# PARTICIPACIÓN DE LA DRA. GLORIA ALENCÁSTER YBARRA EN CHIAPAS Y SU REPERCUSIÓN PARA EL DESARROLLO DE LA PALEONTOLOGÍA EN EL ESTADO

Manuel Javier Avendaño-Gil<sup>1</sup>, Gerardo J. Cartas<sup>2</sup>, Silvia Ramos-Hernández<sup>3</sup>, Froilán Esquinca-Cano<sup>4</sup> y Marco Antonio Coutiño-José<sup>5</sup>

## RESUMEN

En el desarrollo y consolidación de la actividad paleontológica en el estado de Chiapas se han conjugado varios actores y circunstancias que se gestaron hace 69 años y a nuestra estimada Dra. Gloria Alencáster los acontecimientos la situaron en una posición interesante y que posteriormente lo interpretamos como clave en este acontecer pues, fue un vinculo entre los primeros estudiosos del pasado remoto de Chiapas como lo fue Federico K. Müllerried (1891-1955) los pioneros en el estudios de la naturaleza actual de Chiapas como Don Miguel Álvarez del Toro (1917 – 1996) y las actuales generaciones

Palabras clave: Paleontología, fósil, rudista.

#### ABSTRACT

In the development and consolidation of the paleontological activity in the state of chiapas, it has combined several actors and circumstances that were conceived 69 years ago, and to our esteemed Dr. Gloria Alencáster, events placed her in a interesting position that we interpreted as a key to this event, because it was a link between the first scholars of the remote past of Chiapas as Federico K. Müllerried (1891-1955) and the pioneers in the recent nature studies of Chiapas as Miguel Alvarez del Toro (1917 – 1996) and the present generations.

Key words: Chiapas. Palaeontology, fossil, rudist.

El estado de Chiapas ofrece un atractivo muy especial ya sea cultural, representado por la riqueza de sus diversas etnias y sus múltiples manifestaciones o bien por sus exuberantes recursos naturales que atrae a personas con sensibilidad peculiar, lo que aconteció a nuestra apreciada Dra. Gloria Alencáster Ybarra que, desde sus primeros estudios profesionales fue atraída por las relaciones de parasitismo entre helmintos y aves que habían sido colectadas por el Dr. Miguel Álvarez del Toro, naturalista por excelencia que suministró especímenes biológicos de Chiapas a varias instituciones nacionales e internacionales además de ser el protagonista del reconocimiento general del zoológico que lleva su nombre (ZooMAT) y, no sería la última vez que la Dra. Alencáster sabría de él.

Este fue quizás el primer encuentro con natura de Chiapas de la Dra. Alencáster y fueron los caminos de la

1. Investigador de la Coordinación Técnica de Investigación. SEMAHN. Email: javierdchiapas@hotmail.com

2. Curador General de Exhibición de Fauna Silvestre. SEMAHN. Email: gerardo\_cartas@yahoo.com.mx

3. Coordinadora de la Escuela de Ciencias de la Tierra, UNICACH. Email: silviaramosh@gmail.com

4. Coordinador Técnico de Investigación, SEMAHN. Email: soconusco@hotmail.com

5. Director del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera". SEMAHN. Email: coutinojma@hotmail.com

vida que la pondrían en contacto con otro gran investigador del recurso paleontológico de Chiapas, el Dr. Federico K. Müllerried quien se dedicó por más de 25 años al estudio de la geodiversidad de Chiapas (Müllerried 1982) y en particular de los bivalvos extintos comúnmente conocidos como rudistas.

Los rudistas serían para la Dra. Alencáster su principal contacto con Chiapas, como lo pueden atestiguar sus diversas publicaciones al respecto, pero consistiría en una relación a "distancia" pues sus investigaciones se realizaron principalmente en las instalaciones de la UNAM sin posibilidad de "germinar" en territorio Chiapaneco.

El intenso y entusiasta trabajo docente que desarrolló la Dra. Alencáster en la Facultad de Ciencias de la UNAM y en el Instituto de Geología perteneciente a la misma universidad iban a rendir sus frutos en tierras lejanas pues, en la década de los 80, el biólogo Manuel Javier Avendaño Gil, que tuvo el privilegio de formarse en ambos centros académicos y de investigación conoce de cerca el trabajo que venía desarrollando con los rudistas de Chiapas, la Dra. Alencáster.

En el año de 1989 se inicia formalmente el trabajo paleontológico en el Instituto de Historia Natural (IHN) del estado de Chiapas (Avendaño 1996) avalado por su director Don Miguel Álvarez del Toro quien desde 1944 año que ocupó la dirección del IHN y que además de sus múltiples



Foto 1. Don Miguel Álvarez del Toro con el Dr. Federico K. Müllerried y caciques chamulas.

actividades administrativas y su pasión por la zoología de la que dejo buen número de publicaciones tuvo el interés por el resguardo de una pequeña muestra de fósiles que había reunido su predecesor el profesor Eliseo Palacios Aguilera, en reconocimiento el Museo de Paleontología de Chiapas lleva su nombre (Avendaño-Gil *et al.* 2004, 2006) y no sólo los conservó sino que acrecentó el acervo vía donaciones que recibía de los trabajadores del IHN o del público que visitaba el ZooMAT o por recolectas de campo de las numerosas exploraciones que realizó por el territorio de Chiapas que por cierto, algunas coordinó con el geólogo F. K. Müllerried (Foto 1).

El interés de Don Miguel no sólo se centró en el resguardo e incremento del acervo de fósiles del IHN sino que programaba y participaba en eventos de difusión de los fósiles y su importancia (Avendaño *et al.* 2008), tal como sucedió en el año de 1992 con la preparación y realización de la "Primera Jornada Paleontológica" a través de la Unidad de Investigación Científica que coordinaba el biólogo Gerardo de Jesús Cartas Heredia, evento que se celebró en el Palacio Municipal de la capital del estado

de Chiapas (Foto 2) contándose con el apoyo de varías instituciones estatales como fueron: la Escuela de Biología del Instituto de Ciencias y Artes de Chiapas, la Presidencia Municipal de Tuxtla Gutiérrez, Consejo Estatal para el Fomento de la Investigación y Difusión de la Cultura de la Secretaría de Educación, Cultura y Salud del Gobierno del estado de Chiapas que proporcionó recursos económicos, apoyo material y presencial de su Directora la Dra. Silvia Ramos Hernández. De esta manera fue posible invitar a varios colegas del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias así como a nuestra estimada Dra. Gloria Alencáster.

La primera Jornada Paleontológica (Foto 3) evento que tuvo la oportunidad de reunir por primera y única vez a Don Miguel Álvarez del Toro y la Dra. Alencáster quien con su gran elocuencia y encantadora presencia ofreció su gran experiencia no solo para la realización del evento sino sugerencias y sobre todo ejemplo de su ímpetu para continuar con el trabajo paleontológico en Chiapas hasta conseguir el objetivo de instituir formalmente la actividad paleontológica en el Estado.



Foto 2. Palacio Municipal de Tuxtla Gutiérrez, cede de la Primera Jornada Paleontológica de Chiapas.



