

DISTRIBUCIÓN Y AMBIENTES DE LAS GIMNOSPERMAS FÓSILES DEL TERRENO MIXTECO

María Patricia Velasco de León¹, Erika Ortiz-Martínez², Alicia Silva-Pineda³
y Diego Enrique Lozano-Carmona⁴

RESUMEN

En el Terreno Mixteco donde afloran las Formaciones Conglomerado Cualac y Rosario del Jurásico Inferior y Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada del Jurásico Medio, se realizó un muestreo uniforme, en 11 localidades. Con base en análisis estratigráficos, paleontológicos y de ambientes se obtuvieron los siguientes resultados. Se incrementaron los listados florísticos a 60 especies de gimnospermas, la mayor riqueza se registra en las Formaciones Tecomazuchil (34 especies) y Zorrillo-Taberna indiferenciada (36 especies). Para la Formación Tecomazuchil el área foliar de las especies de gimnospermas colectadas fue diferente para cada localidad, mientras que para la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada el tamaño *Microfila I* (MI) fue el mejor representado, con el 72%; para las Formaciones Conglomerado Cualac y Otlaltepec se reportan 24 nuevos registros y también varían los porcentajes de área foliar obtenidos para cada localidad. Por último, para la Formación Rosario se incrementó el registro a 12 especies. Se aumentaron los listados de géneros para el Jurásico Inferior y Medio, con la presencia de *Brachyphyllum* Brongniart, *Elatocladus* (?) Halle y *Podozamites* Braun. Además se reporta por primera vez la presencia de ginkgoales para el Jurásico de México que confirma la existencia de una topografía más elevada en las Formaciones Conglomerado Cualac y Zorrillo-Taberna indiferenciada con estaciones o temporadas templadas. Las Formaciones Rosario, Conglomerado Cualac y Zorrillo-Taberna indiferenciada presentan especies con alcances estratigráficos amplios, que pudieron adaptarse y sobrevivir en los ambientes de abanicos aluviales, lacustres, palustres y fluviales que caracterizaron a estas formaciones geológicas de la zona de estudio. El modelo que aporta más información sobre las condiciones ambientales que imperaron en el Terreno Mixteco durante el Jurásico se basa en el carácter cuantitativo del área foliar.

Palabras clave: Cycadeoidales, Ginkgoales, diversidad, Jurásico, México, ambientes.

ABSTRACT

In the Mixteco Terrane crop out the Conglomerado Cualac and Rosario formations from the Lower Jurassic and Otlaltepec, Tecomazuchil and Zorrillo-Taberna undifferentiated from the from the Middle Jurassic, and sampling was made in 11 localities. Based on stratigraphic, environmental and paleontological analysis, the following results were obtained: The floristic lists of 60 species of gymnosperms were increased, the richness was found at the Tecomazuchil Formation (34 species) and Zorrillo-Taberna undifferentiated (36 species). For the Tecomazuchil Formation, the foliar area of the species of gymnosperms that were collected was different for each locality whereas for the Zorrillo-Taberna formation undifferentiated, the (MI) size was the best represented with the 72 %. For the Conglomerado Cualac and Otlaltepec formation 24 registers were found and the percentages of foliar areas obtained also vary for each locality. For the Rosario Formation the new record was increased to 12 species. The number of genera for the Lower and Middle Jurassic was increased, with the presence of *Brachyphyllum* Brongniart, *Elatocladus* (?) Halle and and *Podozamites* (Braun). It is reported for the first time the presence of ginkgos for the Jurassic Period in Mexico, confirming the existence of a highly elevated topography in the Conglomerado and Zorrillo-Taberna formations with warm climate. The Rosario, Conglomerado Cualac and Zorrillo-Taberna undifferentiated formations show species with a wide stratigraphic range, that could adapt and survive in an environment with alluvial fans, lacustrine, palustrine and fluvial deposits that characterized these these geological formations in the area of study. The model that contributes most with the environmental conditions that prevailed in the Mixteco Terrane during the Jurassic period is the one that is based on the quantitative character of the foliar area.

Key words: Cycadeoidales, Ginkgoales, diversity, Jurassic, Mexico, environments.

1, 2 y 4. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
Av. Guelatao, 66 Col. Ejército de Oriente Iztapalapa,
México D.F.

1. Email: pativel@servidor.unam.mx
2. Email: elom111176@hotmail.com

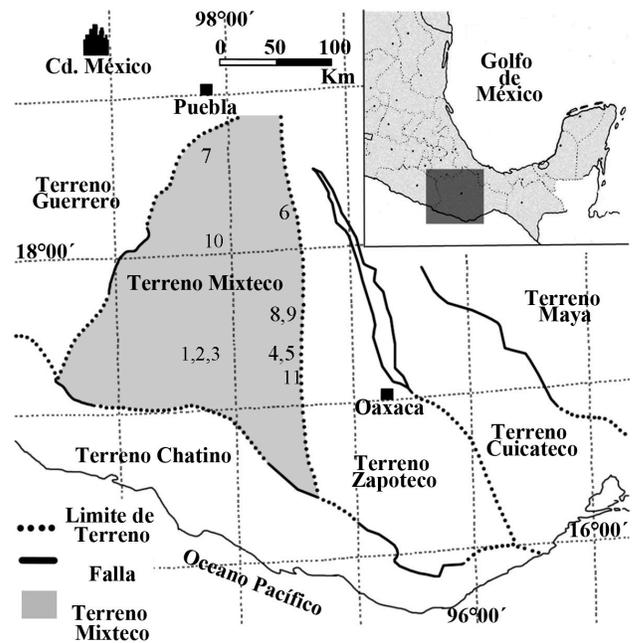
3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología,
UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria,
Del. Coyoacán, 04510 México D. F.
Email: alisilva@geologia.unam.mx

INTRODUCCIÓN

La distribución de las plantas está relacionada localmente con el clima y tipo de suelo, entre otros factores, aunque también se ven afectadas por otros como la tectónica de placas que incide sobre cambios latitudinales a escala continental. Por ejemplo, la formación del supercontinente Pangea y su migración hacia el norte dio como resultado zonas áridas hacia el centro de la Pangea, pues el fenómeno

de continentalidad se agudizó (Rees, 2002). Para el Triásico Temprano y Medio las floras de Europa muestran una baja diversidad (Dobruskina, 1987); la formación de cadenas montañosas con elevaciones mayores a los 2000 m actuaron como barreras para la humedad llevada por los vientos e incidieron directamente en la fisonomía de las comunidades vegetales (Rees, 2002). Por ejemplo en Angara en el límite Pérmico-Triásico se ven disminuidos los elementos arbóreos (*Cordaites*) y se incrementa el registro de herbáceas y arbustos tales como helechos y Cicadofitas (Rees, 2002). Euroamérica estuvo sujeta a climas cada vez más secos durante el Pérmico Temprano y Medio (Knoll, 1984; Meyen, 1987), plantas como las gigantopteridas, pteridospermas y esfenópsidas declinan, donde otras como ginkgofitas y coníferas se incrementan a tal grado que para el Pérmico Superior las gimnospermas representan el 60% de la flora que habita en el Hemisferio Norte (Rees, 2002; Niklas *et al.*, 1985).

Para el Jurásico Temprano la vegetación de forma global estaba compuesta por Cicadales, Cycadeoidales (Bennettitales), Ginkgoales y coníferas (Ziegler *et al.*, 1996). Rees *et al.* (2000) establecen zonas climáticas globales a las que denominan biomas según la clasificación de Walter (1985). A partir de la relación entre el clima y la morfología foliar, realizaron un análisis multivariado de correspondencia en la que emplearon las bases de datos de géneros registrados en 196 localidades del Hemisferio Norte para el Jurásico Inferior y de 288 para el Jurásico Medio. Su resultado se observa en dos gráficas multidimensionales (taxa y localidades) en donde la varianza cae en el mismo eje, correlacionando paleolatitud con fisonomía foliar. En ambos casos el acomodo de las hojas pequeñas fue hacia latitudes bajas, ubicadas hacia la izquierda de la gráfica (Figura 1; Rees *et al.*, 2000), mientras que ginkgofitas y coníferas de hojas más grandes se distribuyen hacia la derecha. En los afloramientos fósiles estas hojas raramente se encuentran juntas ya que las primeras tienen cutículas gruesas adaptadas a ambientes secos y las hojas de coníferas más grandes presumiblemente deciduas adaptadas a climas fríos. Las Cycadofitas macrófilas se localizan hacia la parte central y pueden ser tolerantes al estrés hídrico. Rees *et al.* (2000) concluyen que la productividad y máxima diversidad estuvo concentrada en las latitudes medias donde los bosques estuvieron dominados por helechos, esfenofitas y gimnospermas. La vegetación en latitudes bajas (35°) tiende a ser xeromórfica con bosques sólo en parches, representados por microbenettitales y microconíferas. La vegetación polar estuvo dominada por coníferas de hojas anchas y ginkgofitas que aparentemente fueron deciduas, y por último, la vegetación tropical siempre verde estuvo altamente restringida. Como la posición relativa de cada género sobre la gráfica se define por su grado de asociación con otros géneros, sugieren que el clima influencia los



Localidades muestreadas: 1- CCTC, 2- CCB y 3- CCC, F. Conglomerado Cualac; 4- RB y 5- RA, F. Rosario; 6- Miembro inferior F. Otlaltepec; 7- TzCh, 8- TzA, 9- TzP, 10- TzBA y TzBB, F. Tecomazuchil; 11- ZtA, ZtB y ZtC, F. Zorrillo-Taberna indiferenciada.

Figura 1. Se señalan las localidades de las Formaciones estudiadas, Ayuquila, Conglomerado Cualac, Otlaltepec, Tecomazuchil y Zorrillo-Taberna indiferenciada, en el Terreno Mixteco.

patrones de distribución, y no barreras geográficas físicas (Ziegler *et al.*, 1996). Finalmente, ellos asignan 32 géneros del Jurásico a 10 categorías morfológicas (Tabla 1), aunque no se establecen claramente los límites de cada una de ellas; el análisis de su distribución paleolatitudinal muestra que los mayores números ocurren en latitudes medias, y disminuyen hacia los polos. Rees, *et al.* (2000) comentan que su modelo puede tener errores debido a factores tafonómicos y taxonómicos principalmente.

De acuerdo a la clasificación de Willis y MacElwain (2002), México forma parte del bioma tropical con verano húmedo, que se caracteriza por la presencia de helechos, Cycadeoidales y coníferas micrófilas, incluyen también a miembros de las familias Cupresaceae y Podocarpaceae (muy raras), mientras que cícadas, ginkgos y coníferas están ausentes. Rees (2002) ubica las localidades de México del Jurásico Inferior en paleolatitudes entre los 8.8° N y 9.6° N y para el Jurásico Medio en 9.5° N. Estudios recientes realizados en los principales afloramientos con plantas fósiles del Jurásico en México difieren de esta propuesta a nivel de bioma. Ortiz *et al.* (2010) analizaron el área foliar de 186 ejemplares de pinas de gimnospermas de siete localidades del Jurásico Inferior y Medio de Oaxaca utilizando estimadores de densidad por Kernel y proponen siete categorías para el área foliar (Tabla 2), concluyen que en el Jurásico Inferior existió un clima más seco que en

Tabla 1. Se listan los 32 géneros comunes en el Jurásico y su valor de gradiente (Rees *et al.*, 2000).

