca la poca diversidad de Cycadales, con un total de tres géneros y cuatro especies, la cual contrasta con la alta diversificación observada en las Bennettitales con un total de ocho géneros, 26 especies y una afinidad, que demuestra la gran plasticidad del grupo para dominar un sin número de ecosistemas con sus diferentes variables ecológicas. Aun así, el descubrimiento continuo de nuevos ejemplares hace que se esté lejos de comprender la diversidad de este orden en el Jurásico de Oaxaca y de todo el territorio nacional.

Agradecimientos

A Anival Bautista Grande y a Lozano-Carmona Diego Enrique por las fotografías 2C-D. Este trabajo forma parte del proyecto UNAM-PAPIIT IN100721 “Estudio paleobotánico y geológico de las paleocuecas del Jurásico en el Terreno Mixteco”.



Referencias

- Beck, C.B. (1960) Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. *Bretaña*, 12, 351–368.
- Blomenkemper, P., Bäumer, R., Backer, M., Abu Hamad, A., Wang, J., Kerp, H., y Bomfleur, B. (2021). Bennettitalean Leaves from the Permian of Equatorial Pangea, The Early Radiation of an Iconic Mesozoic Gymnosperm Group. *Frontiers In Earth Science*, 9, 1-14.
- Bonetti, M. (1968). Las especies del género *Pseudoctenis* en la flora triásica de Barreal (San Juan). *Ameghiniana*, 5, 433-446.
- Bowe, L.M., Coat, G., y dePamphilis, C.W. (2000) Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales closest relatives are conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 4092–4097.
- Christenhusz, J.M., Reveal, J.L., Farjon, A., Gardner, M.F., Mill, R.R., y Chase, M.W. (2011). A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19, 55-70.
- Brongniart, A. (1824). Observations sur les végétaux fossiles renfermés dans les grès de Hoer en Scanie. *Annales des sciences naturelles*, 4, 200–224.
- Cleal, C.J., y Thomas, B.A. (2019) *Introduction to plant fossils*. Cambridge University Press.
- Delevoryas, T. (1982). Perspectives on the origin of cycads and cycadeoids. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 37, 115-132.
- Flores-Barragan, M.A., Velasco-de León, M.P., y Corro, O.M.G. (2017). El género *Williamsoniella* (Thomas) y flora asociada de la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio) Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 6(2), 59-65.
- 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),44–55.
- Florin, R. (1933). Studien über die Cycadales des Mesozoikums, *Kongliga Svenska Vetenskaps Academiens Handlingar*, 12, 4-134.
- Hernández-López, R.H., y Castillo-Cerón, J.M. (2022). *Los fósiles del estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Harris, T.M. (1964). *The Yorkshire Jurassic flora II Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms*. Trustees of the British Museum (Natural History).
- Harris, T.M. (1969). *The Yorkshire Jurassic flora III Bennettitales*. Trustees of the British Museum (Natural History).
- Harris, T.M. (1974). *Williamsoniella lignieri*: its pollen and the compression os spherical pollen grains. *Palaeontology*, 17, 48-125.



- Jones, D.L. (1993). *Cycads of the World*. Washington. Smithsonian Institution Press.
- Kustatscher, E., y Van Konijnenburg-van Cittert, J. (2005). The Ladinian flora (Middle Triassic) of the Dolomites, palaeoenvironmental reconstructions and palaeoclimatic considerations, *GeoAlp*, 2, 31-51.
- Looy, C.V., Kerp, H., Duijnste, I.A.P., y DiMichele, W.A. (2014). The late Paleozoic ecological evolutionary laboratory, a land-plant fossil record perspective. *The Sedimentary Record*, 12, 4-10.
- Lozano-Carmona, D.E., y Velasco-de León, M.P. (2016). Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane. *Paleontología Mexicana*, 5, (2), 87-101.
- Lozano-Carmona, D.E., Velasco-de León, M.P., y Flores-Barragan, M.A. (2019). Jurassic Flora in Southern Mexico: *Anomozamites* Schimper, 1870 Emend. Pott et McLoughlin, 2009 from Mixteco Terrane, Phytogeographical Implications of Williamsoniaceae Family (Bennettitales). *Open Journal of Geology*, 9, 142-156.
- Lozano-Carmona, D.E., Corro-Ortiz, M.G., Morales, R.L., y Velasco-de León, M.P. (2021). *Weltrichia xochitetlii* sp. nov. (Bennettitales) from the Middle Jurassic of northwestern Oaxaca, Mexico: First paleobotanical evidence from the Tecmazúchil Formation. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 1-11.
- Mamay, S.H. (1967). 1976. *Paleozoic origin of the cycads*. Geological Survey professional paper.
- McLoughlin, S., Carpenter, R.J., y Pott, C. (2011). *Ptilophyllum muelleri* (Ettingsh.) comb. nov. from the Oligocene of Australia: last of the Bennettitales?. *International Journal of Plant Sciences*, 172(4), 574-585.
- McLoughlin, S., Pott, C., y Sobbe, I.H. (2017). The diversity of Australian Mesozoic bennettitopsis reproductive organs. *Paleobiodiversity and Palaeoenvironmental*, 98, 71-95.
- Meyen, S.V. (1984) Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *The botanical review*, 50(1), 1-112.
- Meyen, S.V. (1987). *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman y Hall.
- Morales-Lara, A., y Silva-Pineda, A. (1996). Flórmula jurásica de una nueva localidad en la región de San Miguelito. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 3-4, 31-41
- Person, C.P., y Delevoryas, T. (1982). The Middle Jurassic Flora of Oaxaca Mexico. *Palaentographica*, Ab. B. 180, 82-119.
- Pérez-Crespo, V. A. (2011). Estado actual del conocimiento de las plantas fósiles de Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 9, 47-59.



- Pott, C., van Konijnenburg-van Cittert, J., Kerp, H., y Krings, M. (2007). Revision of the *Pterophyllum* species (Cycadophytina: Bennettitales) in the Carnian (Late Triassic) flora from Lunz, Lower Austria. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 147, 3–27.
- Pott, C., y McLoughlin, S. (2009) Bennettitalean Foliage in the Rhaetian-Bajocian (Latest Triassic-Middle Jurassic) Floras of Scania, Southern Sweden. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158, 117-166.
- Pott, C., y 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.
- Pott, C., McLoughlin, S., y 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.
- Scagel, R.F. (1980). *El reino vegetal*. Ediciones Omega.
- 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.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., y Krings, M. (2009) *Paleobotany the biology and evolution of fossil plants 2th. Edition*. Elsevier Inc.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J., Pott, C., Cleal, C.J., y 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.
- Velasco de León, M. P., Ortiz-Martínez, E. L., y Silva-Pineda, A. (2012). La distribución de las Bennettitales y sus estructuras reproductoras en el terreno Mixteco. *Paleontología Mexicana*, 62, 159-165.
- Velasco-de León, M.P., Ortiz-Martínez, E.L., Silva-Pineda, A., y Lozano-Carmona, D.E. (2013) Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del Terreno Mixteco. *Paleontología Mexicana*, 63, 122–143.
- Villar de Seoane, L. (1997). Estudio cuticular comparado de nuevas Cycadales de la Formación Baquero (Cretácico Inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 12 (I), 129-140.
- Wachthler, M., y Van Konijnenburg-van Cittert, J. (2000). The fossil flora of the Wengen Formation in the Dolomites (Italy). *Beiträge zur Paläontologie*, 25, 105-141.
- Watson, J., y Sincock, C.A. (1992). *Bennettitales of the english wealden*. Palaeontographical Soc.



- Weber, R. (1996). Review of *Macropterygium* Schimper (“Cycadophyta”, presumed Bennettitales) and a new species from the Upper Triassic of Sonora, Northwestern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 13 (2), 201–220.
- 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 (2), 225–243.
- Weber, R., y Zamudio-Varela, G. (1995). *Laurozamites*, a new genus and new species of bennettitalean leaves from the Late Triassic of North America. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12 (1), 68–93.



Las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales del Jurásico del sur de México

Diego Enrique Lozano-Carmona^{*1,2} y María Patricia Velasco-de León¹

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

²Área académica Biología Teórica y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Av. San Claudio, Ed. BIO 1 CU, Col, Jardines de San Manuel, Código Postal 72570, Puebla, México. *e-mail: diego.lozano@zaragoza.unam.mx

Resumen

El acervo paleobotánico de la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM contiene una importante colección del Jurásico. Este ha permitido realizar avances paleobotánicos para el sur de México, en donde se han hallado los primeros ejemplares de Ginkgoales y Czekanowskiales, y se han adicionado nuevos registros de Caytoniales. Por lo tanto, con este acervo se realizó una búsqueda, identificación y clasificación de fosilítaxonos de los órdenes mencionados. En este capítulo se presenta la descripción sistemática y la distribución geográfica y estratigráfica de siete nuevos hallazgos de Ginkgoales, Caytoniales y Czekanowskiales de las formaciones Zorrillo, Zorrillo/Taberna y Ayuquila en el sur de México. El listado paleoflorístico de estos órdenes se complementó con los registros previos y la diversidad genérica total es de ocho. Para Ginkgoales los géneros son *Ginkgoites*, *Eretmophyllum*, *Ginkgoidium*, *Sphenobaiera* y cf. *Ginkgoitocladus*; para Czekanowskiales es *Czekanowskia*, y para Caytoniales es *Sagenopteris* y cf. *Caytonanthus*. La presencia de estos grupos de plantas en el área de estudio permite fundamentar la existencia de una flora diversa, que se estableció en las paleocuencas sedimentarias de Tezoatlán (Jurásico Inferior-Medio), de Tlaxiaco (Bajociano) y de Ayuquila (Bajociano-Bathoniano). Esta adición paleoflorística permite evaluar cambios en los patrones fitogeográficos a escala regional.

Palabras clave: Paleoflora, Paleobotánica, Pangea ecuatorial, Ginkgoopsida.





Abstract

The paleobotanical heritage of the Paleontology Collection of the Faculty of Higher Studies Zaragoza of the UNAM contains an important collection from the Jurassic. This has allowed paleobotanical advances for southern Mexico, where the first specimens of Ginkgoales and Czekanowskiales have been found, and new records of Caytoniales have been added. Therefore, with this collection, a search, identification and classification of fossil taxa of the aforementioned orders was carried out. This chapter presents the systematic description and the geographic and stratigraphic distribution of seven new finds of Ginkgoales, Caytoniales and Czekanowskiales from the Zorrillo, Zorrillo/Taberna and Ayuquila formations in southern Mexico. The paleofloristic richness was complemented by previous records and the total generic diversity of these orders is eight. For Ginkgoales the genera are *Ginkgoites*, *Eretmophyllum*, *Ginkgoidium*, *Sphenobaiera* and cf. *Ginkgoitocladus*; for Czekanowskiales is *Czekanowskia*, and to Caytoniales are *Sagenopteris* and cf. *Caytonanthus*. The presence of these groups of plants in the study area supports the existence of a diverse flora, which was established in the paleo-sedimentary basins of Tezoatlán (Lower-Middle Jurassic), Tlaxiaco (Bajocian) and Ayuquila (Bajocian-Bathonian). This paleofloristic addition makes it possible to evaluate changes in phytogeographic patterns at a regional scale.

Keywords: Paleoflora, Paleobotany, Equatorial Pangea, Ginkgoopsida.

1. Introducción

Por varias décadas el registro paleobotánico del Jurásico en el sur de México ha demostrado que la flora estuvo dominada por gimnospermas, pero casi exclusivamente por Bennettitales. Esta riqueza paleoflorística fue reportada por varios autores, entre los que destacan Wieland (1914), Delevoryas y Gould (1973), Delevoryas y Person (1975), Person y Delevoryas (1982), Silva-Pineda (1984), Silva-Pineda et al. (2011), Velasco-de León et al. (2013), Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016, 2021), Flores-Barragan et al. (2017) y Ortega-Chávez et al. (2021). Los estudios de la segunda mitad del siglo XX reportaron pocos registros de coníferas y Caytoniales, y taxones como las Ginkgoales y Czekanowskiales no figuraron en las estimaciones de diversidad. Person y Delevoryas (1982) y Silva-Pineda (1984), entonces propusieron que, debido al clima tropical de la región, durante el Jurásico las coníferas no se favorecieron y las Ginkgoales fueron segregadas, y este clima permitió el auge de las Bennettitales. Todo parece indicar que este paradigma condicionó los estudios y muestreos en las localidades jurásicas del sur de México, y desvió la atención de taxones como las Ginkgoales y Czekanowskiales. Sin embargo, recientemente Velasco-de León et al. (2015), publican el primer registro de Ginkgoales para el Jurásico en el sur de México. Ellos proponen dos nuevas especies, *Ginkgoidium nundichii* Velasco-de León et al., y *Sphenobaiera mixteca* Velasco-de León et al., así como seis posibles especies para *Sphenobaiera* y dos más para



Ginkgooidium. Para las Caytoniales, Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016), reportan un nuevo registro de *Sagenopteris colpodes* Harris emend. Harris, posteriormente Velasco-de León et al. (2019), registran tres especies de *Sagenopteris* y a la estructura reproductiva cf. *Caytonanthus*, mientras que, Ortiz-Martínez et al. (2021), reportan solo la presencia de hojas de *Sagenopteris*. Por último, Velasco-de León (Com. Pers. 2023) registra a *Czekanowskia* sp., (Czekanowskiales).

Por lo tanto, consideramos que el acervo de la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superior Zaragoza de la Universidad Nacional Autónoma de México fue idóneo para realizar una búsqueda y el hallazgo de taxones no registrados previamente. El acervo de esta colección, hasta el momento, es de casi 3,000 ejemplares de mano con fósiles de plantas pertenecientes al Jurásico del sur de México. Por lo que el objetivo principal de este capítulo es describir y dar a conocer nuevos hallazgos de Ginkgoales, Caytoniales y Czekanowskiales de las formaciones Zorrillo, Zorrillo/Taberna y Ayuquila en el sur de México.

En este estudio identificamos siete taxones: (Ginkgoales) *Ginkgoites* sp., *Eretmophyllum* sp., y cf. *Ginkgoitocladius*; (Caytoniales) *Sagenopteris colpodes* y *S.* sp. cf. *S. nilssoniana* (Brongniart) Ward; (Czekanowskiales) *Czekanowskia* sp. cf. *C. rigida* Heer y *Czekanowskia* sp.1. Este reporte es la primera descripción sistemática de estos taxones para la región y adiciona nueva información a la riqueza paleoflorística del Jurásico en el sur de México. Estos resultados demuestran que esta región tuvo una mayor diversidad que la estimada a finales del siglo XX e incrementa el potencial para futuros estudios, principalmente paleobotánicos y fitogeográficos.

1.1 Origen, distribución y alcance estratigráfico de las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales

En la actualidad el orden de las Ginkgoales tiene una sola especie viviente, *Ginkgo biloba* Linnaeus, cuya distribución natural está restringida al sureste de China (Kvaček et al., 2005; Gong et al., 2008; Yang et al., 2008; Zhou, 2009). Los registros taxonómicamente validos más antiguos de Ginkgoales se remontan al Carbonífero-Pérmico de Gondwana en el hemisferio sur (Cúneo, 1987). Mientras que, en el hemisferio norte, son del Pérmico en Angara y Euroamérica (Naugolnykh, 2007; Zhou, 2009). Sin embargo, Anderson et al. (2007), consideran que su origen fue en el Triásico. A partir de estas discrepancias, Zhou (2009) sugiere que aún es incierto proponer un lugar y tiempo de origen del orden Ginkgoales. Hacia el Mesozoico su distribución es muy amplia. Los hallazgos y estudios de fósiles han demostrado que en esta era geológica las Ginkgoales estaban presentes en ambos hemisferios (Gondwana y Laurasia). Asimismo, en este tiempo el grupo alcanzó su mayor diversidad taxonómica y se considera que pudieron habitar diversos ambientes (Zhou, 2009; Anderson et al., 2007).



Las Czekanowskiales, también conocidas como Leptostrobales (Meyen, 1987), son un orden con un alcance estratigráfico dentro de la era Mesozoica. La mayoría de los autores mencionan que fueron exclusivas del hemisferio norte, con una distribución asociada a condiciones ambientales templadas y húmedas hasta tropicales (Harris, 1951; Krassilov, 1982; Ash, 1994; Sun et al., 2007; Vaez-Javadi, 2010). Sin embargo, Artabe et al. (1994), registran a *Czekanowskia* en el Triásico en Argentina. Con base en el sitio web fossilworks.org (Behrensmeyer y Turner, 2017) los registros son principalmente en el hemisferio norte y pocos en el sur, por ejemplo, en Australia (Triásico-Jurásico), Argentina (Triásico) e India (Jurásico).

Las Caytoniales solo se han registrado en el Mesozoico, y se consideran ampliamente distribuidas en ambos hemisferios (Gondwana y Laurasia) e incluso en México (Harris, 1964; Silva-Pineda, 1978; Cantrill, 2000; Barbacka et al., 2006; Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016). El rango estratigráfico que se registra en fossilworks.org (Behrensmeyer y Turner, 2017) es del Triásico Inferior (Ladiniano) al Cretácico Superior (Cenomaniano). Aunque tiene sus primeros registros tanto en Gondwana como en Laurasia, fue mucho más abundante en esta última región. En el Jurásico, su distribución se incrementa en ambos hemisferios, y disminuye hacia el Cretácico.

1.2 Taxonomía de los órdenes Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales

Meyen en 1984 y 1987, propone con base en la filogenia y la evolución de las semillas, la clasificación de las gimnospermas. La única división que propone Meyen es Pinophyta y esta agrupa a tres clases. Una de ellas es Ginkgoopsida, donde se incluyen los órdenes de Ginkgoales, Czekanowskiales, Caytoniales y otras pteridospermas mesozoicas y las glossopteroideas.

Engler (1897) creó el orden Ginkgoales, principalmente para clasificar al género *Ginkgo*. En el 2009, Z. Y. Zhou realiza una revisión de los fósiles de Ginkgoales y propuso los grupos con mejor definición y sustento taxonómico, los cuales son seis familias (Ginkgoaceae Engler, Karkeniaceae Krassilov, Schmeissneriaceae Zhou, Umaltolepidiaceae Stanislavsky emend. Zhou, Yimaiaceae Zhou y Trichopityaceae Meyen); nueve géneros de semillas y ocho géneros foliares. Estos serían los taxones con un sustento taxonómico válido (para ver el listado de géneros de semillas y foliares ver Zhou, 2009 y/o Lozano-Carmona, 2017).

Las Czekanowskiales, incluyen generalmente hojas filiformes (p. ej. *Czekanowskia*, *Sphenarion* y *Phoenicopsis*); estructuras reproductivas como *Leptostrobus* y *Staphidiophora*, y brotes cortos como *Irania*. Aunque *Czekanowskia* es el género mejor conocido de este grupo (Harris, 1951; Krassilov, 1982; Ash, 1994; Sun et al., 2007), el número total de especies es incierto. Esto es debido



a una amplia diversidad fundamentada en ejemplares fragmentados y mal preservados. Por lo tanto, Ash (1994) propone que las especies mejor caracterizadas son 11 (para ver el listado de especies consultar Ash, 1994 y/o Lozano-Carmona, 2017).

Por último, las Caytoniales, son un orden extinto que fue descubierto en 1925 por Thomas en afloramientos del Jurásico de Cayton Bay, Yorkshire, Inglaterra. En este orden se incluyen hojas palmaticompuestas y estructuras reproductoras (*Caytonia* \square y *Caytonanthus* \square). Harris (1940) revisó la taxonomía del género foliar *Sagenopteris*, y propone dos especies generales *S. phillipsii* (Brongniart) Presl y *S. colpodes*. Hasta ahora este es el único género de hojas del orden Caytoniales y su macromorfología generalmente no es variable entre las especies. Aunque recientemente ha incrementado el número de estas ya que se han fundamentado en caracteres cuticulares (Barbacka et al., 2006; Wachtler, 2011).

2. Material, terminología y metodología

2.1 Material

El material estudiado corresponde a hojas y semillas de Ginkgoales, y hojas de Czekanowskiales y Caytoniales que fueron recolectados en localidades de las formaciones Zorrillo, Zorrillo/Taberna y Ayuquila durante las campañas paleontológicas del 2008 al 2019. Se revisaron 2,975 ejemplares de mano que están resguardados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. Los ejemplares son principalmente impresiones y algunos moldes, pero sin cutícula. El material está bien conservado y permite observar los caracteres diagnósticos de cada taxón.

2.2 Terminología

La descripción de las hojas de Ginkgoales fue con base en la terminología de Font-Quer (1963), adaptada por Gnaedinger y Herbst (1999) y algunos de estos términos también fueron usados para las Czekanowskiales. Esta terminología es: (1) **segmento**: la sección de una hoja palmatisecta que mide más de 0.5 cm de ancho; (2) **lacinia**: sección por lo general profunda y angosta con menos de 0.5 cm de ancho, y con apariencia filamentosa. (3) **incisión**: segmento de profundidad variable, son clasificados con base en la relación profundidad/radio como: profunda (mayor a 2/3 del radio), intermedia (entre 2/3 y 1/3) y leve (menor a 1/3). Las hojas de Caytoniales presentan un tipo de venación conocido como anastomosada. Este tipo de venación ocurre cuando dos venas



secundarias se unen directamente o por medio de una tercera (Fon-Quer, 1963). Puede haber varios tipos de uniones entre las venas secundarias, pero en este estudio se identifican solo dos, los tipos *X (chi)* y *Z (zeta)* (Figs. 1c, 2c – d). El tipo *X (chi)* es cuando dos venas se alejan de su recorrido paralelo, pero después convergen en un punto para continuar su curso original divergente. El tipo *Z (zeta)* es cuando dos venas corren paralelas entre sí y son unidas por una unión que será oblicua, la cual es producida por la dicotomía de una de las venas (Melville, 1976; Elgorriaga et al., 2019). Otros caracteres diagnósticos para las hojas de Czekanowskiales y Caytoniales fueron consultados en la literatura (p. ej., Harris, 1964; Cantrill, 2000; Barbacka et al., 2006; Anderson et al., 2007; Ash, 1994, 2010; Elgorriaga et al., 2019) y son ejemplificados e indicados en la figura 1. Los caracteres empleados para las semillas fueron obtenidos de literatura del Jurásico de Laurasia (Zheng y Zhou, 2004; Yang et al., 2008).

2.3 Metodología

Las descripciones fueron realizadas observando los ejemplares con un estereoscopio tipo Nikon SMZ-10A. Para obtener medidas a escala milimétrica de los ejemplares se utilizó el programa ImageJ 1.48v. Los caracteres morfológicos de los ejemplares que se midieron, describieron y fueron utilizados para las identificaciones taxonómicas son, largo y ancho total de la hoja, tipo de ápice y base de la hoja, ángulo de la base, número de venas, dicotomía y anastomosis de las venas, número de segmentos o lacinias, largo y ancho de segmentos o lacinias, tipo de incisión, largo y ancho de pecíolo. El uso de estos caracteres fue propuesto para establecer una norma común y evitar variaciones en las descripciones de los taxones (ver Lozano-Carmona, 2017, pág. 19-20). Las siglas de inventario de los ejemplares son CFZM para la formación Zorrillo; CFZZt y CFZCa para la formación Zorrillo/Taberna y CFZAy para la Formación Ayuquila. En el caso de que una muestra de mano contenga más de un fósil del mismo género, especie u otro taxón, una combinación de números fue aplicada, por ejemplo, CFZAy 51(3), donde 51 representa la muestra de mano o laja y (3) el número del taxón.



3. Resultados y análisis de resultados

3.1 Sistemática paleobotánica

Clase GINKGOOPSIDA Meyen, 1984

Orden Ginkgoales Engler, 1897

Familia Ginkgoaceae Engler, 1897

Género *Ginkgoites* Seward, 1919 emend. Watson et al., 1999

Especie Tipo: *Ginkgoites ovatus* (Nathorst, 1886) Seward, 1919

Ginkgoites sp. (Figura 1d – e).

Descripción: Moldes de semillas de forma ovada, la parte basal es ancha y redondeada, la parte distal ligeramente redondeada. Las semillas tienen un collar basal, no hay presencia del pedúnculo. La superficie de las semillas es lisa. Las dimensiones del ejemplar CFZCa45 (Figura 1d) son 1.3 cm de longitud por 1 cm de ancho, y el collar con un diámetro de 0.4 cm. Los ejemplares CFZCa32 (Figura 1e) y Ca68 tienen un collar de 0.3 cm de diámetro, una longitud de 0.7 cm y un ancho de 0.5 – 0.7 cm.

Observaciones: El ejemplar CFZCa45 es compatible con las características morfológicas de las semillas de Ginkgoales jurásicas en Laurasia (Zheng y Zhou, 2004; Yang et al., 2008) y *Ginkgo ginkgoidea* (Tralau) Yang et al., del Jurásico Medio de Suecia (Yang et al., 2008) es la especie con la cual tiene mayor similitud. Los ejemplares CFZCa32 y CFZCa68 son semillas que son consideradas como juveniles ya que su tamaño es notablemente pequeño y su forma muestra que no se habían desarrollado totalmente. Zheng y Zhou (2004) discuten sobre las variaciones de tamaño en las semillas de *G. apodes* Zheng et Zhou y concluyen que los ejemplares son de diferentes etapas de desarrollo. En este sentido, los ejemplares CFZCa32 y CFZCa68 serían etapas juveniles y CFZCa45 la etapa madura dentro del desarrollo de las semillas de *Ginkgoites* sp., registradas en las Formaciones Zorrillo/Taberna. Este registro de semillas de Ginkgoales es el primero para el Jurásico Medio en el noroeste de Oaxaca, el cual permite respaldar el registro previo de hojas de *Sphenobaiera mixteca* y *Ginkgoidium nundichii* en la misma área (Velasco-de León et al., 2015).

Material: CFZCa32, Ca45, Ca68.

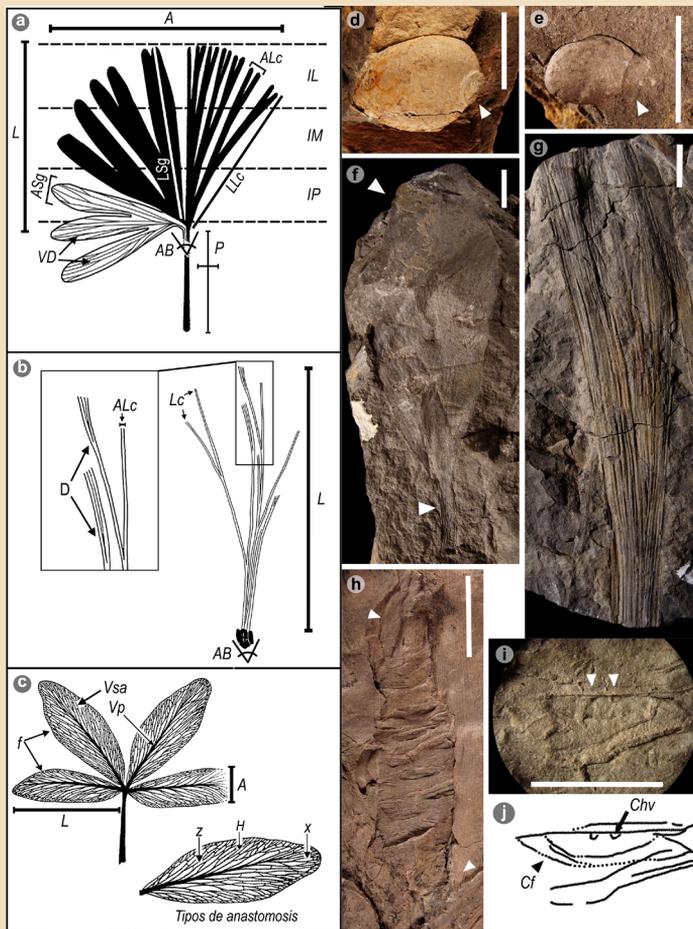


Figura 1. Diagramas de los tipos y caracteres morfológicos de las hojas de (a) Ginkgoales, (b) Czekanowskiales y (c) Caytoniales. (d – e) *Ginkgoites* sp., las flechas indican la ubicación del collar basal de la semilla, ejemplares CFZCa45 y Ca32. (f) Hoja oblanceolada simple de *Eretmophyllum* sp., las flechas indican la zona apical y el peciolo, ejemplar CFZZt47. (g) Hoja (lacinias) de *Czekanowskia* sp. cf. *C. rigida*, con apariencia rígida y robusta, ejemplar CFZZt225(1). (h – j) cf. *Ginkgoitocladus*, (h) brote corto, la flecha superior indica la porción basal de un peciolo unido al brote y la flecha inferior indica la posible unión con un brote largo. (i – j) Acercamiento y diagrama que muestra la (Cf) cicatriz foliar ligeramente elíptica y dos (Chv) haces vasculares indicados con flechas, ejemplar CFZCa24. Abreviaciones en a – c: A, ancho; L, largo; ASg, ancho del segmento; LSg, largo del segmento; ALC, ancho de lacinia; LLc, largo de lacinia; VD, venación dicotómica; AB, ángulo basal; IL, incisión leve; IM, incisión media; IP, incisión profunda; P, ancho y largo del peciolo. Lc, Lacinias; D, dicotomía; Vsa, Venación secundaria anastomosada; Vp, Vena primaria; f, foliolo; Escalas de 1 cm en d – i y 0.5 cm en j



Género *Eretmophyllum* (Thomas) emend. Harris et al., 1974
Especie tipo: *Eretmophyllum pubescens* Thomas 1913.
Eretmophyllum sp. (Figura 1f).

Descripción: Impresiones de hojas de forma oblanceolada, con un largo conservado de 4.4 – 7.1 cm y un ancho entre 1.8 – 3.4 cm. El ángulo basal es de 45° – 50°, con 12 – 17 venas en un centímetro que se bifurcan al menos una vez. Las venas se doblan y divergen ligeramente hacia el margen antes de llegar al ápice. Hoja no dividida en segmentos, con ápice redondo y un pecíolo de 1.2 – 1.5 cm de largo, y entre 0.2 – 0.4 cm de ancho.

Observaciones: Los ejemplares del Jurásico del sur de México son compatibles con los caracteres morfológicos de *Eretmophyllum pubescens* Thomas de Yorkshire. Principalmente en el largo, ancho y forma general de la hoja, pero el número de venas es menor en *E. pubescens*. También los ejemplares mexicanos son de mayor longitud y tienen más venas que *E. obtusum* (Velenovský) Kvaček.

Eretmophyllum es considerado de afinidad a Ginkgoales basándose principalmente en la venación dicotómica y por una cutícula con estomas haploquéricos (Thomas, 1913). Durante el Jurásico su distribución fue en el hemisferio norte principalmente en Europa y Asia (Seward, 1919; Kvaček et al., 2005). Este es el primer registro para Norteamérica incrementando su distribución geográfica durante el Jurásico.

Material: CFZZt47, Zt93(2), Zt290(3).

Brotos cortos

Género *Ginkgoitocladus* Krassilov, 1972
Especie Tipo: *Ginkgoitocladus burejensis* Krassilov, 1972
cf. *Ginkgoitocladus* (Figura 1h – i).

Descripción: Moldes de brotes cortos, de forma cilíndrica con una longitud de 2.7 cm en promedio y un ancho de 0.9 cm. Con una superficie de apariencia rugosa. Se observan hasta 10 hileras de las cicatrices de las hojas dispuestas helicoidalmente. La forma de las cicatrices es ligeramente elíptica. La longitud de cada cicatriz es de 5.38 mm y el ancho es de 0.94 mm. En algunos ejemplares se observan dos a tres haces vasculares de forma redondeada. Estos haces tienen un diámetro de 0.33 mm.



Observaciones: Los ejemplares estudiados son similares morfológicamente a *Pecinovicladus kvaceki* Falcon-Lang (Falcon-Lang, 2004). Sin embargo, *P. kvaceki* tiene caracteres anatómicos permeneralizados, como una médula central parenquimatosa, una capa de xilema pycnoxylico medial, y una capa exterior de peridermis. Estos caracteres no están preservados en los fósiles aquí estudiados por tratarse de moldes. Además, *Pecinovicladus* solo presenta un haz vascular, que a diferencia de *Ginkgoitocladus* presenta de tres a cinco. *Ginkgoitocladus* fue descrito con base en impresiones y compresiones de brotes cortos de forma cilíndrica. Los ejemplares aquí estudiados son muy similares a *Ginkgoitocladus*. Las similitudes a las que hacemos referencia son: largo y ancho del brote corto, y en algunos ejemplares las cicatrices, así como el número de haces vasculares. La especie con la que tienen una mayor similitud es *G. resinifer* Krasilov. Sin embargo, la preservación del material del sur de México no fue buena, en varios ejemplares no hay detalles claros de las cicatrices y haces vasculares por lo tanto la designación se mantiene con afinidad (cf.). Con el presente registro de brotes cortos con afinidad al género *Ginkgoitocladus* la distribución espacial es ampliada y se incluye al Jurásico Medio de América del Norte.

Material: CFZCa6, Ca24(1)(2), Ca40, Ca97, Ca135, Ca150, Ca155, Ca157, Ca354, M43.

Orden Czekanowskiales Pant, 1959

Familia Leptrostobaceae Meyen, 1984

Género *Czekanowskia* Heer, 1876, emend. Harris et Miller, 1974

Especie tipo: *Czekanowskia setacea* Heer, 1876

Czekanowskia sp. cf. *C. rigida* Heer 1876 (Figura 1g)

Descripción: Impresiones de hojas incompletas del tipo lacinias, de 5.2 – 10.1 cm de longitud y de 0.46 – 0.54 mm de ancho, con apariencia rígida y firme. Cada lacinia tiene una sola vena y tanto lacinias como venas se ramifican al menos una vez.

Observaciones: Los ejemplares de *Czekanowskia* aquí descritos presentan una apariencia similar a la de su vecina *C. turneri* Ash del Jurásico Tardío de la Formación Morrison, USA. Pero nuestros ejemplares difieren de *C. turneri* principalmente en el número de ramificaciones que presentan las lacinias, ya que *C. turneri* presenta de 3 – 4 bifurcaciones, además las lacinias de *C. turneri* son más largas y anchas (Ash 1994) que los ejemplares aquí estudiados.

Por otro lado, la similitud de los estos ejemplares es mayor con *Czekanowskia rigida* Heer. De las especies del orden Czekanowskiales, fue *C. rigida* la que tuvo una mayor distribución espaciotemporal. Su distribución fue principalmente en el hemisferio norte desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Temprano (Ash 1994). Los caracteres macromorfológicos de esta especie



son hojas (lacinias) filiformes de >160 mm de longitud y de 0.5 – 1 mm de ancho y hasta dos ramificaciones en las hojas (Samylnina y Kiritchkova 1993; Ash 1994). Las hojas de *Czekanowskia* han sido tradicionalmente divididas en dos subgrupos con base en el ancho de las hojas (lacinias): *C. rigida* con lacinias con segmentos delgados de 0.5 – 1 mm de ancho y *C. latifolia* con lacinias de 1 – 3, y hasta 5 mm de ancho. Por lo tanto, con base en estos caracteres consideramos que nuestros ejemplares son adecuadamente asignados como *C. sp. cf. C. rigida*.

Por otro lado, considerando el área de distribución del orden Czekanowskiales, este alcanzó su mayor amplitud durante el Jurásico Medio, presentando registros en Europa, Siberia, la mayor parte de China y Japón, y hacia al sur en el Cáucaso, Asia Central e Irán (Kimura y Tsujii 1984; Vaez-Javadi 2010). El género *Czekanowskia* presentó la mayor distribución, prácticamente en todo el hemisferio Norte. Sin embargo, los registros de América del Norte se restringían al Jurásico Tardío (Ash 1994). Por lo tanto, el reporte aquí presentado, con dos taxones claramente asignados a *Czekanowskia* (*C. sp. cf. C. rigida* y *C. sp.1* ver adelante), amplía el rango estratigráfico de *Czekanowskia* al Jurásico Medio en esta región del mundo.

Material: CFZZt74, Zt225(1), Ca2, Ca117

Czekanowskia sp.1 (Figura 2a).

Descripción: Impresiones de hojas tipo lacinias, largo máximo de 7.8 cm y un ancho de 0.24 – 0.37 mm. Manojos formados por hasta ocho lacinias unidas en la base. Lacinias al menos una vez ramificadas, de apariencia filamentosas y una sola vena. La mayoría de las lacinias divergen en un ángulo de 24.5° desde la base.