Foto 3. Inauguración de la Primera Jornada Paleontológica de Chiapas presidido por Don Miguel Álvarez del Toro y a su lado la Dra. Silvia Ramos.



Foto 4. Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera".

nvestigación ciencias y artes en chiapas Epistemologia y ciencias. La perspectiva sociecultural Programa sobre desarrollo de habilidades del pensoniento en jóvenes universitarios Actividades econòmicas en dos pueblos de campesi indígenas de México Tiempo de reacción y antimación del tiempo breve en sujetos con depresión mayor Moluscos extintos (Rudistas) del cretácico de Chiapas Identidad y parfil profesional an Psicología Diciembre 1995 ta ICACH n UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DEL ESTADO DE CHIAPAS Averbane Gil. evicr

Foto 5. Imagen de rudista en las portadas de la revista.



Foto 6. Presentación de la colección de rudistas de Chiapas por el biol. M. Javier Avendaño Gil por invitación la Dra. Gloria Alencaster.



Foto 7. Dra. Alencaster en compañía del Biol. Marco A. Coutiño director del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera" en el XIII Congreso Nacional de Paleontología en 2011.

Uno de los resultados de las Jornadas Paleontológicas de mucho valor fue, que Don Miguel conociera investigadores nacionales de primer nivel en el área así como su buena disposición para apoyar el trabajo paleontológico que se iniciaba en Chiapas y como todos sabemos, que mejor exponente que la Dra. Alencáster. A raíz de esta estimulante experiencia, Don Miguel instruyó a los biólogos Cartas y Avendaño integrantes de la Unidad de Investigación del IHN prepararan un proyecto que contemplara un espacio propio para el resguardo, investigación y exposición permanente para los fósiles de Chiapas (Avendaño-Gil 1993<sup>2</sup>) culminando en octubre de 2002, con la apertura del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera").

Cabe mencionar que a la muerte de Don Miguel Álvarez del Toro, quedó de encargado de Agosto de 1996 a Diciembre de 1998 el Biólogo Froilán Esquinca Cano, quien formalizó administrativamente el trabajo Paleontológico y Espeleológico en el IHN, brindando un gran impulso a las Jornadas Paleontológicas, así como la protocolización del proyecto del Museo de Paleontología y gestionando, por primera vez proyectos de inversión, uno de los cuales versó sobre prospección paleontológica, el cual ha dado resultados sobresalientes en la colecta científica y en la prospección de áreas fosilíferas de Chiapas. Finalmente, a su retorno en el año 2000, se cristalizó la inversión pública requerida para la consolidación del Museo de Paleontología, el cual propuso se nombrara Profesor Eliseo Palacios Aguilera y se hiciera justicia al quien formalmente inicio la historia de la colecta de fósiles y del Instituto de Historia Natural (Programa Estatal de Desarrollo 1995 – 2000).

El impulso que el Biólogo Esquinca brindó a la Paleontología, llevó, a su tercera vuelta al IHN en el año 2008, a proponer la ampliación del Museo de Paleontología, incluyéndose en una idea novedosa de integrar los acervos y exhibiciones del Corredor del Patrimonio Natural y Cultural en el ahora Corredor de los Hombres Ilustres, dejando la gestión hasta la aprobación del recurso financiero que consolide la estrategia que planteo la Dra. Alencáster y Don Miguel Álvarez del Toro en aquellas primeras visitas en el año 1992, concretando sueños y aspiraciones de la Paleontología Mexicana y destacándola en el Sur-Sureste del país (Plan Estratégico 2000 – 2006).

La participación de la Dra. Alencáster no terminaría con la Primera Jornada Paleontológica sino que también aceptó participar en la reactivación de la revista Nuevo ICACH de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas con un trabajo intitulado: Los Rudistas de Chiapas (Alencaster 1995), escrito que al ser revisado por el editor consideró de gran interés y decidió que dos imágenes de su trabajo ilustrara las portadas de la revista (Foto 5). Extendiendo su apoyo en el año 1993 nos invitó a participar en el Congreso Internacional de Rudistas celebrado en la Ciudad de México en donde el incipiente equipo de paleontología del IHN (ya éramos dos personas) presentamos con la invaluable colaboración del Dr. Pedro García el trabajo "Rudistas de Chiapas" (Avendaño-Gil *et al*. 1993<sup>3</sup>) lo cual fue posible gracias al apoyo en "becas" que recibimos del comité organizador que presidía la Dra. Alencáster (Foto 6).

Continuando con su apoyo en el año de 2006 se publicó la descripción de una nueva especie de Rudista encontrada en Chiapas: Antillocaprina trilobata (García *et al.* 1998) investigación que fue realizada por un equipo interinstitucional compuesto por el Dr. Pedro García Barrera del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, el M. en C. Javier Avendaño Gil del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera del IHN y del Instituto de Geología de la UNAM la Dra. Alencáster y su colaboradora L. Omaña.

Se confirma lo comentado al inicio del presente escrito, la Dra. Alencáster quedó cautivada con uno de los recursos naturales de Chiapas y que mejor prueba que su trabajo "Rudistas del Maastrichtiano del centro de Chiapas" que presentó en el XII Congreso Nacional de Paleontología celebrado en el mes de febrero del presente año, pero con una gran diferencia ¡ya no está sola en Chiapas! (Foto 7).

#### AGRADECIMIENTOS

Al fotógrafo Francisco Balboa Cuesta de la Unidad de Difusión (SEMAHN) por la preparación de varias fotografías que ilustran el presente escrito y al Dr. Sergio Cevallos Ferriz por la invitación y sugerencias para la conclusión del artículo.

#### **BIBLIOGRAFIA**

- Alencáster, G. 1995. Moluscos extintos (Rudistas) del Cretácico de Chiapas. Revista ICACH nueva época. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. Vol. 1. Núm. 1, diciembre. p. 68-94.
- Alencáster Ibarra, G. y J. Aguilar-Pérez 2011. Rudistas del Maastrichtiano del centro de Chiapas. Libro de Resúmenes. XII Congreso Nacional de Paleontología. Puebla, México., p. 27.
- Avendaño-Gil M. Javier 1993<sup>1</sup>. Un espacio para la colección de fósiles. Revista BARUM del Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. Año 5, No. 18, diciembre. p. 14.

- Avendaño-Gil M. Javier 1993<sup>2</sup>. Proyecto sobre la formación del área de paleontología del Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. Inédito. 40 p.
- Avendaño-Gil M. Javier y Pedro García-Barrera 1993<sup>3</sup>. Upper Cretaceous Rudists (Bivalvia-Hipuritacea) from the State of Chiapas, Southeastern México. Third International Conference on Rudist. Jerjes Pantoja-Alor, Gloria Alencaster, and Arturo Gómez-Caballero (Editors). Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México, p. 7.
- Avendaño-Gil M. Javier 1996. Don Miguel y la paleontología. Revista BARUM del Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. Año 8. No. 22, diciembre. p. 7.
- Avendaño-Gil M. Javier 2000. Museos y colecciones de paleontología en México. Revista BARUM del Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. No. 26, agosto, p. 3-10.
- Avendaño-Gil M. Javier., Gerardo de J. Cartas-Heredia., Marco A. Coutiño-José, Gerardo F. Carbot-Chanona, Ernesto Ovalles-Damián. 2004. Reseña Histórica del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera" del Instituto de Historia Natural y Ecología. IX Congreso Nacional de Paleontología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. p. 19.