GÉNEROS	VALORES	PALEOLATITUDES				
		27.7°	32.2°	52.9°	74.8°	77.9°
<i>Raphaelia</i>	100				*	*
<i>Lycopodites</i>	91					*
<i>Phoenicopsis</i>	89			*	*	*
<i>Cekanovskia</i>	87				*	
<i>Desmyophyllum</i>	85			*		
<i>Pityophyllum</i>	84			*		
<i>Sphenobaiera</i>	81					*
<i>Ginkgo</i>	78			*	*	
<i>Taxocladus</i>	78					
<i>Baiera</i>	78			*	*	*
<i>Hausmannia</i>	77					
<i>Pseudotoriellia</i>	76				*	*
<i>Equisetites</i>	76	*	*	*	*	
<i>Podozamites</i>	72			*		
<i>Coniopteris</i>	72	*	*			*
<i>Cladophlebis</i>	70			*	*	*
<i>Anomozaites</i>	64				*	
<i>Ctenis</i>	60					
<i>Elatides</i>	57	*			*	*
<i>Nilssonia</i>	55				*	
<i>Elatocladus</i>	52					*
<i>Todites</i>	52		*	*		
<i>Sphenopteris</i>	51					*
<i>Taeniopteris</i>	50		*			
<i>Pterophyllum</i>	45			*	*	
<i>Pagiophyllum</i>	28	*	*			
<i>Sagenopteris</i>	21		*			
<i>Pachypteris</i>	17		*			
<i>Ptilophyllum</i>	13	*		*		
<i>Breachyphyllum</i>	9					
<i>Otozamites</i>	9		*	*		
<i>Zamites</i>	0	*	*			
		Microcicada	Microconífera	Macrocicada	Macroconífera	Ginkofita

el Jurásico Medio, con localidades con estrés hídrico al menos durante ciertas épocas del año. No obstante, también pueden encontrarse en climas fríos caracterizado por la presencia de bandas (Guatame, 2004). Después de revisar el estado de conocimiento de ambientes y distribución de gimnospermas se planteó como objetivo de este trabajo dar a conocer la distribución de las gimnospermas en once localidades del Terreno Mixteco y los ambientes donde se desarrollaron durante el Jurásico Inferior y Medio, mediante el empleo de análisis litológicos, tafonómicos y de área foliar.

ANTECEDENTES

Se realizó la investigación bibliográfica de localidades con registro de gimnospermas correspondientes al Triásico y Jurásico Inferior y Medio en el Terreno Mixteco en México (Campa y Coney, 1983). Para el Triásico Medio las Cycadeoidales se encuentran distribuidas ampliamente llegando hasta Siberia y Groenlandia; en México se localizan en el estado de Sonora en el Triásico Tardío en las Formaciones Santa Clara y Huizachal. En la primera se han registrado 12 especies de Cycadeoidales en ambientes de tipo deltaico (Zambrano-García *et al.*, 1985) y para la Formación Huizachal, Jurásico de Hidalgo, Puebla y Veracruz, se han mencionado tres especies de gimnospermas (Silva-Pineda, 1978a).

Los estudios efectuados en las localidades del Terreno Mixteco (Figura 1), se remontan a 1896, cuando Aguilera y colaboradores registran la presencia de cicadas en Diquiyú; Félix y Lenk (1899) describen gimnospermas cretácicas de Tlaxiaco; Birkinbine (1911) realizó los primeros estudios de geología en la zona del Consuelo y propone que pertenece al Jurásico Inferior y Medio; Wieland (1914-1916) compara las plantas de la Mixteca alta con localidades europeas y propone que pertenecen al Liásico Superior y al Jurásico Medio; Burekhart, 1927 sitúa a las localidades oaxaqueñas en el Calloviano, debido a la fauna de amonites; Salas en 1949, considera a la región del Consuelo dentro del Jurásico Inferior y Guzmán (1950),

es el primero en reconocer el Jurásico Medio del grupo Tecocoyunca. Erben en 1956 estudia los lechos del Jurásico de Puebla y Veracruz, considera que pertenecen al Jurásico Medio y eleva las capas de este grupo reconociendo cinco formaciones, Yucuñuti (Calloviano Temprano–Calloviano Tardío); Otatera (Bathoniano Tardío); Simón (Bathoniano Medio); Taberna (Bajociano Tardío–Bathoniano Medio); Zorrillo- (Bajociano Temprano); también reconoce al grupo Consuelo con las Formaciones Cualac (Aaleniano Medio–Bajociano Temprano) y Rosario del Toarciano.

Trabajos más específicos sobre paleobotánica son los realizados por Wieland (1914-1916) en su monografía estudió las Formaciones Zorrillo y Rosario principalmente y propone 53 especies. De manera general comenta la abundancia de las Cycadeoidales en la flora, por arriba del 60%, sin embargo, su trabajo carece de descripciones. Maldonado-Koerdell (1948 y 1950) hace referencia a algunos géneros y Delevoryas (1966, 1968, 1971) continúa con publicaciones sobre plantas de Oaxaca, describiendo hojas glossopteroideas del Jurásico Medio en 1969. Delevoryas y Gould (1971) realizan un estudio sobre una estructura reproductora fósil (*Williamsonia*) 1973. Tiempo después, Delevoryas y Pearson (1975) describen un nuevo género, *Mexiglossa* para las hojas tipo glossopteroideas de Oaxaca. Silva-Pineda en 1969 estudia la región de Tecamatlán y lista 16 especies, la misma autora en 1970 estudia la región de Tezoatlán, y en 1978a hace un compendio de las localidades jurásicas de México. Al mismo tiempo, en 1978b estudia los fósiles de plantas de Puebla y noroeste de Oaxaca. Ante lo abundante y disperso de la información surgida en las décadas anteriores, en 1982 Person y Delevoryas realizan una revisión taxonómica del material de las Formaciones Rosario y Zorrillo, en donde reconocen 27 especies y confirman la ausencia de ginkgofitas y coníferas. Otro avance importante lo produce Silva-Pineda (1984) quien realiza la revisión y tipificación del material estudiado por Wieland, quien no consideró la variación intraespecífica y reduce el listado a 26 especies. En 1988 Silva-Pineda y González-Gallardo registran tres especies para el área de Cualac y en 1990 reportan las

Tabla 2. Clasificación basada en el área foliar de 186 ejemplares de gimnospermas fósiles (Ortiz-Martínez *et al.*, 2010).

	Intervalo	Nombre	Material fósil %	Material actual %
1	Menor a 0.01142	Nanofila I	0	0
2	De 0.01142 a 0.08240	Nanofila II	1.67	0
3	De 0.08241 a 1.3660	Microfila I	58.06	0
4	De 1.3661 a 3.4835	Microfila II	16.12	6.09
5	De 3.4836 a 9.8551	Microfila III	12.9	25.6
6	De 9.8552 a 57.7427	Notofila	10.75	44.18
7	De 57.7428 a 304.90	MesófilaI	0.53	23.25

Tabla 3. Clasificación de litofacies modificada de Miall 1997.

Código de facies	Litofacies	Estrucuras sedimentarias
Gm	Gravas masivas o algo estratificadas	Estratificación horizontal, imbricación
Gt	Gravas estratificadas	Estratificación cruzada
St	Areniscas, a veces con cantos	Estratificación cruzada
Sp	Areniscas, a veces con cantos	Estratificación cruzada planar
Sh	Areniscas	Lamiinación horizontal
Fl	Limos, arcillas	Laminación paralela o ripples

plantas jurásicas de Chalcatongo y San Andrés Yutatío. Delevoryas finaliza sus trabajos en México en 1991 con las investigaciones de *Weltrichia* y *Williamsonias* del área de Ayuquila. En el 2004, Aguilar realiza un estudio en la región de Tezoatlán con un análisis paleobiogeográfico basado en las plantas de todas las Formaciones del Jurásico de México. En 2006 el enfoque taxonómico se enriquece al añadirse criterios tafonómicos a los estudios del Jurásico por Silva-Pineda y Velasco-de León. Un año después, Velasco-de León *et al.* (2007) registran la presencia del género *Brachyphyllum* en la Formación Tecmazuchil; y en 2010 Grimaldo estudia la secuencia estratigráfica de la Formación Tecmazuchil en Chilixtlahuaca, Oaxaca. Silva-Pineda *et al.* (2011) describen *Weltrichia* y en el mismo año Lozano-Carmona *et al.* realizaron un estudio paleoecológico en la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada. Finalmente Cruz (2012) estudia la estratigrafía de la formación Otlaltepec y reconoce dos miembros, siendo el inferior donde abunda la flora fósil.

En México el proceso tectónico de separación de la Pangea prevaleció hasta el final del Jurásico Medio y esta evidenciado por la presencia de lechos rojos que fueron depositados en depresiones continentales ubicadas principalmente a lo largo de la Sierra Madre Oriental, en las áreas de Galeana, Nuevo León, Huizachal, Tamaulipas, Huayacocotla y Tehuacán, Puebla (Padilla, 1982; Ramírez y Ramírez, 1984; Meneses, 2001; Padilla, 2007). Durante el Triásico Superior y hasta el Jurásico Tardío el avance de las aguas del Pacífico hacia el oriente fue invadiendo el área del actual Golfo de México, para formar cuerpos de agua hipersalinos con una circulación restringida y quizá también un clima desértico, lo que favoreció el depósito de grandes volúmenes de evaporitas (Padilla, 2007).

METODO

Después de realizar una revisión de las localidades registradas y los listados paleoflorísticos correspondientes para el Jurásico Inferior y Medio del Estado de Oaxaca (Terreno Mixteco), se inició la colecta de material fósil en cinco localidades del Terreno Mixteco. El trabajo en la región permitió ubicar seis localidades para totalizar 11 localidades muestreadas: [La Barranca (CCB), La

Carretera (CCC) y Tres caminos (CCTC)]de la Formación Conglomerado Cualac; dos para la Formación Rosario (RA, RB), para Otlaltepec el miembro inferior y superior; Ayuquila (TzA), Chilixtlahuaca (TzCh), Partideño (TzP) y Barranca de la Mina (TzBA, TzBb)) para la Formación Tecmazuchil y para Río Ñumi (ZtA, ZtB y ZtC) para la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada) con la misma intensidad, de tal modo que se pudiera comparar los listados de las diferentes formaciones para conocer riqueza y abundancia de cada una de ellas. El esfuerzo de colecta fue el mismo para cada localidad, además de ubicar la dirección de frondas y pinas, cuantificando ejemplares completos e incompletos. Antes de realizar la medición de las columnas estratigráficas se delimitaron las unidades litoestratigráficas (empleando litología, texturas, estructuras sedimentarias, contenido fosilífero, geometría y espesores); también se realizó el estudio geofísico de las muestras recolectadas para determinar su composición y origen. Para el reconocimiento de facies fluviales, se utilizó la clasificación de Miall (1977, Tabla 3).

El material fósil se identificó revisando los ejemplares tipo propuestos por Silva-Pineda y depositados en el Instituto de Geología de la UNAM (IGM), los trabajos de Delevoryas (1991), Person y Delevoryas (1982) y Delevoryas y Gould (1971), además de bibliografía especializada, para los nuevos géneros y especies. Se registró el número de ejemplares por muestra y de cada una de las pinas u hoja simple seleccionada fue calculada su área foliar (longitud por ancho por un factor de corrección 0.66) para posteriormente poder emplear la clasificación propuesta por Ortiz *et al.* (2010). Se realizaron las curvas de acumulación de especies, considerando la fecha de salida, número de ejemplares registrados y especies o morfotaxa nuevos. Las especies identificadas en el material colectado fueron agrupadas de acuerdo con su abundancia total siguiendo la escala geométrica en agrupamientos de tamaño realizada por Reyes *et al.*, 2010: R (rara: especies con un ejemplar), E (escasa: de 2 a 4), F (frecuente: de 5 a 13), C (común: 14 a 40) y A (abundante con 41 o más). Los ejemplares se encuentran resguardados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza bajo los acrónimos CFZCc 1-463; CFZOt1-163; CFZR1- 281; CFZTz 1-523, CFZZt1-304.