Remarks: Las lacinias de estos ejemplares tienen una morfología filamentosas, es decir, tienen una apariencia de hilo. Esta característica filamentosas resalta en los ejemplares, esta apariencia es similar con *Czekanowskia aciculata* Krassilov la cual es descrita como “apariencia de aguja” (Krassilov 1972). Sin embargo, el material estudiado difiere en el ancho y largo de las lacinias, así como en el ángulo en el que están distribuidas desde la base. Estos caracteres son de mayor dimensión en *C. aciculata* (Krassilov 1972). Nuestros ejemplares son asignados a *Czekanowskia sp.1* con base en caracteres morfológicos los cuales difieren de otras especies jurásicas, además la falta de caracteres cuticulares impide realizar una propuesta de una nueva especie bien fundamentada (Harris et al., 1974; Krassilov 1972; Ash 1994). Los ejemplares de *C. sp.1* difieren de *C. sp. cf. C. rigida* en la longitud, el ancho y apariencia de las lacinias.

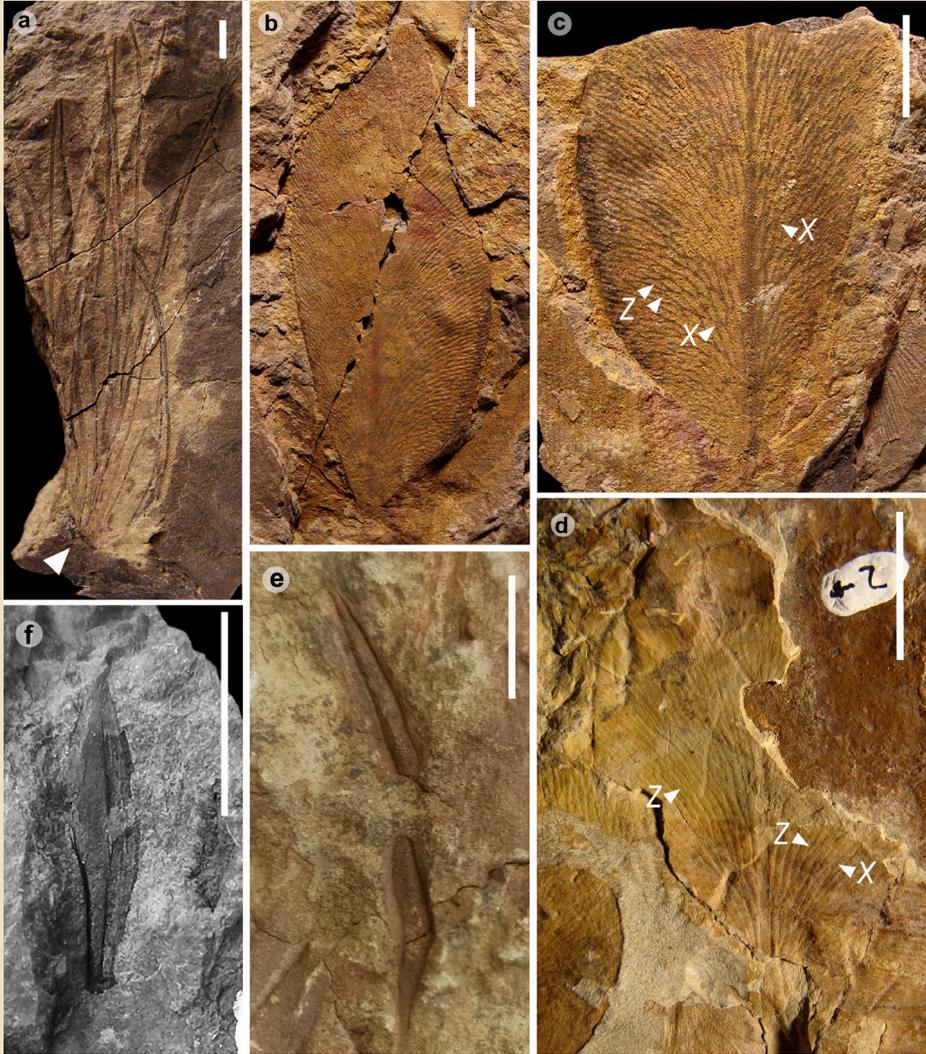


Figura 2. (a) *Czekanowskia* sp. 1, impresión de lacinas con una apariencia filamentosas, la flecha inferior indica la porción basal, ejemplar CFZZt58. (b – c) *Sagenopteris* sp. cf. *S. nilssoniana*, foliolo con división asimétrica por vena media; (c) acercamiento a la parte basal que muestra las venas secundarias dicotómicas con abundantes anastomosis del tipo X y Z, ejemplar CFZCa355. (d) *Sagenopteris colpodes*, foliolo oblanceolado que muestra una venación secundaria anastomosada y los tipos de anastomosis X y Z, ejemplar CFZAy64(2). (e – f) cf. *Caytonanthus*, sinangio de forma lanceolada, con suturas dehiscentes longitudinales. Escalas de 1 cm.



En el Jurásico del sur de México las Czekanowskiales no habían figurado en los listados paleoflorísticos previos, ahora presentamos evidencia contundente sobre la presencia del género *Czekanowskia* en la región. Esta evidencia permitirá complementar los listados paleoflorísticos y generar nuevas hipótesis paleobotánicas de América del Norte.

Material: CFZZt32, Zt58, Zt60, Zt62(1)(2), Zt111, M12(6)(12), M37, M61(1), M69.

Orden Caytoniales Thomas, 1925

Familia Caytoniaceae Thomas, 1925

Género *Sagenopteris* Presl in Sternberg emend. Harris, 1964

Especie tipo: *Sagenopteris acuminata* Presl in Sternberg, 1838,
designated by Cleal et Rees, 2003

Sagenopteris colpodes Harris, 1940 emend. Harris, 1964 (Fig. 2d).

Descripción: Impresiones de folíolos, con margen entero, venación anastomosada, de forma ovada y lamina simétrica. Longitud de 3.6 cm y 2 cm de ancho, ápice redondo a obtuso. Una relación longitud/ancho en promedio de 2:1. Con venación primaria y secundaria. La vena media tiene un ancho de 0.7 mm, decrece en espesor con la aparición sucesiva de las venas secundarias en el segundo tercio del foliolo. Las venas secundarias son de 0.1 mm de ancho, emergen en ángulos que van de 11.5 – 21° en la región media del foliolo y se dicotomizan de dos a tres veces. La densidad de venas es de 14 – 16 por centímetro. Las venas secundarias se anastomosan formando uniones de tipo Z y X (figura 2d). Las dimensiones en la red de venación son de 5 mm de longitud y 0.7 mm de ancho, con una relación longitud/ancho de 5:1.

Observaciones: La mayoría de los folíolos se hallaron aislados, únicamente el ejemplar de mano CFZAY51 contiene tres folíolos asociados, pero no existe conexión orgánica. Todos los ejemplares tienen caracteres que nos permiten asignarlos a *Sagenopteris* (Harris, 1964; Elgorriaga et al., 2019). Estos ejemplares son asignados a la especie *S. colpodes* con base en caracteres morfológicos. La compatibilidad de caracteres son la relación longitud/ancho de 1.8:1, el número de venas (hasta 16 por centímetro), la forma ovada y lamina simétrica (Harris, 1964; Cleal y Rees 2003). Los ejemplares estudiados difieren de otras especies de *Sagenopteris* principalmente en la morfología del foliolo y características de la venación.

Las principales diferencias de los ejemplares del sur de México con *Sagenopteris pualensis* Barbacka son que esta especie tiene folíolos mucho más grandes (más de 10 cm de longitud), una relación longitud/ancho de 10:1, y un ápice más agudo (Barbacka et al., 2006). Las diferencias con *S. phillipsi* (Brongniart) Presl son que esta especie tiene folíolos más largos que anchos, con



una relación longitud/ancho de hasta 5 – 10:1 y de forma lanceolada (Harris, 1964). *S. nilssoniana* (Brongniart) Ward ha sido registrada ampliamente, sin embargo, los caracteres morfológicos son altamente contrastantes (ver Elgorriaga et al., 2019). El rango tan amplio en los datos de los caracteres de *S. nilssoniana* resulta en una ambigüedad de los reportes del taxón con base en poco material o muy fragmentario. En este caso consideramos que nuestros ejemplares no corresponderían a *S. nilssoniana* principalmente por la relación longitud/ancho, en donde ésta especie presenta 3 – 3.5:1 y el número de venas por centímetro es mayor en *S. nilssoniana* (Rees 1993; Elgorriaga et al., 2019).

Por otro lado, previamente los ejemplares de la Formación Ayuquila habían sido asignados al género *Linguifolium* Arber emend. Retallack por Velasco-de León (2014). Sin embargo, los ejemplares tienen venas secundarias anastomosadas. Este carácter no está presente en *Linguifolium*, ya que las venas secundarias de este taxón no se anastomosan (Retallack 1980). En el sur de México hay registros de *Mexiglossa varia* Delevoryas et Person un taxon que tiene características que recuerdan a *Sagenopteris*, por ejemplo, debido a la venación anastomosada y laminas enteras. Los ejemplares estudiados difieren de *M. varia* en la relación longitud/ancho, donde *M. varia* presenta una relación 3:1, mientras que para los ejemplares es de 2:1. Además, la vena media de *M. varia* es más prominente y termina en el ápice de las hojas (Delevoryas y Person 1975) a diferencia de *S. colpodes* donde la vena media no alcanza el ápice. Previamente Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016) reportaron la presencia de *S. colpodes* en la Formación Zorrillo/Taberna, este reporte corresponde solo a un ejemplar (número de ejemplar CFZzt25), pero si presenta la hoja palmatisecta completa. En particular, este registro corresponde a una hoja de mayor tamaño que los ejemplares aquí descritos, pero, son compatibles con el rango de caracteres de la especie (Harris 1964; Rees 1993).

Material: Ay49(4), Ay51(1)(2)(3), Ay64(2), Ca60; Ca254.

***Sagenopteris* sp. cf. *S. nilssoniana* (Brongniart) Ward, 1900 (Figura 2b – c)**

Descripción: Impresión de un foliolo de 6 cm de longitud y un ancho de 2.3 cm, con una relación longitud/ancho de 2.6:1. Lámina elíptica, dividida asimétricamente por la vena media, con margen entero y ápice obtuso. Venación primaria y secundaria anastomosada, la vena media tiene 1 mm de ancho en la base, las venas secundarias son de 0.2 mm de ancho, con una densidad de 15 por centímetro y emergen en un ángulo de 17.9° en promedio. Las venas secundarias se dicotomizan y anastomosan hasta 6 – 9 veces y forman uniones de tipo Z y X. Las dimensiones de la red de la venación son de 3.5 mm de longitud y 0.6 mm de ancho, ambos en promedio, con una relación longitud/ancho de 6:1.



Observaciones: Los caracteres morfológicos que permiten asignar al ejemplar CFZCa355 al género *Sagenopteris* son la relación longitud/ancho de 2.6:1, una vena media que no alcanza el ápice y venación secundaria anastomosada con uniones más largas que anchas (Harris, 1964; Elgorriaga et al., 2019). Sin embargo, la determinación específica resulta difícil de delimitar, aunque la mayoría de los caracteres son consistentes con las descripciones de *S. nilssoniana* alrededor del mundo (Rees, 1993; Cantrill, 2000; Morel et al., 2013), esta especie ha sido reportada ampliamente y con un extenso rango de sus caracteres morfológicos (p. ej., Rees, 1993; Cantrill, 2000; Morel et al., 2013; Elgorriaga et al., 2019). Por lo tanto, nos lleva a tomar con reserva esta asignación y mantener al ejemplar CFZCa355 con la determinación de *Sagenopteris* sp. cf. *S. nilssoniana* hasta descubrir más ejemplares que nos permitan evaluar la variabilidad morfológica y considerar una asignación específica contundente.

Mientras tanto, podemos distinguir al ejemplar CFZCa355 de otras especies del Jurásico como: *Sagenopteris colpodes* (registrada en este trabajo), *S. phillipsi*, *S. pualensis* y *S. trapialensis* Elgorriaga et al., principalmente por la densidad de anastomosis y la relación L/A de la red de las venas secundarias. La densidad es considerablemente mayor en el ejemplar de México con respecto a estas especies del Jurásico ya que pueden presentarse hasta 9 dicotomías-anastomosis. Mientras la relación L/A de la red de venas secundarias es de 6:1, esta es considerablemente menor dando origen a una red más cerrada (Fig. 2c) que en las especies mencionadas. Además, caracteres como la longitud, ancho (y su relación), densidad de venas por centímetro y morfología del foliolo nos permiten distinguir a CFZCa355 de estas especies (Harris, 1964; Cleal & Rees, 2003; Barbacka et al., 2006; Elgorriaga et al., 2019). Por último, las diferencias con *Mexiglossa varia* son las mismas que con *Sagenopteris colpodes* (ver observaciones arriba).

Material: CFZCa355.

3.2 Diversidad de los órdenes Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales en el Jurásico del sur de México

En este estudio se revisaron 2,975 ejemplares de mano de 11 localidades. Dos de estas localidades corresponden al Jurásico Inferior y nueve al Jurásico Medio (Tabla 1). De los ejemplares revisados, tres semillas, tres hojas y 11 brotes cortos pertenecen a Ginkgoales, 15 hojas a Czekanowskiales y ocho hojas de Caytoniales. En total 40 ejemplares fósiles fueron determinados dentro de los órdenes estudiados.

Con estos nuevos hallazgos la diversidad total, de estos ordenes en la categoría de género, es de ocho, considerando los registros previos de Silva-Pineda (1978), Velasco-de León et al. (2015;



Tabla 1. Relación de las localidades, formaciones, periodo, épocas y edades, correspondientes a el material colectado y revisado de la Colección de Paleontología de la FES Zaragoza y los órdenes taxonómicos presentes en cada una de dichas localidades. (TER: Total de ejemplares por localidad; TF: Total de fósiles por localidad; Ckw: Czekanowskiales; Gkg: Ginkgoales; Cyt: Caytoniales). Adicionalmente se incluyen los registros previos de Silva-Pineda (1978), Velasco-de León et al. (2015; 2019; en prensa) y Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016).

Localidad	Grupo o formación geológica	Periodo, Época y Edad	TER	TF	Orden
Rosario Nuevo, Oax.	fm. Rosario	Jurásico Inferior, Toarciano	229	0	--
Cañada Rosario, Oax.	fm. Cualac	Jurásico Inferior-Medio, Toarciano-Aaleniano	¿?	1	Ckw
Peña Colorada, Pue.	fm. Conglomerado Peña Colorada	Jurásico Inferior?	92	0	--
Cañada del Ajo, Pue.	G. Tecocoyunca	Jurásico Medio, Bajociano-Bathoniano	135	0	--
Tecocoyunca, Oax.			97	0	--
Olinalá, Gro			495	0	--
Mixtepec, Oax.	fm. Zorrillo	Jurásico Medio, Bajociano	276	6	Gkg; Ckw
Río Numí, Oax.	fm. Zorrillo/Taberna	Jurásico Medio, Bajociano	487	20	Gkg; Ckw; Cyt
Cañada Alejandro, Oax.			412	21	Gkg; Ckw; Cyt
Sn. Miguel Ixcatlán, Oax.	fm. Zorrillo/Taberna?	Jurásico Medio, Bajociano	45	0	--
Ayuquila, Oax.	Fm. Ayuquila	Jurásico Medio, Bajociano-Bathoniano	100	38	Cyt
Chilixtlahuaca, Oax.			105	4	Cyt
Tecomatlán, Pue.	Fm. Tecomazúchil?	Jurásico Medio	173	0	--
Partideño, Oax.			144	0	--
Otlaltepec, Pue.	fm. Otlaltepec	Jurásico Medio	185	0	--
Total			2,975	90	



2019; com. pers. 2023), Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016) y Ortiz-Martínez et al. (2021). Para Ginkgoales los géneros son *Ginkgoites*, *Eretmophyllum*, *Ginkgoidium*, *Sphenobaiera* y cf. *Ginkgoitocladus*; para Czekanowskiales es *Czekanowskia*, y para Caytoniales es *Sagenopteris* y cf. *Caytonanthus* (figura 2e – f). Por lo que, se puede observar que el orden Ginkgoales es un grupo que, al momento, está representado por tres géneros foliares (*Eretmophyllum*, *Ginkgoidium*, *Sphenobaiera*) y uno para semillas (*Ginkgoites*), así como para brotes cortos (cf. *Ginkgoitocladus*). Las Caytoniales por un género foliar (*Sagenopteris*) y uno de órgano reproductivo (cf. *Caytonanthus*), y las Czekanowskiales solo se han registrado por un género foliar (*Czekanowskia*).

A nivel de especie se puede establecer una diversidad total y una estimada. La diversidad total consiste en aquellas especies que si son descritas con valides taxonómica, mientras que la diversidad estimada correspondería a aquellos ejemplares que son considerados sin una asignación específica, por lo que les haría falta revisión y/o adición de más ejemplares con mejor preservación que complementen la descripción y permitan asignación formal a una especie. Por lo tanto, la diversidad total consta de cinco especies, la cual incluye a *Sphenobaiera mixteca* y *Ginkgoidium nundichii*, previamente reportadas por Velasco-de León et al. (2015), y *Sagenopteris colpodes*, *S. nilssoniana* y *S. pualensis* por Lozano-Carmona y Velasco-de León (2016) y Velasco-de León et al. (2019). Por otro lado, la diversidad estimada condensa a 16 posibles especies. Estas son las cinco presentadas en este estudio: *Ginkgoites* sp., *Eretmophyllum* sp., *Czekanowskia* sp.1, *C.* sp. cf. *C. rigida*, *Sagenopteris* sp. cf. *S. nilssoniana*, la reportada por Silva-Pineda (1978), *Sagenopteris* sp., las ocho posibles especies reportadas por Velasco-de León et al. (2015), seis para *Sphenobaiera* y dos para *Ginkgoidium*; una más por Velasco-de León et al. (2019): *Sagenopteris* sp., por último, *Czekanowskia* sp., reportada por Velasco-de León (Com. Pers.). Por lo tanto, podemos ver que aún hace falta identificar a nivel de especie a la mayoría de los registros de las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales. Sin embargo, está totalmente confirmada la presencia de estos grupos por medio de su registro en la categoría de género y su potencial diversidad en el Jurásico del sur de México es alta.

3.3 Distribución estratigráfica y geográfica de las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales en el sur de México.

La presencia de Ginkgoales y Czekanowskiales está registradas en las formaciones Cualac, Zorrillo y Zorrillo/Taberna mientras que las Caytoniales se registraron en las formaciones Ayuquila y Zorrillo/Taberna (Tabla 1). Para dar un mejor detalle de la distribución geográfica y estratigráfica de la flora estudiada a continuación se desglosan los registros de los géneros y especies siguiendo un orden cronológico.



En la formación Cualac, localidad Cañada Rosario (17° 36' N y 97° 50' W), Municipio de Tezoatlán de Segura y Luna, estado de Oaxaca, se registra a *Czekanowskia* sp. Los fósiles están depositados en arenisca de grano fino y lutita carbonosa. Esta formación tiene una edad geológica (Periodo/Época/Edad) del Jurásico Inferior-Medio, Toarciano-Aaleniano (Morán-Zenteno et al., 1993; Zepeda-Martínez et al., 2018).

En la formación Zorrillo, localidad Mixtepec (17° 17' N y 97° 48' O), municipio de San Juan Mixtepec, estado de Oaxaca, se registran a los taxones *Czekanowskia* sp.1 y cf. *Ginkgoitoclodus*. Los fósiles están depositados en arenisca de grano fino y lutita carbonosa. La zona fosilífera en donde se ubica en el nivel 9 a los 4.4 metros de la columna estratigráfica parcial (ver Lozano-Carmona & Velasco-de León, 2021). Esta formación tiene una edad geológica (Periodo/Época/Edad) del Jurásico Medio, Bajociano (Sandoval y Westerman, 1986; Morán-Zenteno et al., 1993).

En la formación Zorrillo/Taberna, localidad Río Numí (17° 19' N y 97° 43' O), municipio de Santiago Nundichi, Tlaxiaco, estado de Oaxaca están presentes los fosilitaxones *Ginkgoidium nundichii*, *G. sp.1*, *G. sp.2*, *Eretmophyllum* sp., *Sphenobaiera* sp.4, *S. sp.5*, *S. sp.6*, *Czekanowskia* sp. cf. *C. rigida*, *C. sp.1*, y *Sagenopteris colpodes*. Los fósiles están depositados en arenisca de grano fino y lutita carbonosa en la zona denominada ZtC, entre los 290 y 305 m de la columna estratigráfica (Velasco-de León et al., 2015; Lozano-Carmona y Velasco-de León, 2016). En la localidad Cañada Alejandro, de la misma formación, hay presencia de *Sphenobaiera mixteca*, *S. sp.1*, *S. sp.2*, *S. sp.3*, *Ginkgoites* sp., cf. *Ginkgoitoclodus*, *Czekanowskia* sp. cf. *C. rigida*, *Sagenopteris colpodes* y *S. sp. cf. S. nilssoniana*. El tipo de roca donde están depositados estos ejemplares es lutita y arenisca de grano fino, de color gris claro a amarillo-rojizo, y se ubican principalmente en la zona de Las Mesas (17° 26' N y 97° 44' O) en el municipio de Tlaxiaco, Oaxaca. Esta localidad se ha correlacionado con la columna general de la formación correspondiendo entre los 130 a 150m (ver figura 3 en Velasco-de León et al., 2015). Esta formación tiene una edad geológica (Periodo/Época/Edad) del Jurásico Medio, Bajociano (Sandoval y Westerman, 1986; Morán-Zenteno et al., 1993; Carrasco-Ramírez et al., 2016).

Por último, en la Formación Ayuquila se registra a *Sagenopteris colpodes*, *S. nilssoniana*, *S. pualensis*, *S. sp.*, y cf. *Caytonanthus* que se encuentran en las localidades Ayuquila (17° 53' N y 97° 52' O) y Chilixtlahuaca (17° 54' N y 97° 53' O). Municipios de Ayuquila y de Huajuapán de León, ambas en el estado de Oaxaca; y la localidad de Texcalapa (18° 4' N y 97° 59' O) en el municipio de Petlalcingo, Puebla. El tipo de roca donde están preservados estos ejemplares es arenisca con laminaciones de limos, a los 5.6 m en la columna estratigráfica de la localidad Ayuquila (ver figura 4 en Velasco-de León et al., 2019) y en los 4.2 m, 5 m y 10.5 m en la localidad Chilixtlahuaca (ver figura 5 en Velasco-de León et al., 2019). Para la localidad Texcalapa no hay datos estratigráficos (Ortega-Gutiérrez, 1978; Silva-Pineda, 1978). La Formación Ayuquila tiene una edad geológica (Periodo/Época/Edad) del Jurásico Medio, Bajociano-Bathoniano (Campos-Madriral et al., 2013).



Conclusiones

El sur de México aún tiene un alto potencial para la exploración, muestreo y estudio de los fósiles de plantas del Jurásico. Por lo tanto, contribuir al conocimiento de la riqueza taxonómica y la asociación de los diferentes grupos de plantas que se distribuyeron en esta región es crucial para el entendimiento histórico de la flora jurásica en México y América del Norte. Además, el conocimiento paleobotánico se puede correlacionar con la información geológica de la región para, desde un enfoque multidisciplinario, complementar y visualizar los eventos involucrados en la evolución biótica y geológica de la región. En este sentido se también se enriquecerían las propuestas que reconstruyen las condiciones paleoambientales y paleoecológicas. Por lo tanto, para avanzar en el conocimiento paleobotánico del sur de México es siempre importante completar los estudios taxonómicos con los datos de la distribución geográfica y estratigráfica de los taxones.

En este sentido, el presente capítulo aporta un panorama de la riqueza taxonómica y la distribución espaciotemporal (geográfica y estratigráfica) que tuvieron los elementos florísticos de las Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales que se conoce hasta el momento. Estos elementos están constituidos por hojas, semillas y brotes cortos, los cuales nos permitirán visualizar de manera más completa como estaba constituida la flora de la región en el transcurso del Jurásico Inferior al Medio. Se podrá correlacionar esta paleoflora con los cambios paleoambientales en las diferentes paleocuecas que se fueron formando mientras la región era afectada tectónicamente por la fragmentación de Pangea durante dicho intervalo de tiempo. Por último, en una visualización más amplia, estos elementos paleoflorísticos, que recientemente se han comenzado a descubrir, permitirán fundamentar cambios en sus patrones fitogeográficos a escala regional.

Agradecimientos

Agradecemos a Elizabeth Ortega Chávez y Miguel A. Flores Barragan (Colección Paleontológica, FES Zaragoza) y Marcos G. Corro Ortiz (Universidad Tecnológica de la Mixteca) por el apoyo en los trabajos de muestreo en las localidades fosilíferas, así como en las actividades curatoriales. Se agradece el apoyo económico otorgado a Diego E. Lozano-Carmona por parte del Posgrado en Ciencias Biológicas (PAEP-2015), UNAM, para la realización de una estancia de investigación en el Museo de la Plata, Argentina. A Josefina Bodnar y Eduardo Morel (Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata) por su apoyo para acceder a las colecciones de fósiles. Este trabajo forma parte del proyecto UNAM-PAPIIT IN100721 “Estudio paleobotánico y geológico de las paleocuecas del Jurásico en el Terreno Mixteco”.



Referencias

- Anderson, J. M., Anderson, H. M. y Cleal, C. J. (2007). *Brief history of the gymnosperms: classification, biodiversity, phytogeography and ecology*. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, Strelitzia 20.
- Artabe, A.E., Morel, E. & Zamuner, A. 1994. Estudio Paleobotánico y tafonómico de la Formación Paso Flores (Triásico Superior), en Cañadón de Pancho, Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 31(2), 153 – 160.
- Ash, S. (1994). First occurrence of Czekanowskia (Gymnospermae, Czekanowskiales) in the United States. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 81, 129 – 140.
- Ash, S. 2010. Late Triassic Ginkgoaleans of North America. En T. C. Gee, (Ed.), *Plants of Mesozoic time: morphological innovations, phylogeny, and ecosystems*. (pp. 173 – 185). Indiana University Press, Blomington, Indiana.
- Barbacka, M., Pálffy, J. y Smith, P. L. (2006). Hettangian (Early Jurassic) plant fossils from Puale Bay (Peninsular terrane, Alaska). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 142, 33 – 46.
- Behrensmeyer, A. K. y Turner, A. (6 de enero de 2017). Ocurrencias taxonómicas de Ginkgoales, Czekanowskiales y Caytoniales registradas en la base de datos de paleobiología. Fossilworks. <http://fossilworks.org>.
- Campos-Madriral, E., Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C. C. y Silva-Romo, G. (2013). Sedimentología, reconstrucción paleoambiental y significado tectónico de las sucesiones clásticas del Jurásico Medio en el área de Texcalapa, Puebla - Huajuapán de León, Oaxaca: Revisión de las formaciones Ayuquila y Tecmazúchil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(1), 24 – 50.
- Cantrill, D. J. (2000). A new macroflora from the South Orkney Islands, Antarctica: evidence of an Early to Middle Jurassic age for the Powell Island Conglomerate. *Antarctic Science*, 12(2), 185 – 195.
- Carrasco-Ramírez, R. S., Ferrusquía-Villafranca, I., Buitrón-Sánchez, B. E. y Ruiz-González, J. E. (2016). Litoestratigrafía del Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio) en el área del río Ñumí (cercanías de Tlaxiaco), Oaxaca y consideraciones sobre la distribución regional de su biota. *Revista Geológica de América Central*, 55, 115 – 136.
- Cleal, C. J. y Rees, P. M. (2003). The Middle Jurassic flora from Stonesfield, Oxfordshire, UK. *Palaeontology*, 46(4), 739 – 801.
- Cúneo, R. (1987). *Sobre la presencia de probables Ginkgoales en el Pérmico Inferior de Chubut, Argentina*. Actas VII Simposio Argentino Paleobotánico y Palinológico. (Buenos Aires).



- Delevoryas, T. y Person, C. P. (1975). *Mexiglossa varia* gen. et sp. nov., a new genus of glossopteroid leaves from the Jurassic of Oaxaca, México. *Palaeontographica, Abt. B.*, 154, 114 – 120.
- Delevoryas, T. y Gould, R.E. (1973). Investigations of North American Cycadeids: williamsonian cones from the Jurassic of Oaxaca, México. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 15, 27 – 42.
- Elgorriaga, A., Escapa, I. H. y Cúneo, N.R. (2019). Southern Hemisphere Caytoniales: Vegetative and reproductive remains from the Lonco Trapial Formation (Lower Jurassic), Patagonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(17), 1477 – 1495, DOI: 10.1080/14772019.2018.1535456
- Engler, A. (1897). *Die natürlichen Pflanzenfamilien, Nachträge um II-IV Teil*. Engelmann, Leipzig.
- Falcon-Lang, H. (2004). A new anatomically preserved Ginkgoalean genus from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Czech Republic. *Palaeontology*, 47(2), 349 – 366.
- Flores-Barragán, M.A., Velasco-de León, M.P. y Corro-Ortiz, M.G. (2017). El género *Williamsoniella* (Thomas) y flora asociada de la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio) Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 6(2), 59 – 65
- Font-Quer, P. (1963). *Diccionario de Botánica*. Barcelona. Sociedad Española de Historia Natural.
- Gnaedinger, S. y Herbst, R. (1999). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincial de Santa Cruz, Patagonia. Parte VI: Ginkgoales. *Ameghiniana*, 36(3), 281 – 296.
- Gong, W., Chen, C., Dobeš C., Fu, C. y Koch, M.A. (2008). Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge areas in China with limited subsequent postglacial expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 1094 – 1105. doi:10.1016/j.ympev.2008.05.003
- Harris, T. M. (1951). The Fructification of *Czekanowskia* and its Allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 235(628), 483–508.
- Harris, T. M. (1964). *The Yorkshire Jurassic flora II Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms*. London: Trustees of the British Museum (Natural History).
- Harris, T. M. (1940). On some Jurassic specimens of *Sagenopteris*. *Ann. Mag. Nat. Hist., London* (II) 6, 249 – 265.
- Harris, T. M., Millington, W. y Miller, J. (1974). The Yorkshire Jurassic flora, Vol. IV, *Ginkgoales and Czekanowskiales*. British Museum of Natural History, London.
- Kimura, T. y Tsuji, M. (1984). Early Jurassic plants in Japan. Part 6. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, 133, 265 – 287.
- Krassilov, V. A. (1982). Early Cretaceous Flora of Mongolia. *Paleontographica Abt. B.*, 181, 1 – 3.
- Krassilov, V. A. (1972). *Mesozoic Flora from the Bureja River (Ginkgoales and Czekanowskiales)*. Nauka, Moscow. (en ruso).



- Kvaček, J., Falcon-Lang, H. J. y Dasková, J. (2005). A new Late Cretaceous ginkgoalean reproductive structure *Nehvizdyella* gen. nov., from the Czech Republic and its whole-plant reconstruction. *American Journal of Botany*, 92(12), 1958 – 1969.
- Lozano-Carmona, D. E. y Velasco de León, M. P. (2016). Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane. *Paleontología Mexicana*, 5(2), 87 – 101.
- Lozano-Carmona, D. E. (2017). *Distribución y Taxonomía de Ginkgoales (Engler, 1897) y grupos afines del Jurásico del sur de México*. [Tesis de Maestría]. https://tesiuam.dgb.unam.mx/F/TY2T134PANDELDTV7238PQNS4SMJ6K9RE28GG9YBV442VRVFJL-03639?func=full-set-set&set_number=452158&set_entry=000007&format=999
- Lozano-Carmona, D. E. y 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. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103404>
- Melville, R. (1976). The terminology of leaf architecture. *Taxon*, 25, 549 – 561
- Meyen, S. V. (1984). Basic Features of Gymnosperm Systematic and Phylogeny as Evidenced by the Fossil Record. *The Botanical Review*, 50(1), 1 – 72.
- Meyen, S.V. (1987). *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hill, London.
- Morán-Zenteno, D. J., Caballero-Miranda, C. I., Silva-Romo, G., Ortega-Guerrero, B. y González-Torres, E. (1993). Jurassic-Cretaceous Paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofísica Internacional*, 32(3), 453 – 473.
- Morel, E. M. Ganuza, D. G., Artabe, A. E. y Spalletti, L. A. (2013). Revisión de la Paleoflora de la Formación Nestares (Jurásico Temprano), Provincias del Neuquén y Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 50(5), 493 – 508.
- Naugolnykh, S. V. (2007). Foliar Seed-Bearing Organs of Paleozoic Ginkgophytes and the Early Evolution of the Ginkgoales. *Paleontological Journal*, 41(8), 815 – 859. DOI: 10.1134/S0031030107080011
- Ortega-Chávez, E., Velasco-de León, M.P. y Estrada-Ruiz, E. (2021) Nuevo registro xilológico de los géneros fósiles *Agathoxylon* sp. y *Protophyllocladoxylon* sp. del Jurásico Medio de Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 10(1), 71 – 82.
- Ortega-Gutiérrez, F. (1978). Estratigrafía del Complejo Acatlán en la Mixteca Baja, Estado de Puebla y Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. *Instituto de Geología. Revista*, 2(2), 112 – 131.



- Ortiz-Martínez, E. L., Velasco-de León, M. P. y Lozano-Carmona, D. E. (2021). *Actualización florística y condiciones paleoclimáticas de las Formaciones Ayuquila y Tecomazúchil (Jurásico medio-Jurásico superior)*. En Guerrero-Arenas R., Jiménez Hidalgo, E. González Rodríguez K.A (Eds), El patrimonio paleontológico y geológico de Oaxaca. (pp. 163-174). Universidad del Mar, campus Puerto Escondido. ISBN: 978-607-98890-7-4
- Person, C.P. y Delevoryas, T. (1982). The Middle Jurassic flora of Oaxaca. Mexico. *Palaeontographica*, 180, 82 – 119.
- Rees, McA. (1993). Caytoniales in Early Jurassic Floras from Antarctica. *Geobios*, 26(1), 33 – 42
- Retallack, G. J. (1980). Middle Triassic megafossil plant and trace fossil from Tank Gully, Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 10(1), 31 – 63.
- Samylina, V. y Kiritchkova, A. I. (1993). The genus *Czekanowskia* Heer: principles of systematics, range in space and time. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79: 271 – 284
- Sandoval, J. y Westermann, G. E. G. (1986). The Bajocian (Jurassic) ammonite fauna of Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology* 60, 1220 – 1271.
- Seward, A. C. (1919). *Fossil Plants: A Text-Book for Students of Botany and Geology*. New York: Cambridge University Press.
- 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 – 103.
- Silva-Pineda, A. (1978). Plantas del Jurásico Medio del Sur de Puebla y noreste de Oaxaca. En: Contribuciones a la Paleobotánica del Jurásico de México. *Paleontología Mexicana*, 44, 27 – 57.
- Silva-Pineda, A., Velasco-de León, M. P., Arellano-Gil, J. y Grimaldo, J. R. (2011). Una nueva especie de *Weltrichia* (Bennettitales) del Jurásico Medio de la Formación Tecomazuchil (Oaxaca, México). *Geobios*, 44, 519 – 525.
- Sun, C., Dilcher, D. L., Wang, H. Sun, G. y Ge, Y. (2007). *New epidermal material of the two subgenera of Czekanowskia from the Jurassic of Inner Mongolia, China*. En G. Sun, V. Mosbrugger, Y. W. Sun y A. Bruch (Eds.), Proceedings of Int'l Symposium for Sino-German Cooperation on Geology and Environmental Changes in Northern China (pp. 19–22). Urumqi: China.
- Thomas, H. H. (1913). On some new rare Jurassic plants from Yorkshire: *Eretmophyllum*, a new type of ginkgoalean leaf. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 17, 256 – 262.
- Thomas, H. H. (1925). The Caytoniales, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 213, 299 – 363.