- Avendaño-Gil M. Javier, Marco Antonio Coutiño José, Daniel Vázquez Bautista, Gerardo Carbot Chanona, Ana Silvia Núñez Vera, Ernesto Ovalles Damián. 2006. Patrimonio Paleontológico de Chiapas. Instituto de Historia Natural. Dirección de Investigación. Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera". Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 36 p.
- Avendaño-Gil M. Javier., Gerardo F. Carbot Chanona y Marisol Montellano Ballesteros. 2008. Mamuts y Mastodontes de Chiapas. Publicación especial del Instituto de Historia Natural. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 46 p.
- García-Barrera Pedro, M. Javier Avendaño-Gil, Lourdes Omaña y Gloria Alencaster 1998. Antillocaprina trilobata nov. sp. And Upper Cretaceous associated fauna from Chiapas, southeast Mexico. Geobios, 22: 125-135 p.
- Müllerried G. Federico K. 1982. Geología de Chiapas. Colección Libros de Chiapas. Publicaciones del Gobierno del Estado. Segunda edición. México., 180 p.
- Plan Estratégico 2000 2006. Instituto de Historia Natural, Gobierno del Estado de Chiapas. Apoyo Financiero de The Nature Conservancy.
- Programa Estatal de Desarrollo 1995 2000. Gobierno del Estado de Chiapas.

# PRESENCIA DE ENCHODUS (OSTEICHTHYES: AULOPIFORMES: ENCHODONTIDAE) EN EL MAASTRICHTIANO (CRETÁCICO TARDÍO) DE CHIAPAS, MÉXICO

Gerardo Carbot-Chanona<sup>1</sup> y Bruno A. Than-Marchese

# RESUMEN

Se reportan por primera vez para el Maastrichtiano (Cretácico tardío) de México *Enchodus petrosus, E. ferox y E. gladiolus* (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) con base en dientes palatinos aislados provenientes de dos localidades dentro de la Formación Ocozocoautla, Chiapas. La presencia de estas especies, en asociación con *Pachyrhizodus* sp., *Squalicorax pristodontus, S. kaupi, Carcharias* sp., *Cretoxyrhina mantelli y Serratolamna serrata* previamente reportados, permite correlacionar la Formación Ocozocoautla con localidades de Norte y Sudamérica. Lo anterior permite plantear la hipótesis de que la subprovincia paleobiogeográfica sureña (subprovincia cálida) dentro del Mar Interior Occidental de América del Norte se extendía durante el Maastrichtiano hasta América del Sur, posiblemente como consecuencia del aumento en la temperatura a nivel mundial ocurrida al final del Cretácico.

Palabras clave: Chiapas, Osteichthyes, Enchodus, Maastrichtiano, Paleobiogeografía.

# ABSTRACT

We report for the first time *Enchodus petrosus*, *E. ferox* and *E. gladiolus* (Osteichtyes: Aulopiformes: Enchodontidae) from Maastrichtian (Late Cretaceous) of Mexico, based on isolated palatine teeth from two localities within Ocozocoautla Formation, Chiapas. The presence of these species, in association with previously reported *Pachyrhizodus* sp., *Squalicorax pristodontus*, *S. kaupi, Carcharias* sp., *Cretoxyrhina mantelli* and *Serratolamna serrata*, allow correlate of Ocozocoautla Formation with localities in North and South America. That allow us to hypothesize that the southern paleobiogeographic subprovince (warm subprovince) within the Western Interior Seaway extended to South America in the Maastrichtian, maybe as a result of increased global temperatures during the latest Cretaceous.

Key words: Chiapas, Osteichthyes, Enchodus, Maastrichtian, Paleobiogeography.

## **INTRODUCCIÓN**

Enchodus (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) fue un pez depredador de aguas abiertas muy común durante el Cretácico en el Mar Interior Occidental de América del Norte (Goody, 1969). El género fue establecido por Agassiz en 1835 y desde entonces cerca de 26 especies han sido listadas para el Viejo y Nuevo Mundo; aunque muchas están basadas en fragmentos mandibulares y dientes aislados (Goody, 1969; Chalifa, 1989, 1996). La característica más notoria de este género es la de poseer largos dientes palatinos al frente del maxilar y la mandíbula, por lo que se le nombra comúnmente como "arenque dientes de sable". Los dientes de este género se conservan bien y son altamente diagnósticos (Grandstaff y Parris, 1990). El primero en proponer una clasificación de las especies con base en la morfología del diente palatino fue Arambourg (1954). Posteriormente, Goody (1976), siguiendo a Hay (1903), dividió las especies norteamericanas en dos grandes grupos; las especies con dientes palatinos rectos, bordes cortantes, estriaciones marcadas en la cara interna del diente y asimétricos en sección transversal los agrupó como "*petrosus type*". Por el contrario, las especies que presentan dientes palatinos largos y delgados, con forma sigmoidal, simétricos en sección transversal, borde cortante posterior reducido al ápice y en ocasiones formando un reborde o barba, las agrupó como "*gladiolus type*".

*Enchodus* ocurre desde el Cenomaniano hasta el Eoceno, pero es para el Cretácico tardío de América del Norte y Asia que se han documentado más especies. En la actualidad se reconocen como válidas cinco especies para el Cretácico tardío de América del Norte (Fielitz, 1999), *Enchodus ferox* Leidy, 1855, *Enchodus gladiolus* (Cope, 1872), *Enchodus petrosus* (Cope, 1874), *Enchodus dirus* Leidy, 1857 y *Enchodus shumardi* Leidy, 1856 (Goody, 1976).

En México el género *Enchodus* se ha reportado en Xilitla, San Luis Potosí (Turoniano); San José de las Rusias, Tamaulipas (Maldonado-Koerdell, 1956); Múzquiz, Coahuila (Turoniano-Coniaciano; Blanco-Piñón *et al.*, 2004); Vallecillo, Nuevo León (Turoniano; Blanco-Piñón *et al.*, 2001); Arroyo las Bocas, Guerrero (Turoniano; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006); cantera El Chango, Chiapas (Albiano-Cenomaniano; Alvarado-Ortega *et al.*, 2009) y cantera Muhi, Hidalgo (Albiano-Cenomaniano; Fielitz y González-Rodríguez, 2010). Todos lo registros

<sup>1.</sup> Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Calzada de Los Hombres Ilustres S/N, Antiguo Parque Madero, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Email: carbotsaurus@yahoo.com



Figura 1. Área de estudio. A) Ubicación de las localidades con restos de *Enchodus*. B) Columna estratigráfica generalizada de la Formación Ocozocoautla.

provienen de estratos que van del Albiano-Cenomaniano al Coniaciano.

El objetivo de este trabajo es describir y asignar a nivel de especie los dientes palatinos asignados al género *Enchodus* que provienen de dos localidades dentro de la Formación Ocozocoautla, y mencionar su importancia bioestratigráfica y biogeográfica.