Tabla 4. Se muestra la lista de especies por formación y abundancia; R (rara: especies con un ejemplar), E (escasa: de 2 a 4), F (frecuente: de 5 a 13), C (común: 14 a 40) y A (abundante con 41 o más). (PARTE 1).

Especies	Conglomerado Cualac	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil
<i>Nilssonia pterophylloides</i>				S
<i>Pseudoctenis</i> sp				R
<i>Pseudoctenis lanei</i>		Silva (1988)		
<i>Taeniopteris oaxacensis</i>		Person (1976)		
<i>Taeniopteris orovillensis</i>				S
<i>Anomozamites</i> sp cf <i>angustifolium</i>		Person (1976)		
<i>Anomozamites triangularis</i>		R		
<i>Anomozamites</i> sp cf <i>intermedium</i>				
<i>Anomozamites</i> sp		Person y Delevoryas (1982)		R
<i>Otozamites hespera</i>	C, Silva (1988)	C, Person y Delevoryas (1982) y Wieland (1914-1916)	C	A, Silva (1969)
<i>Otozamites mandelslohi</i>	R	Wieland (1914-1916)	R	
<i>Otozamites obtusus</i>	E			Silva (1969)
<i>Otozamites</i> sp cf <i>cardioperis</i>	R			
<i>Otozamites</i> sp	R,	F, Person y Delevoryas (1982)	R	R, Silva (1969)

Tabla 4. Se muestra la lista de especies por formación y abundancia; R (rara: especies con un ejemplar), E (escasa: de 2 a 4), F (frecuente: de 5 a 13), C (común: 14 a 40) y A (abundante con 41 o más). (PARTE 2).

Especies	Conglomerado Cualac	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil
<i>Weltrichia ayuquilana</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Weltrichia microdigitata</i>		Wieland (1914-1916)		
<i>Weltrichia mixtequensis</i>				F
<i>Williamsonia cuauhtemoci</i>		Wieland (1914-1916)		
<i>Williamsonia diquiyui</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	F	Wieland (1914-1916)	R	
<i>Williamsonia nathorstii</i>	E	R, Wieland (1914-1916)		
<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	C	A, Wieland (1914-1916)	R	F, Silva (1978)
<i>Williamsonia oligosperma</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Williamsonia oaxacensis</i>				R
<i>Williamsonia sp</i>	E		R	E
<i>Williamsonia tlazeoltolt</i>		Wieland (1914-1916)	E	
<i>Brachyphyllum sp1</i>	A Silva (1988)		R	A
<i>Brachyphyllum sp2</i>			C	
<i>Brachyphyllum sp3</i>			C	

Tabla 4. Se muestra la lista de especies por formación y abundancia; R (rara: especies con un ejemplar), E (escasa: de 2 a 4), F (frecuente: de 5 a 13), C (común: 14 a 40) y A (abundante con 41 o más). (PARTE 3).

Especies	Conglomerado Cualac	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil
<i>Weltrichia ayuquilana</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Weltrichia microdigitata</i>		Wieland (1914-1916)		
<i>Weltrichia mixtequensis</i>				F
<i>Williamsonia cuauhtemoci</i>		Wieland (1914-1916)		
<i>Williamsonia diquiyui</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Williamsonia huitzilopochtlii</i>	F	Wieland (1914-1916)	R	
<i>Williamsonia nathorstii</i>	E	R, Wieland (1914-1916)		
<i>Williamsonia netzahualcoyotlii</i>	C	A, Wieland (1914-1916)	R	F, Silva (1978)
<i>Williamsonia oligosperma</i>				Person y Delevoryas (1982)
<i>Williamsonia oaxacensis</i>				R
<i>Williamsonia sp</i>	E		R	E
<i>Williamsonia tlazeoltolt</i>		Wieland (1914-1916)	E	
<i>Brachyphyllum sp1</i>	A Silva (1988)		R	A
<i>Brachyphyllum sp2</i>			C	
<i>Brachyphyllum sp3</i>			C	
<i>Elatoclauds sp</i>				

Tabla 4. Se muestra la lista de especies por formación y abundancia; R (rara: especies con un ejemplar), E (escasa: de 2 a 4), F (frecuente: de 5 a 13), C (común: 14 a 40) y A (abundante con 41 o más). (PARTE 4).

Species	Conglomerado Cualac	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil
<i>Podozamites</i> sp cf <i>kidstoni</i>				R
<i>Pelourdea</i>	C		R	C
<i>Neoggeratiopsis hislopii</i>		Person y Delevoryas (1982)	R	
<i>Perezlaria oaxacensis</i>		Person y Delevoryas (1982)		
<i>Sagenopteris goepertiana</i>				F, Silva (1969)
<i>Sagenpteris</i> sp				
<i>Ginkgodium</i> sp cf <i>nathorstii</i>				
<i>Ginkgodium</i> sp 2				
<i>Gingkgoites</i>				
<i>Baiera</i> sp	R			
<i>Sphenobaiera</i> sp cf. <i>argentinae</i>				
<i>Sphenobaiera</i> sp	C	R		
<i>Mexiglossa varia</i>	E	Person y Delevoryas (1982)	E	F
<i>Trigonocarpus oxacensis</i>		R		F
<i>Cycadolepis mexicana</i>		Wieland (1914-1916)	R	
Area foliar (%)	A N2 88%;B M1 25%	M1 66%	M1 45%	M1 54Ch; Tec M1 66%A M2 55%.P N2 48%
Total especies	28	28	22	34
Especies registros FES	23	4	22	14

RESULTADOS

Se muestrearon en total once localidades, cada una de ellas se ubicó en la columna estratigráfica de la formación a la que pertenece (Figura 1). De cada localidad se midió su columna, y se reconocieron facies, además se identificaron el 100% de los foliolos u hojas completas.

Jurásico Inferior

Formación Conglomerado Cualac. Esta formación tiene una edad asignada de Pliensbachiano-Aaleniano (Jiménez-Rentería y Rueda-Gaxiola, 2002), de esta formación se muestrearon tres localidades: (CCTC) 17°35'54"N y 98°44'35.9"W, (CCB) 17°35'10.8"N y 98°45'5.50 W, y (CCC) 17°35'48N y 98°44'35"W. La columna estratigráfica completa mide 400 m. En la localidad CCTC (Figura 2) los fósiles se encuentran ubicados en arenisca fina, alternada con lutita y carbón a los aproximadamente 216 m, se registra la presencia de ocho especies. El género *Brachyphyllum* Brongniart es abundante y las hojas nanófila² tienen un porcentaje del 88 % (Tabla 4). La localidad CCB se localiza 20 m más arriba y esta contiene lutita carbonosa y estratos de carbón con espesor de 2-7 m; en ella se registran hojas y conos femeninos de Cycadeoidales, *Sphenobaiera* Florin y coníferas que suman un total de 18 especies, de las cuales el 65% tiene hojas de categoría M1; el espesor de los estratos de carbón no sugiere flujo de energía en los cuerpos de agua, lo que propició la acumulación de materia orgánica y formación de pantanos. La última localidad, CCC, se ubica a los 246-250 m y contiene 24 especies, entre ellas *Pelourdea* sp., *Mexiglosa varia* Delevoryas y Pearson, *Baiera* sp. y Cicadales en arenisca fina y lutita (Tabla 4). En esta asociación el área foliar mejor representada es M1, con 85%. La presencia de óxidos de hierro en estratos de lutita y arenisca de grano fino de cinco a 10 cm de espesor y al formar nódulos se interpreta como depositado en un ambiente subaéreo de baja energía, con estrés hídrico por el porcentaje de M1.

Formación Rosario: edad del Toarciano(i)- Aaleniano (Morán-Zenteno et al. 1993; Pliensbachiano, Jiménez-Rentería 2004). Esta formación aflora en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco, y de ella se trabajaron la localidad RB ubicada en las coordenadas geográficas 17°36'12.9"N y 97°51'37.1"W, y la localidad RA en las coordenadas 17° 35' 7.9"N, 97° 51' 38.8" W. En la columna estratigráfica se intercalan lutita y arenisca de color café rojizo y amarillentas con horizontes de carbón no mayores a 30 cm de espesor (Figura 3). Wieland (1914-1916) señaló un espesor para esta formación de 137 m. mientras que Erben (1956) consideró un espesor entre 100-120 m y Jiménez-Rentería (2004) la define como una facies carbonosa, diferente a la Formación Conglomerado Prieto y le asigna un espesor de 73 m en la zona de

estudio. Las impresiones de Cicadales, Cycadeoidales, filicales e *insertae sedis* se encuentran bien preservadas en lutitas negras, de donde se han recolectado un total de 11 especies, con tamaño predominante (66%) M1 (Tabla 4). Las características litológicas de la formación indican un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno et al., 1993; Jiménez-Rentería, 2004).

Jurásico Medio

Formación Otlaltepec. Ortega -Guerrero (1989) definió informalmente como unidad Otlaltepec a la secuencia alternada de arenisca, lutita y limolita, que descansa en discordancia angular sobre la Unidad Piedra Hueca y en algunas ocasiones sobre el Complejo Acatlán y el Tronco de Totoltepec. La formación aflora en el área de Coyotepec-Tianguistengo, al suroeste del Estado de Puebla (Ortega-Guerrero, 1994), en las coordenadas geográficas 18° 18'1.19" N y 97° 46'1.57"W, (Figura 1) tiene un espesor de 826.0 m y por sus características litológicas particulares se dividió en dos miembros; miembro inferior con un espesor de 197 m y miembro superior, que abarca aproximadamente 629 m (Cruz, 2012). Las impresiones de plantas son abundantes en el miembro inferior, están preservadas en arenisca fina y lodolita, que se localizan en los últimos 40 m de este miembro (Grajeda et al., 2011; Cruz, 2012; Velasco de León y Flores, 2012). La sedimentación de esta unidad se llevó a cabo en un ambiente fluvial, de alta energía; inició en un abanico aluvial en el cual se depositó el conglomerado basal, dominado por facies Gm, dando como resultado secuencias tipo Scott; siguió un cambio de ambiente a ríos entrelazados con dominio de facies St, que formaron secuencias tipo Saskatchewan, con barras laterales y longitudinales, las cuales, aunadas a los flujos de escombros que provocaron obstrucciones en la corriente y la formación de lagos. Se registraron 24 especies, que son nuevos registros, para esta formación, el tamaño que predominó es M1 con 89% (Tabla 4).