- Vaez-Javadi, F. (2010). Middle Jurassic flora from the Dansirit Formation of the Sheshak Group Alborz, north Iran. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 35(1), 77 – 102.
- Velasco de León, M.P. (2014). *Nuevo reporte de Linguifolium Arber emend. Retallack, para el Jurásico Medio de México*. Memorias el II Simposio de Paleontología en el sureste de México, Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido, Oaxaca, México.
- Velasco-de León, M. P. Ortiz-Martínez, E. L., Silva-Pineda, A. y Lozano-Carmona, D. E. (2013). Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del Terreno Mixteco. *Paleontología Mexicana*, 63, 122 – 143.
- Velasco-de León M. P., Lozano-Carmona D. E., Flores-Barragan, M. A., Martínez P. O. D. y Silva-Pineda, A. (2015). Two new species of Ginkgoales from the Middle Jurassic of Mexico. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2013.874423>
- Velasco-de León M. P., Ortiz-Martínez E. L., Lozano-Carmona, D. E. y Flores-Barragán, M.A., (2019). Paleofloristic comparison of the Ayuquila and Otlaltepec basins, Middle Jurassic, Oaxaca, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*. 93. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.04.008>
- Wachtler, M. (2011). Seed ferns from the Early-Middle Triassic (Anisian) Piz da Peres (Dolomites-Northern Italy), *Dolomythos*, 88 – 104.
- Wieland, G. R. (1914). La flora liásica de la Mixteca Alta. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31, 1 – 165.
- Yang, X., Friis, E. M. y Zhou, Z. (2008). Ovule-bearing organs of Ginkgo ginkgoidea (Tralau) comb. nov., and associated leaves from the Middle Jurassic of Scania, South Sweden. *Review of Paleobotany and Palynology*, 149, 1 – 17.
- Zepeda-Martínez, M., Martini, M. y Solari, L. (2018). A major provenances change in sandstones from the Tezoatlán basin, southern Mexico, controlled by jurassic, sinistral normal motion along the Salado River fault: Implications for the reconstruction of Pangea. *Journal of South American Earth Sciences*. 86, 447 – 460. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.07.008>
- Zheng, S. y Zhou, Z. (2004). A new Mesozoic Ginkgo from western Liaoning, China and its evolutionary significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131, 91 – 103.
- Zhou, Z. Y. (2009). An overview of fossil Ginkgoales. *Palaeoworld*, 18, 1 – 22.

Orden Pinales en el Jurásico de México



**Elizabeth Ortega Chávez¹, María Patricia Velasco-de León¹
y Erika Lourdes Ortiz Martínez¹**

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

Resumen

Durante el Jurásico a nivel mundial, los estudios del orden Pinales muestran evidencias de diferentes tipos de órganos (hojas, estructuras reproductivas y maderas). La madera, es una estructura de gran relevancia para la interpretación de distribución espacio-tiempo, ya que se puede aplicar a estudios paleoclimáticos y paleobiogeográficos. En México existen diversos reportes de evidencias de maderas para el Jurásico. El primer estudio se realizó hace 100 años por Wieland, quien propuso la primera especie fósil *Araucarioxylon mexicanum*. A partir del 2013 el equipo de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), han encontrado e iniciaron el análisis de maderas fósiles de edad jurásica en diferentes localidades de Oaxaca. El estudio del material xilológico ha permitido incrementar los listados paleoflorísticos sistemáticos de las localidades de edades jurásicas, y proponer paleoambientes donde se desarrollaron los árboles. Finalmente, se ha comparado la similitud de estas maderas fósiles con las paleofloras del orden Pinales de Gondwana.

Palabras clave: Madera, Anatomía, Conífera, Jurásico.





Abstract

Studies of the order Pinales for the Jurassic worldwide have evidence of different types of organs (leaves, reproductive structures, wood). Wood is a structure of great relevance for the interpretation of space-time distribution since it can be applied to paleoclimatic and paleobiogeographic studies. In Mexico there are several reports of evidence of wood for the Jurassic. The first study was carried out 100 years ago by Wieland, who proposed the first fossil species *Araucarioxylon mexicanum*. In 2013, the team of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM, found fossil wood of Jurassic age in different localities of Oaxaca, and began work with this material collected in Jurassic basins. The study of the xylological material has allowed to increase the paleofloristic lists of the Jurassic age localities, and to propose paleoenvironments where the trees developed. Finally, their similarity with paleofloras of the order Pinales of Gondwana is compared.

Key words: Wood, Anatomy, Conifer, Jurassic.

1. Introducción

El orden Pinales, incluye a todas aquellas plantas llamadas comúnmente coníferas, junto a las Cicadales, Bennettitales, Cordaitales, Gnetales y Ginkgoales el gran clado de las gimnospermas (Meyen, 1984; Chase y Reveal, 2009). En la actualidad las coníferas están presentes en amplias regiones de ambos hemisferios, como organismos dominantes o bien como miembros de la vegetación secundaria. En México forman parte de diferentes comunidades florísticas que prosperan en regiones de clima semiárido, semi húmedo y húmedo, que se distribuyen desde el nivel del mar hasta el límite de la vegetación arbórea (Rzedowski, 2006). Destacan por su abundancia y diversidad en las regiones frías y templadas del mundo donde forman grandes masas forestales (Rzedowski, 2006; Farjon, 2008).

Las Pinales (=coníferas) son plantas leñosas, la mayoría arbóreas y con crecimiento monopódico (Figura 1a). Pueden ser dioicas o monoicas. Sus hojas en la mayoría son simples, angostas, a veces muy pequeñas, en forma de aguja y persistentes, aunque existen algunas especies que presentan hojas caducas (Troiani et al., 2017). Las hojas son simples y pueden presentar forma de aguja, escama, lineares, lanceoladas, a veces oblongas o falcadas. Por lo general las hojas son persistentes por más de un año, pero a veces son deciduas (Figura 1b) (Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014). La estructura reproductiva está conformada por hojas modificadas fértiles en forma de escama. Las escamas (microesporofilo o megaesporofilos) se agrupan en torno a un eje central llamado cono o estróbilo. Estas plantas presentan dos tipos de estróbilos (Figura 1c): microesporangiados o polínicos, de 2 a muchos microesporangios ubicados distalmente en la cara abaxial donde se producen los granos de polen (gametos masculinos) y megaesporangiados o conos ovulados,

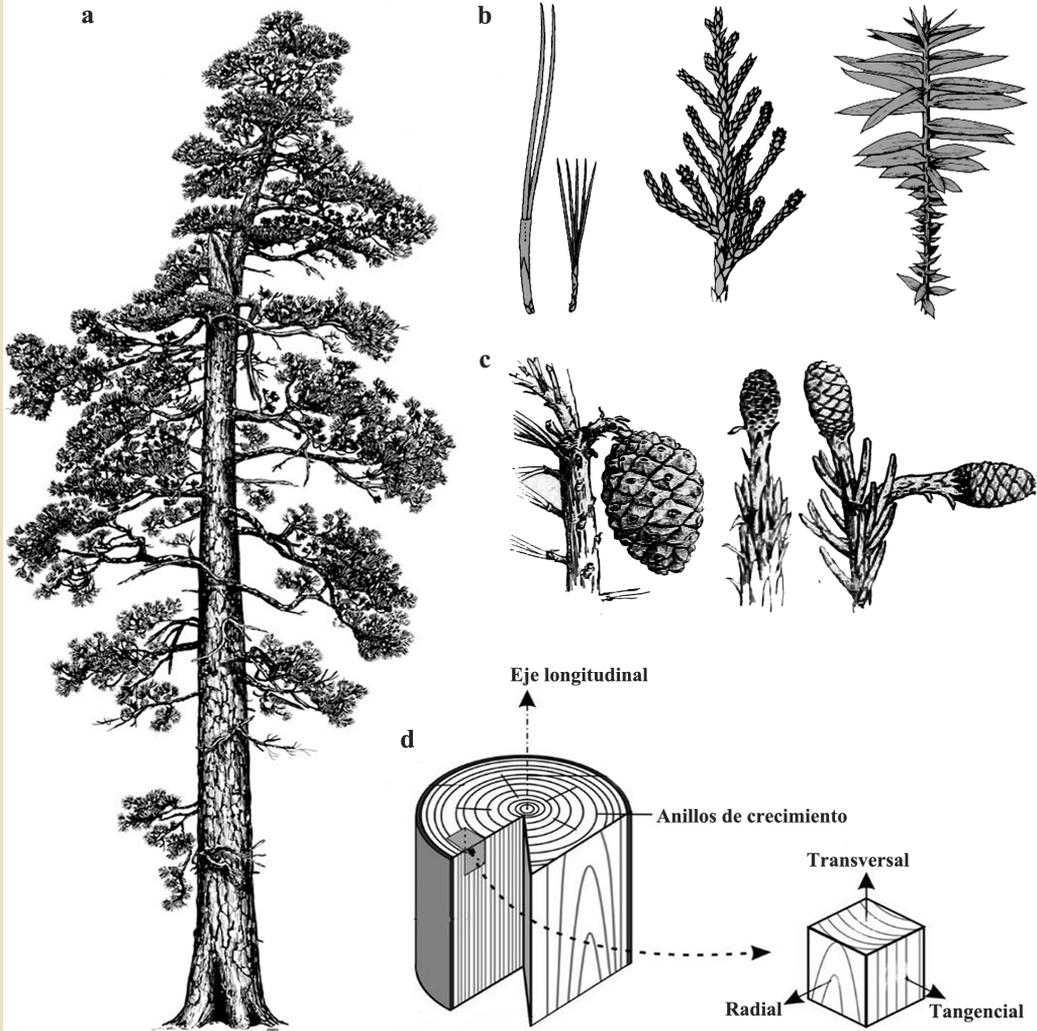


Figura 1. Características generales del Orden Pinales. a. Organismo de una conífera. b. Tipos de hojas c. Estructuras reproductoras (Microestróbilos y Megaestróbilos) y d. Ejes longitudinales de la madera.



encargadas de la producción de las semillas formados por un complejo bráctea-escama que se arregla helicoidalmente alrededor de un eje central; sin embargo, en Podocarpaceae y Taxaceae están típicamente reducidos a 1 o 2 escamas con un solo óvulo; El complejo de bráctea-escama puede ser libre o fusionado (Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014). El tallo de las coníferas consta de un sistema secundario vascularizado prominente (Figura 1d), el xilema secundario forma la madera que consiste de traqueidas que en ocasiones presenta conductos de resina (Del Castillo et al., 2004, Vásquez Correa, 2010).

Las características morfológicas de estas estructuras son los caracteres utilizados en la identificación de estos organismos a nivel de género y especie (Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014).

En el mundo las coníferas representan el grupo dominante y más conspicuo de gimnospermas representado por seis familias: Araucariaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae y Taxaceae (Christenhusz et al., 2011; Gernandt y De la Rosa, 2014). Actualmente, en México las coníferas se establecen en comunidades vegetales localizadas a nivel del mar y hasta los 4000 msnm; su mayor abundancia y diversidad se reporta para los bosques montañosos de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental (Rzedowski, 2006), donde se han reportado un total de 95 especies de coníferas, agrupadas en 10 géneros y en cuatro familias, lo que representa el 14% de la diversidad mundial (Manzanilla Quiñones et al., 2018). De las 95 especies de coníferas presentes en México, 43 son endémicas (Gernandt y De la Rosa, 2014). Florin (1963) mencionó que la biodiversidad actual de coníferas representa sólo una pequeña fracción de su dominancia en el Paleozoico y Mesozoico.

1.1 Origen

Las gimnospermas aparecen en el registro fósil hace 319 Ma, durante el Carbonífero (Willis y McElwain, 2002). Son el primer grupo de plantas en presentar semillas, lo que representó una ventaja ecológica, debido a que estas estructuras podían mantenerse inactivas durante las épocas desfavorables y germinar cuando las condiciones ambientales eran adecuadas fenómeno conocido como latencia (Willis y McElwain, 2002), de manera que se aseguraba su posterior desarrollo.

Los cambios ambientales generados por la formación de Pangea durante el Pérmico Superior y la aparición de la latencia les permitieron ampliar rápidamente su área de distribución. Eventos que provocaron el reemplazo de las grandes extensiones de bosques de Pteridophytas por comunidades vegetales dominadas por gimnospermas. Grupo que se diversificó en: Coniferophyta, Ginkgophyta, Cycadophyta, Gnetophyta. Estudios moleculares recientes sostienen que las gimnospermas actuales son monofiléticas (Judd et al., 1999). El registro fósil muestra que las



coníferas fueron uno de los primeros grupos de gimnospermas en establecerse en la Tierra, para el final de la era Paleozoica sus familias más primitivas eran cosmopolitas, lo que se mantuvo hasta la era Mesozoica (250 Ma) cuando alcanzan su mayor diversidad (Farjon y Filer, 2013). La radiación de las coníferas se produjo con el aumento de la temperatura y la estacionalidad más húmeda y seca (Willis y McElwain, 2002).

Todas las familias de coníferas modernas aparecen aproximadamente en el Mesozoico (Triásico tardío). Las únicas excepciones son Cephalotaxaceae y Taxaceae ya que se cuenta con poca evidencia en el registro fósil. Intentando rastrear los orígenes de las familias de coníferas modernas, se han realizado estudios de la compleja estructura bráctea-escama ovulada y de acuerdo a Miller (1992) sugiere una homología entre esta estructura y los conos compuestos de las coníferas paleozoicas. (Diéguez, 2003; Hudson, 2006; Taylor et al, 2009). Para el Jurásico en México, el registro fósil de este grupo consta de impresiones y compresiones carbonosas de hojas de Cheirolepidiaceae y Podocarpaceae; maderas permineralizadas de Araucariaceae, y Podocarpaceae (Silva Pineda y González Gallardo, 1988; Ángeles Favila, 2010; Velasco- de León et al., 2013; Ortega-Chávez et al., 2017; Ortega-Chávez et al., 2021). Aunque las hojas constituyen la mayor parte del registro fósil de las plantas, las maderas han permitido a la paleobotánica reconocer el origen y diversificación de sus diferentes grupos, además de aportar información paleoambiental, e.g. En la localidad de Rosario nuevo, se encuentra el tronco más grande para este periodo de México, de ocho metros de longitud y un gran número de troncos fragmentados; se ha interpretado que la presencia de planicies de inundación que se formaron en esta región fueron las causantes del transporte, depósito y fragmentación de estos fósiles (Zepeda Martínez et al., 2018), también aporta conocimientos paleoclimáticos y paleoecológicos sobre los bosques petrificados que poblaron la Tierra hace millones de años (Castañeda Posadas, 2007).

2. Anatomía de la madera del orden pinales

La anatomía de la madera tiene variaciones en los caracteres; estos están vinculados al ambiente, a la especie, individuos dentro de cada especie. De este modo, la estructura de la madera es el resultado de la influencia de factores intrínsecos (genéticos) y extrínsecos (ambientales) (Zobel y Van Buijtenen, 1989).

La madera de las coníferas se conforma por el xilema secundario y consiste de traqueidas y a veces tiene conductos de resina (Beck, 1988; Del Castillo et al., 2004). El xilema secundario presenta pocos tipos celulares por lo que es descrito como homogéneo. La madera está formada por la unión de células especializadas y diferenciadas; su tamaño, forma y distribución junto con otros elementos anatómicos, como los radios leñosos, presencia de canales resiníferos,



punteaduras y traqueidas son características taxonómicas importantes que permiten su identificación. Los caracteres antes mencionados pueden ser utilizados para la identificación y diferenciar la madera de coníferas (ausencia de vasos y la cantidad menor de parénquima sobre todo de tipo axial) de la de angiospermas que presentan vasos y abundante parénquima (Esau, 1976; Esau, 1982; Evert, 2006).

La madera está constituida por células dispuestas y organizadas en diferentes direcciones longitudinales (transversal, tangencial y radial) por lo tanto si se desea estudiar y observar los elementos anatómicos que constituyen la madera actual o fósil deben considerarse los diferentes planos. Se adoptan los planos convencionales de cortes: Corte Transversal (X): perpendicular al eje del árbol. Corte Radial (R): paralelo a los radios o perpendicular a los anillos de crecimiento y Corte Tangencial (T): tangencial a los anillos de crecimiento o perpendicular a los radios (Figura 1d). Para la identificación taxonómica, los elementos anatómicos a considerar son: (1) El sistema axial que está representado por las traqueidas axiales y parénquima axial originado de las células iniciales fusiformes (células orientadas verticalmente) (2). El sistema radial que está constituido por parénquima radial y traqueidas transversales a partir de células iniciales radiales (células con disposición horizontal) (3) Canales resiníferos que pueden presentarse por parte de los dos sistemas. A continuación, se describen estas características brevemente (Esau, 1976; Esau, 1982; Giménez et al., 2005; Evert, 2008).

2.1 Traqueidas

Las traqueidas tienen la función de conducción de agua y de sostén. Son células alargadas orientadas longitudinalmente que presentan puntas ahusadas y formas rectangulares, cuadradas y pentagonales (Figura 2a). Se pueden presentar como traqueidas de madera temprana con lúmenes amplios y paredes delgadas y traqueidas de madera tardía con lúmenes estrechos y paredes gruesas. Solamente en algunas coníferas se presentan traqueidas orientadas horizontalmente y son células aplastadas de forma irregular que acompañan a los radios. Las traqueidas se conectan entre sí por perforaciones en la pared celular denominadas puntuaciones areoladas, las cuales sirven para el flujo de líquidos (Ramírez Padilla y Goyes Acosta, 2004; Wiessel, 2006; Mejías et al., 2023).

Traqueidas Axiales

Las traqueidas axiales constituyen aproximadamente el 90% de la madera de las gimnospermas (García-Esteban et al., 2002). Estos elementos celulares tienen una longevidad muy corta, una vez diferenciadas a partir de las células iniciales fusiformes del cambium; pierden su contenido celular, transformándose en tubos huecos de paredes lignificadas que desempeñan la función de

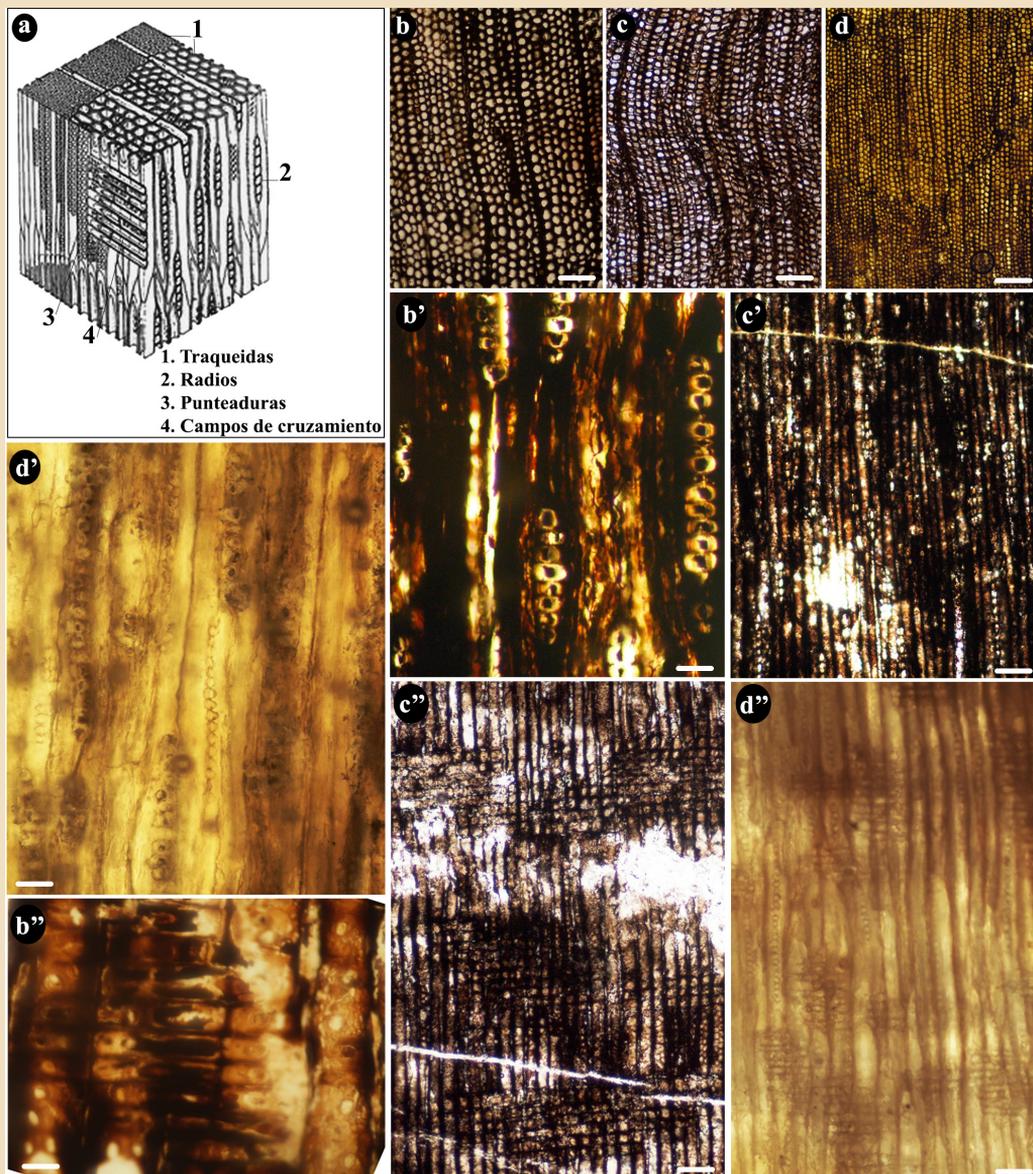


Figura 2. Características anatómicas de la madera de coníferas. Caracteres anatómicos de la madera fósil reportadas para el Terrenos Mixteco. Cortes longitudinales (transversal b, c, d; tangencial b', c', d' y radial b'', c'', d'') escala = 100 μ m. b) *Agathoxylon* sp. Rosario, c) *Protophyllocladoxylon* sp. Tecamazúchil y d) *Podocarpoxyylon* sp. Tecamazúchil.



conducción y sostén del árbol. Presentan punteaduras areoladas, (Figura 2a). Ocasionalmente, se observan ciertas traqueidas más cortas y de extremidades rectas, muy semejantes en su forma a las células del parénquima axial, pero se las distingue por la presencia de punteaduras areoladas y paredes relativamente espesas y lignificadas (Figura 2a). Estas células son probablemente vestigios de evolución de las plantas y tienen como función la conducción de líquidos y el sostén del organismo (Wiessel, 2006; Mejías et al., 2023).

2.2 Punteaduras

Las punteaduras que se encuentran en las paredes de las células permiten la circulación de sustancias de una célula a otra. El estudio de las punteaduras y su disposición tiene gran valor en la identificación taxonómica de las maderas (Figura 2a). Pueden disponerse en una o más hileras axiales u organizadas en las siguientes formas: uniseriadas espaciadas o contiguas, multiseriadas opuestas o alternas de acuerdo a la posición relativa de la traqueida en relación con sus vecinas tangenciales (García-Esteban et al., 2003; Boura et al., 2021).

2.3 Radios

Los radios en las coníferas pueden estar formados exclusivamente por células parenquimáticas, se describen según su tamaño (corto o alto) y se definen como radios homogéneos (que incluyen solo células parenquimatosas) o heterogéneos. Para cada tipo de seriación de los radios se determinan como uniseriados, biseriado, multiseriado. En el caso de la altura de los radios es con base en el número de células (mínimo, promedio, máximo) y/o en μm de los espacios intercelulares entre las células de los radios (Iawa, 2004, Boura et al., 2021).

2.4 Canales Resiníferos

Los canales resiníferos son espacios intercelulares revestidos por células epiteliales (epitelios) que vierten resinas producto de su secreción. En la madera pueden ocupar una posición: Vertical: canales resiníferos longitudinales o axiales. Horizontal: hileras de canales resiníferos transversales u horizontales dentro de un radio (radio fusiforme) Constituyen un elemento importante en la diferenciación de las maderas, pues en algunas están siempre presentes y en otras están ausentes (García-Esteban et al., 2003). Las presencias de estos canales pueden ser normal, traumática o



ausente. La identificación se debe a la posición del orificio y el tamaño (diámetro tangencial y radial). Está delimitado por el diámetro de las células epiteliales en el caso de ser traumático o no, la distribución de los orificios depende de la característica del epitelio que recubre el canal resinoso. Las células pueden ser de paredes gruesas o delgadas; también existe la presencia y tipo de cristales (prismáticos, drusas, otras formas) (Iawa 2004, Boura et al., 2021).

2.5 Campos de cruzamiento

Su función es la conducción transversal de los nutrientes del leño y el sostén del vegetal. Es la superficie de contacto limitada, en las secciones radiales, por las dos paredes de las traqueidas verticales y de las dos paredes horizontales de las células del parénquima ya que en esta superficie se determinan las características de las punteaduras en los campos de cruzamiento que incluyen frecuencia, disposición, forma, tamaño y/o posición de las aberturas con respecto al borde de los orificios (Fenestroide, Phyllocladoide, Pinoide, Circopoide, Dacrydoide, Glyptostoboide, Taxodioide, Podocarpoide, Cupressoide, Piceoide) (García-Esteban et al., 2003; Boura et al., 2021). Las punteaduras son cruciales para la identificación de especies de coníferas y es por ello que se emplea la lista de caracteres (y estados) publicada por la Asociación Internacional de Wood Anatomists en 2004 para una estandarización de las prácticas taxonómicas en la descripción e identificación de las maderas fósiles (Boura et al., 2021).

3. Registro fósil en el jurásico de México

El estudio de fragmentos de troncos petrificados de gimnospermas del Jurásico en México se retoma a partir del 2010, después de un siglo. Wieland en 1914 registró por primera vez, *Araucarioxylon* para el Jurásico. El grupo de paleobotánicos de la FES Zaragoza, UNAM en su proyecto del estudio de la flora del Jurásico, contemplaron la búsqueda de maderas con el objetivo de que los listados paleoflorísticos estuvieran completos.

Las maderas fósiles pueden proporcionar una de las mejores fuentes de datos para evaluar los patrones biogeográficos a escala continental, así como la evolución del grupo de coníferas y el amplio alcance estratigráfico que presentan, permiten usar su distribución para analizar las variaciones regionales de la flora en intervalos prolongados (Philippe et al., 2004). Sin embargo, para poder llegar a las inferencias mencionadas es importante hacer énfasis en la necesidad de una adecuada descripción e identificación taxonómica de la madera.



El orden Pinales llamado también Coniferales comprenden familias y géneros extintos y actuales. Actualmente en México se distribuyen sólo cuatro familias: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae y Taxaceae (Eckenwalder, 2009; Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014). En el caso del registro fósil para el Jurásico de México se han reportado varias localidades con maderas fósiles de coníferas en los estados de Oaxaca, Puebla, y Chiapas (Ortega-Chávez et al., 2017; Ortega Chávez et al., 2021; Ríos Santos y Cevallos Ferriz, 2019) sin embargo, la investigación xilológica es poca comparada con el estudio de otras estructuras de las plantas conservadas en el registro fósil.

El primer registro para México de maderas jurásicas fue realizado por Wieland (1914), en este trabajo reporta la presencia de madera fósil de la especie *Araucarioxylon mexicanum* para la Formación Rosario (Oaxaca). Casi 100 años después Ortega-Chávez (2013) hace la primera identificación de maderas fósiles de dos géneros de Araucariaceae y Podocarpaceae de la Formación Tecomazúchil (Jurásico Medio). Posteriormente Grajeda-Cruz (2015) reporta la presencia de Araucariaceae (*Agathoxylon*) para la Formación Otlaltepec del Jurásico Medio, del estado de Puebla. Por otro lado, en el 2016 Ríos-Santos propone para la Formación Rosario el registro de las especies *Rosarioxylon fusiformis* y *Protopodocarpoxyylon oaxacensis*, la propuesta se queda como trabajo inédito. Ortega-Chávez et al., (2017), describen para la Formación Rosario la presencia de *Agathoxylon* sp. (Fig. 2b, b', b''). Un par de años después Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz (2019) dan a conocer dos nuevas especies fósiles del Jurásico Superior: *Agathoxylon gillii* Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz; y *Agathoxylon jericense* Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz del Miembro Jericó de la Formación Todos Santos, Chiapas. En el año 2021, Ortega-Chávez y colaboradores identifican la existencia de *Agathoxylon* sp. y *Protophyllocladoxylon* sp. (Figura 2c, c', c'') del Jurásico Medio de Oaxaca. Finalmente, Ortega-Chávez y Velasco- de León (2022) registran evidencia del género *Podocarpoxyylon* para una nueva localidad de Oaxaca de una edad del Jurásico Medio (Figura 2d, d', d'').

El registro fósil para el Jurásico en el sur de México está representado hasta el momento por tres géneros: *Agathoxylon*, *Araucarioxylon* (se considera sinonimia de *Agathoxylon* Hartig) *Protophyllocladoxylon* y *Podocarpoxyylon*. Es importante mencionar que se han identificado láminas foliares de los géneros *Podozamites* y *Brachyphyllum*, esto confirma la importancia de coleccionar los diferentes órganos de la flora del pasado para tener un registro completo sobre el grupo de las coníferas. Cabe mencionar que el registro de las hojas de Podocarpaceae (*Elatocladus*), son escasas en la localidad de Ñumi (Lozano Carmona, 2012) mientras que el género *Brachyphyllum* es abundante en el estado de Guerrero para esta misma edad.



4. Sistemática Paleoxilológica

Orden Pinales (Coniferales) Dumortier, 1829
Familia Araucariaceae Henckel y Hochstetter, 1865
Género *Agathoxylon* Hartig, 1848
Especie tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig, 1848.
Agathoxylon sp. 2021, Ortega-Chávez y colaboradores
(Fig. 2b, b', b'')

Caracteres diagnósticos: Punteaduras en las paredes radiales de las traquiedas predominantemente areoladas, circulares uniseriadas, y contiguas, de tipo araucarioide. Campos de cruzamiento araucarioides con 4-5 punteaduras cupresoides, irregularmente ordenadas. Radios homogéneos, uniseriados y muy bajos (5 a 6 células de altura). Es el material descrito por Ortega-Chávez et al., (2017).

Discusión taxonómica: Las maderas de Oaxaca se asignaron al género fósil *Agathoxylon* Hartig, (Ortega Chávez et al., 2017; Ortega Chávez et al., 2021) por presentar punteaduras radiales araucarioides/araucariana (contiguas y alternas) y campos de cruzamiento araucarioides (Hartig, 1848 visto en Philippe y Bamford, 2008).

Al comparar *Agathoxylon* sp. con las especies descritas para México del Jurásico como *A. mexicanum* (Wieland, 1914) no coincide en los radios homocelulares que son muy altos (40 células) y punteaduras radiales triseriadas. En el caso de *A. gillii* Ríos-Santos y Cevallos Ferriz y *A. jericóense* Ríos-Santos y Cevallos Ferriz del Jurásico Superior (Ríos-Santos y Cevallos Ferriz, 2019) también difiere nuevamente con los radios que presentan son ocasionalmente biseriados y tetraseriados. Comparando con caracteres como son punteaduras radiales de formas hexagonales aplanadas y alternas, radios uniseriados ocasionalmente biseriados pero al compararlas con todos los caracteres, difieren, por lo tanto no se puede dar una asignación a alguna especie ya descrita; esto permite inferir que puede ser una especie nueva para México.

Distribución en el Jurásico de México: Jurásico Inferior, Formación Rosario, localidad Rosario Nuevo, Tezoatlán de Segura y Luna, Oaxaca; Jurásico Medio, Formación Tecomazúchil, localidad Partideño, Oaxaca y Jurásico Superior, Formación Todos Santos, localidad Porvenir Jericó, Chiapas (Ortega-Chávez et al., 2017; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2019; Ortega-Chávez et al., 2021).



Familia Podocarpaceae Endlicher, 1847

Género *Protophylocladoxylon* Kräusel, 1939

Especie tipo. *Protophylocladoxylon leuchsi* Kräusel, 1939.

Protophylocladoxylon sp. 2021, Ortega-Chávez y colaboradores (Fig. 2c, c', c'')

Caracteres diagnósticos: punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas, areoladas, uniseriadas de forma poligonal contiguas y biseriadas alternas, raramente triseriadas de forma circular ocasionalmente poligonal. Campos de cruzamiento con punteaduras tipo phyllocladoide, una a dos por campo de cruzamiento. Radios homocelulares, uniseriados ocasionalmente biseriados, con una altura de dos a 18 células, y poco o nulo parénquima axial (Ortega-Chávez et al., 2021).

Discusión taxonómica: El género *Protophylocladoxylon* Kräusel esta descrita a nivel mundial con edades desde el Carbonífero hasta el Paleógeno (Zhang et al. 2010; Ortega-Chávez et al., 2021) y las características que permiten asignar al ejemplar de México al género fósil *Protophylocladoxylon* son: traqueidas con punteaduras en los campos de cruzamiento de tipo phyllocladoide, presentan de una a dos por campo de cruzamiento, punteaduras radiales uniseriadas y biseriadas alternas, raramente triseriadas (Ortega-Chávez, et al 2021). Distribución **en el Jurásico de México:** Jurásico Medio, Formación Tecomazúchil, localidad Partideño, Oaxaca (Ortega-Chávez et al., 2021).

Familia Podocarpaceae Endlicher, 1847

Género *Podocarpoxyton* Gothan, 1905

Especie tipo. *Podocarpoxyton* Gothan, 1905

Podocarpoxyton sp. Ortega-Chávez y Velasco- de León (Fig. 2d, d', d'')

Caracteres diagnósticos: Punteaduras radiales areoladas, uniseriadas, mayormente espaciadas. Parénquima axial abundante, las paredes horizontales de las células del parénquima radial son lisas. Los campos de cruzamiento finamente bordeados, punteaduras en los campos de cruzamiento normalmente de tipo podocarpoide. Radios exclusivamente uniseriados y de altura media de 5-14 hasta 21 células (Ortega-Chávez y Velasco- de León (2022).

Discusión taxonómica: Los caracteres permiten asignar la madera del estado de Oaxaca al género *Podocarpoxyton* por el tipo de punteaduras en los campos de cruzamiento, el tipo de radios uniseriados con una altura de 5 a 14 células. Anteriormente se reportó para el Jurásico Medio el género *Protophylocladoxylon* que pertenece a Podocarpaceae, al comparar los géneros se tiene en cuenta la presencia de punteaduras en los campos de cruzamiento de tipo phyllocladoide y punteaduras radiales de las traqueidas triseriadas, lo que no permite semejanza con



Protophyllocladoxylon. Los resultados amplían el área de distribución de la familia Podocarpaceae con dos géneros para el Jurásico de México.

Distribución en el Jurásico de México: Jurásico Medio, Formación Tecomazúchil, localidad Santa María Xochixtlapilco, Huajuapán de León, estado Oaxaca (Ortega-Chávez y Velasco- de León, 2022).

Conclusiones

La revisión y estudios señalados anteriormente permiten enriquecer el conocimiento de la flora del Jurásico de México para el Orden Pinales con el registro de ejemplares de maderas y hojas.

La evidencia de maderas fósiles sumado a la información sedimentológica sustenta la existencia de ambientes de abanicos aluviales cuya energía pudo transportar ejemplares de maderas de diferentes tamaños. La longitud de más de cinco metros, de los troncos hallados en la localidad de Rosario Nuevo en el estado de Oaxaca permite deducir la existencia de bosques de *Araucaria* y *Podocarpus*.

La evidencia de otros órganos vegetativos e información geológica permite proponer un clima ligeramente templado para esta región; el reporte de *Protophyllocladoxylon* en nuestro país sería el más norteño en América para Jurásico. El registro en la Formación Rosario de *Agathoxylon* es la evidencia más antigua para México, además, los reportes recientes de este género permiten aumentar su distribución paleogeográfica apoyando las propuestas de que el género *Agathoxylon* se distribuyó en una amplia gama de climas en México, para el Jurásico Inferior Medio y Superior.

Agradecimientos

Se agradece a las personas que colaboraron en la elaboración del libro y que forman parte del grupo de trabajo de la Colección de Paleontología FES Zaragoza. Así como el financiamiento del proyecto PAPIIT-IN IN100721 “Estudio Paleobotánica y Geológico de las cuencas sedimentarias del Jurásico en el Terreno Mixteco”. Finalmente, un agradecimiento a los revisores por los comentarios vertidos en este manuscrito. En particular a la Dra. Silvia C. Gnaedinger por sus aportaciones a este capítulo.