Abreviaturas institucionales. IHNFG: Instituto de Historia Natural-Fósiles Geográficos, Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de Chiapas.

## GEOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA DE LA ZONA DE ESTUDIO

El área del estado de Chiapas, en el sureste de México, pertenece al Bloque Maya, el cual está limitado al sur por el sistema de falla izquierdo Polochic-Montagua, que es el límite entre las placas de América del Norte y del Caribe (Fourcade *et al.*, 1999). Según Michaud y Fourcade (1989) durante el Campaniano Superior-Maastrichtiano se formó la cuenca de Tuxtla Gutiérrez, como consecuencia de la sedimentación ocurrida por la fragmentación de la plataforma carbonatada formada durante el Albiano-Cenomaniano. Esta cuenca con flancos asimétricos estuvo limitada al suroeste por una falla que separaba la plataforma en una isla y al noreste por una zona elevada, la cual proveyó sedimentos terrígenos que formaron el cono detrítico de la Formación Ocozocoautla durante el Cretácico tardío (Michaud y Fourcade, 1989).

La Formación Ocozocoautla tiene aproximadamente 630 metros de espesor y está conformada principalmente de lutitas, margas, calizas de color beige, areniscas prodeltáicas rojas y cafés, y algunos conglomerados en la base (Figura 1B). Se ha sugerido que la variación en la litología indica cambios en la profundidad, desde un ambiente somero de condiciones lagunares, hasta un mar profundo (Vega *et al.*, 2001).

La edad de la Formación ha sido establecida principalmente por la presencia de los foraminíferos planctónicos Gansserina gansserina, Rugoglobigerina hexacamerata, R. macrocephala y Plummerita reicheli; esta asociación puede ser asignada a la parte superior de la Zona Gansserina gansserina de edad Maastrichtiano temprano (Omaña, 2006). Otros fósiles de invertebrados encontrados en la Formación Ocozocoautla que indican Maastrichtiano son los corales Actinastrea sp., Multicolumnastraea cyathiformis, Barysmilia trechmanni, Trochosmilia hilli, Cladocora jamaicaensis, Favia? gregoryi, Dictuophyllia conferticostata, Trochoseris catadupensis, Actinhelia elegans, Mesomorpha catadupensis, Paracycloseris elizabethae y Synastrea sp. cf. S. agaricites (Filkorn et al., 2005); los rudistas Antillocaprina trilobata, Barretia gigas, Birradiolites sp., Macgillavria nicholasi y Titanosarcolites giganteus (Alencáster, 1971; García-Barrera et al., 1998), y los inocerámidos Cataceramus? cf. C. barabini, Cataceramus? cf. C. subcircularis, Trochoceramus aff. T. costaecus, T. nahorianensis y T. tricostatus (Alencáster y Omaña, 2006). La fauna de invertebrados encontrada en la Formación Ocozocoautla también incluye los gasterópodos Epitonium sp., Actaeonella sp. y Turritella sp. (M.A. Coutiño, com. pers., 2006) y los cangrejos Megaxantho zoque, Paleoxanthopsis meyapaquensis y Carcineretes planetarius (Vega et al., 2001).

Restos de vertebrados también han sido reportados, como los tiburones *Squalicorax pristodontus, Squalicorax kaupi, Carcharias* sp., *Cretoxyrhina mantelli y Serratolamna serrata* (González-Barba *et al.*, 2001), los peces *Pachyrhizodus* sp. y Pycnodontiformes indeterminados (Than-Marchese *et al.*, 2011), tortugas indeterminadas, cocodrilos y el dinosaurio maniraptoriforme *Richardoestesia isosceles* (Carbot-Chanona y Rivera-Sylva, 2011).

#### **METODOLOGÍA**

El material descrito en este trabajo corresponde a siete dientes palatinos aislados que fueron recolectados de manera directa de las localidades Reptiles (16° 51' 15" N, 93° 23' 64" W) y Rudista (16° 46' 35" N, 93° 19' 26" W), ubicadas dentro de los sedimentos arenocalcáreos de la Formación Ocozocoautla que afloran en el tramo carretero Ocozocoautla-Las Choapas (Figura 1A). La identificación de las especies fue siguiendo las descripciones de Hay (1903), Green (1913), Goody (1976) y Becker *et al.* (2010). En este trabajo se sigue el arreglo taxonómico propuesto por Fielitz (2004) para el género *Enchodus*. Las medidas se expresan en milímetros y fueron obtenidas utilizando un calibrador digital. Las fotografías se sacaron con una cámara Sony Alpha A500 de 12.0 megapixeles conectada a un microscopio estereoscopio

Stemi 2000-C con lente Carl Zeiss.

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase Osteichthyes Huxley, 1880

Orden Aulopiformes Rosen, 1973

Superfamilia Enchodontidea Nelson, 1994

Familia Enchodontidae Woodward, 1901

Subfamilia Enchodontinae Fielitz, 2004

Género Enchodus Agassiz, 1835

Enchodus petrosus Cope, 1874

(Figura 2 A-H)

**Material referido.** IHNFG-2027 e IHNFG-2031, dientes palatinos.

**Localidad y horizonte**. Localidad Reptiles, Formación Ocozocoautla, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México.

**Descripción.** Ambos dientes están rotos en el extremo apical, son delgados y asimétricos. Las medidas de IHNFG-2027 son 10.3 mm de largo y 3.4 mm en su parte más ancha, en IHNFG-2031 son 9.8 mm y 3.1 mm respectivamente. En la cara posterolateral de ambos dientes están presentes estriaciones que corren en sentido longitudinal. En la cara anterolingual de IHNFG-2031 y posterolingual de IHNFG-2027, se observa una depresión a modo de surco cerca de la base. En sección transversal los dientes son asimétricos. La parte superior de la carena anterior en ambos dientes es crenulada (Figura 2 D y H).

**Comparación.** Los dientes palatinos de *Enchodus petrosus* pueden ser diferenciados de las de otras especies contemporáneas de *Enchodus* por la ausencia del reborde post-apical, la asimetría y delgadez del diente, la presencia de estriaciones longitudinales y el surco en la cara lingual (Green, 1913; Goody, 1976).

*E. petrosus* ha sido documentado desde el Coniaciano hasta el Maastrichtiano de América del Norte (Goody, 1976; Becker *et al.*, 2010).

Enchodus ferox Leidy, 1855

(Figura 2 I-P)

Material referido. IHNFG-2022 e IHNFG-2025.



Figura 2. Dientes palatinos de *Enchodus* provenientes de la Formación Ocozocoautla, Chiapas. A-H, *E. petrosus* (Cope, 1874), IH-NFG-2027 en vista A) lateral, B) anterior, C) base, D) detalle de la carena; IHNFG-2031 en vista E) lateral, F) anterior, G) base, H) detalle de la carena anterior. I-P, *E. ferox* Leidy, 1855, IHNFG-2025 en vista I) anterior, J) lateral, K) base, L) detalle de las carena anterior; IHNFG-2022 en vista M) lateral, N) anterior, Ñ) base, O) detalle de las carenas posterior y P) anterior. Q-T, *Enchodus gladiolus* (Cope, 1872), IHNFG-2030 en vista Q) lateral, R) anterior, S) base, y T) magnificación del extremo apical mostrando la barba post-apical y la crenulación en la carena anterior. U-Z, *Enchodus* sp., IHNFG-1978 en vista U) anterior, V) lateral, W) base; IHNFG-2028 en vista X) anterior, Y) lateral, Z) base. Las flechas muestran la posición de las carenas en vista proximal. Barra de escala igual a 5 mm.