Formación Tecomazúchil Tecomazuchitl. La localidad tipo aflora en el área de Petlalcingo (Pérez-Ibargüengoitia et al., 1965). La paleoflora fue colectada en cuatro localidades, la columna medida tiene un espesor de 705 m con 23 unidades, compuestas por conglomerado, conglomerado arenoso, arenisca-conglomerática y arenisca (Grimaldo, 2010); por lo que se considera que las secuencias intercaladas son de tipo Donjek y Platte con litofacies Gm, Gt, St, Sp, Sh y Fl; de acuerdo con Miall (1977) corresponden a facies medias y distales de abanicos aluviales, y depósitos fluviales de un río meándrico principal. Combinados estos depósitos de limos y arcillas se han caracterizado como llanuras de inundación. En la primera localidad denominada TzCh 18°59'13.45"N y 98°29'58.75"W, la paleoflora muestra una diversidad de 10 especies, y en las unidades

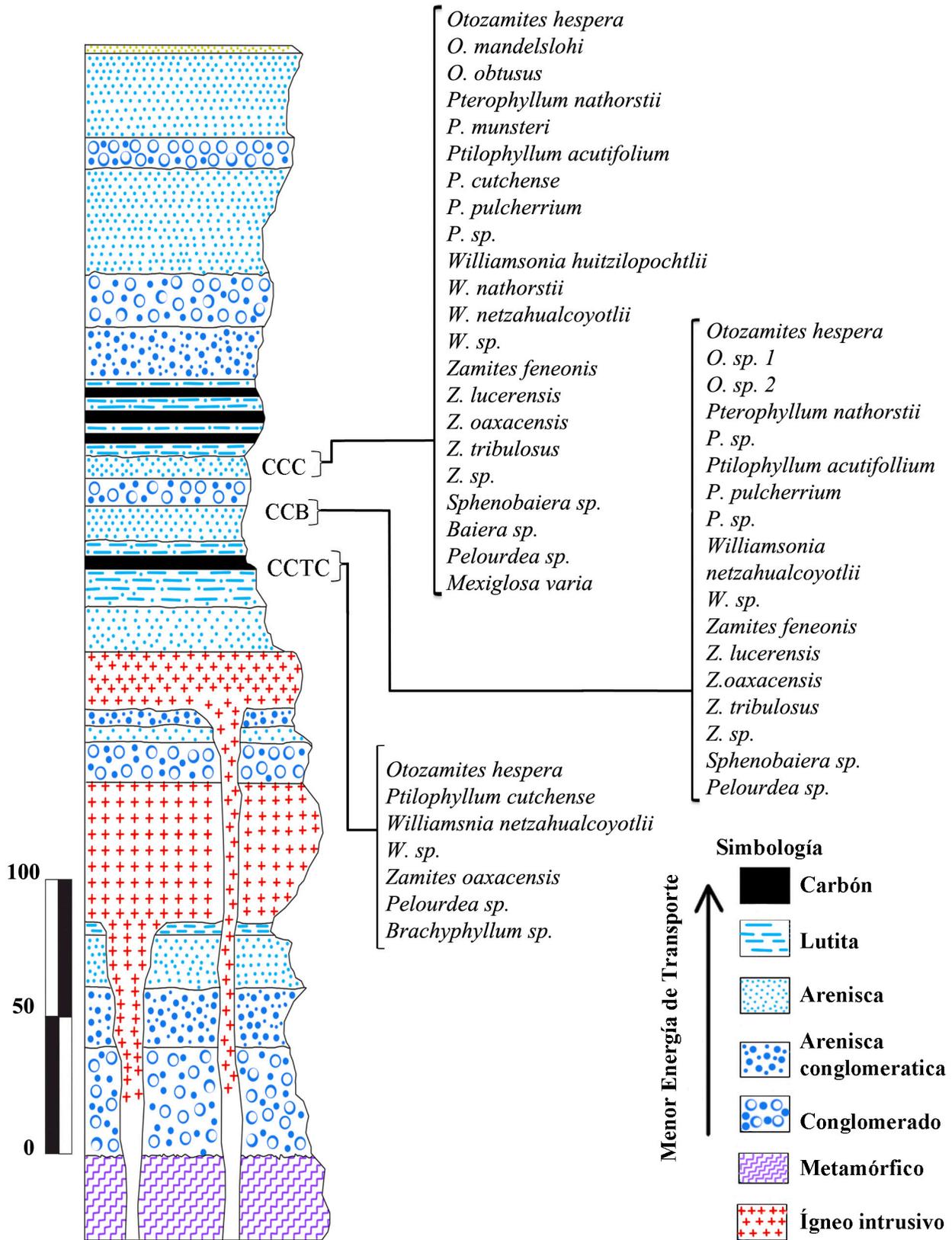


Figura 2. Columna estratigráfica de la Formación Conglomerado Cualac, se señalan con corchetes las tres localidades estudiadas. Tres Caminos (CCTC), La Barranca (CCB) y la Carretera (CCC), donde es obvia la mayor diversidad de esta última localidad.

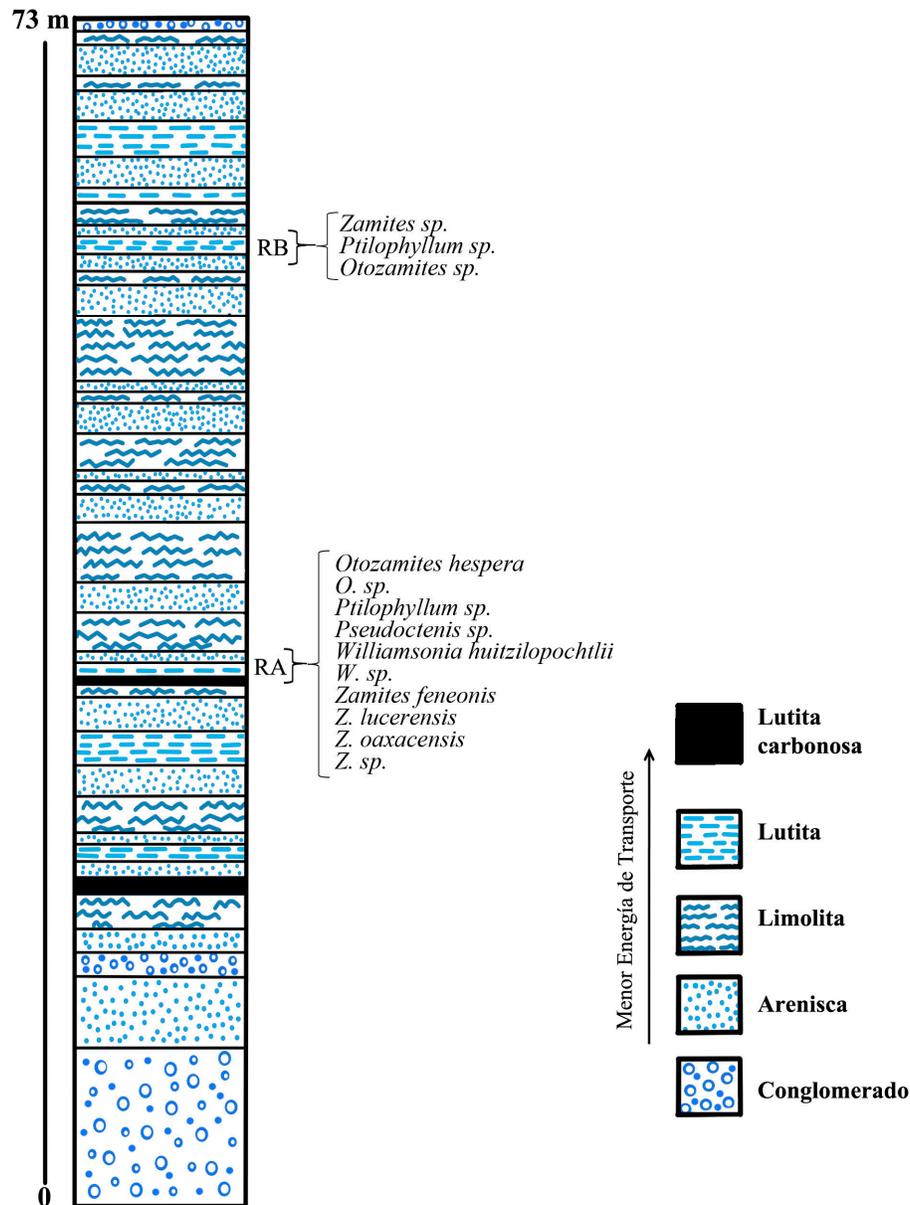


Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Rosario, se muestran las localidades estudiadas RA y RB, en la localidad A se presenta un género de Cycadal, el resto corresponde a Cycadeoidales (modificada de Aguilar, 2004).

5, 9, 10 y 16 (Figura 4) se registran Cycadeoidales, coníferas, Cicadales, además de cordaitales. Los tamaños de las pinas mejor representados son, los M1 (54 %; Tabla 4). En la localidad TzA 17°53' 0.97"N y 97° 52' 0.16W" en estratos de areniscas finas intercaladas con lutitas se registraron 10 especies de Cycadeoidales y dentro de estas, cinco corresponden a conos femeninos y masculinos. En la columna se ubican en la unidad 15 con el tamaño M2 y con 55% (Figura 4). En la localidad TzP con coordenadas 17°57' 1" N y 97°57' 28" W afloran estratos de limolita y lutita intercalados con delgados horizontes de arenisca que corresponde a la unidad 10 (Figura 4); se identificaron un total de seis especies de gimnospermas, un tipo de tronco sin identificar, y el tamaño de hoja que predomina es

Nanófila 2 con 48%, que corresponde al género abundante *Brachyphyllum*. Por último las localidades TzBA y TzBB, afloran a orillas del Río Acatlán, al SW de Tecamatlán en las coordenadas 18°4' 58.84"N y 98° 16' 25.68"W. Aquí la secuencia estratigráfica tiene un espesor de 228.27 m, y consiste de la intercalación de rocas clásticas muy diversa, que va del conglomerado fino, medio y grueso hasta lutita y limolita, pasando por arenisca fina, media y gruesa; la asociación de facies sugiere un ambiente fluvial de tipo meándrico que presentó eventos cortos y periódicos de estancamiento de agua, lo que originó pequeños cuerpos de carbón (Hernández y Rodríguez, 2012). Los fósiles fueron colectados en dos zonas, entre la unidad ocho y nueve TzBA (Figura 4) son impresiones en lutitas carbonosas de