Referencias

- Bamford, M. (1999) Permo-Triassic fossil woods from the South African Karoo Basin, *Palaeontological Research*, University of the Witwatersrand, 35, 25-40.
- Beck, C. B. y Wight, D. C. (1988). Progymnosperms. En Beck, C. B (ed) *Origin evolution of gymnosperm*. (1 – 84). Columbia University Press New York.
- Boura, A., Bamford, M. y Philippe, M. (2021). Promoting a standardized description of fossil tracheidoxyls. *Review of Paleobotany and Palynology*, 295, 104525 <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104525>
- Castañeda Posadas, C. (2007). *Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas Miocenos de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas* [Tesis de Maestría en ciencias biológicas. Instituto de Geología]. Universidad Nacional Autónoma de México. 177p.
- Chase, M. W. y Reveal, J. L. (2009). Una clasificación filogenética de las plantas terrestres para acompañar a APG III. *Revista Botánica de la Sociedad Linneana*, 161, 122-127.
- Crane, R. P. (1985). Phylogenetic relationships in seed plants. *Cladistics*, 1, 329-348. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1985.tb00432.x>
- Christenhusz, M. J. M., Reveal, L. J., Farjon, A., Gardner, F. M., Mill, R. R. y Chase, W. M. (2011). A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*. 19, 55 – 70.
- Del Castillo, F. R., Pérez de la Rosa, A. J., Vargas, A. G. y Rivera, G. R. (2004). Coníferas. En: García Mendoza, A., Ordoñez, M. J. y Briones, M. A. (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma (pp. 141–158). Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Foundation, México.
- Diéguez, C. (2003). Flora y vegetación durante el Jurásico y el Cretácico. *Monografía Jardín Botánico Cordoba*. 114, 53 – 62.
- Dumortier, B. C. J. (1829). Analyse des familles des Plantes avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. *Tournay Imprimerie de J. Casterman, Ainé*. 140p.
- Eckenwalder, J. E. (2009) *Conifers of the world: the complete reference*, Timber Press. 689p.
- Endlicher, S. (1847) *Synopsis coniferarum: Sangalli: Scheitlin y Zollikofer*. 368p.
- Esau, K. (1976). *Anatomía vegetal*. Ed. Omega. 779 pp
- Esau, K. (1982). *Anatomía de las plantas con semilla*. Ed. Hemisferio Sur. 516 p.



- Evert, R. F. (2006). *Esau's Planta Anatomy, Meristems, Cells and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. En John Wiley and Son Hoboken. 3ª ed, pp 601. New Jersey. <http://dx.doi.org/10.1002/0470047380>
- Farjon, A. (2008). *A. Natural History of Conifers*. Timber Press. 304p.
- Farjon, A. y Filer, D. (2013). An atlas of the World's Conifers. En Brill (Ed.), *An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status*. Boston, USA. pp 512.
- Florin, C. R. (1963). The distribution of conifer and taxa genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, 20, 121-312.
- García-Esteban, L., Palacios de Palacios, P., Guindeo-Casasús A. (2002). Clave de identificación de maderas de coníferas a nivel de especie. Región Europea y Norte Americana. *Investigación Agraria Sistema de recursos Forestales*. 9(1) 118 – 136.
- García-Esteban, L., Guindeo-Casasús A., Peraza-Oramas, C. y Palacios de Palacios, P. (2003). *La madera y su anatomía: anomalías y defectos*. Mundiprensa. 330p.
- Gernandt, D. S. y Pérez-de la Rosa, J. A. (2014). Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (Supl. 1) 126-133.
- Giménez, A. M., Moglia, J. G., Hernandez, P. y Gerez, R. (2005). *Anatomía de Madera*. Universidad Nacional de Santiago del Estero Facultad de Ciencias Forestales Catedra de Dendrología. 83p.
- Grajeda Cruz, L. I. (2015). *Identificación de Maderas Fósiles de la Unidad Magdalena y Formación Otlattepec, Puebla*. [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México. 85p.
- Gothan, W. (1905). Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen- Hölzer. *Abh. Preuss Geologische. Landastl.* 44, 1 - 108.
- Hartig, T. (1848). Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braubkohlen-Flora. *Botanische Zeitung*. 6, 166 – 172.
- Henckel, A. y Hochstetter, W. (1865). Synopsis der Nadelhölzer deren charakteristischen Merkmale nebst Andeutungen über ihre Cultur und Ausdauer in Deutschlands Klima: J. G. Cottaschen Buchhandlung, Stuttgart. 446p.
- Hudson, P. J. (2006). *Taxonomic and paleoclimatic significance of late Cretaceous wood The San Juan Basin, New Mexico*. [Tesis de Maestría en ciencias. Departamento de Biología] University of Nebraska Omaha. 77p.
- IAWA Committee. (2004). List of microscopic features for softwood identification: en Richter, H. G., Grosser, D., Heinz, I., Gasson P. E. (eds.) *IAWA Journal*. 25, 1-70 pp.



- Judd, S. W., Campbell, C. S., Kellogg, E. A. y Stevens, P. F. (1999). *Plant Systematics a phylogenetic approach*. Sinaur Associates. Sunderland Massachusetts U.S.A. 137, 148-160
- Kräusel, R. (1939). Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens IV. Die Fossilen Flora Aegyptens. *Abhandlungen der Wissenschaften, Mathematisch naturwissenschaftliche Abteilung* (Neue Folge), 47, 1 - 40
- Kloster, C. A. y Gnaedinger, C. S. (2018) Coniferous wood of *Agathoxylon* from the La Matilde Formation, (Middle Jurassic), Santa Cruz, Argentina. *Journal of Paleontology*. pp 1-22. doi: 10.1017/jpa.2017.145
- Lozano Carmona, D. E. (2012). *Paleoclima y flora fossil del Río Ñumí Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, Oaxaca* [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México. 174p.
- Manzanilla Quiñones, U., Aguirre-Calderón, A. O. y Jiménez-Pérez, J. (2018). ¿Qué es una conífera y cuantas especies existen en el mundo y en México? *Centro de Investigación científica de Yucatán, A. C.* 10, 168 – 175.
- Megías, M., Molist, P., Pombal, M. A. 2023. *Atlas de histología vegetal y animal*. <http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>. Consultado: 01 de enero del 2024.
- Meyen, S.V. (1984). Basic features of gymnosperm systematic and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Botanical Review*, 50 (3) 1-111.
- Miller, C. N. (1988). The origin of modern conifer families. En Beck C. B. (ed) *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press. pp 448-486.
- Ortega-Chávez (2013) *Paleoxilología de Gimnospermas en el Jurásico Medio, Formación Tecamazuchil, de la localidad de Partideño, Oaxaca* [Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza] Universidad Nacional Autónoma de México. 59p.
- Ortega-Chávez, E., Velasco de León, M. P. y Jiménez R. J. (2017). *Agathoxylon* sp del Jurásico Inferior, Rosario Nuevo, Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 6 (2) 73 - 77.
- Ortega-Chávez, E., Velasco de León, M. P. y Estrada Ruiz, E. (2021). Nuevo registro xilológico de los géneros fosiles *Agathoxylon* sp. y *Protophyllocladoxylon* sp. del Jurásico Medio de Oaxaca, México. *Paleontología Mexicana*, 10 (1) 71 - 82.
- Ortega-Chávez, E. y Velasco de León, M. P. (21 - 25 de noviembre del 2022). *Primer registro paleoxilológico de conífera afín a la familia Podocarpaceae en la Localidad Santa María Xochitlapilco (Huajuapán de León, Oaxaca) del Jurásico Medio* [Modalidad oral]. XVII Congreso Nacional de Paleontología, Hermosillo, Sonora.
- Philippe, M., Bamford, M., Mcloughlin, S., Alvez, L. S. R., Falcon-Lang, H. J., Gnaedinger, S., Ottone, E.G., Pole, M., Rajanikanth, A., Shoemaker, R. E., Torres, T. y Zamuner, A. (2004).



- Biogeographic analysis of Jurassic– Early Cretaceous wood assemblages from Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 129, 141 - 173. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.01.005>
- Philippe y Bamford (2008) A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like Woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148 (2) 184 - 207.
- Ramírez-Padilla, R. B. y Goyes-Acosta, R. I. (2004). Botánica. Generalidades, Morfología y Anatomía de plantas superiores. Editorial Universidad del Cauca. 195p.
- Ríos-Santos, C. (2016). *Descripción e identificación de maderas gimnospermas del Jurásico, Cretácico, Paleoceno y Mioceno de México: México D.F.* [Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias] Universidad Nacional Autónoma de México. 163p.
- Ríos-Santos, C., Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2019). Upper Jurassic, Upper Cretaceous and Palaeocene conifer Woods from Mexico. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 108, 399–418. <https://doi.org/10.1017/S175569101800024>
- Silva Pineda, A. y González Gallardo, S. (1984). Algunas Bennetitales (Cycadophyta) y Coniferales (Coniferophyta) del Jurásico Medio del área de Cualac. Guerrero. *Revista Instituto de Geología*, 7 (2) 244-248
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 1ra. Edición digital 505 p. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Troiani, H. O., Prina, A. O., Muiño, W. A., Tamame, M. A. y Beintincinco L. (2017). *Botánica, Morfología, Taxonomía y Fitogeografía*. 1° ed. Santa Rosa. Universidad Nacional de la Pampa, 326p.
- Vázquez, Correa, M. A. (2010). *Anatomía de la madera de las podocarpaceas colombianas* [Tesis de Doctorado. Universidad de Córdoba, Departamento de Ingeniería Forestal Córdoba, España] 147p. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/tesis?codigo=56943>
- Velasco-de León, M. P., Ortiz-Martínez L. E., Silva-Pineda, A. (2013) Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del terreno mixteco. *Paleontología Mexicana* 63, 112 - 143.
- Wiessel B. C. (2006) Preservación de Maderas, VII Congreso Nacional de Ciencias, Universidad Earth, Guácimo, Limón, Costa Rica. 1-10 pp.
- Wieland, R. G. (1914). La flora Liásica de la Mixteca Alta. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31, 120 – 124.
- Willis, K. J. y McElwain, J. C. (2002). *The evolution of plants*. Oxford University Press. Oxford. 378p.
- Zhang, Y., Wang, J. y Li, N., (2010) *Protophyllocladoxylon jingyuanense* sp. nov., a Gymnospermous Wood of the Serpukhovian (Late Missippian) Fromm Gansu, Northwest China. *Acta Geológica Sinica*, 84 (2), 257-268.



- Zepeda Martínez, M., Matini, M. y Solari, L. (2018). A major provenance change in sandstones from the Tezoatlán basin, southern México, controlled by Jurassic, sinistral normal motion along the Salado River fault: Implications for the reconstruction of Pangea. *Journal of South American Earth Sciences*. 86, 447 – 460.
- Zobel B. J. y Van Buijtenen, J. P. (1989). *Wood variation. Its causes and control*. Springer-Verlag, Heidelberg. 363p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-74069-5>

Esporas, Polen y Cutículas: su importancia en el registro de Helechos y Gimnospermas

Pedro Christian Martínez-Martínez^{*1}, Diana Silvia Guzmán-Madrid¹ y María Patricia Velasco-de León¹

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

Resumen

En los yacimientos fosilíferos es posible encontrar una gran variedad de ejemplares, desde estructuras macroscópicas hasta estructuras más pequeñas y de gran valor científico como cutículas, granos de polen y esporas. A pesar de su abundancia existe un fuerte sesgo sobre este registro, influenciado por el tamaño y estructura del organismo, tamaño de su población, ambiente de depósito, entre otros, lo que da como resultado un registro fósil incompleto. Sumado a lo anterior, por mucho tiempo los fósiles más grandes y completos eran los recolectados, propiciando nuevamente un sesgo hacia el conocimiento de los diferentes grupos presentes en el tiempo, esta situación cambió con la incorporación de la tafonomía. En este capítulo queremos contribuir con la información que se tiene sobre estructuras microscópicas como el polen, esporas y cutículas cuya importancia en décadas recientes ha tomado relevancia debido al auge y mejoramientos de las técnicas de extracción y de microscopía, así como la formación de académicos en estas áreas, lo cual es fundamental para estudiar el amplio territorio de México y en este caso, vinculado a afloramientos del Jurásico.

Palabras clave: carácter micromorfológico, estoma, Matoniaceae, Bennettitales.





Abstract

In fossiliferous deposits it is possible to find a wide variety of specimens, from macroscopic structures to smaller structures of great scientific value such as cuticles, pollen grains and spores. Despite its abundance there is a strong bias on this record, influenced by the size and structure of the organism, size of its population, deposit environment, among others, which results in an incomplete fossil record. In addition to the above, for a long time the largest and most complete fossils were those collected, again leading to a bias towards the knowledge of the different groups present at the time, this situation changed with the incorporation of taphonomy. In this chapter we want to contribute with the information we have on microscopic structures such as pollen, spores and cuticles whose importance in recent decades has become relevant due to the rise and improvements of extraction and microscopy techniques, etc. as well as the training of academics in these areas, which is fundamental to study the wide territory of Mexico in this case, outcrops of the Jurassic.

Key words: Micromorphological character, stomata, Matoniaceae, Bennettitales.

1. Introducción

El registro de esporas y polen es tan abundante que ha permitido la creación de una nueva rama para su estudio, la Paleopalinología, disciplina que estudia los microfósiles de pared orgánica. En este capítulo abordamos la información de esporas para helechos y polen de gimnospermas presentes en las formaciones Cualac, Rosario, Zorrillo, Tecamazuchil, Taberna y Otlaltepec del Jurásico, iniciando con una breve introducción del ciclo de vida y la importancia de la fase esporofítica, y los caracteres empleados para su clasificación a nivel de género. Asimismo, analizamos cutículas presentes en estos materiales, su morfología general e importancia en la invasión al medio continental, definición, y su relevancia en el registro fósil debido a la conservación de estomas, papilas, tricomas y en su conjunto, su aplicación en la taxonomía. Finalmente, presentamos ejemplos de géneros estudiados en gimnospermas de localidades del Jurásico del sur de México.

2. Esporas

Una parte fundamental para el entendimiento del registro paleontológico de los helechos y las gimnospermas es el estudio de los granos de polen y esporas, ya sean extraídos directamente de los conos y soros respectivamente, lo cual se indica como “material in situ” o bien, del material orgánico preservado dentro de la roca y sin conexión orgánica con el individuo fosilizado, considerado por



Traverse (1994) como material disperso o partículas orgánicas sedimentológicas. El estudio de esta estructura reproductora, cuando no se tienen microfósiles, provee información relevante para la taxonomía de los diversos grupos de filicales, pues permite identificar el taxón a nivel de especie con base en la morfología interna y externa de esporas en caras proximal y distal. De igual forma, pueden ser clasificados los granos de polen por su morfología y relacionarse a diferentes órdenes, familias, géneros y especies y contribuir al acervo paleobotánico de taxones que existieron en el pasado como señalaron Van Konijnenburg-Van Citter (1999) y Traverse (2007), entre otros autores. También permite analizar tendencias evolutivas y caracteres adaptativos para su supervivencia; otra aplicación es la datación relativa de un depósito sedimentario en afloramiento o subsuelo.

2.1 Soros

Los soros son estructuras que por lo general nacen en el envés o zona abaxial de la pinna o pínula (Nabor, 2006; Taylor et al., 2009). Su disposición varía según la especie, puede ser aleatoria como lo menciona Nabor (2006), o más frecuentemente se disponen hacia la parte marginal de la lámina o pínula (Nabor, 2006; Taylor et al., 2009). Suelen verse como estructuras parecidas a puntos de forma elongada, circular o incluso reniforme, como en algunas especies fósiles de México e.g. *Gonatosorus nathorstii* o *Phlebopteris otongensis* (Silva, 1978; Weber, 2008). Nabor (2006) menciona que dependiendo de la especie, los soros pueden ser “desnudos” o “cubiertos” por un indusio, donde un extremo doblado de una pinna o pínula recubre las estructuras fértiles, y se conoce como pseudoindusio. Los soros tienen valor taxonómico importante para identificar especies (Harris, 1961; Van Konijnenbur van Citter, 1993; Weber, 2008).

2.2. Esporangios y patrones de división celular (eusporangiado y leptosporangiado)

Los esporangios se clasifican a partir de dos patrones de división celular: el tipo eusporangiado se desarrolla a partir de un grupo de células meristemáticas en la hoja, donde los esporangios son relativamente grandes y la pared esporangial se desarrolla a partir de divisiones periclinares de un grupo de células iniciales superficiales, mientras que el tejido esporogénico (tejido celular que da origen a las esporas por meiosis) se desarrolla a partir de células iniciales internas de la pared (Nabor, 2006; Taylor et al., 2009). La pared del eusporangio está formada por varias capas de células engrosadas, el esporangio es sésil y la cantidad de esporas producidas en cada esporangio es cercano a 1000 (Taylor et al., 2009; Cleal y Thomas, 2019). En los leptosporangiados, dicha estructura es más pequeña y crece a partir de una división ligeramente oblicua de única célula



inicial superficial, las subsiguientes divisiones celulares producen un esporangio con tallo que tiene capas de células engrosadas (Taylor et al., 2009). La dehiscencia esporangial es transversal o longitudinal y el número de esporas por esporangio es mucho menor (Nabor, 2006; Taylor et al., 2009).

A pesar de que los esporangios en helechos fósiles se preservan con menos frecuencia, Harris (1961), Litwin (1985) y Weber (2008) toman de referencia el número de esporangios, la forma, el tamaño, incluso caracteres cuticulares para la identificación de ejemplares. En familias mesozoicas como Dicksoniaceae, Matoniaceae y Dipteridaceae, Van Konijnenburg-van Cittert (1999) menciona que llegan a tener 128 unidades por esporangio.

2.3 Caracteres morfológicos diagnósticos, la tétrada y su arreglo espacial

Una vez que el desarrollo de los esporangios concluye, se agrupan conformando soros en algunos taxones y con ello da inicio el desarrollo de las esporas. Esto sucede a partir de células madre que se dividen por meiosis para formar cuatro microsporas, arregladas especialmente en tétradas (Martínez-Hernández et al., 1980). En el polo proximal de una espora en una tétrada tetrahédrica queda marcada la lesura trilete, y en aquéllas de arreglo tetragonal se da una lesura monolete (Kremp, 1967). Este arreglo es una herramienta útil durante la observación de las esporas para entender la orientación de la abertura, la forma general con base en la relación de los ejes polares y ecuatoriales y otros rasgos como la ornamentación y morfología de la pared o exina, y así se cuenta con una herramienta taxonómica valiosa (Woodehouse, 1935; Martínez-Hernández et al., 1980). En un contexto evolutivo, las esporas trilete son las más antiguas (Ordovícico Tardío) y las monolete algo más recientes (a partir del Devónico) (Kremp, 1967; Traverse, 2007).

2.4 Orientación, Polaridad, Simetría, Apertura y Forma

La polaridad, se puede dividir en dos ejes imaginarios, polar y ecuatorial (Martínez-Hernández et al., 1980). El primero se refiere a los polos proximal y distal; el polo proximal o zona polar proximal es la parte que está cerca del centro de la tétrada y por donde se unían el resto de las esporas (Kremp, 1965; Kremp, 1967). Por el contrario, el polo distal o zona polar distal se encuentra alejada del centro de la tétrada. El eje ecuatorial es la división o línea imaginaria que separa la zona proximal de la distal y que corre de forma perpendicular al eje polar (Couper, 1958; Kremp, 1967; Martínez-Hernández et al., 1980; Faegri e Iversen, 1989; Punt et al., 2007; Traverse, 2007).



En cuanto al eje de simetría se pueden distinguir dos tipos, radial y bilateral. La simetría radial es resultado de la formación de una tétrada tetrahédrica y la bilateral se forma a partir de una tétrada tetragonal. Esto da como resultado dos formas distintas de esporas o incluso granos de polen. Este tipo de simetría guarda relación con el tipo de apertura y forma en la espora. Los tipos de marcas o apertura más distinguibles que aparecen en las esporas son trilete y monolete, estas reciben el nombre de lesura. La primera se distingue por la presencia de tres radios (marca en forma de “Y”), es de origen tetrahédrico, se le considera primitiva, sus primeros registros fósiles son de las familias Marattiaceae, Ophioglossaceae y Osmundaceae. En cambio la apertura monolete es de origen tetragonal, presentan un solo radio extendido longitudinalmente a lo largo del cuerpo de la espora, son distintivas y especializadas, están presentes en las polypodiáceas (Kremp, 1965; Kremp, 1967; Van Konijnenburg-van Cittert, 1999). En cuanto a la forma, existen tres tipos básicos, las esporas trilete de contorno ecuatorial circular (globosas, por ejemplo *Osmundacidites*), triangular (propias de *Cibotiumspora*, *Dictyophyllidites* y *Klukisporites*) y las monolete de contorno elíptico, que se derivan de la forma trilete, ejemplo *Marattia* (Van Konijnenburg-van Cittert, 1999; Traverse, 2007).

2.6 Grosor de la exina y ornamentación

Según Van Konijnenburg-van Cittert (1993) y Van Konijnenburg-van Cittert y Kurmann (1994) el grosor de la exina es variable, pero consideran esporas con exinas delgadas de entre 1 a 2 μm como registro de etapas primitivas, mientras que aquéllas con grosor de entre 2 a 6 μm se registran como derivadas (Wagner, 1974), especialmente en las familias Matoniaceae, Cyatheaceae y Pteridaceae (Tryon y Lugardon, 1991).

Wagner (1974) considera que la ornamentación lisa o finamente ornamentada es primitiva, y que posteriormente aparecen diversas formas ornamentadas. Van Konijnenburg-van Cittert (1978, 1991) ilustró especies de esporas de la familia Schizaceae muy ornamentadas en el Carbonífero, y también en formas del Mesozoico (*Klukia* y *Stachypteris*), las cuales tienden a ser toscamente reticuladas con retículo grueso o con patrón estriado de crestas anchas y surcos estrechos (*Schizaeopteris*, *Pelletiaxia* y *Ruffordia*), en contraste con formas típicas del Neógeno, cuyos especímenes son finamente ornamentados (i.e. especies de *Schizaea*). Por lo tanto, Kremp (1965), Faegri e Iversen (1989), Traverse (2007) entre otros, consideran los siguientes principales tipos de ornamentación de esporas: psilada o lisa, punctada, escabrada, microreticulada, foveolada, fusulada, escabrada, gemada, clavada, verrucosa, baculosa, equinada, rugulada, estriada y reticulada. Por ello, algunos géneros de esporas se denominan según el tipo de ornamentación, como es el caso de *Rugulatisporites*, *Equinatisporis*, *Foveosporites* o *Verrucosisporites* (Figura 1), por mencionar algunos.

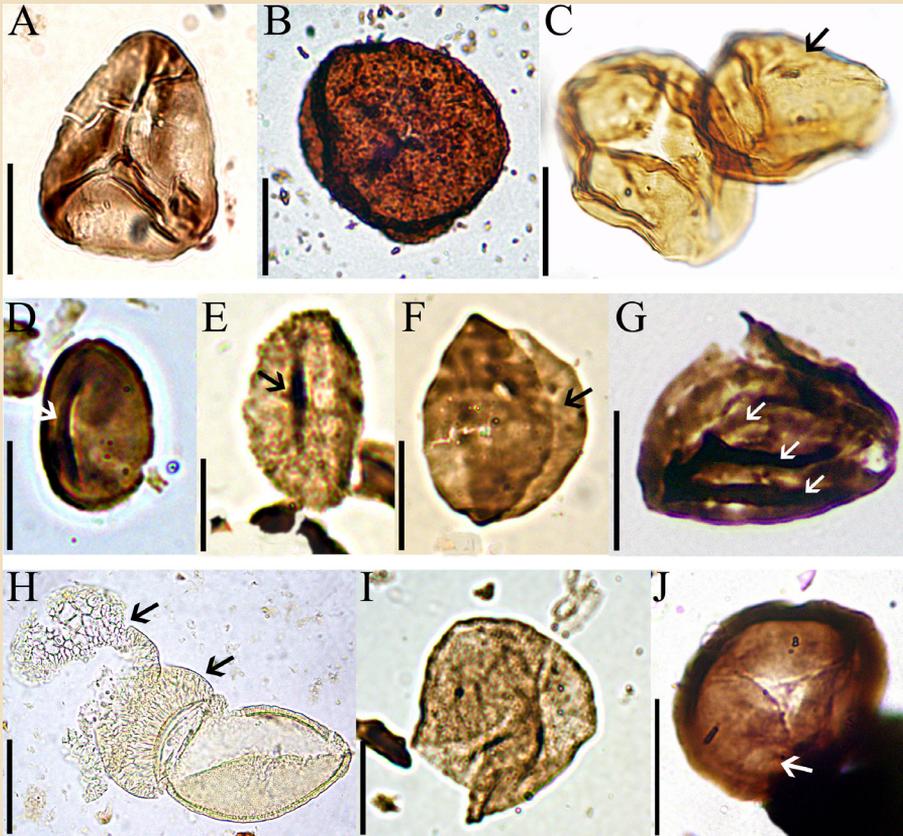


Figura 1. Granos de polen y esporas del Jurásico de Oaxaca. A) *Dictyophyllidites*, espora con forma triangular, ápices redondeados, exina psilada y en vista polar proximal, se observa la marca trilete labiada y con engrosamientos suaves; B) *Verrucosisporites*, espora circular, exina densamente esculpida con verrugas pequeñas y hacia el centro una pequeña marca trilete; C) Esporas trilete de forma circular, con pliegues, exina psilada, en vista polar proximal (espora izquierda) y distal-oblicua (espora derecha) se observa la marca trilete (flecha); D) *Laevigatosporites*, espora con forma elíptica, exina psilada y en vista polar proximal-oblicua se observa la marca monolete (lado izquierdo de la espora, flecha); E) *Punctatosporites*, espora con forma elíptica, exina microverrugada-equinada y hacia el centro la marca monolete (flecha); F) *Monosulcites*, grano de polen monosulcado (flecha), de forma elíptica y exina psilada; G) *Equisetosporites*, grano de polen plicado (crestas o costillas, señaladas con flechas), de forma elíptica y exina psilada; H) Grano de polen bisacado, cuerpo del grano de forma elíptica con sacos (flechas) areolados (retícula invertida), uno de ellos roto y desprendido del cuerpo; I) *Araucariacites*, grano de polen inaperturado, de forma circular, con pliegues y exina escabrada a subgranular; J) *Classopollis*, grano de polen pseudoporado, de forma circular, con vestigio de cicatriz tetrahédrica mal desarrollada en forma triangular (hacia el centro) característico de este género, pseudoporoso (flecha) y exina escabrada. Barras: 10 μ m B, D, E; 15 μ m F, G, I; 20 μ m A, C, J; 35 μ m H.



3. Registros jurásicos

Los registros palinológicos del Jurásico de México inician con Ángeles (2009). A partir de entonces hemos incrementado los listados con nuevos registros de plantas que no habían sido mencionados como macroflora.

3.1 Jurásico Inferior

3.1.1 Palinoflora de Oaxaca

Los primeros reportes palinológicos descritos por Jiménez (2004), proceden de las formaciones informales Conglomerado Prieto y Cuarcítica Cualac expuestas en los alrededores del poblado de Rosario Nuevo. Se empleó la técnica de extracción palinológica estándar, y se registraron esporas de Briofitas y Filicales, y granos de polen de Coniferales y Cycadales/Bennettitales.

3.1.2 Formación Conglomerado Prieto (actualmente se sabe que corresponde a la F. Rosario)

Se identificaron varios géneros y especies de esporas trilete de las familias Cyatheaceae (*Cyathidites australis* Couper, 1958 y *Cyathidites minor* Couper, 1953), Dipteridaceae (*Converrucosisporites* sp. y *C. ovambolandensis* Stapleton, 1964), Gleicheniaceae (*Gleicheniidites umbonatus* (Bolkhovitina, 1953) Shulz in Dorothy Guy-Ohlson, 1986), Lycopodiaceae (*Lycopodiumsporites trambauensis* Singh et al., 1964), Matoniaceae (*Dictyophyllidites harrisii* Couper, 1958), Osmundaceae (*Baculatisporites comaumensis* (Cookson, 1953) Potonie, 1956 y *Verrucosisporites castaneaformis* (Dyb y Jach, 1957) Agtali, 1964), Schizaeaceae (*Klukisporites foveolatus* Pocock, 1964) y algunas de afinidad incierta como *Combaculatisporites mesozoicus* Klaus, 1960 y *Granulatisporites granifer* Leschik, 1956. Entre los granos de polen se hallaron monosulcados y plicados de Cycadales/Bennettitales (*Monosulcites* cf. *minus* Cookson, 1947, *Cycadopites reticulatus* (Nilsson, 1958) Cornet y Traverse, 1975) y Gnetales (*Gnetaceapollenites chinleana* Hart, 1969) respectivamente, y otros como *Eucommiidites troedsonii* (Erdtman, 1948) Potonie, 1958, *Duplicisporites granulatus* (Leschik, 1956) Scheuring, 1980, y *Lunatisporites* cf. *noviaulensis* Lidwin et al., 1991 con afinidad Gimnosperma (Jiménez, 2004).

3.1.3 Formación Cualac

Con relación a la Formación Cualac, los registros son más limitados en comparación con Conglomerado Prieto (Jiménez, 2004). El contenido de esporas trilete brinda afinidades con briofitas



(*Apiculatisporites* sp., *A. plicatus* Visscher, 1967, *Sphagnumsporites antiquasporites* (Wilson y Webster, 1946) Potonié, 1956), selaginellas (*Ceratosporites* sp.), esquizaceas (*Ischyosporites crateris* Balme, 1957), botryopteridales (*Lophotriletes* sp.), Hymenophyllaceae (*Biretisporites* sp.) y algunas sin afinidad (*Granulatisporites infimus* Traverse y Ash, 1991, *Leiotriletes brevis* Sinlia, 1972). En cuanto al polen, se identificaron granos monosulcados (*Cycadopites* cf. *C. andrewii* Cornet y Traverse, 1975, *Cycadopites cymbatus* (Balme y Hennelly, 1956) Hart 1965 y *Cycadopites* cf. *C. durbamensis* Cornet y Traverse, 1975), plicados (*Ephedripites* sp.) y circumpolen (*Circulina parva* Brenner, 1963) (Jiménez, 2004). Actualmente *Circulina* es una sinonimia de *Classopollis* (Pocock y Jansonius, 1961; Cornet y Traverse, 1975).

3.1.4 Formación Rosario

Rojas-Chávez (2010) realizó extracciones a partir de soros de la especie *Gonathosorus nathorstii*, por medio de la técnica de *peeling* con acetato y observó a través del microscopio óptico y MEB, esporas trilete posiblemente rugosas y de diámetro de alrededor de 10 μm (al ser extraídas directamente de los esporangios, son formas inmaduras).

3.2 Jurásico Medio

3.2.1 Palinoflora Oaxaca. Formación Zorrillo

Martínez-Martínez y Velasco-de-León (2015b), realizaron la extracción de palinomorfos a partir del procesamiento de pínulas de la especie *Gonathosorus nathorstii* reportado para la Formación Zorrillo que aflora en la localidad Rosario Nuevo. Sus resultados indican la presencia de esporas trilete de forma triangular posiblemente pertenecientes al género *Phlebopteris*, y esporas monoete con forma elíptica, psilada con afinidad al género *Laevigatosporites* (Polypodiaceae, Figura 1).

Con este antecedente Martínez-Martínez y Velasco-de-León (2016), realizaron el mismo tratamiento a pínulas del género *Phlebopteris* colectadas en la Formación Zorrillo de la localidad Cerro Prieto (CP), municipio de Santa Cruz Tacahua; registran la presencia de esporas de briofitas, Filicales, y granos de polen de Cycadales/Bennettitales, Caytoniales y coniferales (Tabla 1). Entre las especies identificadas se citan las esporas trilete *Cingutriletes clavus* (Briofita, cingulada), *Todisporites rotundiformis* (Osmundaceae, de forma circular), cf. *Osmundacidites* (Osmundaceae, de forma circular), la espora monoete *Polypodiisporites ipsviciensis* (Polypodiaceae, de forma elíptica), los granos de polen monosulcados de forma elíptica y fusiforme *Monosulcites minimus*, *Cycadopites durbamensis*, *C. deterius*, *C. follicularis* (Cycadales/Bennettitales), y polen bisacado y pseudoporado *Vitreisporites pallidus* (Caytoniales), *Classopollis meyeriana* (Cheirolepidiaceae) y *Spheripollenites subgranulatus* (Taxodiaceae).



3.2.2 Palinoflora Guerrero. Localidades Tres Caminos (TC-3), Barranca La Lluvia sección 1 (BLL-1), Barranca La Lluvia sección 2 (BLL-2), Camino Tecocoyunca-Cuateconcingo (CTC)

Los primeros trabajos realizados en el Grupo Tecocoyunca son los de Ángeles (2009) y Martínez-Martínez (2015), quienes presentaron resultados de dos niveles estratigráficos. Entre ellos, muestran una gran cantidad de esporas trilete y diversos granos de polen (sulcados, bisacados, plicados, inaperturados, pseudoporados) que corresponden a nueve familias y 16 géneros. Dentro de las esporas se han reportado afinidades a las familias Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae, Osmundaceae, Schizaeaceae y un género sin afinidad *Leiotriletes*. La mayoría de estas familias se encuentran representadas por uno o dos géneros (Tabla 1) con varias especies aún por definir, siendo *Dictyophyllidites* (Matoniaceae, Figura 1) y *Gleicheniidites* (Gleicheniaceae) las más abundantes, con tres terceras partes del total. En cuanto a los granos de polen, estos son afines a grupos como Cycadales/Bennettitales, Caytoniales y Gnetales; o bien familias como Araucariaceae, Pinaceae, Cheirolepidiaceae. Para estos grupos y taxones sólo se tiene registrado un género para cada una (Tabla 1), con varias especies por definir, uno de ellos es *Classopollis* (Figura 1), también considerado relevante dado que el número de polen encontrado es elevado (Martínez-Martínez et al., 2012; 2013a; 2013b; 2013c; 2014; 2018; Martínez-Martínez y Velasco de León, 2015a, 2019). Los resultados mencionados permitieron proponer dos palinoasociaciones, con base en la asociación de estos géneros, la de *Dictyophyllidites-Gleicheniidites*, precedida por la de *Classopollis-Dictyophyllidites*. De estos cuatro géneros, *Dictyophyllidites* es el más abundante ya que el número de esporas sobrepasa la mitad de los registros (Martínez-Martínez y Velasco-de-León, 2019; 2022).

Posteriormente Martínez-Martínez y Velasco-de-León (2022) realizaron listados palinológicos en dos niveles estratigráficos de la localidad Barranca La Lluvia sección 1 (BLL-1), ubicada en el municipio de Cualac y sobre la barranca del mismo nombre. Esta localidad al igual que la de Tres Caminos (TC-3), se encuentra circunscrita a la unidad Inferior del Grupo Tecocoyunca. El contenido palinológico, reportado por Martínez-Martínez y Velasco-de-León (2022) para BLL-1, es casi el mismo que el de la localidad arriba descrita pues comparten varios taxones que corresponden a 13 familias y 29 géneros (Tabla 1). Además se registraron nuevos taxones que completan el listado existente, con esporas de hongos, briofitas y lycopsidos (Lycopodiaceae y Selaginellaceae), filicales de las familias y género, Hymenophyllaceae, Marsileaceae y *Clavatisporites*, respectivamente; y polen pseudoporado de Taxodiaceae (Conifera) (Martínez-Martínez y Velasco-de León, 2022).

Existen otros reportes de una segunda sección de esta misma localidad nominada Barranca La Lluvia sección 2 (BLL-2) por Martínez-Martínez y Velasco-de León (2017, 2022). Se detalla la presencia de la mayoría de los mismos grupos presentes en TC-3 y BLL-1 (Tabla 1). En total contabilizaron 11 familias y 17 géneros con nuevas familias de briofitas (*Sphagnumsporites* con dos



tipos de esporas, posiblemente de dos especies distintas), licopsidos y filicales con esporas trilete como *Duplexisporites*, *Neoraistrickia*, tipo Thyrsopteridaceae? (*Rugulatisporites*), cf. *Striatella* y esporas monolete *Punctatosporites* (Marattiaceae, Fig. 1), y granos de polen de coniferales y pseudoporado de *Exesipollenites* (Taxodiaceae) (Martínez y Velasco-de León, 2022).