**Localidad y horizonte.** Localidad Reptiles, Formación Ocozocoautla, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México.

**Descripción.** Dientes rotos en su extremo apical. Poseen forma semitriangular y están comprimidos lateralmente. La base de ambos dientes es oval. No poseen barba postapical. Tanto el borde anterior como posterior, en ambos dientes, poseen carenas desarrolladas con apariencia filosa que corren desde la base al ápice. En IHNFG-2025 ambas carenas presentan crenulación ligera, por el contrario en IHNFG-2022 la carena anterior está fuertemente crenulada, pero la posterior es lisa. IHNFG-2022 mide 5.8 mm de largo y 2.5 mm en su parte más ancha; IHNFG-2025 mide 9.1 mm de largo y 3.4 mm en su parte más ancha.

**Comparación.** Los dientes palatinos de *Enchodus ferox* se distinguen de los de otras especies dentro del género ya que son comprimidos lateralmente, rectos, asemejan un triángulo y tienen fuertes bordes de apariencia filosa, en ocasiones con crenulación; no poseen reborde post-apical y la base es ovalada (Hay, 1903; Becker, *et al.* 2010).

*E. ferox* ha sido reportado de varias localidades del Cretácico tardío de Estados Unidos (Hay, 1903; Becker, *et al.* 2010; Callahan, *et al.* 2010).

Enchodus gladiolus (Cope, 1872)

(Figura 2 Q-T)

Material referido. IHNFG-2030, diente palatino.

**Localidad y horizonte**. Localidad Reptiles, Formación Ocozocoautla, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México.

**Descripción.** Diente palatino en excelente estado de conservación. Es alargado, ligeramente sigmoidal y comprimido en sus bordes laterales. Sobre su cara posterior corren estriaciones longitudinales. En el extremo apical se presenta la barba post-apical. La carena anterior es mucho más marcada y presenta crenulación fuerte desde el ápice hasta la base; la carena posterior es lisa. La base del diente es ovalada. Las medidas de IHNFG-2030 son 9.1 mm de largo y 2.4 mm en su parte más ancha.

**Comparación.** *Enchodus gladiolus* fue descrito originalmente como *Cimolichthys gladiolus* por Cope (1872). Los dientes palatinos de esta especie se diferencian de los de otras especies contemporáneas de *Enchodus* por poseer barba post-apical, bordes filosos, forma sigmoidal y la presencia de estriaciones posteriores (Goody, 1976). El tamaño y la forma sigmoidal, así como la presencia de la barba post-apical y estriaciones verticales en IHNFG-2030, permiten referirlo como *E. gladiolus*.

*E. gladiolus* es una de las especies mejor documentadas en el Cretácico Superior de América del Norte, con un rango cronológico del Coniaciano hasta el Maastrichtiano (Green, 1913; Goody, 1967; Fielitz, 2004; Parris *et al.*, 2007; Becker *et al.*, 2010; Nagrodski *et al.*, 2010).

## Enchodus sp.

(Figura 2 U-Z)

**Material referido.** IHNFG-1978 e IHNFG-2028, dientes palatinos.

**Localidad y horizonte.** Localidades Rudista y Reptiles, Formación Ocozocoautla, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México.

**Descripción.** Dientes palatinos completos que se curvan posteriormente. Las medidas de IHNFG-1978 son 18.8 mm de largo y 4.7 mm en su parte más ancha y para IHNFG-2028 son 18.1 mm de largo y 5 mm en su parte más ancha. La base es circular y ancha, casi el doble del extremo apical. En el extremo apical no se observa la barba post-apical. Toda la superficie de los dientes presenta estriaciones longitudinales débilmente marcadas, por lo que su apariencia es casi lisa. Ambos dientes presentan carenas bien desarrolladas, lisas y corren desde el ápice hasta la base. IHNFG-2028 presenta carenas en los bordes lateral y anterolateral, mientras que en IHNFG-1978 se preservó sólo la carena en el borde lateral.

**Comparación.** De manera general IHNFG-1978 e IHNFG-2028 son similares a los dientes palatinos de *E. gladiolus*, ya que morfológicamente son muy similares. Sin embargo, debido a que no se observa la barba postapical, carácter diagnóstico para esta especie (Goody, 1976), la determinación específica se hace con reserva y por ende no se asignan a ninguna especie en particular.

#### DISCUSIÓN

# **Bioestratigrafía**

La temporalidad durante el Cretácico tardío de las especies de *Enchodus* ha sido discutida por varios autores.

Grandstaff y Parris (1990), propusieron una diferenciación bioestratigráfica para especies de *Enchodus* del Cretácico Superior de América del Norte con base en una reevaluación de material colectado en campo y depositado en colecciones, concluyendo que *E. shumardi* sólo está presente en sedimentos del Turoniano tardío y Coniaciano temprano, mientras que rocas del Maastrichtiano medio y tardío contienen sólo *E. ferox*. Por su parte, Schein y Lewis (2007) examinaron restos de *Enchodus* provenientes de rocas del Cretácico superior en Alabama, encontrando que *E. petrosus* domina los estratos del Santoniano al Campaniano medio; *E. gladiolus* es raro en el Santoniano y Campaniano medio y que *E. ferox* es la única especie en el Maastrichtiano, aunque se encuentra de forma escasa en sedimentos del Santoniano y Campaniano.

Contrariamente, en la Formación Ocozocoautla se encuentran en asociación *Enchodus petrosus, E. ferox* y *E. gladiolus*. La ocurrencia de estas tres especies también es reportada por Becker *et al.* (2010) para el Maastrichtiano de la Formación Arkadelphia en Arkansas, mientras que Bogan y Agnolin (2010) reportan la presencia de *Enchodus ferox* y *E. gladiolus* para el Maastrichtiano de la Formación Jaguel, Río Negro, Argentina.

La ocurrencia de las especies *E. petrosus* y *E. gladiolus* en sedimentos del Maastrichtiano en las localidades antes mencionadas, indica que, al menos en algunas zonas dentro del Mar Interior Occidental, estas especies coexistieron hasta el final del Cretácico.