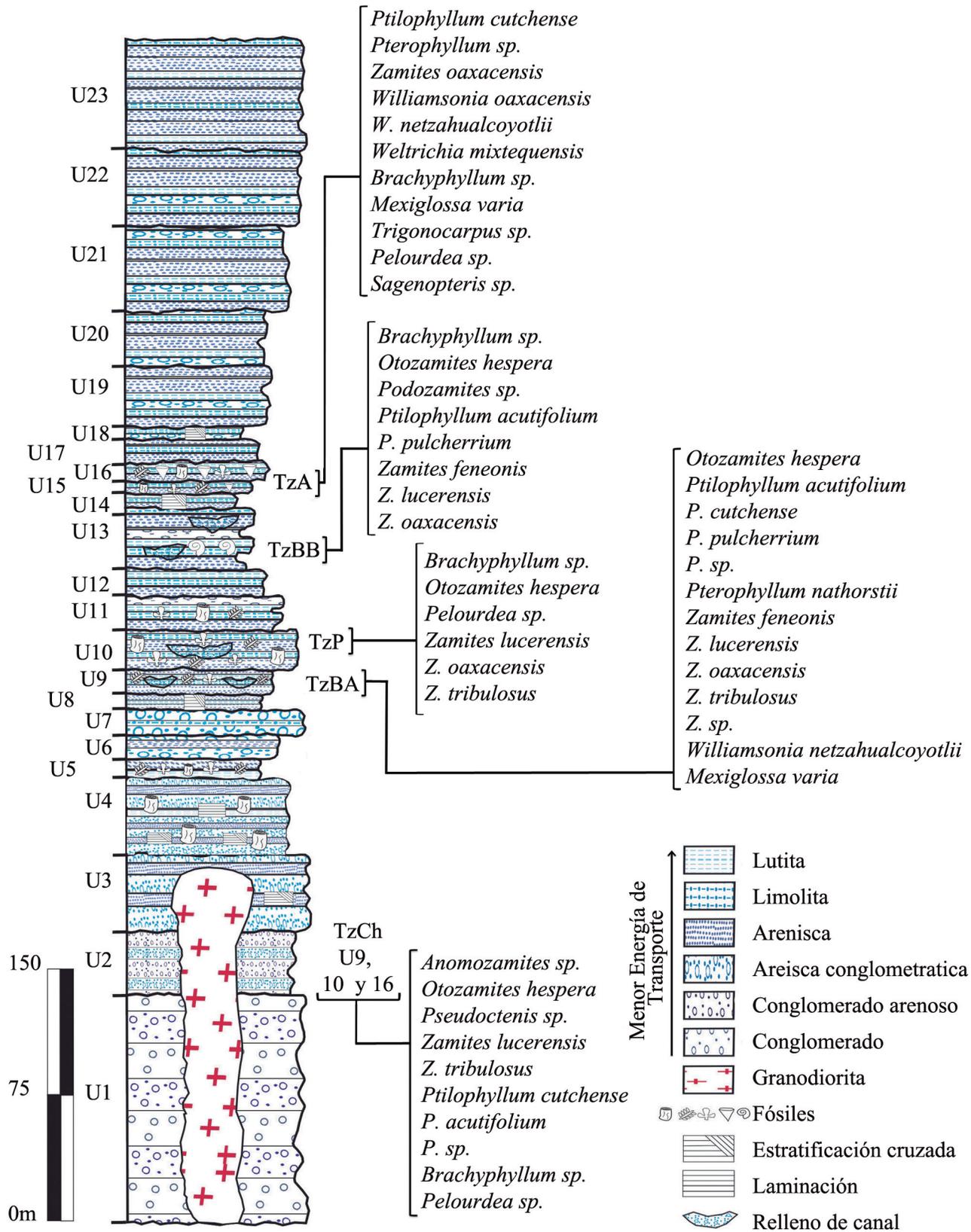


Figura 4. Columna estratigráfica de la Formación Tecmazuchil, con las localidades estudiadas, Ayuquila (TzA), Chilixtlahuaca (TzCh), Barranca de la mina (TzBA y TzBB) y por último Partideño (TzP), que es donde se registró la menor diversidad. (Modificada de Grimaldo, 2010).

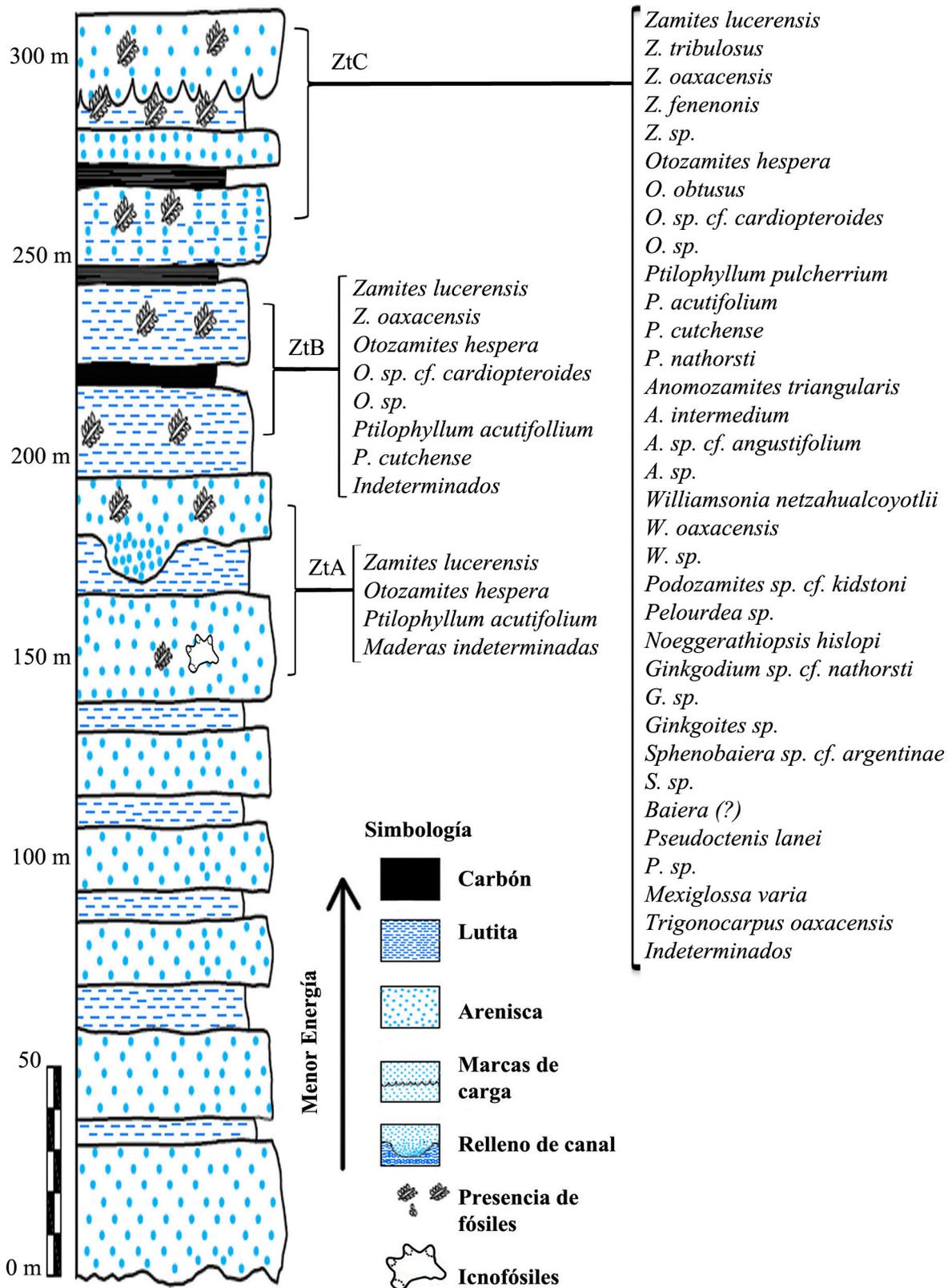


Figura 5. Columna estratigráfica de la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, localidad de río Ñumi con las zonas estudiadas ZtA, ZtB y ZtC en esta última se localiza la máxima diversidad y es donde se encuentran las Ginkgoales (Modificada de Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011).

13 especies, mientras que en las unidades 12 y 13 TzBB, el material se encontró en areniscas de grano medio con rellenos de canal y estratificación cruzada, reconociéndose ocho especies con tamaño M1 66% predominante (Figura 4).

Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada: En la Rivera del Río Numí, en el distrito de Tlaxiaco, aflora la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, la cual es considerada de edad Bajociana-Batoniana Inferior, tiene espesor de 305 m, y esta compuesta de intercalaciones de arenisca y lutita con cuerpos lenticulares de carbón; el evento de sedimentación culminó en planicies de inundación en una llanura deltaica superior, con presencia ocasional de zonas pantanosas (Erben, 1956; Carrasco-Ramírez, 1981; Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). La diversidad paleoflorística proviene de tres zonas, ZtA con tres especies, zona ZtB con siete y en la parte más alta de la columna zona ZzC con 32 especies. En esta última zona domina el género *Sphenobaiera*, y las especies raras de la Tabla 4, el tamaño que predomina es el Microfila 1 con 72% , (Figura 5).

DISCUSION

Jurásico Inferior

Hasta el momento se han identificado un total de 28 especies para la Formación Conglomerado Cualac y 28 para la Formación Rosario, incrementando los registros para estas formaciones en un 81 % y 14.28 % respectivamente. Las formaciones comparten 17 especies, 12 de Cycadeoidales, tres especies del género *Williamsonia*, y las especies *Mexiglossa varia* y *Sphenobaiera* sp. (Tabla 4). Las especies *Taeniopteris oaxacensis* Pearson y *Delevoryas* (Cicadal) y *Noeggerathiopsis hislopi* (Bunbury) Feistmantel (cordaital) presentes en la Formación Rosario son elementos raros característicos del Paleozoico, que permiten proponer que esta unidad presenta especies con alcances estratigráficos amplios adaptadas a condiciones de aridez. Se les conoce de rocas del Pérmico en el occidente de la Pangea y logran sobrevivir a los fuertes cambios climáticos y geográficos que se presentan en la Tierra como parte de la gran extinción del permo-triásico. Las especies *Otozamites hespera* Wieland y *Williamsonia netzahualcoyotli* Wieland (Figura 6 A, B) para esta edad son abundantes y de amplia distribución (se presentan en todas las formaciones). *Otozamites hespera* pudo haber sido una planta adaptada a un amplio rango de ambientes. La clase M1 es la mejor representada (Tabla 2) y de acuerdo a Ortiz *et al.* (2010) indica estrés hídrico en algunas épocas del año, lo anterior también está apoyado por la litología que corresponde a un ambiente de depósito de tipo fluvial con llanuras de inundación (Erben, 1956; Morán-Zenteno *et al.*, 1993; Jiménez-Rentería, 2004). Las inferencias paleoclimáticas realizadas para la región, la ubican en los límites de la zona tropical y árida al noroeste de la Pangea.

El Conglomerado Cualac con una columna de 404 m y tres localidades en diferentes estratos, evidencia cambios en el ambiente, que se ven representados en biofacies diferentes en cada localidad. La primera de ellas CCTC, tiene ocho especies, la segunda CCB cuenta con 17 especies y en la última, CCC hay 23 especies (Figura 2). Las localidades de esta formación comparten Cycadeoidales como *Otozamites hespera* y *Williamsonia netzahualcoyotli* (consideradas como abundantes y de amplia distribución), *Williamsonia* sp., *Zamites lucerenis* Wieland (Figura 6 C) y la conífera *Pelourdea* sp. En la localidad CCTC, predomina la arenisca gruesa, nódulos de hierro y estratificación cruzada lo que permite proponer un ambiente fluvial con lluvias estacionales. En esta localidad *Brachyphyllum* puede sugerir condiciones termófilas y climas subtropicales húmedos a tropicales como en Europa y Asia (Vakhrameev, 1987), o cálidos de acuerdo con Van Konijnenburg-Van Cittert (2008); su área foliar corresponde a la nanófila 2 (Tabla 2) y para esta localidad representa el 88%, de acuerdo a su área foliar y poca diversidad, se propone como una zona de elevada temperatura y estrés hídrico.

La localidad CCB (Figura 2), se caracteriza por presentar estratos de lutita carbonosa intercalados con carbón bituminoso de espesores de hasta 7 m, en donde se colectó *Ptillophyllum acutifolium* Morris y *Zamites oaxacensis* Wieland (Figura 6 D), ambas son especies comunes. Las especies características de esta unidad son *Baiera* sp. y *Zamites diquiyui* Wieland (rara), el resto de las Cycadeoidales pertenecen a microcycadeoidales con un gradiente de 0 a 13 (Tabla 1) y *Baiera* sp., con un gradiente de 78. Según los datos de Rees *et al.* (2000) las especies antes mencionadas no podrían haber coexistido, ya que para ese momento el estado de Guerrero se encontraba aproximadamente a 8.2° de latitud norte y la distribución de *Baiera* se reporta por arriba de los 52.9°; una explicación es la posibilidad de que hubiese en la localidad mexicana topografía muy accidentada con zonas altas que permitiera temperaturas más templadas que es donde este género se ha registrado. El tamaño de la lámina foliar predominante en CCB es M1 con 65% y se registran las categorías restantes hasta notofila con un porcentaje 9%. La información de los fósiles aunado a la presencia de carbón bituminoso y filicales (Martínez *et al.*, 2012) indica zonas de inundación en donde se desarrollaron “pantanos” y predominó un clima tropical o subtropical, que proveían a la región con un aporte mayor de humedad que favoreció el aumento de tamaño de la lámina foliar, la desaparición del género *Brachyphyllum* y la dominancia de las Cycadeoidales.