3.2.3 Formación Taberna

Martínez-Martínez y Velasco-de León (2017) ubican sobre el camino de terracería, el cual conecta el poblado de Tecocoyunca con Cuateconcingo (CTC), donde según Alencaster (1963) aflora la Formación Taberna. A pesar de ser cinco familias y seis géneros los registros que se identificaron en esta zona, se indica la presencia de polen pseudoporado de Cheirolepidiaceae con un taxón nuevo, *Classopollis belloyensis*. También se reportan fungosporas, esporas trilete de Selaginellaceae (*Uvaesporites*), Matoniaceae (*Dictyophyllidites*, con dos tipos de esporas, posiblemente de dos especies distintas), Osmundaceae (*Todisporites*) y granos de polen monosulcado e inaperturado de Cycadales/Bennettitales (*Cycadopites*) y Pinaceae (*Inaperturopollenites*), respectivamente.

3.3 Puebla. Localidad Santo Domingo Tianguistengo (SDT)

3.3.1 Formación Otlaltepec

Hasta hoy, la mayoría de los reportes palinológicos están circunscritos a la parte central del Terreno Mixteco (Guerrero y Oaxaca), mientras que, en el estado de Puebla en la localidad de Santo Domingo Tianguistengo (SDT), donde aflora la Formación Otlaltepec. Gerwert et al. (2015) registran una asociación en la parte basal de dicha unidad, donde predominan granos de polen inaperturados y pseudoporados de gimnospermas de los géneros *Inaperturopollenites* y *Spheripollenites*, respectivamente; por encima, otra asociación en la que destacan tres familias y seis géneros (Tabla 1) con esporas trilete verrugosas de *Leptolepidites*, *Manumia* y *Clavatispora*. Además, la presencia de *Klukisporites variegatus*, marcador estratigráfico que junto con *Manumia* y el resto de los elementos palinológicos, indican una edad del Jurásico Medio para dicho afloramiento.



Tabla 1. Listado de géneros de esporas y polen para las formaciones del Jurásico Medio.

		Edad	Jurásico Medio					
		Formación	Zorrillo				Ta.	Otl.
		Localidad	CP	TC-3	BLL-1	BLL-2	CTC	SDT
Afinidad		Especie						
Hongos		<i>Diadosporites</i>			X			
		<i>Pluricellaesporites</i>			X			
		Fungospora		X	X	X		
Esporas Trilete								
Briofitas y Licofitas	Briofita	<i>Cingutritetes</i>	X					
	Briofita	<i>Sphagnumsporites</i>				X		
	Briofita	<i>Stereisporites</i>			X	X		
	Sellaginellaceae	<i>Ceratosporites</i>			X			
	Lycopodiaceae	<i>Foveosporites</i>			X	X		
	Lycopodiaceae	<i>Foveotritetes</i>			X			
	Lycopodiaceae	<i>Lycopodiumsporites</i>			X			
	Selaginellaceae	<i>Neoraistrickia</i>				X		
Filicales	Selaginellaceae	<i>Uvaesporites</i>			X	X	X	
	Osmundaceae	<i>Baculatisporites</i>			X			
	Hymenophyllaceae	<i>Biretisporites</i>			X	X		
	Dicksoniaceae	<i>Cibotiumspora</i>		X	X			
		<i>Clavatispora</i>						X
		<i>Clavatisporites</i>			X			
	Cyatheaceae	<i>Cyathidites</i>		X	X			
	Marsileaceae	cf. <i>Crybelosporites</i>			X			
	Cyatheaceae	<i>Deltoidospora</i>		X	X	X		
	Cyatheaceae	<i>Deltoidospora</i>			X			
	Matoniaceae	<i>Dictyophyllidites</i>		X	X		X	
	Dicksoniaceae	<i>Duplexisporites</i>				X		
	Gleicheniaceae	<i>Gleicheniidites</i>		X				
	Schizaeaceae	<i>Klukisporites</i>		X	X	X		X
		<i>Leiotritetes</i>		X				
	<i>Leptolepidites</i>						X	
	<i>Manumia</i>						X	



Tabla 1. Listado de géneros de esporas y polen para las formaciones del Jurásico Medio (continuación).

Afinidad		Especie						
Filicales	Matoniaceae	<i>Matonisporites</i>		X				
	Osmundaceae	<i>cf. Osmundacidites</i>	X					
	Osmundaceae	<i>Osmundacidites</i>		X	X			
	Matoniaceae	<i>Phlebopteris</i>	X					
	Thyrsopteridaceae?	<i>Rugulatisporites</i>				X		
		<i>Cf. Striatella</i>				X		
	Osmundaceae	<i>Todisporites</i>	X		X	X	X	
Osmundaceae	<i>Verrucosisporites</i>		X	X				
Esporas Monolete								
Filicales	Polypodiaceae	<i>Polypodiisporites</i>	X					
	Marattiaceae	<i>Punctatosporites</i>				X		
Granos de Polen								
Sulcados								
Cycadales/ Bennettitales		<i>Cycadopites</i>	X	X	X	X	X	
		<i>Monosulcites</i>	X		X	X		
Bisacados								
Caytoniales		<i>Vitreisporites</i>	X	X	X			
Plicados								
Gnetales		<i>Equisetosporites</i>		X	X			
Inaperturados								
Coniferales	Araucariaceae	<i>Araucariacites</i>		X	X			
	Pinaceae	<i>Inaperturopollenites</i>		X	X	X	X	X
Pseudoporados								
Coniferales	Cheirolepidiaceae	<i>Classopollis</i>	X	X	X		X	
	Taxodiaceae	<i>Exesipollenites</i>				X		
	Taxodiaceae	<i>Spheripollenites</i>	X		X			X
		Total familias	F=5	F=9	F=13	F=11	F=5	F=3
		Total géneros	G=10	G=16	G=29	G=17	G=6	G=6

Nota: Las formaciones y localidades corresponden a las siguientes abreviaturas: Ta (Taberna), Otl (Otlaltepec) CP (Cerro Prieto), TC-3 (Tres Caminos zona 3), BLL-1 (Barranca La Lluvia sección 1), BLL-2 (Barranca La Lluvia sección 2), CTC (Camino Cuateconcingo-Tecocoyunca) y SDT (Santo Domingo Tianguistengo). F=Familia y G=Género.



4. Conclusiones

El estudio palinológico de las distintas localidades y formaciones que afloran en el norte y centro del Terreno Mixteco ha permitido generar un compendio palinológico aún en consolidación. En diez años de trabajo en estas localidades se ha obtenido un listado taxonómico importante, en el cual se corrobora la presencia taxones reportados anteriormente por diversos autores, además de mostrar una gran variedad de órdenes, familias y géneros de hongos, briofitas, licofitas, Filicales, Cycadales/Bennettitales, Caytoniales, Gnetales y Coniferales que existieron en el período Jurásico de México. Sin embargo, hay un gran hiato en la exploración geológica del Jurásico de México en los estados de Oaxaca y Guerrero, en especial en los alrededores del poblado de Tecocoyunca en el municipio de Cualac, desde que Erben (1956) definió el Grupo que lleva el mismo nombre de dicho poblado. En resumen, los listados aquí descritos permitirán realizar posteriores estudios más detallados de taxonomía y diferentes aspectos de la evolución de las floras, dataciones y correlaciones bioestratigráficas, y reconstrucciones paleobiogeográficas y de paleoclima.

I. Cutícula

1. Introducción

Antes de que las plantas colonizaran el medio terrestre, existieron una serie de cambios anatómicos, morfológicos, químicos y reproductivos que permitieron la adaptación y desarrollo de las plantas a su nuevo medio. Estudios químicos realizados en fósiles de plantas señalan que hace aproximadamente 450 millones de años, las plantas se enfrentaron a varios desafíos ambientales y adquirieron la capacidad de sintetizar una capa permeable externa llamada cutícula. Dicha cubierta está compuesta por un biopolímero lipídico que recubre todas las superficies no leñosas de las plantas y permite la absorción de luz para la realización de la fotosíntesis, regula el intercambio de CO_2 y O_2 , refleja y atenúa la radiación ultravioleta y protege sus tejidos contra la desecación, daños mecánicos, herbivoría y las infecciones producidas por patógenos (Azcárraga et al., 2010; Niklas et al., 2017; Renault et al., 2017; Lee et al., 2020) (Figura 2A). La cutícula se encuentra en hojas, tallos, frutos y estructuras reproductoras de las plantas superiores, y se compone de dos capas principales, la cutina que es la capa interna unida a la pared celular y es un polímero tridimensional formado principalmente por ácidos grasos de cadena larga C16 y C18, así como sus derivados oxigenados. La capa externa está formada por ceras cuticulares, compuesta por ácidos grasos de cadena muy larga y sus derivados (Aguirre, 1989; Riederer y Schreiber, 2001; Yeats y Rose, 2013) (Figura 2B). Con excepción de esporas y pólenes fósiles, la cutícula representa la mayor cantidad de material inalterado de restos de plantas desde el Devónico al reciente.

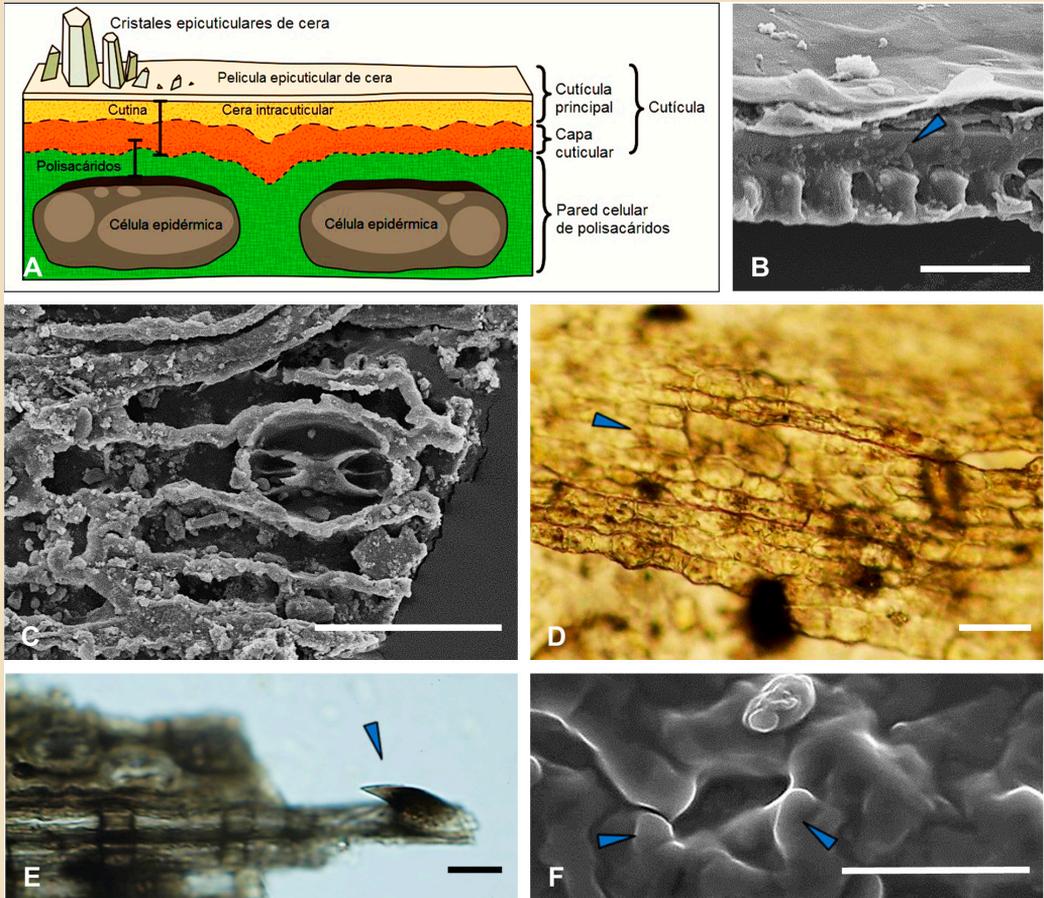


Figura 2. Caracteres micromorfológicos. A. Diagrama general de una cutícula (Tomado y modificado de Yeats y Rose, 2013). B, C. Vista lateral de cutícula que muestra sus capas, espesor y aparato estomático de *Zamites diquiyui*. D. Células epidérmicas y paredes celulares de *Weltrichia magna*. E. Tricoma de *Z. diquiyui*. F. Estoma con papilas de *Z. Lucerensis*. Escalas: B= 10 μm ; C, F= 25 μm ; D, E= 20 μm .



1.1 Caracteres micromorfológicos

En la cutícula quedan impresas las características anatómicas de las plantas que presentan diferencias en cuanto a espesor, composición y estructura. Cada especie de planta tiene un patrón epidérmico específico, por lo tanto las cutículas pueden ser usadas para identificar restos de plantas, como “huellas dactilares”. Solamente en algunos casos las cutículas de especies fuertemente relacionadas muestran amplia similitud y no pueden ser diferenciadas.

Se encuentran divididas por paredes celulares que brindan soporte a la planta, y dan protección principalmente a la desecación (Figura 1D). En ellas se encuentran preservadas diferentes estructuras epidérmicas tales como estomas, o poros rodeados por células de guarda u oclusivas y en ocasiones también por células subsidiarias o anexas, las que en su conjunto forman el aparato estomático (Figura 2A-D). Estas estructuras se localizan frecuentemente en la cara abaxial de las hojas y en algunas especies se presentan en la superficie adaxial o en ambas. Constituyen la parte fundamental del tejido epidérmico por donde se realiza el intercambio gaseoso (respiración) y líquido (transpiración), mientras que otras estructuras epidérmicas importantes son los tricomas, pelos o pequeñas pubescencias, que varían en cantidad y distribución. Las mismas son productos epidérmicos simples, compuestos o glandulares y secretan aceites o ceras de protección por ejemplo evitando la pérdida de agua, o sustancias tóxicas que permiten disuadir una herbivoría, o sustancias aromáticas de atracción de polinizadores (Figura 2E). También pueden presentar pequeñas protuberancias llamadas papilas (Figura 2F), que otorgan un aspecto aterciopelado o granuloso (Sousa y Zárate, 1988; Aguirre, 1989; Taylor et al., 2009; Azcárraga et al., 2010; Ares, 2019).

1.2 Modificaciones de la epidermis y adaptaciones al ambiente

Las plantas mantienen un equilibrio hídrico entre el ingreso de agua por el sistema radical y la transpiración. Este equilibrio depende de la temperatura, radiación solar, del vapor del aire, la humedad del suelo y del ambiente, concentración de CO_2 , y de la estructura externa e interna de la planta. Los cambios en la temperatura se ven reflejados en el hábito de las plantas. Cuando ésta se eleva, aumenta la transpiración, dando lugar al desarrollo de plantas xeromorfas, en climas cálidos se desarrollan plantas termófilas, en moderados las mesófilas y en fríos las psicrófilas. El estrés hídrico influye en la planta con la pérdida de hojas y el cierre estomático, disminuyendo la transpiración y mejorando la eficiencia del agua. La producción de cera sobre la superficie foliar permite que la cutícula se engrose y disminuya la pérdida de agua por la epidermis. Las plantas son capaces de modificar el tamaño de sus estomas para regular la captación de CO_2 y la liberación de vapor de agua; incrementar el grosor de las paredes celulares, la densidad y cantidad de estomas. El hundimiento o reducción del área estomática y la presencia de tricomas atenúan la pérdida



de agua. En zonas de mayor altitud y bajas temperaturas, las hojas se encuentran expuestas a la intensidad luminosa y a fuertes vientos, presentando una mayor densidad de tricomas, reduciendo la absorción de luz, regulan la temperatura, incrementan la reflectancia durante períodos de altas temperaturas y reducen la difusión de CO_2 (Azcárraga et al., 2010; Yepes y Silveira, 2011; Krassilov et al., 2013). La plasticidad de las características epidérmicas inducidas por factores ambientales es fenotípica; mientras que las genotípicas se refieren a las características de estructuras epidérmicas que son diagnósticas y permanecen estables como la forma, tipo, disposición y distribución de los estomas, especialización de células subsidiarias en disposición y tamaño, y morfología de tricomas y papilas (Aguirre, 1989; Riederer y Schreiber, 2001; Yepes y Silveira, 2011; Krassilov et al., 2013).

1.3 Técnicas para la obtención y estudio de cutículas fósiles

Desde sus inicios, los estudios cuticulares han sido de gran relevancia, principalmente en la taxonomía de plantas fósiles, tanto en la identificación como en la aplicación de la información para la correlación de órganos aislados como el follaje y fructificaciones que son raramente encontrados en conexión orgánica. Para llevar a cabo estos estudios, se han modificado e implementado nuevas técnicas de extracción cuticular que permiten mejores resultados en la recuperación de estas estructuras, y pueden ser observadas a detalle en Microscopio Óptico y en Microscopio Electrónico de Barrido. Las técnicas de extracción más utilizadas en análisis de cutículas dispersas en México son la de maceración de rocas donde se emplean diferentes ácidos de acuerdo con el tipo de roca. Otra técnica es la llamada “peel” o despellejamiento con acetatos adhesivos, los que se aplican directamente sobre compresiones carbonosas en la superficie de una roca para obtener cutículas, y la otra metodología útil especialmente cuando se trata de improntas es realizar moldes de caucho silicón. La primera técnica es abrasiva, es decir, disuelve carbonatos o silicatos del material fósil dejando a flote las cutículas para su estudio; mientras que las otras técnicas no modifican el material (Kerp, 1990; Kouwenberg et al., 2007; Ángeles-Favila, 2009; Guzmán-Madrid, 2016; Guzmán-Madrid y Velasco-De León, 2021, 2022; Velasco-de León et al., 2023).

1.4 Estudios de cutículas jurásicas del Terreno Mixteco

Existen numerosos trabajos taxonómicos que han limitado las descripciones únicamente a caracteres macro-morfológicos, ya que el material se conserva sólo en impresiones y carece de cutícula. Por ello, son escasos los registros donde se hallan cutículas preservadas en las localidades estudiadas, y creemos que se debe a los procesos de fosilización y ambientes sedimentarios de depositación. Sólo de algunas compresiones carbonosas pudieron recuperarse estructuras cuticulares que permiten la observación y descripción de caracteres micro-morfológicos (Guzmán-Madrid, 2016; Guzmán-Madrid y Velasco-de León, 2022; Velasco-de León et al., 2023).



Hacia la década de los 60's se realiza el primer intento de extracción de cutículas fósiles en material de la Formación Santa Clara (Triásico-Cárnico) en Sonora, y posteriormente en plantas fósiles de Tecamatlán en Puebla (Jurásico Medio) con el objetivo de esclarecer la taxonomía de algunas especies de plantas fósiles (Silva-Pineda, 1961, 1969). Sin embargo, sólo se obtuvieron algunos fragmentos visiblemente oscuros con células epidérmicas y estomas de las especies *Taeniopteris magnifolia* Rogers, *Pterophyllum fragile* Newberry y *Alethopteris whitneyi* Newberry en Sonora, las especies *Alethopteris branneri* White y *Zamites truncatus* Zeiller en Puebla, sin hacer una descripción formal (Figuras 3A-F).

En trabajos paleobotánicos subsecuentes se han realizado estudios cuticulares de diferentes formaciones y edades, sin embargo, en este capítulo sólo se mencionan las relacionadas al Jurásico del Terreno Mixteco. Estos estudios corresponden a algunos ejemplos de Coniferales, Bennettitales e Incertae sedis y se mencionan brevemente a continuación.

El género *Brachyphyllum* Brongniart que pertenece al orden de las Coniferales, se encuentra reportado en las formaciones Huayacocotla del Jurásico Inferior de Puebla, Tecamazúchil y Cualac para el Jurásico Medio de Oaxaca y Guerrero respectivamente. En este material se empleó la técnica de caucho silicón para la preservación de los ejemplares. Se observaron células epidérmicas y estomas hundidos (Ángeles-Favila et al., 2008; Ángeles-Favila, 2009) (Figuras 4A-B). También se empleó esta técnica en cordaitales del género *Pelourdea* Seward y los géneros de Bennettitales *Otozamites* Braun, *Ptilophyllum* Morris y *Zamites* Brongniart pertenecientes a la formación Cualac del Jurásico Inferior del estado de Guerrero, donde se observaron aparatos estomáticos y tricomas (Ponce-García, 2011). Del orden de las Bennettitales correspondiente a los géneros *Zamites* y *Ptilophyllum* en la Formación Tecamazúchil del Jurásico Medio de Oaxaca, se han observado estomas hundidos y abundantes ceras cuticulares (Ortiz-Martínez, 2014) (Figura 4C). Se describieron tres registros para la formación Cualac del Jurásico Inferior de Oaxaca, entre ellos la especie *Z. diquiyui* (Wieland) Person et Delevoryas (Figura 4D) y una estructura bisexual del género *Williamsoniella* Thomas (Figura 4G), que permite establecer una probable correlación orgánica entre estos dos géneros por la semejanza de los aparatos estomáticos y tricomas en forma de aguijón, pues son caracteres taxonómicos importantes (Guzmán-Madrid y Velasco-de León, 2017, 2022; Velasco-de León et al., 2023) (Figuras 4E-F, H-I). Asimismo, la especie *Mexiglossa varia* Delevoryas et Person con afinidad taxonómica incierta, se pudo diferenciar de dos fosil-taxones al presentar aparatos estomáticos diferentes (Guzmán-Madrid, 2016) (Figuras 4J-L). Por último, se ha descrito una estructura reproductora masculina de la familia Williamsoniaceae, la especie *Weltrichia magna* Guzmán-Madrid et Velasco-de León para la Formación Zorrillo del Jurásico Medio en Oaxaca, con estomas hundidos y cutícula gruesa, características asociadas a altas temperaturas y poca humedad. Las muestras se obtuvieron en su mayoría por la técnica de peel, ya que al tratarse de un único y raro ejemplar permite su conservación (Guzmán-Madrid y Velasco-de León, 2021) (Figuras 4M-N).

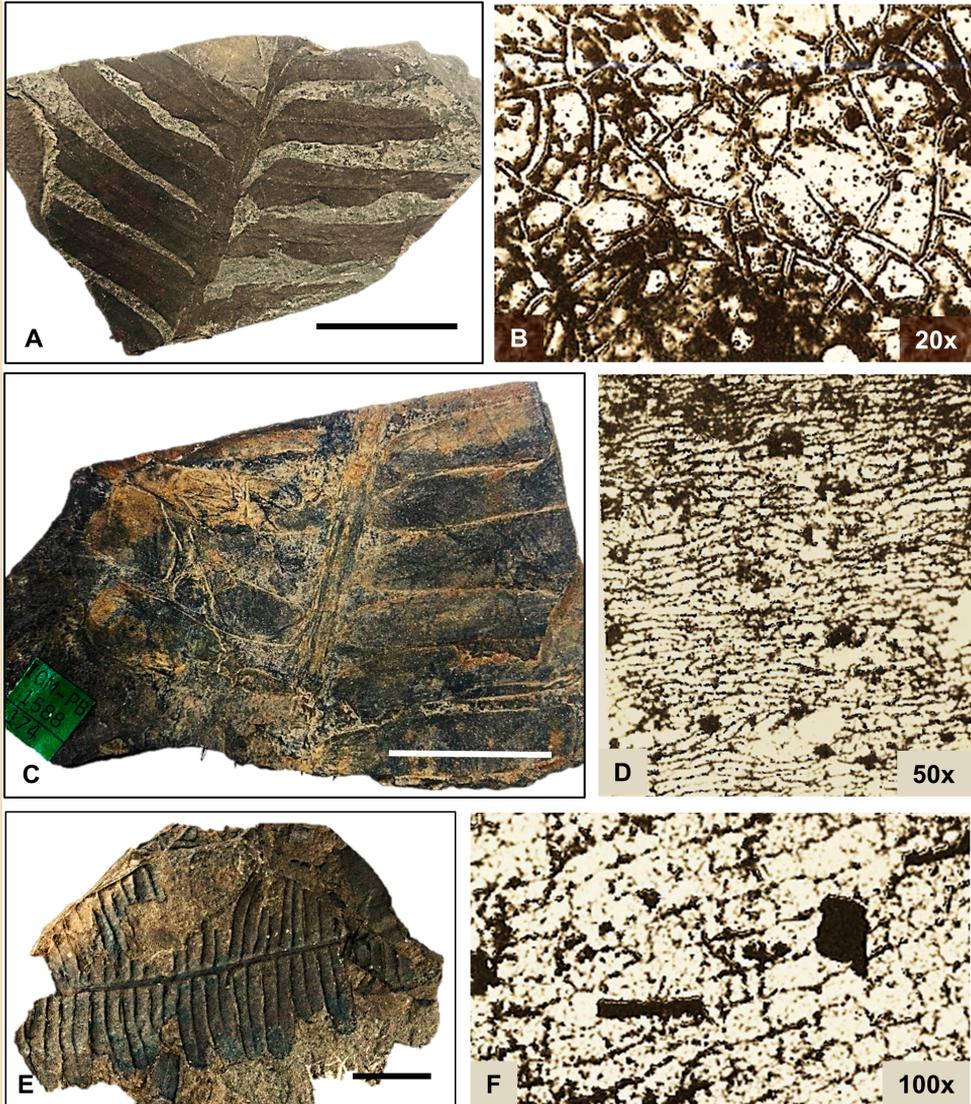


Figura 3. Ejemplares y cutículas fósiles de la Formación Santa Clara, Sonora y Tecamatlán, Puebla. A. *Alethopteris whitneyi*. B. Cutícula de *A. whitneyi* con células epidérmicas (Tomada de Silva-Pineda, 1961). C. *Zamites truncatus*. D. Cutícula de *Z. truncatus* con estomas (Tomada de Silva-Pineda, 1969). E. *Alethopteris branneri*. F. Cutícula de *A. branneri* con células epidérmicas (Tomada de Silva-Pineda, 1969). Escalas: A, C= 3 cm; B= 20x, D: 50x, E= 2cm, F: 100x.

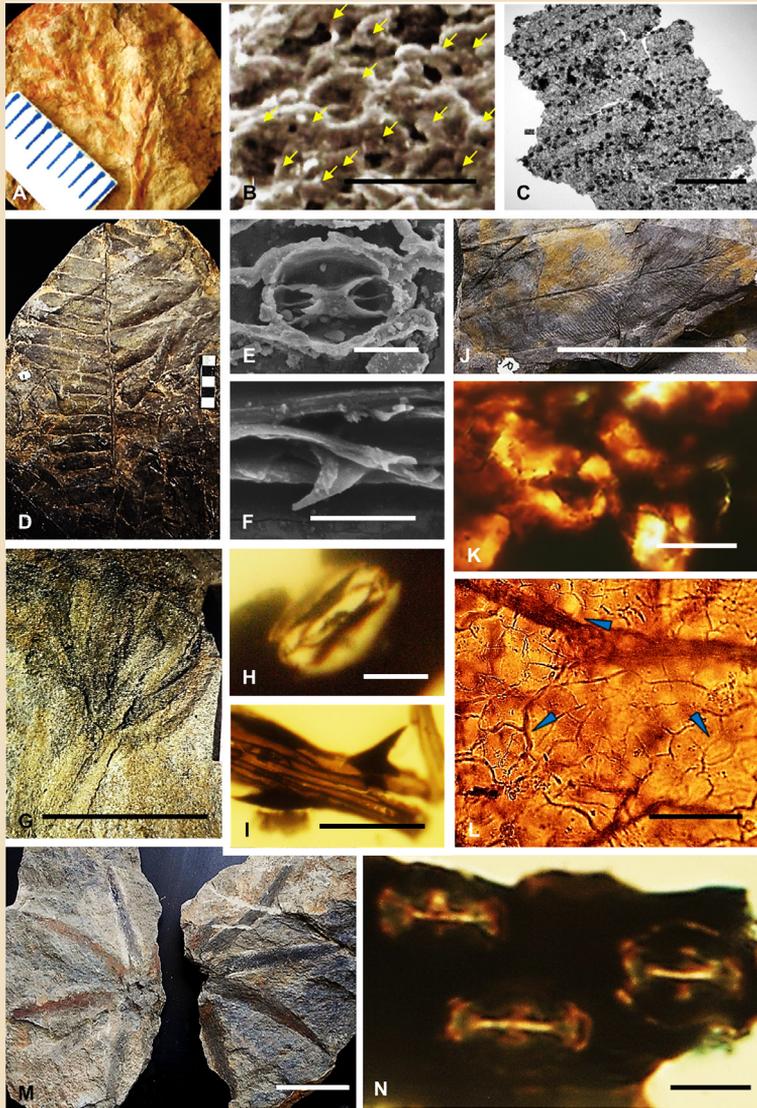


Figura 4. Ejemplares y cutículas del Jurásico de Oaxaca. A, B. *Brachyphyllum* y estomas. C. Estomas en hileras de *Ptilophyllum* sp. D-F. *Zamites diquiyui*, aparato estomático y tricoma en forma de aguijón. G-I. *Williamsoniella* sp, aparato estomático y tricoma en forma de aguijón. J-L. *Mexiglossa varia* y aparatos estomáticos que corresponden a sus fosilitaxones. M, N. *Weltrichia magna* y aparatos estomáticos. Escalas: A, G= 1 cm; B= 20 μ m; C= 100 μ m; D, J, M= 5 cm; E, F, H, I, K, L, N= 10 μ m.



Conclusiones

El estudio de cutículas fósiles en estudios paleobotánicos en México está en sus inicios. Hasta el momento sólo se han obtenido pequeños fragmentos de hojas aplicando diferentes técnicas, sin embargo, esta información ha sido útil en el esclarecimiento de la taxonomía de plantas fósiles. Como se ha descrito en los párrafos anteriores, ha permitido la propuesta de correlación orgánica de partes vegetales aisladas y se inicia su aplicación en inferencia de parámetros ambientales. El empleo de información de cutículas, pólenes y esporas complementa las descripciones de caracteres macroscópicos y permiten el enriquecimiento de los listados taxonómicos.

Agradecimientos

Al proyecto PAPIIT IN100721 por el apoyo otorgado para la realización de este capítulo. A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias y al Laboratorio de Biodiversidad, Microscopía y Fotografía del Laboratorio del Instituto de Biología de la UNAM por la asistencia e instalaciones proporcionadas durante las sesiones de microscopía electrónica de barrido y toma fotográfica de detalles micro-morfológicos aquí mostrados. Así mismo a la M. en C. Violeta Amparo Romero Mayén y a la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM por las facilidades otorgadas para la búsqueda y toma fotográfica de los ejemplares con acrónimo IGM-PB 1588/163, 1588/174 y 1593/189.

Referencias

- Aguirre, E. (1989). *Paleontología*. Madrid. Colección Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Nuevas Tendencias, Raucar, S.A.
- Alencáster, G. (1963). Pelecípodos del Jurásico Medio del noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero. *Paleontología Mexicana*, (15), 1-75.
- Ángeles-Favila, R., Velasco-de León P., Silva-Pineda, A. & Lozano-García, M. S. (2008). *Análisis cuticular en fósiles mediante Microscopía Electrónica de Barrido*. 9º Congreso Nacional de Microscopia. Guanajuato, GTO., México.
- Ángeles-Favila, R. (2009). *El género Brachyphyllum en el Mesozoico de México* [Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. TESIUNAM Digital <http://132.248.9.195/ptd2009/octubre/0650726/Index.html>



- Ares, R. (2019). *La conducta de las plantas: etología botánica*. Buenos aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Azcárraga, R. M. R., Jáquez, R. M. P., Bonfil, C. A. & Sandoval, Z. E. (2010). *Atlas de Anatomía Vegetal*. México: UNAM, Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán.
- Braun, C. (1843). *Beitrag zur Urgeschichte der Pflanzen. Beitrage zur Petrefactenkunde*. 6, 1-33.
- Brongniart, A. T. (1828). *Histoire des végétaux Fosiles, ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les differents couches du globe*. Paris: Imprimerie de Fain. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60992>
- Cleal, C.J. & Thomas, B.A. (2019) *Introduction to plant fossils*, Londres, Cambridge University Press.
- Cornet, B. and Traverse, A., 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. *Geoscience and man* 11(1), 1-33.
- Couper, R. A. (1958). British Mesozoic microspores and pollen grains. *Palaeontographica, Abt. B*, 103, 75-179.
- Delevoryas, T. & Person, C. P. (1975). *Mexiglossa varia* gen. et sp. nov., a new genus of glossopteroid leaves from the Jurassic of Oaxaca, México. *Palaeontographica, Abt. B.*, 154, 114-120.
- Erben, H. K. (1956). *El Jurásico Medio y el Calloviano de México* [Monografía]. Congreso Geológico Internacional, 20ª. Sesión, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Publicación Especial, 140.
- Faegri, K. y Iversen, J. (1989). *Textbook of pollen analysis*. (4th ed.). John Wiley & Sons, New York.
- Gerwert, M., Villanueva-Amadoz, U., Martini, M. & Ramírez-Calderón, M. (2015, Octubre 18-24). *Asociaciones Palinológicas mesozoicas en Santo Domingo de Tianguistengo* [Resumen presentación de la conferencia]. 14º Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología, Múzquiz, Coahuila, México.
- Guzmán-Madrid, D.S. (2016). *Estudio morfológico y cuticular de Mexiglossa varia del Jurásico Inferior de la formación Cuarcítica Cualac, localidad Rosario Nuevo, Oaxaca* [Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. TESIUNAM Digital <http://132.248.9.195/ptd2016/noviembre/0753299/Index.html>
- Guzmán-Madrid D. S. & Velasco-de León, M. P. (2017, 26-30 de Junio). *Presencia de Zamites diquiyui (Wieland) Person et Delevoryas, en el Jurásico Inferior de la Formación Cuarcítica Cualac, Localidad Rosario Nuevo, Oaxaca, México* [Resumen presentación de la conferencia]. XV Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología. San Luis Potosí, SLP. <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/view/578>



- Guzmán-Madrid D. S. & Velasco-de León, M. P. (2021). *Weltrichia magna* sp. nov., a new record for the Middle Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Acta Palaeobotanica*, 61(1):95-106. <https://doi.org/10.35535/acpa-2021-0005>
- Guzmán-Madrid D. S. & Velasco-de León, M. P. (2022, 21-25 de Noviembre). *Modificación de técnicas de extracción cuticular en fósiles de plantas triásicas (Cárnico) de la Formación Santa Clara (Sonora, México) y jurásicas (Aaleniano) de la Formación Cualac (Oaxaca, México)* [Resumen presentación de la conferencia]. XVII Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología. Hermosillo, Sonora. <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/view/666>
- Harris, T. M. (1961). The Yorkshire Jurassic flora. part 1–Thallophyta-Pteridophyta. *Brit. Mus. Nat. Hist.*, London, 1-212.
- Jiménez, R. J. (2004). *Estudio palinoestratigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico), en la Barranca Rosario Nuevo, región de Tezoatlán, al noroeste del estado de Oaxaca* [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. TESIUNAM Digital. <http://132.248.9.195/ppt2004/0334582/Index.html>
- 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. L. R., Hines, R. R. & McElwain, J. C. (2007). A new transfer technique to extract and process thin and fragmented fossil cuticle using polyester overlays. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 145, 243–248. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.11.002>
- Krassilov, V., Berner, A. & Barinova, S. (2013). Morphology as Clue to Developmental Regulation: Stomata. *Plant*. 1 (3): 30-44. <https://doi.org/10.11648/j.plant.20130103.11>
- Kremp, G. O. W. (1965). *Morphologic Encyclopedia of palynology: An Internat. Coll. Of definitions and Ill. Of spores and pollen*. University of Arizona Press.
- Kremp, G. O. W. (1967). Tetrad markings of pteridophytic spores and their evolutionary significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 3(1-4), 311-323.
- Lee, S. B., Yang, S. U., Pandey, G., Kim, M. S., Hyoung, S., Choi, D., Shin, J. S. & Suh, M. C. (2020). Occurrence of land-plant-specific glycerol-3-phosphate acyltransferases is essential for cuticle formation and gametophore development in *Physcomitrella patens*. *New Phytology*. 225: 2468–2483.
- Litwin, R. J. (1985). Fertile organs and in situ spores of ferns from the Late Triassic Chinle formation of Arizona and New Mexico, with discussion of the associated dispersed spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 44(1-2), 101-146.