## PALEOBIOGEOGRAFÍA

La existencia de dos subprovincias paleobiogeográficas en el Mar Interior Occidental de América del Norte durante el Cretácico tardío ha sido planteada por diversos autores con base en invertebrados marinos (e. g. Sohl, 1971; Scott y Taylor, 1977; Kauffman, 1973, 1977), aunque Kauffman (1984) reconoció la existencia de cuatro subprovincias en las que se incluía un centro de endemismo. Por otro lado, Nicholls y Russell (1990), soportan la existencia de dos subprovincias paleobiogeográficas en el Mar Interior Occidental durante el Campaniano con base en la distribución de vertebrados marinos. Todas estas propuestas de subdivisión paleobiogeográfica fueron planteadas con base en una zonación de temperatura en el mar, donde la subprovincia norteña es fría y se extendía desde Canadá hasta la parte media de Estados Unidos. Por el contrario, la subprovincia sureña contenía aguas con temperaturas cálidas y albergaba biota tropical, y se extendía desde la parte media de Estados Unidos hasta la parte media de México (Figura 3 A). En todas las propuestas siempre fue reconocida una zona de traslape entre el límite de ambas zonas.



Figura 3. Subprovincia paleobiogeográfica norteña (fría) y sureña (cálida) dentro del Mar Interior Occidental de América del Norte. A) Zonación basada en invertebrados y vertebrados marinos (Sohl, 1971; Scott y Taylor, 1977; Kauffman,1973, 1977; Nicholls y Rusell, 1990). B) Propuesta basada en la presencia de *Enchodus* y taxas asociados en la Formación Ocozocoautla, Chiapas, México (estrella roja) y Formación Jaguel, Río Negro, Argentina (estrella azul).

En la Formación Ocozocoautla se encuentran en asociación *Enchodus petrosus*, *E. ferox* y *E. gladiolus* con *Pachyrhizodus* sp. (Than-Marchese *et al.*, 2011) y los tiburones *Squalicorax pristodontus*, *Squalicorax kaupi*, *Carcharias* sp., *Cretoxyrhina mantelli* y *Serratolamna serrata* (González-Barba *et al.*, 2001). La asociación de esos taxones también está presente en algunas localidades de Norte y Sudamérica (Tabla 1). Lo anterior soporta la hipótesis de que condiciones más o menos uniformes existieron para la franja del mar Tethys que corría desde Florida hasta la parte media de América del Sur, sugiriendo que la subprovincia sureña cálida se extendió mucho más al sur durante el Maastrichtiano, de lo que se ha planteado (Figura 3 B). Esta condición pudo ser favorecida por el aumento de temperatura global que hubo durante ese periodo de tiempo (Upchurps *et al.*,1998). Estas condiciones de corredor marino desde la parte oriental de América del Norte hasta América del Sur al parecer estaban presentes desde el Jurásico Superior, tal como lo demuestra la distribución de los géneros de Crocodyliformes marinos *Cricosaurus* y *Dakosaurus* durante el Kimmeridgiano y Tithoniano, los

	Fm Ocozocoautla, Chiapas, México (Maastrichtiano) <sup>1</sup>	Fm New Egypt, New Jersey, USA (Maastrichtiano) <sup>2</sup>	Greenhorn Limestone, Colorado, USA (Cenomaniano) <sup>3</sup>	Formación Arkadelphia, Arkansas, USA (Maastrichtiano) <sup>4</sup>	Hartland Shale, Colorado, USA (Cenomaniano tardío) <sup>5</sup>	Formación Jaguel Río Negro, Argentina (Maastrichtiano) <sup>6</sup>
Enchodus petrosus	Х			Х		
Enchodus ferox	Х	Х		Х		X
Enchodus gladiolus	Х		Х	Х	Х	Х
Squalicorax pristodontus	Х	Х				Х
Squalicorax kaupi	Х					
Pachyrhizodus sp.	Х		Х		Х	
Carcharias sp.	Х					Х
Cretoxyrhina mantelli	Х		Х		Х	
Serratolamna serrata	Х					Х

Este trabajo1, Callahan et al. (2010)2, Shimada et al. (2006)3, Becker et al. (2010)4, Nagrodski et al. (2010)5, Bogan y Agnolin (2010)6

Tabla 1. Correlación de los taxones presentes en la Formación Ocozocoautla con localidades seleccionadas de América del Norte y del Sur.

cuales ocurren desde el norte de México hasta el sur de Argentina (Carbot-Chanona, 2011).

#### CONCLUSIONES

Los caracteres morfológicos de los dientes palatinos de Enchodus descritos en este trabajo permiten identificar la presencia de las especies E. petrosus, E. ferox y E. gladiolus en sedimentos del Cretácico tardío de Chiapas, extendiendo así el alcance estratigráfico y geográfico de estos taxones y convirtiéndose a su vez en el primer registro para el Maastrichtiano de México. La asociación de estas especies junto con otros taxones de peces y tiburones previamente reportados para la Formación, permiten correlacionar la Formación Ocozocoautla con localidades de Norte y Sudamérica. Lo anterior permite plantear la hipótesis de que la subprovincia paleobiogeográfica sureña (subprovincia cálida) del Mar Interior Occidental de América del Norte se extendía mucho más al sur durante el Cretácico tardío de lo que previamente ha sido planteado, debido tal vez al aumento en la temperatura a nivel mundial ocurrida al final del Cretácico.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Marco A. Coutiño-José y Javier Avendaño-Gil por su apoyo en la recolección del material descrito en este trabajo. El financiamiento para los trabajos de campo fue auspiciado por el Gobierno del Estado de Chiapas, a través del proyecto "Rescate del Patrimonio Paleontológico de la carretera Ocozocoautla-Cosoleacaque, Chiapas". De igual manera agradecemos a Sergio R.S. Cevallos-Ferris y Denise Hernández Villalba por su apoyo durante el proceso editorial y a dos revisores anónimos por los comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo

#### **BIBLIOGRAFIA**

- Alencáster, G., 1971, Rudistas del Cretácico Superior de Chiapas, Parte I: Paleontología Mexicana, 34, 1-91.
- Alencáster, G., Omaña, L., 2006, Maastrichtian inoceramid bivalves from central Chiapas, southeastern México: Journal of Paleontology 80(5), 946-957.
- Alvarado-Ortega, J., Garibay-Romero, L.M., Blanco-Piñón, A., González-Barba, G., Vega, F.J., Centeno-García, E., 2006, Los peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el estado de Guerrero, México: Revista Brasileira de Paleontologia, 93(3), 261-272.
- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E., Blanco-Piñón, A., 2009, The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, southern Mexico: Paleontologia Electronica, 12(2), 1-22.
- Arambourg, C., 1954, Les poissons crétacés du Jebel Tselfat: Notes et Mémories du Service Geologique du Maroc, 188, 1-188.
- Becker, M.A., Mallery Jr. C.S., Chamberlain Jr., J.A., 2010, Osteichthyans from an Arkadelphia Formation–Midway Group Lag Deposit (Late Maastrichtian–Paleocene), Hot Spring county, Arkansas, U.S.A.: Journal of Vertebrate Paleontology, 30(4),1019-1036,
- Blanco-Piñón, A., Porras-Múzquiz, H., Vega, F., González-Rodríguez, K.A., Alvarado-Ortega, J., 2004, Múzquiz, Coahuila: a new fossiliferous locality, northern Mexico (resumen), en IX Congreso Nacional de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Sociedad Mexicana de Paleontología, 23.