Por último la localidad CCC se sitúa a los 246 m, y presenta mayor diversidad (23 especies); los estratos de esta localidad corresponden a arenisca de grano

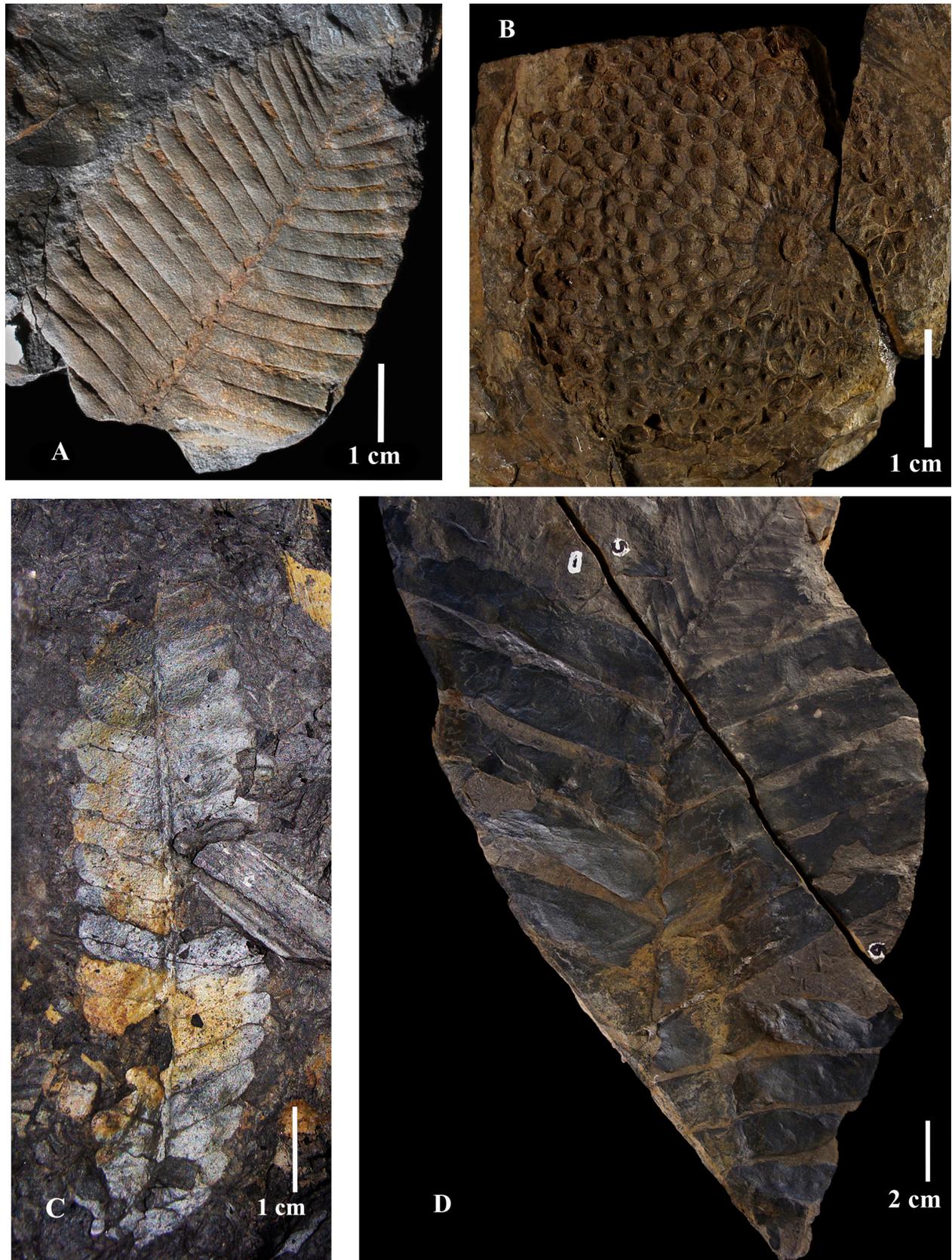


Figura 6. Se ilustran las especies abundantes y ampliamente distribuidas A) impronta de *Otozamites hespera*; B) como incompleta de *Williamsonia netzahualcoyotlii*; C) Fronda de la especie *Zamites lucerensis* y D) *Zamites oaxacensis*.

fino intercalados con lutita. Son características de esta localidad nueve especies, seis del género *Otozamites*, dos de *Pterophyllum* y una de *Pelourdea* Seward. Ash en su trabajo sobre *P. poleoensis* (1987) propone que era una planta pequeña, probablemente herbácea que vivió cercana a planicies de inundación y que sus tallos quedaron in situ después de perder sus hojas. *Sphenobaiera* Florin (Figura 7 A) es común en esta localidad, el ambiente de crecimiento de este género apoya la presencia de cuerpos cercanos de agua (Vakhrameev, 1987). En esta localidad, la diversidad es mayor y la abundancia disminuye, siete especies son raras (Tabla 4), la energía en el ambiente fue de baja intensidad, el depósito ocurrió en abanicos fluviales en cuyo entorno y temporadas de máxima precipitación se formaron llanuras de inundación, con variaciones locales por topografía. La diversidad aparentemente podría estar relacionada con las diferentes condiciones ambientales de cada localidad, estas permitieron la presencia de *Noeggerathiopsis*, un género relicto del Paleozoico. Los cambios a lo largo de la columna probablemente estuvieron relacionados con la formación de sinclinales como el de la carbonera en Guerrero (Corona Esquivel, 1983) y fallas que estuvieron en un proceso de subsidencia continuo y explica el espesor de la formación, estos eventos fueron previos a la apertura del Golfo de México. Morán-Zenteno *et al.* (1993) comentan que la litología de esta formación sugiere que corresponde a la facie proximal de un cono aluvial en una región de fuerte relieve el cual aparentemente se formó durante la extensión del rift.

Jurásico Medio

La apertura del Golfo de México se inició con el movimiento tectónico por la separación de Pangea como resultado de la creación de un rift en la parte sur de México. En una etapa inicial se originó un ambiente continental con influencia de corrientes fluviales en un terreno abrupto, sujeto a una subsidencia continua (Padilla 2007; Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). Las formaciones jurásicas del Terreno Mixteco se formaron durante estos eventos, lo que provocó una fuerte influencia en la diversidad vegetal del mismo. Durante el Jurásico Medio se depositaron tres formaciones la Otlaltepec con 23 especies, Tecmazuchil (Tz) con 34 y la Zorrillo-Taberna (Zt) indiferenciada con 36, en esta última el aporte de registros es de 90%. Las formaciones Otlaltepec y Tz comparten 17 especies del total de las especies reportadas (Tabla 4), Otlaltepec y Zt tienen 13 especies iguales y Tz con Zt comparten 23 especies, lo que indica que son diferentes taxonómica y fisonómicamente. Otlaltepec tiene el 45% de hojas con una lamina foliar M1, mientras que el 54% de las pinas colectadas en la Formación Tecmazuchil presentan este tamaño, y el porcentaje de esta categoría corresponde al 72% en la formación Zt. La presencia de carbón es importante en

Zt donde existen varias capas con espesores de hasta dos metros que representan ciclos, lo que indica periodos variables de humedad a diferencia de las Formaciones Otlaltepec y Tz donde se depositaron uno o dos estratos de carbón y los más gruesos tienen un espesor de 30 cm.

En la Formación Otlaltepec como se observa en la Figura 4 el miembro inferior que es donde existe la mayor riqueza, se registran 13 especies raras y dentro de estas destacan una cordaital y tres especies de *Brachyphyllum* que es un género común; la litología indica que el miembro inferior se originó en un ambiente proximal de abanicos aluviales en cuyo entorno se desarrolló abundante vegetación que posteriormente formó estratos de carbón. De acuerdo con las características litológicas del miembro superior, se puede inferir un aumento en la intensidad de la corriente y en el volumen del agua, ocasionado por una mayor precipitación pluvial (Cruz, 2012).

Este miembro se encuentra dominado por facies Gm, Gt, principalmente por St, y se relaciona con la formación de barras, las cuales al migrar, generaron la estratificación cruzada que se puede visualizar en varios estratos de la unidad (Cruz, 2012). La Formación Tecmazuchil es extensa, pues cubre desde Tecmatlán Puebla, hasta Cieneguillas, Oaxaca. Se pueden observar a lo largo de la columna como cambiaron las facies, biofacies y fisonomía de las plantas. En la figura 4, las Unidades 5 y 9, 10 y 16 corresponden a la localidad TzCh donde se registra *Pseudoctenis* sp., una cicadal rara que únicamente se presenta en esta unidad, representa una reminiscencia del paleozoico. La diversidad es baja 11 especies, abundan las frondas y conos femeninos de Cycadeoidales y en la parte superior U16, *Pelourdea* y la Caytonial *Sagenopteris* sp. En esta localidad predomina el área foliar de M1 54% depositada en abanicos aluviales y facies meándricas. Las unidades ocho y nueve representan a la localidad TzBA con 13 especie (Figura 4) donde se registraron impresiones en limos y lutitas carbonosas y conos de *Williamsonia netzahualcoyotlii* en los límites con las capas de carbón; el ambiente sedimentario propuesto es un sistema fluvial de tipo meándrico, que presentó estancamientos de agua lo que originó el carbón. Las unidades 12 y 13 corresponden también a la localidad TzBB con una diversidad menor de ocho especies, donde el género *Brachyphyllum* es el común y se presenta el género *Podozamites*, elemento raro (Figura 7 B); el área foliar dominante es MI con 66%. La siguiente localidad TzP con seis especies caracteriza a la unidad 10, donde *Brachyphyllum* sp. es común y el área foliar dominante es N2 con 48%, se interpreta que a lo largo de estas unidades la temperatura se incrementó y la precipitación fue estacional, como se observa en los cambios de litología (Figura 4). Por último la Unidad 15 corresponde a la localidad de TZA, donde la diversidad se incrementa a nueve especies, cinco de ellas corresponden