- Martínez-Hernández, E., Ludlow-Wieches, B. y Sánchez-Lopez, M. (1980). *Palinología y sus aplicaciones geológicas cuenca carbonífera de Fuentes-Río Escondido, Coahuila* (No. 561.13 M37).
- Martínez-Martínez, P. C. (2015). *Inferencias Paleoclimáticas con base en micro y macrofósiles del Conglomerado Cualac, Jurásico Inferior y Grupo Tecocoyunca, Jurásico Medio, Guerrero* [Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. TESIUNAM Digital. <http://132.248.9.195/ptd2015/febrero/0725411/Index.html>]
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2015a, 26-29 de Mayo). *Inferencias Paleoclimáticas entre tres localidades del Grupo Tecocoyunca, Jurásico Medio, Guerrero, México* [Resumen presentación de la conferencia]. 16^{vo} Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, La Plata, Argentina.
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2015b, 18-24 de Octubre). *Primeros registros de esporas de Gonatosorus nathorstii Formación Zorrillo, Rosario Nuevo, Oax* [Resumen presentación del cartel]. XIV Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología, Múzquiz, Coahuila, México.
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2016, 29-31 de Agosto). *Pínnulas de Phlebopteris sp. y nuevos registros de esporomorfos de la localidad Cerro Prieto del Jurásico de Oaxaca* [Resumen presentación de la conferencia]. 3^{er} Simposio de Paleontología del Sureste de México, Puebla, Pue., México.
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2017, 26-30 de Junio). *Primeros registros de esporomorfos en el Grupo Tecocoyunca del municipio de Cualac, Guerrero* [Resumen presentación de la conferencia]. XV Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología, San Luis Potosí, SLP., México. <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/view/578>
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2019, 30 de Septiembre a 4 de Octubre 4). *Palinofacies de la localidad de Tres Caminos de Tlapa de Comonfort, Guerrero* [Resumen presentación del cartel]. XVI Congreso Nacional de Paleontología, Chihuahua, Chih., México.
- Martínez-Martínez, P. C. & Velasco de León, M. P. (2022, 21-25 de Noviembre). *Análisis de la diversidad palinológica en tres localidades del Jurásico Medio de la paleocuenca del Grupo Tecocoyunca* [Resumen presentación de la conferencia]. XVII Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología, Hermosillo, Sonora, México. <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/view/666>
- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Lozano-Carmona, D. E. & Ortiz-Martínez, E. L. (2018, 4-9 de Febrero). *Preliminar study of a new lithostratigraphic unit from the Jurassic in Tlapa de Comonfort, Guerrero, México* [Resumen de la presentación de la Conferencia]. Tenth International Congress on the Jurassic System, San Luis Potosí, SLP., México.



- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Silva-Pineda, A. & Lozano-García, S. (2013b, 9-13 de Julio). *Palinomorfos del Jurásico Inferior de la Formación Conglomerado Cualac, Guerrero, México* [Resumen presentación del cartel]. Second International Conference of Agora Paleobotanica: A Congress in the Countryside, Agora, Ariño, España.
- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Silva-Pineda, A. & Lozano-García, S. (2013c, 23-27 de Septiembre). *Sistemática y Paleoambiente de la Formación Conglomerado Cualac, Guerrero, México* [Resumen presentación del cartel]. 7º Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Nacional de Paleontología de la Sociedad Mexicana de Paleontología, Guanajuato, GTO., México.
- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Silva-Pineda, A. & Lozano-Gracia, S. (2014, 17-20 de Noviembre). *Composición macroflorística y paleopalínológica de tres localidades del Grupo Tecocoyunca, Guerrero* [Resumen presentación de la conferencia]. 2º Simposio de Paleontología en el Sureste de México, Puerto Escondido, Oaxaca, México.
- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Silva-Pineda, A., Lozano-García, S. & Villanueva-Amadoz, U. (2013a, 24-26 de Febrero). *Filicales del Conglomerado Cualac, Jurásico Inferior, México* [Resumen presentación del cartel]. 3º Congreso de Alumnos de Posgrado UNAM, Coyoacán, Ciudad de México, México.
- Martínez-Martínez, P. C., Velasco de León, M. P., Silva-Pineda, A., Lozano-García, S. & Villanueva-Amadoz, U. (2012, 17-19 de Octubre). *Reporte preliminar: Presencia de micro y macrofósiles de filicales, Conglomerado Cualac, Guerrero* [Resumen presentación de la conferencia]. 1º Simposio de Paleontología en el sureste de México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Morris, J. (1840). See appendix in Capt. Grants, C.VV. Memoir to illustrate the geological map of Cutch - Trans. *Geology Society Service*. 2. 5(2): 289-329.
- Nabors, M. W. (2006). *Introducción a la Botánica*. Madrid, Pearson Addison Wesley.
- Newberry, J. S. (1876). *Exploring expedition from Santa Fe, New Mexico, to the junction of the Grand and Green Rivers of the Great Colorado of the West*. Washington, D. C., U. S. Army Eng. Dept. Geological Report. 137-148.
- Niklas, K. J., Cobb, E. D. & Matas, A. J. (2017). The evolution of hydrophobic cell wall biopolymers: from algae to angiosperms. *Journal. Experimental. Botany*. 68(19): 5261–5269. <https://doi:10.1093/jxb/erx215>
- Ortiz-Martínez, E. L. (2014). *Estudio paleoecológico del jurásico inferior y medio de la zona norte del Estado de Oaxaca* [Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México]. TESIUNAM Digital. <http://132.248.9.195/ptd2014/mayo/0713172/Index.html>
- Person, C. P. & Delevoryas, T. (1982). The Middle Jurassic Flora of Oaxaca Mexico. *Palaeontographica, Abt. B*. 180, 82-119.



- Pocock, S. J., y Jansonius, J. (1961). The pollen genus *Classopollis* Pflug, 1953. *Micropaleontology*, 7(4), 439-449.
- Ponce-García, G. (2011). *Descripción cuticular y estomática en Bennettitales fósiles del Jurásico Inferior de la Formación Conglomerado Cualac, Guerrero* [Servicio Social no publicado]. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S. y Le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of palaeobotany and palynology*, 143(1-2), 1-81.
- Renault, H., Alber, A., Horst, N. A., Basilio, L. A., Fich, E. A., Kriegshausen, L., Wiedemann, G., Ullmann, P., Herrgott, L. & Erhardt, M. (2017). A phenol-enriched cuticle is ancestral to lignin evolution in land plants. *Nature. Communications*. 8: 14713 <https://www.nature.com/articles/ncomms14713>
- Riederer, M y Schreiber, L. (2001). Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal Experimental Bototany*. 52 (363): 2023–2032.
<https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2023>
- Rogers, W. B. (1857). EU: University of California Museum of Paleontology, *Berkeley Natural History Museums*.
- Rojas-Chávez, C. (2010). *Taxonomía de Dicksoniaceae, Gleicheniaceae y Matoniaceae (Filicales) del Jurásico en la región Mixteca, México* [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. TESIUNAM Digital. <http://132.248.9.195/ptb2011/agosto/0671332/Index.html>
- Seward, A. C. (1917). *Pteridospermae, Cycadofilices, Cordaitales, Cycadophyta. Fossil Plants, volume III*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Silva-Pineda, A. (1961). Flora fósil de la Formación Santa Clara (Cárnico) del estado de Sonora. México: En Alencáster de Cserna, G. Paleontología del Triásico Superior de Sonora, Parte II. *Paleontología Mexicana*. 11(2): 1-37.
- Silva-Pineda, A. (1969). Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Estado de Puebla. México: En Paleobotánica y geología de Tecamatlán, Estado de Puebla Parte I. UNAM, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*. 27 (1): 77.
- Silva-Pineda, A. (1978). Plantas del Jurásico Medio del sur de Puebla y noreste de Oaxaca. *Paleontología Mexicana* 44, 30-35.
- Sousa, S. M. & Zárata, P. S. (1988). Flora Mesoamericana, Glosario para Spermatophyta, Español-Inglés, Missouri Botanical Garden, USA. México: UNAM, Instituto de Biología. UK: *British Museum* (Natural History).
- Taylor, E. L., Taylor, T. N. & Krings, M. (2009). *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373972-8.00001-2>



- Thomas, H. H. (1916). On Williamsoniella, a new type of bennettitalean flower. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Royal Society of London B*, 207:113–148.
- Traverse, A. (1994). *Sedimentation of organic particules*. Londres, Cambridge University Press.
- Traverse, A. (2007). *Paleopalynology* (Vol. 28). Springer Science & Business Media.
- Tryon, A. F. & Lugardon, B. (1991). *Spores of the Pteridophyta*. New York, NY, Springer.
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (1978). Osmundaceous spores in situ from the Jurassic of Yorkshire, England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 26(1-4), 125-141.
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. (1991). Diversification of spores in fossil and extant Schizaeaceae. In: Blackmore, S. and Barnes, S.H. (Eds), Pollen and Spores, patterns of diversification. *Special Volume of the Systematics Association*, 44, 103-118.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1993). A review of the Matoniaceae based on in situ spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78(3-4), 235-267.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1999). On the evolution of fern spore architecture. *The Evolution of Plant Architecture. Royal Botanic gardens, Kew*, 279-287.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. & Kurmann, M. H. (1994). Comparative ultrastructure of living and fossil matoniaceous spores (Pteridophyta). In: M. H. Kurmann and J. A. Doyle (edit), Ultrastructure of Fossil Spores and Pollen. *The Evolution of Plant Architecture. Royal Botanic gardens, Kew*, 67-86.
- Velasco-De León, M. P., Guzmán-Madrid, D. S., Albarrán-Almaraz, E. E. & Montijo-González, A. (2023, 23-27 de Abril). *La colección de cutículas fósiles de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México* [Resumen presentación de la conferencia] Convención Geológica Nacional de la Sociedad Geológica Mexicana, Ciudad de México.
- Wagner, W. H. (1974). Structure of the spores in relation to fern phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(2), 332-353.
- Weber, R. (2008). *Phlebopteris* (Matoniaceae) en el Triásico y Jurásico de México. Plantas triásicas y jurásicas de México. *Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónomas de México. Boletín*, 115(2), 85-115.
- White, D. (1913). New fossil plant from the State of Bahía, Brazil. *American Journal of Science*. 4(210), 633-636.
- Wodehouse, R. P. (1935). *Pollen grains*. New York, McGraw-Hill.
- Yeats, T. H. & Rose, J. K. C. (2013). The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology*. 163: 5–20.



- Yepes, A. & Silveira, B. M. (2011). Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global (revisión). Universidad Distrital Francisco José de Caldas. *Colombia Forestal*. 14 (2): 213-232.
- Zeiller, R. (1903). *Flore fossile des gites du charbon du Tonkin*, in *Études des gites minéraux de la France*. Francia: Colonies Françaises.



Capítulo 10

Huellas de vertebrados, del Jurásico Medio de Oaxaca, México

Rubén A. Rodríguez-de la Rosa

Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas, Calzada Solidaridad, esq. Paseo de la Bufa S/N, Campus II, C.P. 98060, Zacatecas, México.
Correo electrónico institucional: rubenrodriguezr@uaz.edu.mx

Resumen

El registro fósil de huellas de vertebrados; del Mesozoico de México, incluye sitios con huellas de dinosaurios y mesoreptiles. Oaxaca posee, hasta el momento, dos de estos sitios cuya edad se ubica en el Jurásico Medio del Grupo Tecocoyunca (ca. 165 m.a.). Uno de los sitios se ubica en las cercanías de Santa María Xochixtlapilco (Huajuapán de León); este sitio conserva las huellas de miembros de Rausuchia, un grupo de arcosaurios saurópsidos que vivieron en el período Triásico, cuyas huellas han sido asignadas a la icnofamilia Chirotheriidae; es posible que un grupo de estos organismos haya sobrevivido en un sistema insular, tras la fragmentación de Pangea y la extinción global a finales del Triásico. La segunda localidad se ubica a orillas del Río Ñumí y cercana a la ciudad de Tlaxiaco; se ubica en la secuencia estratigráfica de la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas. Las huellas mejor conservadas son las de dinosaurios saurópodos y terópodos. Una de las huellas de saurópodos fue pisada anteriormente por la huella de un dinosaurio terópodo. Un bloque de roca, proveniente de un nivel estratigráfico superior, conserva las huellas de anquilosaurios; estas huellas fueron referidas al icnogénero *Tetrapodosaurus* y representan las más antiguas del mundo en su tipo.

Palabras Clave: Paleoicnología, Chirotheriidae, Rausuchia, *Tetrapodosaurus*, Sauropoda, Theropoda.





Abstract

The fossil record of vertebrate footprints; from the Mesozoic of Mexico, includes sites bearing the footprints of dinosaurs and mesoreptiles; Oaxaca, bears two of these sites. The age of these sites is Middle Jurassic and are located within the sedimentary sequence of the Tecocoyunca Group (ca. 165 millions of years). One of the sites is located near Santa María Xochitlapilco (Huajuapán de León). This locality preserves the footprints of members of Rausuchia, a group of sauropsid archosaurs that lived in the Triassic period; the footprints of these reptiles have been assigned to the ichnofamily Chirotheriidae. It is possible that a group of rausuchids survived into the Middle Jurassic, posterior to the fragmentation of Pangea and the global extinction event at the end of the Triassic. The second site is located near the city of Tlaxiaco, at the Ñumí River, and within the sedimentary sequence of the Zorrillo-Taberna Indiferenciadas Formation. The best-preserved footprints are those of sauropod and theropod dinosaurs. One sauropod footprint was overstepped by a theropod. A fallen rock block, from an upper stratigraphic level, preserves the footprints of an ankylosaurian dinosaur; these were assigned to the ichnogenus *Tetrapodosaurus* and are the oldest ankylosaurian footprints know to date.

Keywords: Paleoichnology, Chirotheriidae, Rausuchia, *Tetrapodosaurus*, Sauropoda, Theropoda.

1. Introducción

El estudio de las huellas fósiles es llevado a cabo por una disciplina llamada paleoicnología, la cual estudia las evidencias relacionadas con la actividad biológica de los organismos ahora extintos; entre estas evidencias encontramos aquellas que nos ofrecen datos relevantes acerca de la alimentación (coprolitos, contenidos estomacales, etc.), evidencias de integumento (impresiones de piel, etc.), evidencias relacionadas con la locomoción (como rastros y huellas); además, más por tradición que por ser una evidencia icnológica, también estudia evidencias relacionadas con la reproducción, como huevos, nidos, etc. (Figura 1).

En el registro fósil de huellas de vertebrados del Mesozoico de México, encontramos algunos sitios con huellas de dinosaurios, avianos y no-avianos; no obstante, se conservan, de igual forma, las huellas de mesoreptiles, tales como tortugas, cocodrilos y pterosaurios. Este registro comprende un lapso temporal que estriba del Jurásico Medio al Cretácico Tardío y comprende los estados de Sonora, Chihuahua, Coahuila, Durango, Michoacán, Puebla y el estado de Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca et al., 1978; Bravo-Cuevas, 2013; Bravo-Cuevas and Rodríguez-de la Rosa, 2014; Ortiz-Mendieta, 2000, 2001; Rodríguez-de la Rosa, 2003, 2015; Rodríguez-de la Rosa et al., 1998, 2004, 2018; Meyer et al. 2005; Limón-Mireles et al., 2017; Serrano-Brañas et al., 2022).

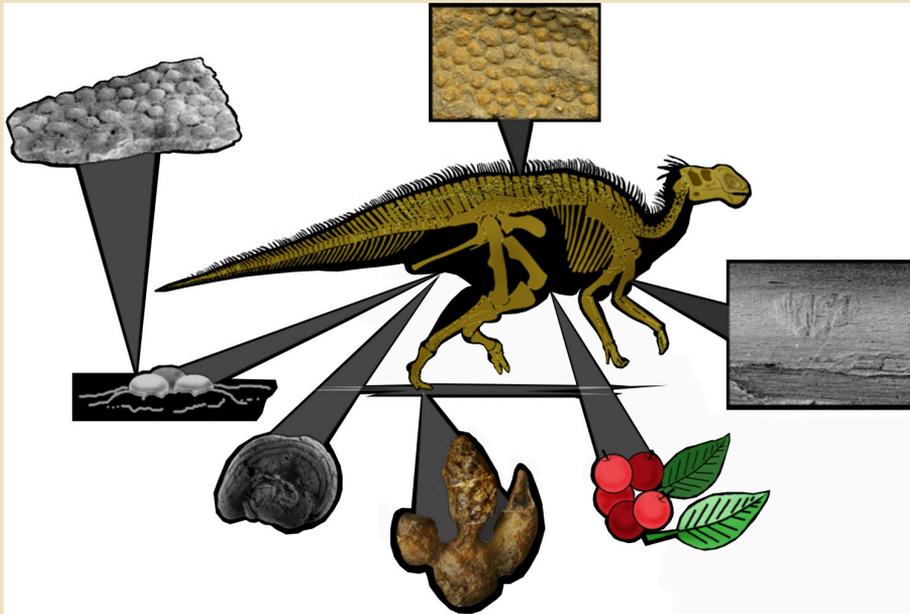


Figura 1. Diferentes tipos de icnofósiles, estos son evidencia de la actividad biológica de organismos ahora extintos y son estudiados por la paleoicnología. En el sentido de las manecillas de reloj: huevos fósiles, estructuras de nidificación y cáscaras de huevo, proporcionan evidencias acerca de la reproducción. Impresiones de piel, nos dan evidencias de la cubierta tegumentaria. Trazas de dientes en huesos, nos hablan de depredación o actividad carroñera de algunos organismos. Los cololitos, son contenidos estomacales. Las huellas fósiles, son uno de los principales temas dentro de los estudios paleoicnológicos. Los coprolitos, son excrementos fósiles, proporcionan datos acerca de la dieta de los organismos del pasado (tomado de Rodríguez-de la Rosa, 2015).

En el caso particular del estado de Oaxaca, éste posee hasta el momento, dos sitios que conservan huellas fósiles de vertebrados del Jurásico Medio; ambos sitios se localizan al noroeste del estado (Figura 2).



Figura 2. Mapa del estado de Oaxaca. Se muestra la ubicación de las dos localidades que conservan huellas fósiles de vertebrados, del Jurásico medio. Santa María Xochixtlapilco (asterisco gris); huellas de dinosaurios del Río Ñumí, en las cercanías de Tlaxiaco (asterisco negro).

2. Aspectos históricos del registro de huellas fósiles de vertebrados del jurásico de Oaxaca

El estudio de las huellas fósiles del Jurásico Medio de Oaxaca, inicia a principios de la década de los 80's, del siglo pasado, con el hallazgo de una localidad en las cercanías del poblado de Santa María Xochixtlapilco, en el Municipio de Huajuapán de León (Figura 3a). Esta localidad es notable, debido a que representa el primer sitio reportado con huellas fósiles de vertebrados; al sur de la Faja Volcánica Transmexicana (Comas and Applegate, 1982; Bravo-Cuevas and Jiménez-Hidalgo, 1996; Ferrusquía-Villafranca et al., 1996; Ferrusquía-Villafranca et al., 2007; Bravo-Cuevas, 2013; Bravo-Cuevas and Rodríguez-de la Rosa, 2014).

Esta localidad, fue descubierta a finales de 1980, por Óscar Comas-Rodríguez y Shelton P. Applegate, a la altura del kilómetro 9, en el camino que une Huajuapán de León con Tonalá de Cárdenas.

Un estudio preliminar del sitio fue realizado en 1981, por Oscar Comas-Rodríguez quien, en ese entonces, era docente en la Facultad de Ciencias de la UNAM; Comas-Rodríguez visitó el sitio cuando éste se encontraba menos erosionado, realizó réplicas en yeso de varias huellas y registró, en papel, dos siluetas de las huellas, además de proporcionar las medidas de algunas de estas.

En el caso de las réplicas, las depositó en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM; no obstante, el Doctor Pedro García-Barrera, en ese entonces curador del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, envió posteriormente las réplicas al Doctor Ismael Ferrusquía-Villafranca (Comas y Applegate, 1982; Ferrusquía-Villafranca et al., 2007).



Actualmente, todo el material se encuentra alojado en la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología de la UNAM (Ferrusquía-Villafranca et al., 2007).

Respecto al origen de las huellas, en 1982, Oscar Comas-Rodríguez y Shelton P. Applegate mencionaron la presencia de huellas de dinosaurios, probablemente carnívoros, en el sitio. Una interpretación posterior, por parte del Doctor Ismael Ferrusquía-Villafranca y colaboradores (1996), sugirieron la presencia de huellas de dinosaurios saurópodomorfos, en esta misma localidad (Comas y Applegate, 1982; Ferrusquía-Villafranca et al., 1996; Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 1996).

Posteriormente, en las cercanías de esta localidad, se estableció una planta de asfalto (Figura 2). Desafortunadamente, en cierta ocasión trabajadores de dicha planta, derramaron asfalto dañando las huellas. Debido a esta situación y tomando en cuenta lo frágil de la superficie portadora de las huellas, el Doctor Ferrusquía-Villafranca y su equipo de trabajo, realizaron un esfuerzo para documentar el sitio minuciosamente (Ferrusquía-Villafranca et al., 2007).

Los autores concluyeron que, la fauna de dinosaurios, que produjo las huellas de la localidad de Xochitlapilco, se conformaba por dinosaurios terópodos-no avianos, tales como celurosaurios y alosaurios; además, mencionan la presencia de huellas de un grupo desconocido de saurópodomorfos de talla pequeña y las de un ornitópodo del grupo de los hipsilofodontes (Ferrusquía-Villafranca et al., 2007; Bravo-Cuevas, 2013). Una reinterpretación de estas huellas será discutida más adelante.

En febrero de 2010, otra localidad con huellas de dinosaurios, de igual forma del Jurásico Medio, fue descubierta en una de las orillas del Río Ñumí, en las cercanías de la ciudad de Tlaxiaco, al noroeste de Oaxaca (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018). Esto sucedió durante el trabajo de prospección de localidades de importancia paleobotánica, a cargo de la Doctora María Patricia Velasco-de León y su equipo de trabajo (Figura 3b).

El trabajo de campo para estudiar formalmente esta localidad comenzó en el 2011. Sobre la superficie principal, se observaron dos grupos principales de huellas (Figura 4a) representativas de dinosaurios saurópodos y terópodos, donde algunas de éstas-conformaban aparentes rastros (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018). Frente a la zona de huellas, originalmente descubierta, se encontró un bloque de roca, el cual se había desprendido de un nivel estratigráfico superior, debido probablemente a la actividad sísmica de la región. Dicho bloque de roca conserva huellas de dinosaurios en forma de rellenos naturales, en su superficie inferior (Figura 5). Estas huellas fueron publicadas en el año 2018 y, junto a las huellas de saurópodos y terópodos, destacan las de dinosaurios anquilosaurios, particularmente de nodosaurios (*Tetrapodosaurus*), siendo, hasta el momento, las más antiguas del mundo (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018).



Figura 3. Las dos localidades con huellas fósiles de vertebrados del estado de Oaxaca. a) Santa María Xochitlapilco; la superficie portadora de las huellas se observa en la esquina inferior derecha de la imagen, a la izquierda se observa la planta de asfalto, se muestra también agrandada con la imagen circular. b) Localidad con huellas de dinosaurios en el Río Numí, en las cercanías de la ciudad de Tlaxiaco.

Aún y cuando esta sección trata, cronológicamente, la historia de los descubrimientos de huellas de dinosaurios en el estado de Oaxaca, en las siguientes secciones se mencionará primero la localidad cercana a Tlaxiaco y, posteriormente, la cercana al poblado de Santa María Xochitlapilco. Lo anterior, debido a que las observaciones en esta segunda localidad han contribuido a dar un giro inesperado, y radical, en la interpretación del productor de las huellas.



Las huellas que aquí se comentarán, tienen en común la edad, en ambos casos la edad es Jurásico Medio, aproximadamente 165 millones de años. Los diversos aspectos geológicos no serán discutidos en el presente, dado que el capítulo primero de este libro discute el tema ampliamente.

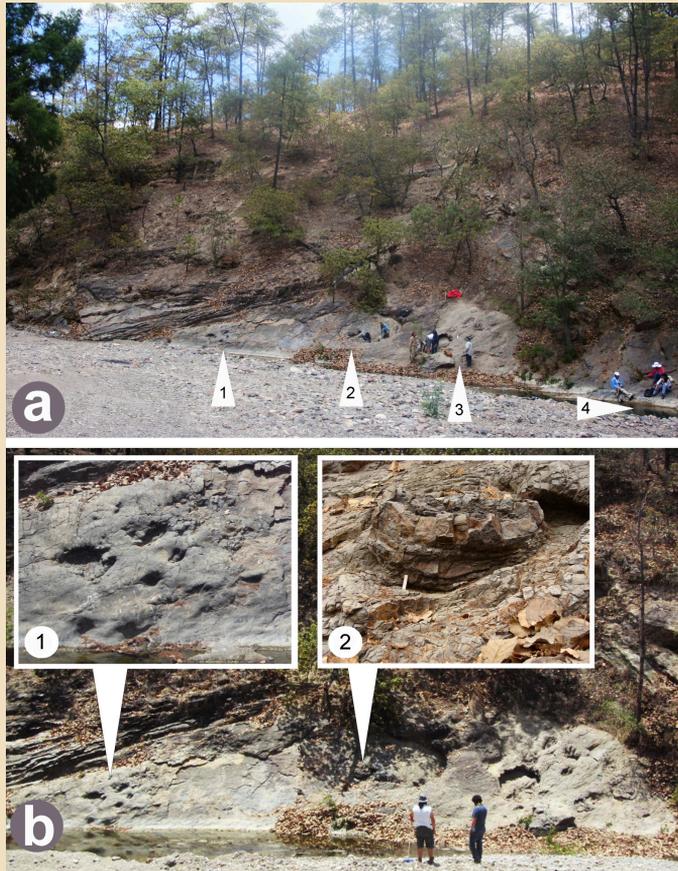


Figura 4. Localidad con huellas de dinosaurios del Río Ñumí, en las cercanías de la ciudad de Tlaxiaco. a) Esta localidad conserva huellas fósiles en cuatro zonas diferentes (1, 2, 3, 4). b) huellas de dinosaurios con dos tipos diferentes de conservación; el sitio 1 conserva huellas-colapsadas, y poco definidas, debido a la hiperhidratación del sedimento cuando estas fueron registradas. El sitio 2 conserva una huella de dinosaurio saurópodo, el cual comprimió, con su peso, los estratos por debajo del sitio en el que pisó originalmente, causando la compactación de los mismos; posteriormente, ocurrió una erosión diferencial, dejando a la vista los sedimentos compactados observados al centro de la fotografía (b2).

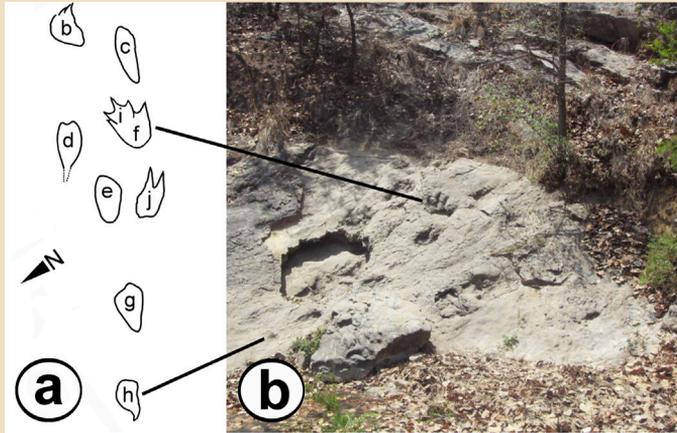


Figura 5. Área con huellas mejor conservadas, señaladas con la letra c en la figura 4. a) mapa de las huellas conservadas en esta zona; N, señala el norte actual; las huellas fueron nombradas con el acrónimo TLANUM (Tlaxiaco-Ñumí) para su estudio y, a continuación, se les asignó una letra; de esta forma se tiene que b-h son huellas de saurópodos, i-j son huellas de terópodos. b) fotografía panorámica de la zona con huellas mejor conservadas. Las líneas negras señalan dos huellas en el mapa.

3. Huellas de dinosaurios del río Ñumí, Tlaxiaco

Esta localidad se encuentra dentro de la secuencia estratigráfica de la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas, de edad Jurásico Medio. Esta formación conserva un registro notable de plantas fósiles, tales como Bennettitales, Caytoniales, Equisetales, Filicales, coníferas y Ginkgoales (Carrasco-Ramírez, 1981; González-Torres, 1989; Silva-Pineda et al., 2007; Corro-Ortiz and Ruíz-González, 2011; Lozano-Carmona, 2012; Velasco-de León et al., 2013; Velasco-de León et al., 2015; Lozano-Carmona and Velasco-de León, 2016).

La superficie que conserva las huellas se encuentra orientada hacia el oeste, el rumbo del afloramiento es norte/sur y el echado es de 42°. En este sitio se distinguen dos grupos de huellas (Figura 4); uno conserva huellas pobremente conservadas, donde se asume que estas fueron realizadas en una zona con una alta hidratación de los sedimentos, de ahí el colapso de los bordes y la definición pobre que estas presentan (Figura 4b-1).

En medio de ambos grupos de huellas se observa una cárcava, producto de la erosión del afloramiento; en esta zona se puede observar una subhuella, probablemente de un saurópodo



(Figura 4b-2); en este caso, el peso del dinosaurio que la produjo, deformó los niveles sedimentarios inferiores al nivel en el que pisó originalmente; la compactación, debida al peso, cambió la densidad de los sedimentos y, posteriormente, ocurrió una erosión diferencial dejando a la vista las subhuellas, conservadas en un bloque en medio de la cárcava.

El grupo con huellas que presentan una mejor definición conserva huellas aisladas y rastros aparentes de dinosaurios saurópodos y terópodos (Figura 4a-3); Figura 5; Rodríguez-de la Rosa et al., 2018). En esta área, se observan siete huellas de saurópodos; seis de estas representan huellas de pie y una, probablemente, representa una mano (Figura 5a).

Las huellas de saurópodos miden aproximadamente 80.0 centímetros (mínima/máxima de 62.0/105.0 cm) y 42.3 centímetros de ancho (mínima/máxima de 27.0/65.0 cm). Las huellas tienen una forma alargada, con la parte anterior ancha, con impresiones de las garras curvadas hacia la parte externa del rastro, el área del talón es redondeada y angosta (Figura 6). La huella de una posible mano (Figura 6h), mide 29.0 cm de longitud anteroposterior y 53.0 cm de ancho.

Una de las huellas de saurópodos conserva únicamente la impresión posterior, pues se encuentra obliterada anteriormente por la huella de un dinosaurio carnívoro; esta huella mide 65.5 cm de ancho conservado y 44.5 cm de largo, medido desde el talón, hasta la escotadura del único dedo visible (Figura 5a-f).

Bajo el agua del Río Numí, se encontró una huella del pie derecho de un saurópodo (Figura 7). Esta huella tiene forma redondeada, mide 75.0 cm de largo máximo y 58.0 cm de ancho máximo; se observan 4 impresiones de garras, rotadas lateralmente; las impresiones de garras II y III son las de mayor tamaño, el talón es redondeado y la huella conserva un claro borde de expulsión del lodo, de aproximadamente 20.0 cm de ancho, realizado por el dinosaurio al momento de pisar el substrato blando. Junto a esta huella, se observa una impresión de una posible mano, suboval y alargada (Figura 7, señalada).

En relación a las huellas de dinosaurios terópodos-no avianos (dinosaurios carnívoros, principalmente), se conservan cuatro en el grupo principal (Figura 8). Como se mencionó anteriormente, una huella, se conservó al pisar la parte anterior de la huella de un saurópodo, se observa orientada en la misma dirección que la huella del herbívoro. El ancho conservado de esta huella es de 41.3 cm. Se asume que se trata de una huella izquierda, debido a que conserva la impresión del dígito I, o hálux (Figura 8), esta impresión es curva (i.e., en forma de medialuna), de 6.0 cm de largo y 2.5 cm en su parte más ancha. De esta forma, los dígitos se encuentran rotados medialmente y la parte distal de estos se encuentra profundamente impresa; el ángulo entre los dígitos II y III es de 30°, mientras que el ángulo III-IV es de 26°, de esta forma el ángulo total II-III es de 56°. La distancia entre los ápices de las garras es de 21.0 cm (II a III) y de 29.0 cm (III a IV).

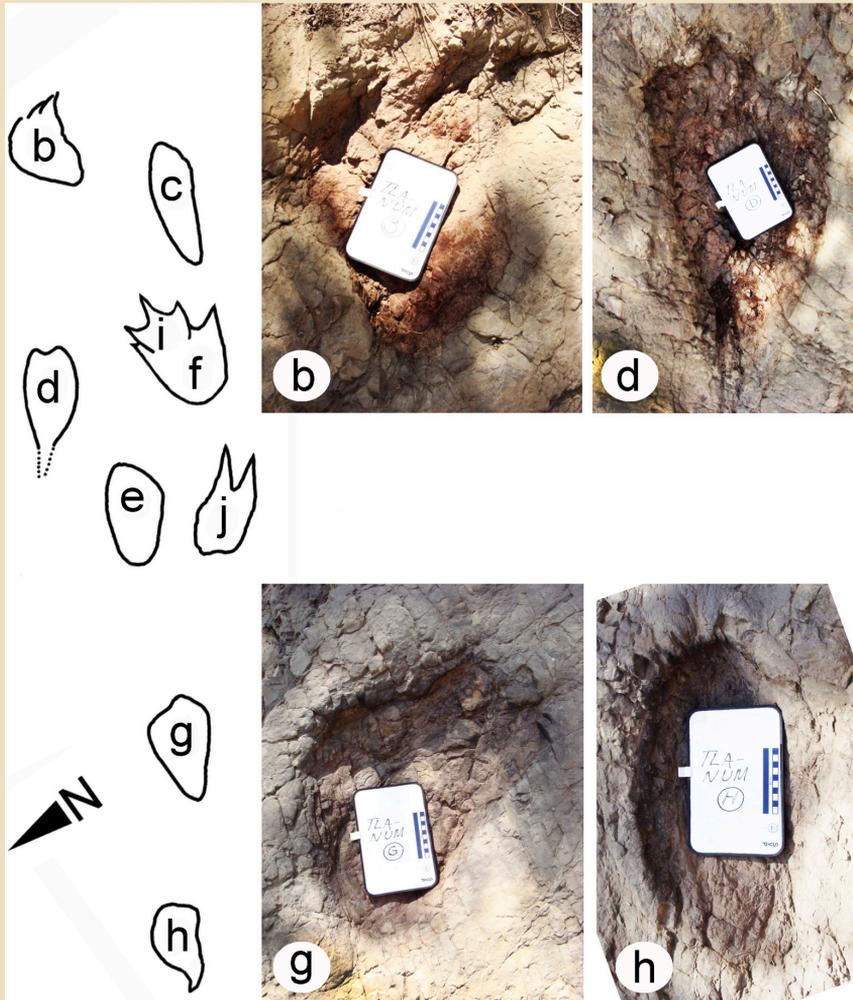


Figura 6. Mapa y fotografías individuales de las huellas de saurópodos; la letra señalada en el mapa, se encuentra en cada fotografía indicando una huella en particular. Nótese los dígitos rotados lateralmente, principalmente en b y g; h representa la impresión de una probable mano; para el estudio inicial de estas huellas, fueron denominadas TLAÑUM-1 a TLAÑUM-N; escala en centímetros.