- Blanco-Piñón, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., Frey, E., Adatte, T., González, A. H., 2001, Vallecillo, Nuevo León:una nueva localidad fosilífera del Cretácico tardío en el noreste de México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 18(2), 186-199.
- Bogan, S., Agnolin, F.L., 2010, Primera ictiofauna marina del Cretácico Superior (Formación Jaguel, Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina: Papéis Avulsos de Zoologia, 50(12), 175-180.
- Callahan, W., Johnson, R., Mehling, C., 2010, A new vertebrate assemblage from the late Cretaceous (Maastrichtian) New Egypt Formation of New Jersey: Journal of Vertebrate Paleontology, 30(3), 68A.
- Carbot-Chanona, G., 2011, Los Crocodyliformes mesozoicos de México: Lacandonia, 5(1), 67-77.
- Carbot-Chanona, G., Rivera-Sylva, H.E, 2011, Presence of a maniraptoriform dinosaur in the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Chiapas, southern México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 63(3), 393-398.
- Chalifa, Y., 1989, New species of *Enchodus* (Pisces: Enchodontoidei) from the Lower Cenomanian of Ein-Yabrud, Israel: Journal of Paleontology, 63(3), 356-364.
- Chalifa, Y., 1996, New species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Northern Negev, Israel, with comments on evolutionary trends in the Enchodontoidei, en Arratia, G., Schultze, H.-P. (eds.), Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology: München, Germany, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 349-367.
- Cope, E.D., 1872, On the families of fishes of the Cretaceous formations of Kansas: Proceedings of the American Philosophical Society, 12, 327-357.
- Cope, E.D., 1874, Review of the vertebrata of the Cretaceous period found west of the Mississippi River: U.S. Geological and Geographical Survey of the Territories Bulletin, 1, 2-48.
- Fielitz, C., 1996, A Late Cretaceous (Turonian) ichtyofauna from Lac des Bois, northwest territories, Canada, with paleobiogeographic comparisons with Turonian ichtyofaunas of the Western Interior Seaway: Canadian Journal of the Earth Science, 33, 1375-1389.
- Fielitz, C., 2004, The phylogenetic relationships of the †Enchodontidae (Teleostei: Aulopiformes), en Arratia, G., Wilson, M.V.H., Cloutier, R. (eds.), Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates: München, Germany, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 619-634.
- Fielitz, C., González-Rodríguez, K.A., 2010, A new species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian to Cenomanian) of Zimapán, Hidalgo, México: Journal of Vertebrate Paleontology, 30(5), 1343-1351.

- Filkorn, H.F., Avendaño-Gil, J., Coutiño-José, M.A., Vega-Vera, F.J., 2005, Corals from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Ocozocoautla Formation, Chiapas, Mexico: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 22(1), 115-128.
- Fourcade, E., Piccioni, L., Escribá, J., Roselo, E., 1999, Cretaceous stratigraphy and paleoenvironments of the southern Petén Basin, Guatemala: Cretaceous Research, 20, 793–811.
- García-Barrera, P., Avendaño, J., Omaña, L., Alencaster, G., 1998, *Antillocaprina trilobata nov.* sp. and associated fauna from Chiapas, southeast Mexico: Geobios, 22, 125-135.
- González-Barba, G., Coutiño, M.A., Ovalles-Damián, E., Vega-Vera, F.J., 2001, New Maastrichtian elasmobranch faunas from Baja California Peninsula, Nuevo León and Chiapas state, Mexico (resumen), en III Internacional Meeting on Mesozoic Fishes: Systematic, Paleoenvironments and Biodiversity, Serpiano-Monte San Giorgio, 33.
- Goody, P.C., 1969, The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the Myctophoids: Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, Supplement, 7, 1-255.
- Goody, P.C., 1976, *Enchodus* (Teleostei: Enchodontidae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Wyoming and South Dakota with an evaluation of the North American enchodontid species: Palaeontographica Abteilung A Band A152, Lieferung, 4-6, 91-112.
- Grandstaff, B.S., Parris, D.C., 1990, Biostratigraphy of the fossil fish *Enchodus* Agassiz: Journal of Vertebrate Paleontology, 10(3), 25A.
- Green, W.R., 1913, A description of the specimens of the teleostean genus *Enchodus* in the University of Kansas museum: Kansas University Science Bulletin, 7(2), 71-107, pl. I-XVII.
- Hay, O.P., 1903, On certain genera and species of North American Cretaceous actinopterous fishes: Bulletin of the American Museum of Natural History, 19(1), 1-95.
- Kauffman, E.G., 1973, Cretaceous Bivalvia, en Hallan, A. (ed.), Atlas of Paleobiogeography: Elsevier, Amsterdam, 353-384.
- Kauffman, E.G., 1977, Second day. Upper Cretaceous cyclothems, biotas and environments, Rock Canyon Anticline, Pueblo, Colorado: The Mountain Geologist, 14, 129-152.
- Kauffman, E.G., 1984, Paleobiogeography and evolutionary response dynamic in the Cretaceous Western Interior Seaway of North America, en Westermann, G.E.G. (ed.), Jurassic-Cretaceous Paleogeography of North America: Geological Association of Canada Special Paper 27, 273-306.
- Maldonado-Koerdell, M., 1956, Peces fósiles de México III, nota preliminar sobre peces del Turoniano superior de Xilitla, San Luis Potosí, México: Ciencia, 16, 31-36.

- Michaud, F., Fourcade, E., 1989, Stratigraphie et paléogéographie du Jurassique et du Crétacé du Chiapas (Sud Est du Mexique): Bulletin de la Société Géologique du France, 5: 639-650.
- Nagrodski, M., Shimada, K., Schumacher, B., 2010, Fossil marine vertebrates from the Upper Cretaceous Hartland Shale in southeastern Colorado: Journal of Vertebrate Paleontology, 30(3), 138A.
- Nicholls, E.L, Rusell, A.P., 1990, Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 79, 149-169.
- Omaña, L., 2006, Late Cretaceous (Maastrichtian) foraminiferal assemblage from the inoceramid beds, Ocozocoautla Formation, central Chiapas, SE Mexico: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 23(2), 125-132.
- Parris, D.C., Grandstaff, B.S., Gallagher, W.B., 2007, Fossil fish from the Pierre Shale Group (Late Cretaceous): clarifying the biostratigraphic record, en Martin, J.E, Parris, D.C. (eds.), The geology and paleontology of the Late Cretaceous marine deposits of the Dakotas: Geological Society of America, Special Paper, 427, 99-109.
- Schein, J.P., Lewis, R.D., 2007, Actinopterygian fishes from Upper Cretaceous rocks in Alabama, with emphasis on the teleostean genus *Enchodus*: Paludicola, 6(2), 41-86.