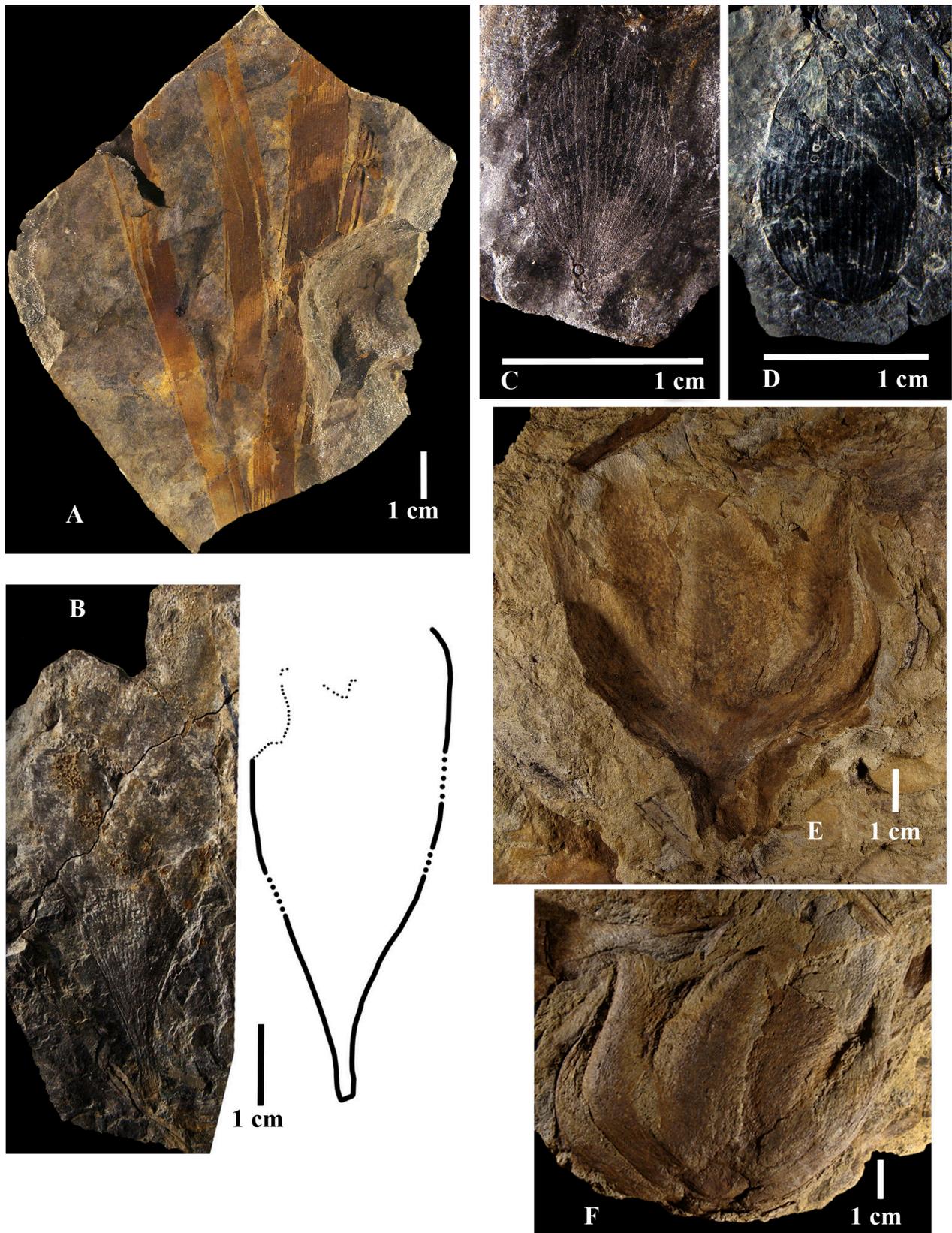


Figura 7. Se muestran las especies raras A) Hoja incompleta *Sphenobaiera* sp. S se observan los segmentos de incisión media; B) *Podozamites* sp.; C y D) *Weltrichia mixtequensis*, parte superior negativo, E) *Ginkgodium* sp. cf. *nathorstii*, a la derecha se muestra el contorno del ejemplar y F) *Podozamites* sp. cf. *kidstoni*.

a conos de Cycadeoidales, dos masculinos *Weltrichia microdigitata* (Delevoryas, 1991) y *W. mixtequensis* Silva-Pineda *et al.* (2011) (Figura 7 C y D) y tres a conos femeninos *Williamsonia oaxacensis*, *W. oligosperma*, Delevoryas; *W. netzahualcoyotlii* y la especie *Mexiglossa varia* entre otras (Tabla 4).

La Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada presenta una asociación de facies que permiten proponer que en sus inicios se formó un ambiente fluvial de tipo meándrico, el cual posteriormente evolucionó a uno de tipo deltaico (llanura superior) con zonas pantanosas en su proximidad (Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). Las Cycadeoidales fue el orden más diverso (20 especies), las especies *Zamites lucerensis* y *Otozamites hespera* las abundantes, mientras que *Anomozamites triangularis* (Nathorst) Pott y McLoughlin, *A. sp. cf. intermedium* Antevs y *Zamites sp.* son considerados elementos raros. El orden Ginkgoales presentó seis especies, donde *Ginkgodium sp. cf. nathorstii* Yokoyama (Figura 7, E), *Ginkgoites*, *Baiera sp.* y *Sphenobaiera sp. cf. argentinae* (Kurtz) Frenguelli son escasas y *Ginkgodium sp.* frecuente. Las coniferales son representadas por *Podozamites sp. cf. kidstonii* Etheridge (rara) (Figura 7, F). Ejemplares en posición incierta como *Mexiglossa varia* es común mientras que *Trigonocarpus oaxacensis* Wieland se considera frecuente. Al igual que las Formaciones Conglomerado Cualac y Rosario, Zorrillo-Taberna indiferenciada presenta especies de Cicadales, Cordaitales y Caytoniales.

Se registran 14 especies de Cycadeoidales de área foliar pequeña (M1 y N2) y representan el 75% del total; el resto de las especies presentaron áreas foliares mayores (M2, M3 y Notófila) y correspondieron al 25% de los ejemplares. En las tres zonas la (Figura 6) dominancia del área foliar mencionada se mantuvo constante. Se identificaron tres comunidades, autóctona, parautóctona y alóctona de acuerdo con su fragmentación, área foliar y abundancia, que a su vez fueron relacionadas con la energía del ambiente sedimentario inferida a partir de las facies (Spicer, 1981; 1989; Ferguson, 1985; Greenwood, 1991; Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso, 2009; Ortiz *et al.*, 2010; Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). La comunidad autóctona fue favorecida por condiciones donde el recurso hídrico favoreció su desarrollo; sin embargo, los ejemplares parautóctonos (*Zamites lucerensis*, *Otozamites hespera*, *Zamites tribulosus* y cuatro especies del género *Anomozamites*, entre otros) muestran signos de haber estado sujetos a condiciones de estrés hídrico y/o déficit de nutrientes (Pott y McLoughlin 2009). Para el caso de la comunidad alóctona se dificultó proponer las condiciones hídricas, ya que estos ejemplares son poco abundantes y fragmentados (Tabla 4), por ejemplo están las Ginkgoales y coniferales, los primeros han sido considerados de climas fríos (Rees *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2005), lo que

permite inferir la existencia de relieve alto y estaciones con éste clima. Sin embargo Moran-Zenteno *et al.* (1993, Figura 6) no consideran elevaciones. En general el clima en la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada fue muy semejante a semicálido-subhúmedo y posiblemente con lluvias en verano (Lozano-Carmona *et al.*, 2011).

CONCLUSIONES

La diversidad de gimnospermas del Terreno Mixteco se incrementó, de las 24 especies del Jurásico Inferior a 46 especies en el Jurásico Medio.

Se reporta la presencia de Coniferales de los géneros, *Brachyphylum*, que aumenta su diversidad y distribución para el Jurásico Medio. *Elatocladus* y *Podozamites* se distribuyen para el Jurásico en el estado de Oaxaca.

Se reporta por primera vez la presencia de Ginkgoales para el Jurásico en el Terreno Mixteco, lo que indica que en las localidades de estudio existió la presencia de elevaciones que permitieron zonas con clima templado.

Las Formaciones Rosario, Conglomerado Cualac y Zorrillo-Taberna indiferenciada presentan especies con alcances estratigráficos amplios, lo que demuestra una gran capacidad de adaptación a estas a nuevas condiciones ambientales que caracterizaron los climas del Jurásico Medio en el Terreno Mixteco.

Durante el Jurásico Inferior y Medio existieron ambientes y climas diferentes, que afectaron la fisonomía de las comunidades, favoreciendo la preservación de un mayor número de especies en las formaciones Tecamazuchitl y Zorrillo-Taberna indiferenciada, con variaciones en el área foliar; el modelo que explica mejor estos cambios es el que se basa en el carácter cuantitativo del área foliar.

El depósito clástico ocurrió a lo largo de un sistema de fosas, originado en la fase de extensión (rift) que precedió a la apertura del Golfo de México en el Jurásico Medio. Existieron ambientes de tipo fluvial, que en temporadas de máxima precipitación pluvial formaron llanuras de inundación; con facies originadas por canales anastomosados, lagos y pantanos, en cuyo entorno se desarrolló una flora dominada por elementos microfilos en un clima predominantemente seco y cálido.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de los proyectos CONACYT 103773, PAPIIT IN106010 DGAPA, UNAM. A los siguientes estudiantes por su apoyo en campo y laboratorio Arturo Domínguez Flores, I Danae Guerrero

Arévalo, Daniel O. Martínez Paniagua, Elizabeth Ortega Chávez, Francisco Ruiz Gonzáles, Germán Corro Ortiz, Juan R. Grimaldo Avalos, Hansel A. Mercado Millán, Irán Grajeda Cruz, Marlene Rodríguez C., Miguel A. Flores Barragán, Miguel A. Cruz Cruz, Rosa M. Hernández Vulpes, y Sebastián Tercero Vargas.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilar A.F., 2004, Plantas jurásicas de la región noroccidental de Oaxaca (Formaciones Rosario y Cualac): Implicaciones Paleobiogeográficas., Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 144.
- Aguilera, J.G., Ordóñez, E., y Buelna, N.J., 1896, Bosquejo geológico de México: Boletín del Instituto Geológico de México, 4-6, 1-267.
- Ash, S.R., (1987), The Upper Triassic red bed flora of the Colorado Plateau, Western United States: Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science, 22, 95-105.
- Birkinbine, J.L.W., 1911, Exploration of certain iron ore and deposits in the state of Oaxaca, Mexico: Institute of Mining and Metallurgical Engineers, (41), 166-188.
- Burckhardt, Ch., 1927, Cefalópodos del Jurásico Medio de Oaxaca y Guerrero: Boletín del Instituto Geológico Mexicano, 47(108), 22-34.
- Campa, M.F., y Coney, P., 1983, Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distributions in Mexico: Canadian Journal of Earth Sciences, (20), 1040-1051.
- Carrasco-Ramírez, R., 1981, Geología del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de maestría, 105pp.
- Corona-Esquivel, R., 1983, Estratigrafía de la región de Olinálá-Tecocoyunca, noreste del Estado de Guerrero: Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 5(1), 17-24.
- Corro-Ortiz, G., y Ruiz-González, F., 2011, Análisis estratigráfico de las secuencias jurásicas de la región de Tlaxiaco, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de Licenciatura, 75pp.
- Cruz-Cruz, M.A., 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia Jurásica de la región de Santo Domingo Tianguistengo, Oaxaca, Santa Cruz Nuevo Puebla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de Licenciatura, 59pp.
- Delevoryas, T., 1966, Huntingfossil plants in Mexico: Discovery (Connecticut), 2(1), 7-13.
- Delevoryas, T., 1968, Jurassic Paleobotany in Oaxaca: Geological Society of America, Guidebook for the 1968. Annual Meetings, México City, 7, 10-14.
- Delevoryas, T., 1969, Glossopterid leaves from the Middle Jurassic of Oaxaca, Mexico: Science, 165, 895-896.
- Delevoryas T., and Gould, R.E., 1971, an unusual fructification from the Jurassic of Oaxaca, México: American Journal Botany 58(7), 616-620.
- Delevoryas, T., Gould, R.E., 1973, Investigations of North American cycadeoids; Williamsonia cones from the Jurassic of Oaxaca, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 15, 27-42.
- Delevoryas, T., y Person, C., P., 1975, Mexiglossa varia gen. et sp.nov.: a new genus of glossopteroid leaves from the Middle Jurassic of Oaxaca, Mexico: Paleontographica AA, 154, 114-120.
- Delevoryas, T., 1991, Investigation of North American cycadeoids: Weltrichia and Williamsonia from the Jurassic of Oaxaca, Mexico: American Journal of Botany 78, 177-182.
- Dobruskina, I.A., 1987, Phytogeography of Eurasian during the early Triassic: Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology, 58, 75-86.
- Erben, H.K., 1956, El Jurásico Medio y el Calloviano de México (resumen), en Congreso Geológico Internacional.; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Monografía, 140pp.
- Felix, J., & Lenk, H., 1899, Beiträge Beiträge zur geologie und Paläontologie der Republik Mexiko, pt.2: Schweizerbart'sche Verl., Stuttgart.
- Ferguson, D.K., 1985, The origin of leaf-assemblages-new light on an old problem: Review of Palaeobotany and Palynology, 46 (1/2), 117-88.
- Grajeda, C.L., Velasco-de León, M.P., Cruz, C. M, A, y Arellano, J., 2011, Gimnospermas y ambiente de la formación Otlaltepec del Jurásico Medio, en los límites de Puebla y Oaxaca (resumen), en XII Congreso Nacional de Paleontología, Edificio Carolino, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: Puebla de los Ángeles, México, Sociedad Mexicana de Paleontología, A. C., Libro de Resúmenes, 70pp.
- Greenwood D.R., 1991, The taphonomy of plant macrofossils, In Donovan, S.K. (ed.), Fossilization: The Processes of Taphonomy: New York, Columbia University Press, 141-169.
- Grimaldo, A.J.R., 2010, Análisis estratigráfico de las secciones jurásicas de la región de Ayuquila-Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de Licenciatura, 103pp.
- Guzmán, E.J., 1950, Geología del Noroeste de Guerrero: Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, Boletín, 2, 95-56.
- Guatame, C. L., y Sarmiento G., 2004, Interpretación del ambiente sedimentario de los carbones de la Formación Guaduas en el sinclinal Checua-Lenguazaque a partir del análisis petrográfico: Geología colombiana, Bogotá, 29, 41-58.