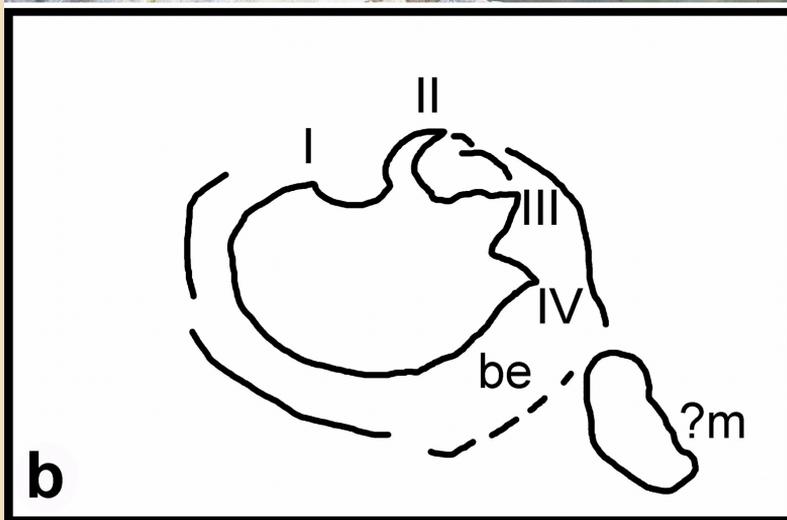
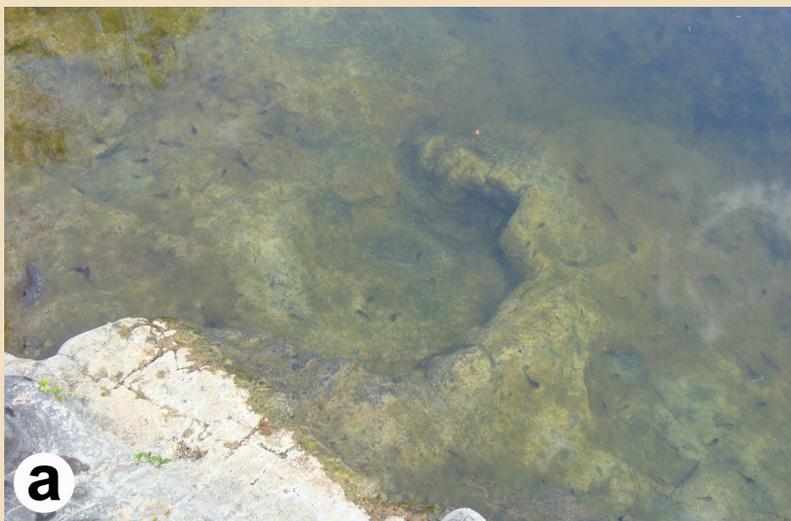


Figura 7. Huella de saurópodo encontrada bajo el agua y señalada con la letra “d” en la Figura 4a. a) vista general de la huella; b) esquema de la huella en el que se observan las impresiones de las garras (I a IV) rotadas lateralmente. Se observa de igual forma un borde de expulsión del fango (be) bien definido y una probable impresión de mano (?m).

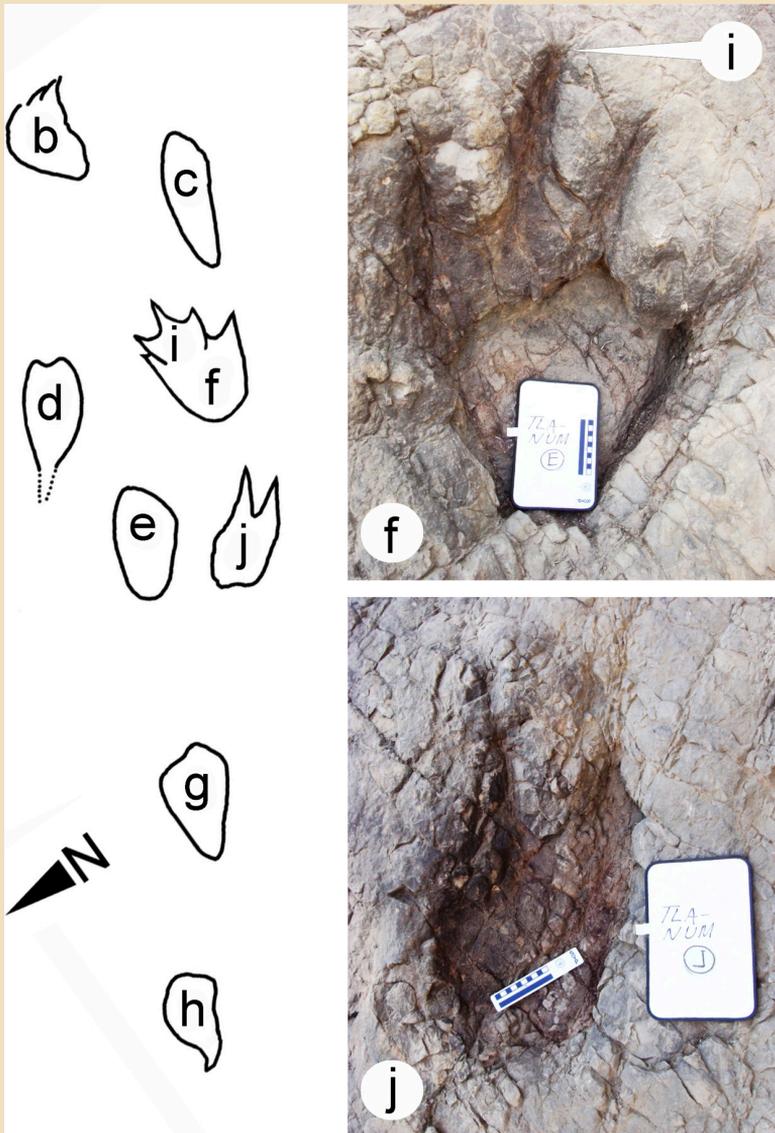


Figura 8. Mapa y fotografías individuales de las huellas de terópodos; la letra señalada en el mapa, se encuentra en cada fotografía indicando una huella en particular. i) huella izquierda de terópodo, que pisó la parte anterior de una huella de saurópodo (f); j) huella de terópodo asociada a la huella mencionada anteriormente. Escala en centímetros.



En este mismo grupo de huellas se ubica otra huella de terópodo, pobremente conservada; esta se encuentra a 103.0 cm de distancia de la anterior y, probablemente, sea la longitud de paso del mismo organismo que realizó la huella anteriormente comentada (Figura 8j). Esta huella mide 73.0 cm de largo y 33.0 cm de ancho conservado. La distancia entre los dos dígitos conservados es de apenas 18.0 cm.

Hacia el suroeste de este grupo de huellas, se ubican otras dos huellas de dinosaurios carnívoros (Figura 9); una de las huellas se encuentra relativamente bien conservada, mide 50.0 cm de largo y 37.0 cm de ancho; se observan tres dígitos, la distancia entre los ápices de estos es de 20.0 cm en ambos casos (Figura 9b). De igual forma, se encuentra cercanamente, una huella que conserva los dígitos totalmente colapsados, debido a la hidratación del sedimento, al momento en que ésta fue registrada; de hecho, el dígito I, o hálux, se encuentra igualmente impreso (Figura 9c).

3.1 Anquilosaurios en Tlaxiaco

Los anquilosaurios, fueron un grupo de dinosaurios herbívoros; cuadrúpedos; cuya característica anatómica más prominente, fue el desarrollo de osteodermos a lo largo de la espalda y las superficies laterales del cuerpo; además, poseían un cráneo con ornamentaciones y dientes pequeños y denticulados. Se reconocen dos grupos de anquilosaurios: los anquilosáuridos, con una característica maza caudal y los nodosáuridos, con espinas laterales y sin la maza caudal (Vickaryous et al., 2004).

El bloque de roca, frente a la superficie principal de las huellas (Figura 10), conserva una asociación de pie-mano de un dinosaurio anquilosaurio (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018).

La huella del pie es tetradáctila, presenta un talón redondeado y bien definido, con dígitos I y II cortos y robustos, mientras que los dígitos III y IV presentan ápices algo acuminados y son más alargados, estos se encuentran curvados lateralmente. La impresión del pie mide 33.0 cm de largo y 26.0 cm de ancho.

La impresión de la mano es pentadáctila, tiene un contorno casi pentagonal; esta es, claramente, más ancha, que larga, mide 21.0 cm de ancho y 16.0 cm de longitud anteroposterior. Los cinco dígitos son cortos y robustos, además, se encuentran embebidos en un evidente cojinete palmar; el dígito I se encuentra orientado medialmente, mientras que el dígito V posterolateralmente; de esta forma, el ángulo interdigital total es de 199°.

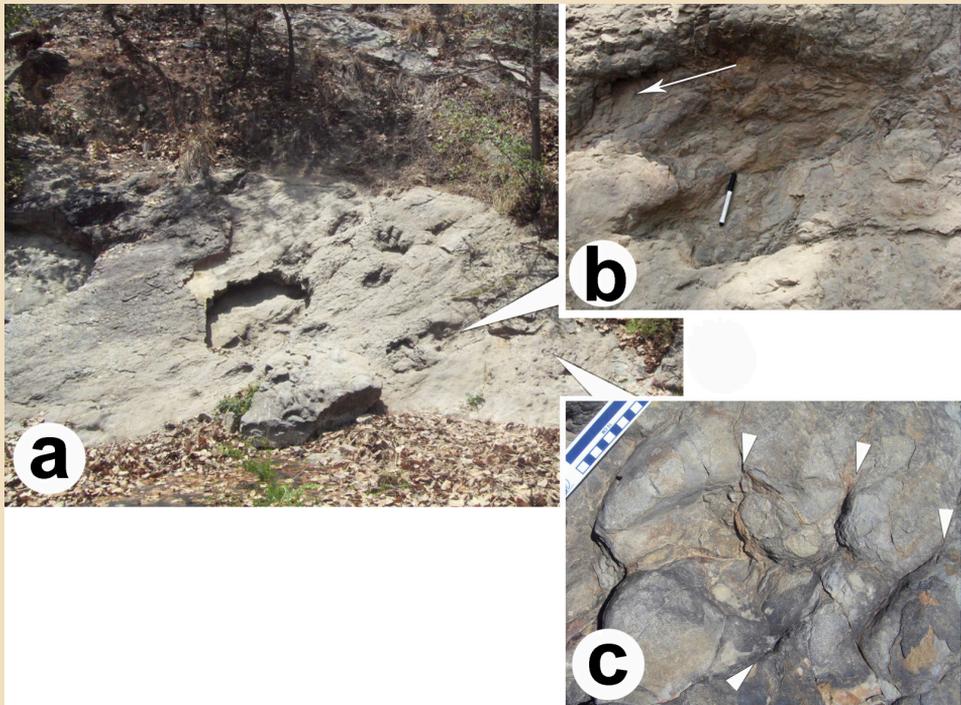


Figura 9. a) vista panorámica del grupo de huellas señalado con la letra “c” en la figura 4a. b) huella de terópodo, la flecha blanca indica la dirección de movimiento del organismo, el plumón blanco mide 13 cm. c) huella con los bordes colapsados, las cabezas de flecha blancas señalan los ápices de los cuatro dígitos, en el sentido de las manecillas del reloj y comenzando de abajo a la izquierda se observa el dígito I, II, III y IV.

En asociación a este pie/mano de anquilosaurio, se encontró una estructura curvada que fue interpretada como una impresión de arrastre de cola del mismo dinosaurio (Rodríguez-de la Rosa et al., 2018).

En el caso de México, los restos óseos de anquilosaurios han sido encontrados en el norte, principalmente en los estados de Baja California, Chihuahua y Coahuila. Entre los elementos más comunes encontrados, se encuentran dientes, osteodermos, vértebras aisladas y elementos de brazos y piernas (Rivera-Sylva y Espinosa-Chávez, 2006; Rivera-Sylva et al., 2011; Martínez-Díaz y Montellano-Ballesteros, 2011).

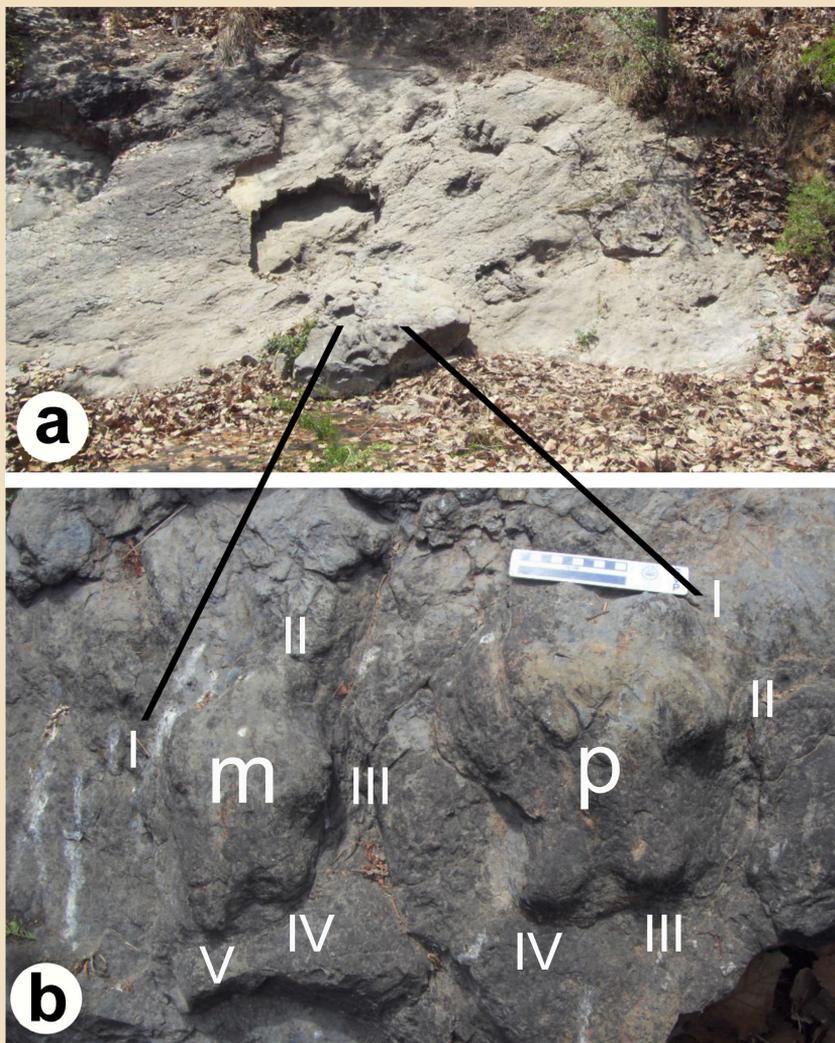


Figura 10. a) Vista panorámica del grupo de huellas señalado con la letra c en la figura 4a. Nótese el bloque de roca frente a la superficie con huellas; este bloque de roca (b), conserva la huella de la mano (m) y del pie (p) de un anquilosaurio (*Tetrapodosaurus*); los números romanos I al V, señalan los dígitos.



En el mismo año que se descubrieron estas huellas de anquilosaurios, Kappus y colaboradores (2011) reportaron la presencia de huellas en las cercanías de Ciudad Juárez, Chihuahua, en el norte de México; sin embargo, estos autores cometieron algunos errores al reportarlas. Mostraron, en su trabajo, algunos dibujos del contorno de las huellas, sin especificar cuál de las huellas ilustradas fue la encontrada en México, o si los especímenes se encontraban disponibles para su estudio, o perdidos, tal como lo mencionan en su trabajo; las huellas fueron descubiertas en una pedrera, es decir, un negocio que comercia con lajas de roca para la industria de la construcción y los autores tomaron fotografías de poca calidad, dibujos y no encontraron las huellas al día siguiente de su trabajo (Kappus et al., 2011). Además, las huellas de anquilosaurios que ellos ilustran, fueron referidas a supuestos icnotaxones como “Ankylosauripus” y “Tetrapodosauripus” (Kappus et al., 2011: 281), en ambos casos, tales nombres son inexistentes.

Desde su descubrimiento inicial, en 1930, las huellas de anquilosaurios fueron referidas al icnogénero *Tetrapodosaurus*, por el paleontólogo canadiense Charles Sternberg; a este icnogénero han sido referidas las huellas del Jurásico Medio de Oaxaca (Sternberg, 1932).

El registro mundial de huellas de anquilosaurios (*Tetrapodosaurus*) se conforma de hallazgos en Canadá, Estados Unidos, Sudamérica, Europa y Asia (McCrea et al., 2001); hasta antes del descubrimiento de huellas de anquilosaurios en Oaxaca, el registro más antiguo era el de un relleno natural de una mano, proveniente del Jurásico Tardío (150 m.a.) de la Formación Morrison, en Colorado, Estados Unidos (Hups et al., 2008); es así que, hasta el momento, con 165 millones de años, las huellas de anquilosaurios, del Jurásico Medio de Tlaxiaco, Oaxaca, representan las más antiguas del mundo, para este grupo de dinosaurios.

3.2 Huellas de “dinosaurios” de Santa María Xochitlapilco.

Este subcapítulo lleva entrecomillada la palabra dinosaurio; la explicación es la siguiente. Como se mencionó, anteriormente, la localidad de Santa María Xochitlapilco, fue descubierta a finales de 1980, por Óscar Comas-Rodríguez y Shelton P. Applegate; esta localidad fue estudiada a detalle, por el Doctor Ismael Ferrusquía Villafranca y colaboradores (Comas and Applegate, 1982; Ferrusquía-Villafranca et al., 1996; Ferrusquía-Villafranca et al., 2007; Bravo-Cuevas, 2013; Bravo-Cuevas and Jiménez-Hidalgo, 1996; Bravo-Cuevas and Rodríguez-de la Rosa, 2014).

No obstante, desde los estudios iniciales se observaron algunos detalles que, en estudios posteriores, no fueron tomados en cuenta. Por ejemplo, Comas-Rodríguez y Applegate, en 1982, mencionaron que las huellas tenían tal apariencia, en la que se percibía “un pulgar oponible”; de hecho, en un estudio inicial en 1981, Oscar Comas-Rodríguez realizó las siluetas, en papel, de un



par de huellas, en éstas se percibe el supuesto “pulgar oponible” que menciona. Este hecho, fue el primero, que sugería que las huellas tenían un origen diferente al dinosauriano.

En una visita al sitio, en 2011, se observó que la superficie portadora de las huellas se había erosionado irremediamente; sin embargo, una huella (Figura 11) se encontraba aún en buenas condiciones. Al observarla detalladamente, se pudieron contar cinco dedos en el pie, en lugar de los tres de una huella clásica de dinosaurio terópodo. La observación original de Comas-Rodríguez y Applegate (1982), era cierta, se observó que uno de los dedos presentaba la apariencia de un pulgar. No obstante, en el caso del pulgar de la mayoría de los vertebrados, se trata del primer dedo, o dígito I; en el caso de las huellas de Santa María Xochitlapilco, el dedo que otorgaba la apariencia de pulgar era el quinto dedo. Este, se dirigía hacia la parte lateral-posterior de la huella.

De hecho, al tratarse de una huella de pie, con cinco dedos, se esperaba que una huella de una mano se encontrara también en asociación con la huella de pie, y este fue el caso; a una distancia corta, frente al pie, se encontró la impresión de una mano relativamente pequeña y pentadáctila. Es así que, se trataba de un organismo cuadrúpedo y no bípedo; por lo tanto, no era un dinosaurio carnívoro, como se pensó originalmente.

En 2013, dentro de las actividades del XIII Congreso Nacional de Paleontología, el cual se celebró de forma conjunta con el VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología, en la ciudad de Guanajuato, se presentó una sinopsis sobre la paleoicnología de vertebrados en México; en dicha ocasión, se sugirió que las huellas de la localidad de Santa María Xochitlapilco, habían sido realizadas por un organismo similar al productor de las huellas conocidas como *Chirotherium* (Rodríguez-de la Rosa, 2013).

Las huellas denominadas “*Chirotherium*”, fueron llamadas así, porque recuerdan la forma general de una mano humana, originalmente fueron encontradas en Alemania en 1834 y en Reino Unido en 1838 (Bowden et al., 2010). En ese entonces, como no se conocían restos fósiles en cualquier otra localidad, la identidad del productor de las huellas era un misterio. Entre los posibles productores de las huellas; conocidas como *Chirotherium*, se sugirieron una variedad de organismos como mamíferos, anfibios, reptiles, etc. (Bowden et al., 2010); no obstante, fue hasta el descubrimiento de *Ticinosuchus ferox*, en rocas del Triásico del Monte San Giorgio, en Suiza, que se encontró, por vez primera, un organismo cuya anatomía del pie coincidía con lo observado en la huella conocida como *Chirotherium* (Krebs, 1966; Bowden et al., 2010).

Ticinosuchus ferox es considerado un miembro de Rausuchia; los rausuquios, o “cocodrilos de Raui”, son una parte integral de la diversificación inicial de los arcosaurios en el Triásico temprano. Estos organismos presentaban un tamaño corporal que variaba enormemente; de igual forma, diversos estilos de locomoción y ecologías alimentarias. Es muy probable que los Rausuchia,

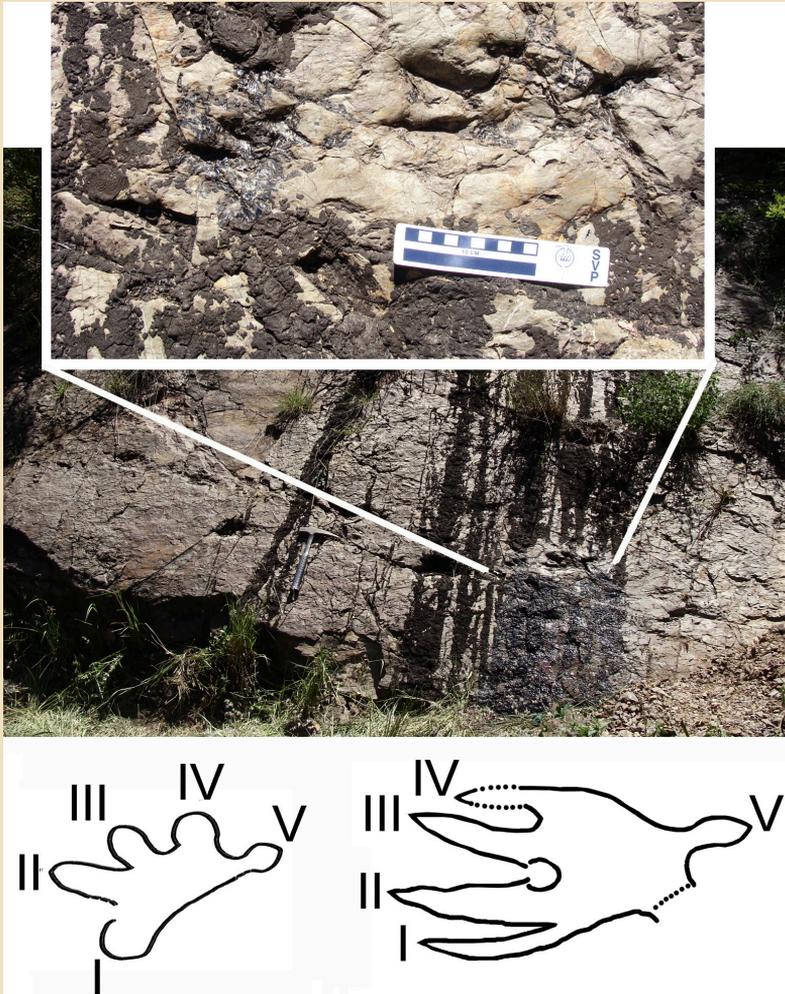


Figura 11. Huellas de la icnofamilia Chirotheriidae, de Xochixtlapilco, Oaxaca. Nótese en el recuadro, la huella del pie (a la derecha) y la de la mano (izquierda, frente al pie); en la parte central de la imagen se observa la vista panorámica del afloramiento; las líneas blancas señalan la ubicación de la asociación de pie/mano; se observa, además, las bandas del derrame de asfalto. En la parte inferior de la imagen se esquematizan el pie y la mano, ambos pentadáctilos. Los números romanos señalan los dígitos. Escala en centímetros.



no constituyan un grupo natural, sino un grupo de clados pequeños, como los Rausiuchidae, los Ctenosauriscidae y los Shuvosauridae (Nesbitt et al., 2013). Los rausiucios se extinguieron hacia el final del Período Triásico, aparentemente de forma repentina y posiblemente debido a la extinción masiva global del final del Triásico, hace aproximadamente 201 millones de años (Nesbitt et al., 2013).

La morfología general de las huellas de Santa María Xochixtlapilco concuerda con la de las huellas de la icnofamilia *Chirotheriidae* Abel 1935 y, como se mencionó anteriormente, este tipo de huellas ha sido relacionado con los miembros de *Rausiuchia*, como sus productores potenciales (Nesbitt et al., 2013). Esto lleva a formular la pregunta ¿cómo es posible que huellas de la icnofamilia *Chirotheriidae*, se encuentran conservadas en rocas del Jurásico medio de Oaxaca, si los miembros de *Rausiuchia* se extinguieron a finales del Período Triásico?

Como se mencionó anteriormente, los estudiosos de las huellas de Xochixtlapilco, concluyeron que, estas, fueron realizadas por diferentes grupos de dinosaurios, como terópodos-no avianos, un ornitópodo del grupo de los hipsilofodontes y, notablemente, mencionan la presencia de huellas de un grupo desconocido de saurópodomorfos de talla pequeña (Ferrusquía-Villafranca et al., 1996, 2007; Bravo-Cuevas, 2013).

La explicación de la talla pequeña de los saurópodos, ofrecida por Ferrusquía-Villafranca y colaboradores (1996, 2007), implica los modelos de tectónica de placas sobre la evolución tectónica y geológica de Mesoamérica durante el Jurásico (Ferrusquía-Villafranca et al., 1996, 2007). En primer lugar, estos modelos sitúan al territorio Mixteco en uno de los pequeños bloques de corteza continental dispuestos en el espacio interamericano-africano, a medida que Pangea se fragmentaba; debido a lo anterior, el escenario correspondía a un sistema de islas. En segundo lugar, en los sistemas insulares, las limitaciones de espacio y de recursos a disposición de los organismos, pueden ejercer presiones de selección hacia un tamaño corporal pequeño, particularmente en los consumidores primarios, esto se conoce como enanismo insular. En este caso, este sistema de islas es el que hubiera orillado a los saurópodos de Xochixtlapilco a tener la talla pequeña sugerida por los autores (Ferrusquía-Villafranca et al., 1996, 2007).

No obstante, continuando con el análisis de las huellas de Xochixtlapilco, fue posible observar que, en una localidad al suroeste de Suiza, existen sedimentos del Triásico, que conservan huellas relacionadas con la icnofamilia *Chirotheriidae* (Klein et al., 2016); algunas de estas huellas suizas, presentan una mala conservación, observándose como manos pequeñas, casi circulares, y pies sub-ovales, alargados y redondeados (Klein et al., 2016: fig. 5); de hecho, los autores comentan que estas huellas presentan un gran parecido con las de los dinosaurios saurópodomorfos (Klein et al., 2016). Debido a lo anterior, las huellas de saurópodomorfos, de talla pequeña, de Santa María Xochixtlapilco, son en realidad huellas de *Chirotheriidae* mal conservadas, debido probablemente, a variación extramorfológica otorgada por la hidratación del sedimento.



4. Conclusiones

En conclusión, tanto las huellas de dinosaurios carnívoros, como las de supuestos sauropodomorfos, son en realidad huellas de miembros de la icnofamilia *Chirotheriidae* y, muy probablemente, fueron realizadas por organismos pertenecientes a *Rauisuchia*.

La respuesta a la pregunta ¿qué hacen huellas de *Chirotheriidae* en rocas del Jurásico Medio de Oaxaca?, de igual forma la podemos encontrar en los modelos de tectónica de placas sobre la evolución tectónica y geológica de Mesoamérica durante el Jurásico (Ferrusquía-Villafranca et al., 1996, 2007). Ya se mencionó que estos modelos sitúan al territorio Mixteco en uno de los pequeños bloques de corteza continental dispuestos en el espacio interamericano-africano, durante la fragmentación de Pangea y que, debido a lo anterior, el escenario correspondía a un sistema de islas. Los *Rauisuchia* se encontraban ampliamente distribuidos, sus restos fósiles han sido descubiertos en Sudamérica, Norteamérica, Europa, norte de África y Asia (Klein et al., 2016); es entonces posible que un grupo de organismos pertenecientes a los *Rauisuchia*, haya sobrevivido en un sistema insular, por cerca de 36 millones de años, tras la fragmentación de Pangea. Un sistema de islas pudo haber ofrecido las condiciones necesarias de supervivencia, para un tipo de *rauisuquios*; después de todo, tan sólo 36 millones de años antes, a finales del Triásico, ocurrió una de las extinciones en masa globales, más severas de la historia de la vida en el planeta.

Referencias

- Bowden, A.J., G.R. Tresise y W. Simkiss (2010). *Chirotherium*, the Liverpool footprint hunters and their interpretation of the Middle Trias environment. En Moody, R. T. J., Buffetaut, E., Naish, D. y Martill, D. M. (eds.) *Dinosaurs and other extinct saurians: A historical perspective*. Geological Society, London, Special Publications, 343: 209–228. *The Geological Society of London*.
- Bravo-Cuevas, V.M. (2013). El registro de huellas de dinosaurios de los Estados de Oaxaca, Michoacán y Puebla. *Paleontología Mexicana*, 3(1): 66-72.
- Bravo-Cuevas, V. M. and Jiménez-Hidalgo, E. 1996. *Las dinosauricnitas de México: Su significación geológico-paleontológica*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 147 p.
- Bravo-Cuevas, V.M. y R.A. Rodríguez-de la Rosa (2014). *A Summary of the Mesozoic Vertebrate Tracks of Mexico*, p.p. 181-192, En Rivera-Sylva, H.E., K. Carpenter & E. Frey. *Dinosaurs and other reptiles from the Mesozoic of Mexico*. Indiana University Press; Bloomington, Indiana, USA.



- Carrasco-Ramírez, R.S., (1981). *Geología Jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: Mexico City, Mexico*, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, MSc Thesis, 146 p.
- Comas, J., and S.P. Applegate. 1982. *Huellas de dinosaurios en Yosocuta, Oaxaca, México* [abstract]. VI Convención Geológica Nacional, 23.
- Corro-Ortiz, M.G., Ruíz-González, F.J., (2011) *Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca: Mexico City, Mexico*, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, BSc Thesis, 134 p.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S.P., y L. Espinosa-Arrubarrena (1978). *Las huellas más australes de dinosaurios en Norte América y su significación geobiológica*. Actas del II Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Argentina: 249-263.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Jiménez-Hidalgo, E. y Bravo-Cuevas, V.M. 1996. Footprints of small sauropods from the Middle Jurassic of Oaxaca, southeastern México. In Morales, M. (ed.), *The Continental Jurassic. Museum of Northern Arizona Bulletin*, 60: 119-126.
- Ferrusquía-Villafranca, I., V.M. Bravo-Cuevas and E. Jiménez-Hidalgo (2007). The Xochitlapilco dinosaur ichnofauna, Middle Jurassic of Oaxaca, southeastern Mexico: description and paleontologic significance. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 515: 1-40.
- González-Torres, E.A., (1989). *Geología y Paleomagnetismo del área de Tezoatlán, Oaxaca: Mexico City, Mexico*, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, BSc Thesis, 188 p.
- Hups, K., Lockley, M.G., Foster, J., Gierlinski, G., 2008. The first ankylosaur track from the Jurassic: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 94A.
- Kappus, E.J., Lucas, S.G., Langford, R., 2011. The Cerro de Cristo Rey Cretaceous dinosaur tracksites, Sundland Park, New Mexico, USA, and Chihuahua, Mexico, in Sullivan, R.M., Lucas, S.G., Spielmann, J.A. (eds.), *Fossil Record 3: Albuquerque, New Mexico, U.S.A., New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53, 272–288.
- Klein, H., M.C. Wizevich, B. Thüring, D. Marty, S. Thüring, P. Falkingham and C.A. Meyer 2016. Triassic chirotheriid footprints from the Swiss Alps: ichnotaxonomy and depositional environment (Cantons Wallis & Glarus). *Swiss Journal of Palaeontology*, 135, 295-314. DOI 10.1007/s13358-016-0119-0.
- Krebs, B. 1966. Zur Deutung der Chirotherium-Fahten. *Natur und Museum*, 96, 389-396.
- Limón Mireles, J.J. (2022). *Huellas de vertebrados del Jurásico de Santa María del Oro, Durango*,



- México. Tesis de Licenciatura, Unidad Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Zacatecas, 54pp.
- Lozano-Carmona, D.E., (2012). *Paleoclima y Flora Fósil de Río Numí, Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciada, Oaxaca: Mexico City, Mexico*, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, BSc Thesis, 174 p.
- Lozano-Carmona, D.E., Velasco-de León, M.P., 2016. Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane: *Paleontología Mexicana*, 5(2), 87–101.
- Martínez-Díaz, J.L., Montellano-Ballesteros, M., 2011. *Anquilosaurios (Thyreophora, Ankylosauria) del Cretácico Superior de México* (resumen), En XII Congreso Nacional de Paleontología: Puebla, Mexico, Sociedad Mexicana de Paleontología, 93.
- McCrea, R.T., Lockley, M.G., Meyer, C.A., 2001. *Global distribution of purported ankylosaur track occurrences*, in Carpenter, K. (ed.), *The armored dinosaurs*: Bloomington, Indiana, U.S.A., Indiana University Press, 413–454.
- Meyer, C., Frey, E. D., Thüring, B., Etter, W. y Stinnesbeck, W. 2005. Dinosaur tracks from the Late Cretaceous Sabinas Basin (Mexico). *Kaupia*, 14, 41-45.
- Nesbitt, S.J., S.L. Brusatte, J.B. Desojo, A. Liparini, M.A.G. de França, J.C. Weinbaum y D.J. Gower (2013). *Rauisuchia*. En Nesbitt, S. J., Desojo, J. B. e Irmis, R. B. (eds.) *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin*. *The Geological Society, London, Special Publications*, 379, 241-274.
- Ortiz-Mendieta, J. A., García-Orozco, J., Ferrusquía-Villafranca, I., Jiménez-Hidalgo, E., and Bravo-Cuevas, V. M. 2000. *Primer hallazgo de huellas de dinosaurio en Michoacán suroccidental: Reporte preliminar*. VII Congreso Nacional de Paleontología y I Simposio Geológico en el Noreste de México, Libro de Resúmenes: 109–110.
- Ortiz-Mendieta, J. A. (2001). *Dinosauricnitas Cretácico-tardías de El Aguaje, Michoacán, Región Suroccidental de México y sus implicaciones geológico-paleontológicas*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México: 75 p.
- Rivera-Sylva, H.E., Espinosa-Chávez, B., 2006. Ankylosaurid (Dinosauria: Thyrephora) osteoderms from the upper Cretaceous Cerro del Pueblo Formation of Coahuila, Mexico: *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, 6, Letter 2.
- Rivera-Sylva, H.E., Carpenter, K., ArandaManteca, F.J., 2011. Late Cretaceous nodosaurids (Ankylosauria: Ornithischia) from Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(3), 371–378.
- Rodríguez-de la Rosa, R. A. 2003. Pterosaur tracks from the Latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico, p.p. En Buffetaut, E. and Mazin, J.-M. (eds.),



Evolution and Palaeobiology of pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications*, 217:275– 282.

- Rodríguez-de la Rosa, R.A., 2015. *Hace 72 millones de años: Los dinosaurios de México: Chihuahua, Mexico*, Instituto Chihuahuense de Cultura, Museo del Desierto, 179 p.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., S.R.S. Cevallos-Ferriz & A. Silva-Pineda 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142(1998): 231-254.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., M.C. Aguillón-Martínez, J. López-Espinoza and D.A. Eberth 2004. The fossil record of vertebrate tracks in Mexico. *Ichnos*, 11(2): 27-37.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., 2014, Sinopsis sobre la paleoicnología de vertebrados en México (abstract), in Reynoso-Rosales, V.H. (ed.), VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología and XIII Congreso Nacional de Paleontología: Guanajuato, Mexico, Universidad Nacional Autónoma de México, Informe final SNIB-CONABIO LU006, 79.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A., M.P. Velasco-de León, J. Arellano-Gil & D.E. Lozano-Carmona (2018). Middle Jurassic ankylosaur tracks from Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 70 (2): 379-395. Doi: <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2018v70n2a8>.
- Serrano-Brañas, C.I., B. Espinosa-Chávez, J. Flores-Ventura, D. Barrera-Guevara, E. Torres-Rodríguez and F.J. Vega. 2022. New insights on the avian trace fossil record from NE Mexico: Evidences on the diversity of latest Maastrichtian web-footed bird tracks. *Journal of South American Earth Sciences, Journal of South American Earth Sciences* 113: 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103686>.
- Silva-Pineda, A., Velasco-de León, M.P., Rodríguez Becerra, R., 2007. *Tafonomía de plantas Jurásicas de Oaxaca y Puebla, México* (abstract), in III Simposio Argentino Jurásico: Mendoza, Argentina, 76.
- Sternberg, C.M., 1932. Dinosaur tracks from Peace River, British Columbia: Ottawa, Canada, *National Museum of Canada Annual Report* for 1930, 59–85.
- Velasco-de León, M.P., Ortiz-Martínez, E., Silva-Pineda, A., Lozano-Carmona, D.E., 2013. Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del Terreno Mixteco: *Paleontología Mexicana*, 63, 122–143.
- Velasco-de León, M.P., Lozano-Carmona, D.E., Flores-Barragan, M.A., Martínez-Paniagua, O.D., Silva-Pineda, A., 2015. Two new species of Ginkgoales from the Middle Jurassic of Mexico: *Historical Biology, An International Journal of Paleobiology*, 27, 366–373.
- Vickaryous, M.K., Maryńska, T., Weishampel, D.B. 2004. *Ankylosauria*, p. 363-392, En Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*, 2ª Edición. Berkeley, University of California Press.