- Hernández, V. R.M., y Rodríguez, C.M., 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia jurásica de la región de Tecocoyunca Tecomatlan, Puebla. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de Licenciatura, 120pp.
- Jiménez-Rentería, R.J., y Rueda-Gaxiola, J., 2002, Reestructuración formal de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (sensu Jorge Jiménez Rentería), con base en el estudio palinoestratigráfico de las Formaciones Conglomerado Prieto y Conglomerado Cualac de la cañada de Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca: Unión Geofísica Mexicana, GEOS 39.
- Jiménez-Rentería, R.J., 2004, Estudio palinoestratigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico) en la barranca Rosario Nuevo, región de Tezoatlán al noroeste del estado de Oaxaca. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, Tesis de Licenciatura, 102pp.
- Knoll, A.H., 1984, Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants, in Nitecki, M. (ed.), *Extinctions*: Chicago, Illinois, University of Chicago Press, 21-68.
- Lozano-Carmona, D.E., M. P., Velasco de León, F. J., Ruiz-González, M.G., Corro-Ortiz y A. Silva-Pineda, 2011, Actualización paleoflorística-estratigráfica y su relación paleoclimática de la Localidad Río Numí, del Jurásico Medio de Tlaxiaco, Oaxaca, México. en XII Congreso Nacional de Paleontología, Edificio Carolino, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla de los Ángeles, México, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C., Libro de Resúmenes, 70pp.
- Luna-Reyes, M., Llorente-Bousquets, J., Martínez, L., Vargas-Fernández, I., 2010, Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera. Papilionidae) de Cañón de Lobos, Yautepac, Morelos, México: Revista mexicana de la biodiversidad, 81, 315-342.
- Maldonado-Koerdell, M., 1948, Notas sobre las plantas fósiles del Rético de Ayuquila (Huajuapán de León), Oaxaca: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 13, 61-68.
- Maldonado-Koerdell, M., 1950, Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas: Universidad Nacional Autónoma de México. Boletín del Instituto de Geología, 55, 1-72.
- Mancuso, A.C., 2009, Taphonomic analysis in lacustrine environments: Two different contexts for Triassic lake paleofloras from Western Gondwana Argentina: *Sedimentary Geology* 222, 149-159.
- Mancuso, A.C., y C.A., Marsicano, 2008, Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, Central-Western Argentina): *Palaios*, 23(8), 535-547.
- Martínez, M.P.C., M. P., Velasco-de León, A., Silva-Pineda, S., Lozano-García, y U, Villanueva Amadoz, 2012, Reporte preliminar: presencia de micro y macrofósiles de Filicales, Conglomerado Cualac, Guerrero, en VI Jornadas Paleontológicas y I Simposio de Paleontología en el sureste de México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Libro de Resúmenes.
- Meneses, R.J.J., 2001, Tectonic evolution of the Ixtapa Graben, an example of a strike-slip basin of southeastern Mexico: Implications for regional petroleum systems; in C. Bartolini, R. T. Buffler, and A. Cantú-Chapa, (eds.), *Mesozoic and Cenozoic evolution of the western Gulf of Mexico Basin: tectonics, sedimentary basins and petroleum systems*: American Association of Petroleum Geologists Memoir, 75, 183-216.
- Meyen, S., 1987, *Fundamentals of paleobotany*, Geological Institute USSR: Academy of Science. Moscú. Chapman and Hall.
- Miall, A. D., 1977, A review of the braided-river depositional environment: *Earth-Science Review*, 13, 1-62.
- Morán-Zenteno, D, J., C.I., Caballero Miranda, G., Silva Romo, B., Ortega Guerrero, E., González Torres, 1993, Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca Terrane southern México: *Geofísica Internacional*, 32, 453-473.
- Niklas, K.J., B.H., Tiffney, and A.H., Knoll, 1985, Patterns in vascular land plant diversification: an analysis at the species level, In Valentine, J.W. (ed.), *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution*: Princeton, N Jersey, Princeton University Press, 97-128.
- Ortega-Guerrero, B., 1994, Paleomagnetismo y geología de las unidades clásticas mesozoicas del área de Totoltepec-Ixcaquixtla, Estados de Puebla y Oaxaca, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de maestría, 155pp.
- Ortiz-Martínez, E.L., Velasco de León M.P. y Salgado Ugarte I.H., 2010, Área foliar en gimnospermas fósiles, del Jurásico de Oaxaca y su relación con el clima (resumen), en Simposio Argentino Jurásico y sus límites, Bahía Blanca, Argentina, Libro de Resúmenes, 21.
- Padilla y Sanchez, R.J., 1982, Geologic evolution of the Sierra Madre Oriental between Linares, Concepcion del Oro, Saltillo, and Monterrey, Mexico: The University of Texas at Austin, Ph.D. Dissertation, 217.
- Padilla, S.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, 19-42.
- Pérez-Ibargüengoitia, J.M., Hokuto-Castillo, De Cserna, Z., 1965, Reconocimiento geológico del área de Petlalcingo-Santa Cruz, Municipio de Acatlán, Estado de Puebla: *Paleontología Mexicana*, 21, 5-22.
- Person, C.P., Delevoryas, T., 1982, The Middle Jurassic flora of Oaxaca, Mexico: *Palaeontographica B*, 180, 82-119.
- Person, C.P., 1976, The Middle Jurassic Flora of Oaxaca, México, Universidad de Texas at Austin, Tesis de Doctorado, 220pp.
- Pott C., y S., McLoughlin, 2009, Bennettitalean foliage in the Rhaetian-Bajocian (latest Triassic-Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden: Review of Palaeobotany and Palynology, 158, 117-166.

- Ramírez-Ramírez, C., 1992, Pre-Mesozoic geology of Huizachal-Peregrina anticlinorium, Ciudad Victoria, Tamaulipas and adjacent parts of eastern Mexico: Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin, 176.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., y Valdes, P., 2000, Jurassic Phytogeography and climates; New data and model comparisons, in Huber, B.T. Macleod, K.G. Wing, S.L. (eds.), Warm Climates in earth history: Cambridge University Press, *Journal of Geology* 110, 1-31.
- Rees, P.M., 2002, Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction: *Geology*, 30, 827-830.
- Rees, P.M., 2012, Paleobotanist group, Jurassic Late-Jurassic Early, region North America, paleoenvironment terrestrial: Paleobiology database.
- Salas, G.P., 1949, Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca: *Boletín Asociación geólogos petroleros*, 1, 79-159.
- Silva-Pineda, A., 1969, Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Puebla: *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, 27(1), 1-76.
- Silva-Pineda, A., 1970, Plantas fósiles del Jurásico Medio de la región de Tezoatlán, Oaxaca: *Sociedad Geológica Mexicana*, Libro Guía México-Oaxaca, 129-143.
- Silva-Pineda, A., 1978, Paleobotánica del Jurásico de México: *Paleontología Mexicana*, Instituto de Geología, 44, 1-16.
- 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*, Instituto de Geología, 49, 103.
- Silva-Pineda, A., y S., González-Gallardo, 1988, Algunas Bennettitales (Cycadophyta) y coniferales (Coniferophyta) del Jurásico Medio del área de Cualac, Guerrero: *Instituto de Geología Revista*, 7(2), 244-248.
- Silva-Pineda, A., 1990, Flora fósil de la región de Chalcatongo en el sureste del estado de Oaxaca: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2, 7-15.
- Silva-Pineda, A., y G., Arrambary R., 1990., Flora jurásica de San Andrés Yutatío en el noroeste de Oaxaca: *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 49, 57-61.
- Silva-Pineda, A., y P., Velasco de León, 2006, Estudio tafonómico de plantas jurásicas de tres localidades de Oaxaca, en *Memorias del X Congreso Nacional de Paleontología y libreta guía de excursión a Tepexi de Rodríguez*, Puebla, Publicación especial 5.
- Silva Pineda, A., Velasco de León, P., Arellano Gil, J., Grimaldo Avalos, J.R., 2011, Una Nueva especie de Weltrichia del Jurásico Medio de la Formación Tecamazúchil, Oaxaca, México: *Geobios*, 44, 519-525.
- Spicer, R.A., 1981, The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England: US Geological Survey, Professional Paper, 1143, 1-77.
- Spicer, R.A., 1989, The formation and interpretation of plant fossil assemblages: *Advances in Botanical Research*, 16, 96-191.
- Vakhrameev, V.A., 1987, Climates and the distribution of some gymnosperms in Asia during the Jurassic and Cretaceous: Review of Palaeobotany and Palynology, 51, 205-212.
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., 2008, The Jurassic fossil plant record of the UK area. *Proceedings of the Geologists Association*, 119, 59-72.
- Velasco-de León, M.P., A., Silva Pineda y D., Flores-Camargo, 2007, La presencia de Brachyphyllum? en la Formación Tecamazúchil del Jurásico Medio de México, en III Simposio Argentino Jurásico y sus límites, Libro de Resúmenes. Mendoza, Argentina
- Velasco-de León, M.P., y Flores-Barragán, M.A., 2012, Estudio taxonómico del registro fósil de gimnospermas, en la formación Otlaltepec, Puebla y comparación con otras Formaciones del Jurásico, en VI Jornadas Paleontológicas y I Simposio de paleontología en el sureste de México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México Libro de Resúmenes.
- Walter, H., 1985, Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere (3rd ed.) New York, Springer-Verlag, 318pp.
- Wang, Y., Guignard, G., Thévenard, F., Dilcher, D., Barale, G., Mosbrugger, V., Yang X., y Mei, S., 2005, Cuticular anatomy of *Sphenobaiera huangii* (Ginkgoales) from the Lower Jurassic of Hubei, China: *American Journal of Botany*, 92(4), 709-721.
- Wieland, G.R., 1914-1916, La Flora Liásica de la Mixteca Alta: *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31, 1-165.
- Willis, K.J., y J.C., McElwain., 2002, The evolution of plants: Oxford, 152-155.
- Zambrano-García, A., y R., Weber, 1985, Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la taflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora), in R. Weber (Ed.). III Congreso Latinoamericano Paleont. México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología, *Memorias*, México, D.F., 153-163.
- Ziegler, A.M., Rees, P.M., Rowley, D.B., Bekker, A., Qink Li, y Hulver, M.L., 1996, Mesozoic assembly of Asia: constrains from the fossils flora, tectonics and paleomagnetism, en Yin, A., y Harrison, M., (eds.), *The tectonic Evolution of Asia*: Cambridge, Cambridge University Press.