Interacciones planta insecto en el Jurásico del Terreno Mixteco

**María Patricia Velasco-de León¹, Miguel Angel Flores-Barragán^{*1}
y Elizabeth Ortega Chávez¹**

¹Colección de Paleontología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo S/N, Iztapalapa, Código Postal 09230, Ciudad de México, México.

Resumen

La paleontología estudia las evidencias de vida pretérita, la importancia de su estudio radica en la información que podemos obtener. Como toda disciplina continúa en su hallazgo de nuevas fuentes de información; uno de estos recursos importante la brinda un tipo especial de fósiles, denominados icnofósiles los cuales corresponden a evidencias indirectas derivadas de la actividad biológica de los organismos. Dentro de estas interacciones, destacan las presentes entre plantas e insectos, que proveen evidencia de cambio a lo largo del tiempo que involucran la evolución y adaptación de los actores y del medio ambiente. Este es un tema que en México ha sido poco estudiado; a inicios del 2000 el grupo de paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza documenta los hallazgos de esta interacción para el Plioceno del estado de Hidalgo, actualmente están realizando estudios en el Pérmico y Jurásico. En este capítulo se describen y analizan las interacciones presentes en siete localidades jurásicas de los estados de Guerrero, Oaxaca y Puebla; donde se registran cinco grupos funcionales de alimentación.

Palabras clave: Herbivoría, Terreno Mixteco, Gimnospermas, Bennettitales.





Abstract

Paleontology studies the evidence of past life, the importance of its study lies in the information we can obtain. As every discipline continues in its discovery of new sources of information; One of these important resources is provided by a special type of fossils, called ichnofossils, which correspond to indirect evidence left by living organisms. Among these interactions, those present between plants and insects stand out, providing evidence of change over time that involves the evolution and adaptation of the actors and the environment. This is a subject that in Mexico has been little studied; In the 2000s, the paleontology group of the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza documents the findings of this interaction for the Pliocene of the state of Hidalgo. and are currently conducting studies in the Permian and Jurassic. This chapter describes and analyzes the interactions present in seven Jurassic localities in the states of Guerrero, Oaxaca and Puebla; where five functional types of food are registered.

Key Words: Herbivory, Terreno Mixteco, Gimnospermas, Bennettitales.

1. Introducción

Los insectos son una de las clases más diversas actualmente y su relación con las plantas vasculares a través de casi 400 Ma ha quedado en el registro fósil, siendo una gran fuente de información para la paleoecología. Investigaciones previas indican que la primera evidencia de interacción planta-animal ocurre durante el Devónico (Wright et al., 1995), donde se registran daños sobre esporangios y tallos realizados por artrópodos (Labandeira et al., 2007); las interacciones sobre hojas o raíces han reportado hasta finales del Carbonífero (Shear, 1991). Esta evidencia tan temprana de artrópodos sugiere que, en un lapso corto, después de que las plantas aparecieron, los artrópodos las siguieron a tierra firme; ya que durante el Carbonífero existe la presencia de al menos ocho grupos de insectos, los efemerópteros, plecópteros, ortópteros, blatoideos, hemípteros, endopterigotos, paleodictyopteros y los protodonatos, estos dos últimos sin representantes actuales (Martínez-Delclós, 1996; Labandeira, 1997).

Durante este periodo también ocurren eventos evolutivos importantes en las plantas, ya que cuatro grandes clados de traqueófitas (plantas vasculares) desarrollaron independientemente hojas que poseían un origen de desarrollo homólogo (Eggert, 1962; Namboodiri y Beck, 1968; Boyce y Knoll, 2002). Estas estructuras convergentes y planas se denominan megafilos y se originaron de forma independiente y paralela entre las progimnospermas, esfenópsidos, helechos y plantas con semillas (Boyce y Knoll, 2002; Boyce, 2005). Durante los últimos 410 Ma, los principales depósitos terrestres, especialmente los que representan ambientes lacustres, fluviales, deltaicos y palustres, han conservado floras con excelentes detalles anatómicos, abundancia y diversidad (Ianuzi-Labandeira, 2008.).



Los análisis paleoecológicos de estas floras han permitido documentar la expansión espacio-temporal de la herbivoría, entendida como el consumo de tejido vegetal vivo, esta ha sido la asociación predominante a lo largo del tiempo, en parte atribuible a la variabilidad de los herbívoros (Novotny y Basset 2005) y la preferencia de los insectos herbívoros por determinados géneros de plantas (Scott y Taylor, 1983; Ash, 1997; Wilf y Labandeira, 1999; Wilf et al., 2000; Labandeira et al., 1994, 2002) (figura 1A).

En 2006, Labandeira propuso cuatro pulsos de expansión de la herbívora, las dos primeras fases (desde finales del Silúrico hasta aproximadamente el Devónico Medio (Givetiano) abarcan los artrópodos del Paleozoico a lo largo de las costas marítimas de Euramérica (Labandeira, 2007). Durante el Triásico Tardío se inicia la tercera fase, donde las asociaciones planta-insecto se diversificaron significativamente en cuanto al número total de daños. Se muestra un mayor número de hospedadores y se ve favorecida la alimentación endofítica ya que los insectos obtienen beneficios de su hábitat, como protección contra la desecación, posibles depredadores, sobre la alimentación exofítica (Scott et al., 2004; Labandeira, 2006; Santos et al., 2012) (figura 1B, G). El bajo nivel de herbivoría en el Mesozoico puede atribuirse a la estructura xeromórfica de las plantas de esta era, con un gran volumen de elementos esqueléticos y estructuras protectoras e.g. tricomas que pueden inhibir el daño por insectos debido a sus propiedades físicas y químicas y su bajo valor nutritivo (Levin, 1973; Ponomarenko, 1998) (figura 1C, I). En el Jurásico el grupo de plantas más herbivorizado fueron las Bennettitales (Pott et al., 2008; 2012; Popa y Zaharia, 2011; Meller et al., 2011) (figura 1D, H). La última fase de expansión, se inicia del Cretácico Temprano al reciente, con la diversificación de las angiospermas.

2. Características y clasificaciones

En general, los daños causados por insectos se caracterizan por la reacción necrótica que produce el tejido vivo de la planta alrededor del sitio dañado (De Souza-Pinheiro et al., 2012) (figura 1J) otros caracteres que ayudan a la diferenciación de estas interacciones son: cambios micromorfológicos que producen los insectos al alimentarse de la planta, patrones en los daños y preferencia de los insectos por un tipo de planta en específico (Labandeira et al., 2016).

Durante la historia de los estudios sobre los daños de las plantas fósiles hubo varios intentos de clasificarlos. A menudo, tales esfuerzos se limitaron a dar un nombre binomial a un determinado tipo de daño y su descripción. Autores como Vialov, 1975; Zherikhin, 2003; Vasilenko, 2005 propusieron diferentes clasificaciones. Sin embargo, la clasificación más completa es la morfotopológica propuesta para los tipos de daños en hojas de angiospermas: la cual propone tres categorías básicas (alimentación por agujeros, en los márgenes y esqueletización) subdivididas según su morfología en 40 tipos de daños (DT) (Labandeira, 2002; Labandeira et al., 2002) (Figura 1).

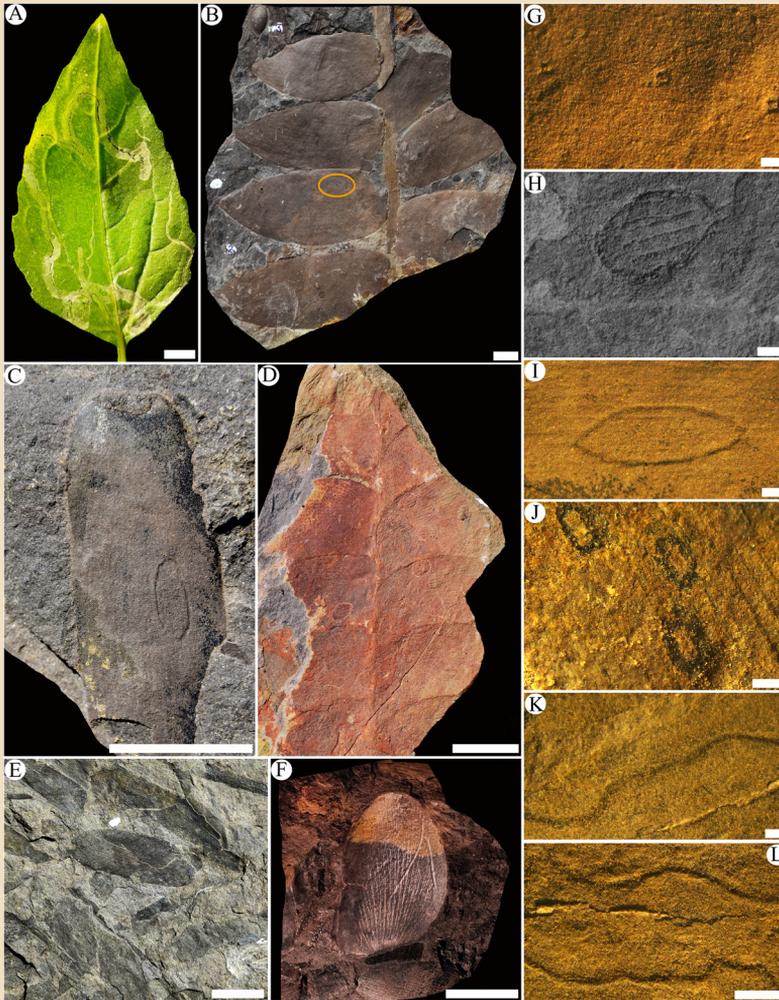


Figura 1. A, ejemplo de angiosperma actual donde se observa minas serpentina de diferente grosor, que conserva las excrecencias del insecto minador; cerca del ápice, alimentación por agujeros. B, Hoja compuesta de *Zamites* sp. (CFZ Ca-97) el círculo indica tres puntos de daño endofítico; en G, acercamiento de posibles punciones y succiones. C, foliolo coriáceo de *Zamites* sp. (CFZ Ca-341) con daño indefinido; en I acercamiento del mismo ejemplar. D, hoja compuesta de *Zamites* sp. (CFZ Ca-260), donde se observan varios foliolos con agallas; en H acercamiento al daño. E, Foliolo aislado de *Zamites diquiyui* (CFZ R-96), que presenta una mina ligeramente curva; en K acercamiento al daño. F, Foliolo de *Otozamites* sp. (CFZ Toax-98) con una mina lineal que se dicotomiza. L, Hoja indeterminado (CFZ R-115) donde se observan don minas paralelas en serpentina. Escala en A-F 1 cm, en G-L 1 mm.



Posteriormente Labandeira y colaboradores (2007) realizan una nueva clasificación, ellos agrupan todos los tipos de interacciones causadas por insectos, hongos, bacterias e *incertae sedis*, en 11 grandes agrupaciones (Tabla 1), y los denominan grupos funcionales de alimentación (FFG), en cada grupo encontramos distintos tipos de daños (DT); esta es la clasificación utilizada en este trabajo. A continuación, se explican las características más importantes de cada uno de los FFG.

Tabla 1. Caracteres de los once grupos funcionales de alimentación propuestos por Labandeira y colaboradores (2007).

Grupo Funcional de alimentación	Características principales	Imagen del Grupo Funcional
Alimentación por huecos (agujeros)	Orificios de alimentación a lo largo de la hoja causados por insectos (Castro, 1997).	
Alimentación en margen	Mordeduras de insecto sobre el margen de la hoja (Castro, 1997).	
Alimentación por esqueletización	Alimentación selectiva, caracterizada por dejar intacta la venación de las hojas (Labandeira et al., 2007).	

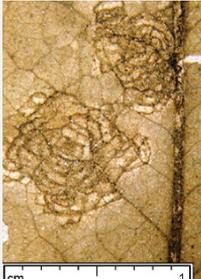


Tabla 1. Caracteres de los once grupos funcionales de alimentación propuestos por Labandeira y colaboradores (2007) (*continuación*).

Grupo Funcional de alimentación	Características principales	Imagen del Grupo Funcional
Alimentación superficial	Alimentación selectiva, donde únicamente las capas más externas de la hoja son eliminadas (Labandeira et al., 2007).	
Perforación y succión	Es una interacción exofítica en la que un herbívoro apunta y se alimenta de tejidos líquidos como lo son floema, mesófilo o protoplastos de células epidérmicas; Generalmente causan evidencia de perforación con un cráter circundante (Labandeira et al., 2016).	
Oviposición	Es la deposición de huevos sobre la hoja por parte del insecto hembra, se distinguen por poseer cicatrices lineales a lenticulares con orientaciones relacionada con la venación de la hoja (Labandeira et al., 2016).	
Minas	Excavaciones lineales realizadas por larvas sobre distintos tejidos (Castro, 1997).	



Tabla 1. Caracteres de los once grupos funcionales de alimentación propuestos por Labandeira y colaboradores (2007) (*continuación*).

Grupo Funcional de alimentación	Características principales	Imagen del Grupo Funcional
Agallas	Tejido de respuesta denso a menudo endurecido, inducido por el crecimiento de un parásito sobre la planta (Labandeira, 2002).	
Predación en semillas	Agrupa diversos tipos de daños de múltiples grupos funcionales de alimentación que tienen la característica común de matar una planta embrionaria dentro de una semilla o dañar un óvulo de tal modo que se vuelve inviable (Labandeira et al., 2016).	
Daño fúngico	Agrupa diversos tipos de daños causados por hongos, similares a manchas o necrosis no especificadas (Labandeira et al., 2016).	
Daños <i>incertae sedis</i>	Daños irregulares que no son atribuibles a un herbívoro en específico (Labandeira et al., 2007).	



3. Metodología

En el material resguardado en la Colección de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza se tiene un aproximado de 7000 ejemplares; 3200 ejemplares pertenecen a siete formaciones jurásicas, los acrónimos correspondientes son los siguientes: Del Jurásico Inferior la F. Cualac (CFZC), hasta 2018 nombrada como F. Conglomerado-Cualac; F. Rosario (CFZR) Jurásico Inferior-Jurásico Medio; La Formación Ayuquila (CFZAy) en literatura previa a 2012 nombrada como Formación Tecamazuchil; F. Otlaltepec (CFZOt), F. Zorrillo-Taberna indiferenciadas localidad Cañada Alejandro (CFZCa), localidad Río Nñumi (CFZÑ) y Grupo Tecocoyunca (CFZCc) pertenecientes al Jurásico Medio. Al estar realizando la descripción e identificación taxonómica de los fósiles, mediante el empleo de un microscopio estereoscopio Nikon SMZ-10 y una cámara Nikon fotográfica digital DS1000 se detectaron daños en la anatomía de las plantas; estos cambios se describieron y agruparon después de revisar la bibliografía pertinente. En este capítulo se sigue la clasificación propuesta por Labandeira et al., (2007) que asigna los daños a grupos funcionales de alimentación (FFG) y posteriormente a tipos de daño (DT) sobre los elementos foliares. Hasta el momento el trabajo realizado por los integrantes de la colección solo abarca el 50% del material existente en resguardo que pertenecen a cinco FFG y son los datos que se presentan.

4. Registro fósil de interacción planta insecto en México

Agallas Figura 2A

Tipo de daño: DT117, DT49, DT259.

Plantas anfitrionas: *Otozamites* sp., *Ptilophyllum* sp., *Sphenobaiera* sp., *Zamites fenionis*, *Zamites lucerensis*, *Zamites oaxacensis*, *Zamites* sp., *Ginkgoal* indeterminada.

Edad, Formación y/o Localidad: Jurásico Inferior: F. Cualac, localidad Rosario. Jurásico Medio: F. Zorrillo-Taberna indiferenciadas, localidad Cañada Alejandro y localidad Río Nñumi. Grupo Tecocoyunca, Guerrero.

Material: CFZC33, CFZCa51, CFZCa75, CFZCa97, CFZCa103, CFZCa119, CFZCa143, CFZCa149, CFZCa151, CFZCa189, CFZCa239, CFZÑ31, CFZÑ141, CFZÑ202, CFZÑ 7, CFZCc74, CFZCc300, CFZCc412.

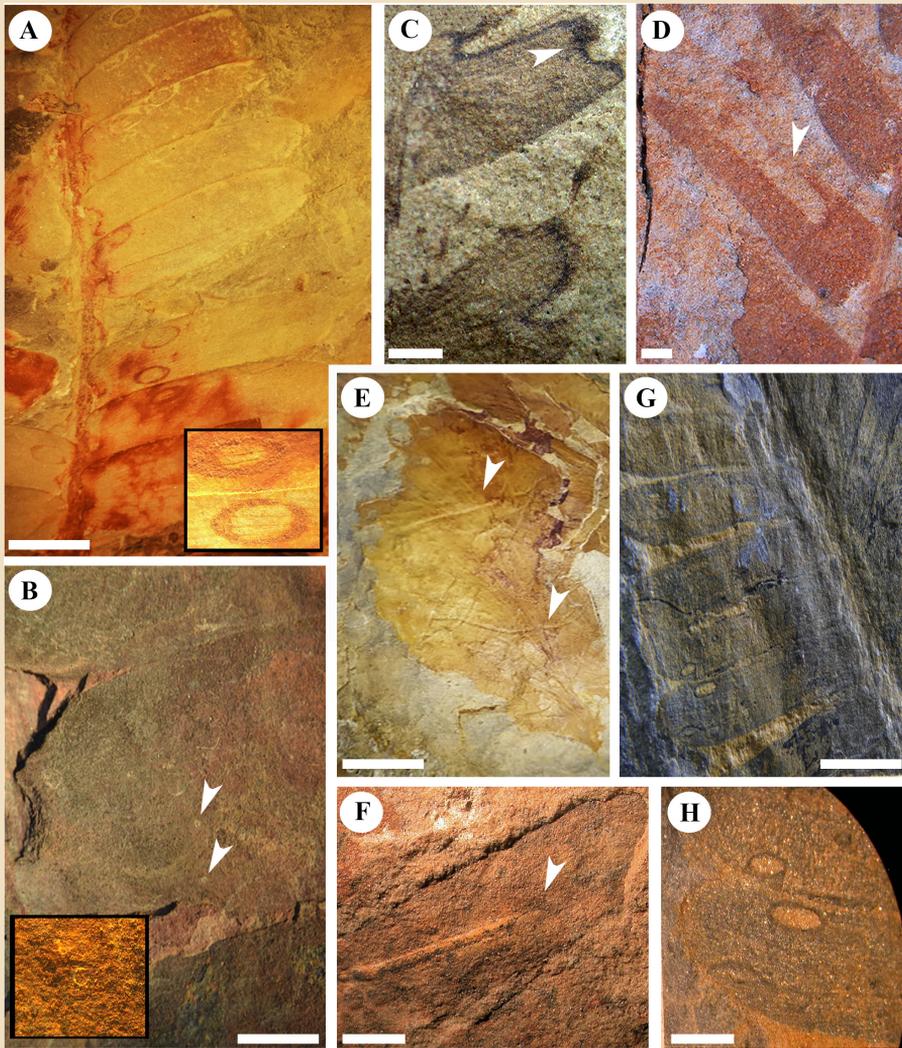


Figura 2. A, agallas en hoja de *Zamites* (CFZOt-75) escala de 1 cm. B, perforaciones en foliolo de *Zamites* (CFZOt-103) escala de 1 cm. C, daño por alimentación externa en el ápice de foliolo de *Otozamites* (CFZ Ot-87), se observa la zona de necrosis del tejido (más oscura), escala de 5 mm. D, alimentación en el margen discontinua sobre foliolo *Zamites lucerensis* (CFZOt-57) escala de 5 mm. E y F, minas sobre hoja de *Sagenopteris* (CFZr 35) y *Zamites* sp (CFZOt-44), el tamaño varía en ambos, en F se observa al final de la mina una marca circular, se interpreta como punto de salida del insecto, escala de 1cm. G y H, oviposiciones en el margen de foliolos de *Otozamites* (CFZR3). Escala de 1 cm.



Descripción: Se trata en la mayoría de los casos de daños aislados y en raras ocasiones en un número mayor por planta hospedera; en general se describen como daños circulares a ovalados de un tamaño menor al mm y hasta de 4.5 mm de diámetro; la mayor diferencia entre las agallas es en el arreglo de su superficie, que puede ser completamente plana, ornamentada con un núcleo central o con una superficie completamente picada. figura 1a

Discusión: Este grupo funcional se encuentra ampliamente distribuido en el Terreno Mixteco, durante todo del Jurásico Inferior y Medio, lo que permite proponer la presencia de más de un tipo de insecto; sin embargo, su abundancia es pobre; siendo únicamente dominante en la localidad Cañada Alejandro; resalta que la mayoría de los daños se encuentran en hojas de diferentes géneros de Bennettitales y solo se tienen dos reportes en Ginkgoales; por lo que se observa una posible preferencia por el primer orden.

Perforación y succión

Figura 2B

DCMI 317-322

Tipo de daño: DT 77

Plantas anfitrionas: *Zamites feneonis*

Edad, Formación y/o Localidad: Jurásico Medio: F. Zorrillo-Taberna indiferenciadas, localidad Cañada Alejandro.

Material. CFZCa103

Descripción de los daños. Picaduras de forma circular, con margen de reacción formando una cresta mide 0.5 mm de diámetro, sin patrón aparente, en número de 4 sobre la lámina entre las venas paralelas.

Discusión: La especie anfitriona solo es ligeramente abundante en la localidad Barranca de la Mina, y disminuye en las localidades Chilixtlahuaca, Cañada Alejandro, Mixtepec y Ñumi. Hasta el momento solo se ha encontrado este grupo funcional sobre un ejemplar. Estos datos no son definitivos, es necesario concluir la revisión del material restante, que brinde más información sobre este tipo de daño.



Alimentación en el margen
Figura 2C y D

Tipo de daño: DT15, DT142

Plantas anfitrionas: *Anomozamites sp.*, *Mexiglossa varia*, *Otozamites sp.*, *Otozamites hespera*, *Ptilophyllum cutchense*, *Zamites fenionis*, *Zamites lucerensis*.

Edad, Formación y/o localidad: Jurásico Inferior: F. Cualac y F. Rosario, localidad Rosario. Jurásico Medio: F. Zorrillo-Taberna indiferenciadas, localidad Cañada Alejandro y localidad Río Ñumi. F. Otlatepec, localidad Tianguistengo. Grupo Tecocoyunca, Guerrero.

Material: CFZR190, CFZR189, CFZC160, CFZC54, CFZCa11, CFZCa210, CFZCa251, CFZCa304, CFZZt193, CFZOt57, CFZOt87, CFZCc361.

Descripción: Daños observados a diferentes alturas de los folíolos, aunque preferentemente cerca del ápice, estos daños pueden ser aislados o presentarse en números de dos y hasta tres. Generalmente se observan dos grandes tipos de daños, aquellos con forma circular a semicirculares, es decir de ancho prominente y poca profundidad (de hasta 10.3 por 7.1 mm respectivamente) y aquellos en forma de surco debido a la profundidad del daño, de hasta 1.5 mm de ancho por 8 mm de profundidad.

Discusión: Este grupo funcional se encuentra ampliamente distribuido en el Terreno Mixteco, durante el Jurásico Inferior y Medio; llega a ser dominante en varias formaciones; la mayoría de los daños se encuentran en hojas de Bennettiales y solo se tiene un reporte en *Mexiglossa*. La morfología del daño permite proponer la presencia de distintos tipos mandibulares. En todos los casos se observa un tejido de reacción prominente, lo que indica que el daño ocurrió cuando la planta estaba viva.

Minas
Figura 2E y F

Tipos de daño: DT90.

Plantas anfitrionas: helecho, *Otozamites hespera*, *Pelourdea*, *Sagenopteris*, *Zamites lucerensis*, *Zamites oaxacensis*



Edad, Formación y/o localidad: Jurásico inferior: F. Cualac y F. Rosario, localidad Rosario. Jurásico Medio: F. Otlatepec, localidad Tianguistengo. F. Ayuquila, localidad Ayuquila.

Material: CFZR 36, CFZC 19(1), CFZOt44, CFZOt56, CFZAY3, CFZAY6, CFZAY10, CFZAY19, CFZAY32, CFZAY59, CFZAY65, CFZAY88, CFZAY92.

Descripción de los daños: Existen dos tipos principales de minas; la primera, en forma de serpentina de 12.6 mm de largo, se aprecian dos crestas y dos nodos, ligero engrosamiento en la parte final. El otro tipo de minas son lineales, con un incremento de grosor mínimo y paredes rectas; hasta el momento en ninguna mina se ha observado los orificios de entrada y salida. Generalmente se presenta una mina por foliolo, la excepción es el género *Sagenopteris* con varias minas por hoja.

Discusión En los ejemplares revisados de las formaciones se han registrado 14 minas; Se observa una preferencia por el género *Sagenopteris*, que pudo haber estado influenciada por el tamaño de la hoja microfila III en comparación con los foliolos más pequeños de las Bennettitales, que van de micrófila I-II (sensu Ortiz et al., 2013).

Oviposiciones Figura 2G y H

Tipo de daño: DT101, DT102 y DT108

Plantas anfitrionas: *Sagenopteris* sp, *Otozamites* sp, *Otozamites hespera*, *Zamites* sp, *Zamites lucerencis*, *Zamites tribulosus*.

Edad, formación y localidad: Jurásico Inferior: F. Rosario, localidad Rosario. Jurásico Medio: F. Zorrillo-Taberna indiferenciadas, localidad Cañada Alejandro. Grupo Tecocoyunca, Guerrero.

Material. CFZR3 y CFZR40, CFZCCr 267, CFZCa29, CFZCa79 y CFZCa260, CFZCc64, CFZCc328 y CFZCc394.

Descripción: La mayoría de las cicatrices son de forma ovalada y se presentan a lo largo del margen y paralelas a la venación del foliolo. Sus tamaños varían entre 1mm a 4mm de largo y de 0.3 mm a 3 mm de ancho. La mayoría de las oviposiciones están aisladas; en un ejemplar de *Otozamites* sp se encuentran dispuestas en filas longitudinales de hasta cuatro cicatrices. La forma, tamaño, disposición son muy similares entre los ejemplares y se asignan al DT101. Dos ejemplares se distinguen por la forma y disposición de las cicatrices y permite agruparlas en DT102 y (CFZR3).



Discusión: Estas evidencias de oviposiciones se agrupan en su mayoría en DT101, y se distribuyen durante el Jurásico Inferior y Medio en los estados de Oaxaca y Guerrero. Los daños están presentes sobre hojas de Bennettitales y en una hoja de Caytoniales; lo que se interpreta como una clara preferencia de los insectos por un tipo de planta en específico. Es importante mencionar que este grupo funcional es abundante en el Jurásico a nivel mundial.

5. Conclusiones

La evidencia de herbívora en el Jurásico demuestra de manera indirecta la presencia de diferentes ordenes de insectos en las localidades previamente mencionadas. Los resultados indican cinco grupos funcionales de alimentación, se mencionan por abundancia de mayor a menor: agallas, minas, alimentación en el margen, oviposición y perforación. Las plantas hospederas con mayor número de interacción son las Bennettitales con los géneros *Zamites* y *Otozamites*; le siguen las Caytoniales (*Sagenopteris*), Ginkgoales e *incertae sedis* (*Mexiglossa varia*). Los estudios de la herbívora en México están en sus inicios y es necesario continuar con esta línea de investigación para tener una mayor comprensión de la interacción artrópodo-planta en los ecosistemas pretéritos.

Referencias

- Ash, S. (1997). Evidence of arthropod–plant interactions in the Upper Triassic of the southwestern United States. *Lethaia*, 29, 237–248
- Boyce, C. K. (2005). Patterns of segregation and convergence in the evolution of fern and seed plant leaf morphologies. *Paleobiology*, 31, 117–140.
- Boyce, C. K., y A. H. Knoll. (2002). Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology*, 28, 70100.
- Castro, M. P. (1997). Evidencia de actividad biológica en plantas del Estefaniense Superior de la Magdalena (León). *Revista Española de Paleontología*, 12, 15–22
- De Souza -Pinheiro, E. R., Iannuzzi, R., y Tybusch, G. P. (2012). Specificity of leaf damage in the Permian “Glossopteris flora”: A quantitative approach. *Review of Paleobotany and Palynology*, 174, 113–121.
- Díaz L. R. K., Velasco de León, M. P. (2017). Interacción planta-insecto en hoja del Jurásico Medio de las localidades Ayuquila y Chilixtlahuaca. *Paleontología Mexicana*, 2, 1-36.



- Eggert, D. A. (1962). The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontographica*, 110B, 99–127
- Frey, R. W. (1973). Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Research*, 43(1), 6–19.
- Galdámez, E. I. (2006). *Herbivoría en angiospermas fósiles de la formación Atotonilco El Grande, Hidalgo*. Tesis de pregrado inédita. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ilanuzi, R. y Labandeira C. C. (2008). The oldest record and early history of insect folivory. *Annals of the Entomological society of America* 101, 79-94
- Flores Barragan, M. A., y Velasco- de León, M. P. 2022. Primeras evidencias de interacción planta-insecto en la Formación Tuzancoa (Pérmico temprano), Hidalgo, México. En, XVII Congreso Nacional de Paleontología. Memorias, *Paleontología Mexicana*, 6, 33.
- Labandeira, C. C., Dilcher, D. L., Davis, D. R., y Wagner, D. L. (1994). Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the national Academy of sciences*, 91, 12278-12282.
- Labandeira, C. C. (1997). Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28, 153-193.
- Labandeira, C. C. (2002). The history of associations between plants and animals. *En Plant -Animal Interactions an Evolutionary approach*, ed. C Herrera, O Pellmyr, pp 26-74, 248-61. Oxford, UK: Blackwell
- Labandeira, C. C. (2006). The four phases of plant- arthropod associations in Deep time. *Geologica Acta*, 4, 409-438
- Labandeira, C. C. (2007). The origin of herbivory on land: the initial patterns of live tissue consumption by arthropods. *Insect Science*, 14, 259-74
- Labandeira, C. C., Johnson, K. R., y Wilf, P. (2002). Impact of the terminal Cretaceous event on plant insect association. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America*, 99, 2061-2066.
- Labandeira, C. C., Wilf, P. Johnson, K. R., y Marsh F. (2007). *A Guide to insect (and another) Damage types on compressed Plant Fossils*. Washington, DC: Smithsonian Institute versión 3.0.
- Labandeira, C. C., Kustatscher, E., y T. Wappler. (2016). Floral assemblages and patterns of insect herbivory during the Permian to Triassic of northeastern Italy. *PLoS One* 11 e0165205
- Levin, D. A. (1973) Role of trichomas in planta defense. *Quaternary Review Biology*. 48, 3-15



- Martínez-Delclós, X. (1996). El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 20 (1-2), 9-30.
- Meller B., Ponomarenko A. G., Vasilenko D. V., Fisher T. C., y Aschaeur, B. (2011). First beetle elytra, abdomen (Coleoptera) and a mine trace from Lunz (Carnian, Late Triassic, Lunz-am-See, Austria) and their taphonomical and evolutionary aspects. *Palaentology*, 54, 97-110.
- Namboodiri, K. K., y Beck, C. B. (1968). A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stelar evolution in gymnosperms. *American Journal of Botany*, 55, 464–472-
- Novotny V., y Basset Y. (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forest. *Proceedings Royal Society B*, 272, 1083-1090.
- Ortiz-Martínez, E. L., Velasco- de León, M. P., Salgado-Ugarte, I., y Silva-Pineda, A. (2013). Clasificación del área foliar de las gimnospermas fósiles de la zona norte de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30, 150-158.
- Ponomarenko, A. G. (1998). Paleobiology of Angiospermization, *Paleontological Journal*, 4, 3–10.
- Popa M.E., y Zaharia A. (2011). Early Jurassic ovipositories on bennettitalean leaves from Romania. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 7, 285-90.
- Poot, C., Labandeira, C. C., Krings M., y Kerp J. H. F. (2008). Fossil insects eggs and ovipositional damage on bennettitalean leaf cuticles from the Carnian (Upper Triassic) of Austria. *Journal Paleontology*, 82, 778-89.
- Poot C., McLoughlin S., Wu S. Q., y Friss E. M. (2012). Trichomes on the leaves of *anomozamites villosus* sp nov. (Bennettitales) from the Daohugou beds (Middle Jurassic), Inner Mongolia, China: mechanical defense against herbivorous arthropods. *Review Palaeobotany and Palynology*, 169, 48-60
- Santos, J. C., Carneiro, M. A. A., y Fernandes, G. W. (2012). Insetos galhadores neotropicais: diversidade e ecologia evolutiva dos herbívoros mais sofisticados da natureza. En: K. Del-Claro & H. Torenzan-Silingardi (eds.), *Ecologia de interações plantas animais: uma abordagem ecológico-evolutiva* (pags.259-307). Technical Books.
- Scott A. C., y Taylor T. N. (1983). Plant-animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review* 49, 259-307
- Scott, A. C., Anderson, J. M., y Anderson, H. M. (2004) Evidence of Plant-Insect Interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa, *Journal of the Geological Society London*, 161, 401–410.
- Shear, W.A. (1991). The early development of terrestrial ecosystems. *Nature*, 351:283–289.



- Vasilenko, D.V. (2005). Damages on Mesozoic plants from the Transbaikalian locality Chernovskie Kopi, *Paleontological Journal*, 39, 628-633.
- Vialov, O.S. (1975). The fossil traces of nourishment of the insects. *Palaeontologicheskii Sbornik*, 1, 147-155.
- Wilf, P., y Labandeira C.C. (1999). Response of plant-insect associations to paleocene-Eocene warming. *Science*, 284, 2153-56.
- Wilf, P., Labandeira, C.C., Kress, J. W., Staines, C. L., y Windsor, D.M. (2000). Timing the radiations of leaf beetles: hispines on gingers from latest Cretaceous to recent. *Science*, 289, 291-94.
- Wright, J. L., Quinn, L., Briggs, D. E. G., y 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.
- Zherikhin, V. V. (2002). Insect trace fossils, their diversity, classification and scientific importance. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46, 59-66.

Paleobiota y Geología del Jurásico del Sur de México

María Patricia Velasco de León

El libro "La paleobiota y Geología del Jurásico del sur de México", está pensado como una fuente de consulta para estudiantes y académicos especialistas o no en alguno de los tópicos tratados en los once capítulos que lo conforman. Se analizan procesos tectónico-estratigráficos sucedidos, antes, durante y después de la disgregación de la Pangea los cuales modelaron el territorio de México y su clima. Esta obra sintetiza los hallazgos y contribuciones realizadas durante las últimas décadas por una buena parte de los especialistas en el estudio de la biota jurásica en el sur de México e invita al análisis de los eventos geológicos y su impacto en la diversidad, distribución y evolución de plantas y animales de la época. Algunas de estas investigaciones están en sus inicios en México, por ejemplo, la relación planta-insecto y estudios de la cutícula. Esperamos que este libro sea, claro y útil en la formación de los estudiantes en el campo de Ciencias de la Tierra.



Facultad de Estudios Superiores Zaragoza,
Campus I. Av. Guelatao No. 66 Col. Ejército de Oriente,
Campus II. Batalla 5 de Mayo s/n Esq. Fuerte de Loreto,
Col. Ejército de Oriente.
Iztapalapa. C.P. 09230 Ciudad de México.
Campus III. Ex fábrica de San Manuel s/n,
Col. San Manuel entre Corregidora y Camino a Zautla,
San Miguel Contla, Santa Cruz Tlaxcala.

<http://www.zaragoza.unam.mx>