- Scott, R.W., Taylor, A.M., 1977, Early Cretaceous environments and paleocommunities in the Southern Western Interior, en Kauffman, E.G. (ed.), Cretaceous facies, faunas and paleoenvironments across the Western Interior Basin: The Mountain Geologist, 14(3-4), 155-168.
- Sohl, N.F., 1971, North American Cretaceous biotic provinces delineated by gastropods, en Proceedings of North America Paleontology Convince, Chicago, Illinois: Allen Press, Lawrence, Kansas, 1610-1637.
- Than-Marchese, B.A., Alvarado Ortega, J., Carbot-Chanona, G., 2011, Notas adicionales sobre la ictiofauna cretácica de Chiapas (resumen), en XII Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México, p. 135.
- Upchurch Jr, G.R., Otto-Bliesner, B.L, Scotese, C., 1998, Vegetation-atmosphere interactions and their role in global warming during the latest Cretaceous: Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 353, 97-112.
- Vega, F.J., Feldmann, R.M., García-Barrera, P., Filkorn, H., Pimentel, F., Avendaño, J., 2001, Maastrichtian crustacean (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocoautla Formation in Chiapas, southeast Mexico: Journal of Paleontology, 75(2), 319-329

# DIVERSIDAD XILOLÓGICA DEL MIOCENO DE LA LOCALIDAD "ARROYO MADERAS", MARQUÉS DE COMILLAS, CHIAPAS

Luis Alberto Flores-Rocha<sup>1</sup>, Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>2</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>3</sup> y Manuel Javier Avendaño-Gil<sup>4</sup>

# RESUMEN

Se describen dos maderas colectadas en la localidad miocénica "Arroyo Maderas", en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas, recolectadas por integrantes del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM y del Museo de Paleontología Eliseo Palacios de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Las muestras xilológicas presentan características anatómicas que las hacen distintas unas de otras; no obstante, muestran afinidad a las familias Lauraceae y Humiriaceae. La primera de ellas se caracteriza por, la presencia de placa de perforación simple, engrosamientos helicoidales de la paredes de los elementos del vaso, presencia o ausencia de fibras septadas, células oleíferas entre las fibras, punteaduras de campo de cruzamiento vaso-radio de distintos tamaños, radios con un cuerpo de células procumbentes y extremos con células cuadradas o erectas e idioblastos con cristales cúbicos y romboidales, y parénquima axial escaso y difuso, lo que la relaciona con Lauraceae. En contraste, la presencia de placa de perforación escalariforme, traqueidas vasicéntricas e intervasculares, punteaduras vaso-radio semejantes en forma y tamaño a las punteaduras intervasculares, parénquima axial escaso y vasicéntrico, radios conformados por células procumbentes, erectas y cuadradas mezcladas a lo largo del mismo, sugieren la presencia de Humiriaceae. Si estos dos nuevos registros se unen con las Leguminosae descritas de la misma localidad, la asociación de plantas que se está documentando a través de sus maderas refleja parte una paleoflora diversa, cuyos representantes actuales más cercanos, son comunes actualmente en el trópico húmedo.

Palabras clave: Anatomía de madera, Chiapas, Humiriaceae, Lauraceae.

#### ABSTRACT

Two Miocene woods collected in "Arroyo Maderas" locality, Marques de Comillas municipality, Chiapas, collected by members of Paleobotany Laboratory of the Instituto de Geología, UNAM and the Eliseo Palacios Aguilera Paleontological Museum of Tuxtla Gutierrez, Chiapas, are described. Their wood structure have anatomical features that make them different from each other; however, they show affinity to the Humiriaceae and Lauraceae. In the first morphotype, the presence of simple perforated plate, spiral thickenings on vessel element walls element, presence or absence of chambered fibers, oil cells between in fibers, vessel-ray pitting of different sizes, body rays with procumbent cells in their body and upright or square cells in their tails, and idioblasts with cubic crystals, scanty and diffuse axial parenchyma strongly suggest in Lauraceae. In contrast, the presence of scalariform perforation plate, vasicentric tracheids, intervessel and vessel-ray pits similar in shape and size to intervessel pits, axial parenchyma scanty and vasicentric, rays composed of mixed procumbent, upright and square cells, support a close similarity with Humiriaceae. If these two new reports are added to the Leguminosae described earlier from this locality, the plant community that fossilized in Marques de Comillas, reveals a diverse paleoflora, whose closest leaving representatives are common in the humid tropic.

Key words: Chiapas, Humiriaceae, Lauraceae, Wood anatomy.

1. Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: albertofrl@ciencias.unam.mx

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. 2. Email: scrscfpb@unam.mx

3. Email: lccanadell@mac.com

5. Email: lecanadememac.com

4. Coordinación Técnica de Investigación, Secretaría del Medio Ambiente e Historia Natural y Facultad de Biología y Escuela de Arqueología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Email: javierdchiapas@hotmail.com

# INTRODUCCIÓN

El trópico húmedo está ampliamente distribuido en la región sureste de México y se caracteriza por su alto índice de biodiversidad, la cual ha sido explicada a partir de factores como su posición geográfica entre las zonas Neártica y Neotropical, así como por su heterogeneidad ambiental (Rzedowski, 1978). El trópico húmedo en América incluye parte de México, parte de Centroamérica y se extiende ampliamente en América del Sur. Muy importante para entender la historia de su biodiversidad es el como se generaron y establecieron los distintos linajes de angiospermas que caracterizan estas regiones, ya que en la actualidad el intercambio de especies vegetales entre el Norte, Centro y Sur de América es muy frecuente. Esto plantea varias interrogantes a resolver y es el registro fósil el que lo hará, ya que sin él, sólo es posible inferir que en el pasado sucedía lo mismo. La información paleobotánica de estas regiones refuerza o adecua hipótesis sobre el establecimiento de su vegetación, la extensión de los distintos ambientes y esclarece el intercambio de especies durante el Mioceno. La comparación entre los registros de las paleofloras neógenas con las floras actuales, es de gran ayuda para resolver interrogantes sobre el tema.

Durante el Cretácico, América del Norte y América del Sur eran dos continentes separados por aguas oceánicas, existiendo entre ambos algunas islas que facilitaron la ampliación de la distribución de algunos linajes (Cevallos-Ferríz et. al., 2012). México y en especial Chiapas es clave para resolver parte de la historia de la diversificación de las angiospermas en el continente americano, pues representa la parte más septentrional de América del Norte y se une con Centroamérica. El estado actualmente cuentan con condiciones cálido-húmedas (observable en sus selvas y bosques mesófilos) y semisecas (en zona de cuenca), que han permitido el desarrollo de una diversidad muy grande, al punto que se considere como el segundo estado del país con mayor riqueza florística, aunque falte mucha diversidad por documentar (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Esta complejidad de ambientes y floras es aparentemente de reciente origen, pero ¿qué tan nueva es? Esto aún debe ser establecido y los fósiles son insustituibles para contestar esta pregunta.

El registro de macrofósiles de angiospermas en México está distribuido en varias localidades que abarcan desde el Cretácico hasta el Pleistoceno. Estos variados materiales permiten describir taxonómicamente plantas con base en órganos aislados, aunque ocasionalmente se pueden relacionar más órganos o sus partes a una planta. Además, estos materiales facilitan inferir paleoclimas y estos conocimientos en conjunto permiten reconstruir la historia de la flora, mostrando aspectos de la historia de la diversidad actual y del pasado, así como las condiciones ambientales en que crecieron estas plantas.

En Chiapas, los primeros trabajos paleobotánicos de angiospermas se basaron en polen. En lo que respecta a macrofósiles se inicia con un trabajo sobre el límite Oligoceno-Mioceno de Simojovel por Miranda (1963). Otros sobre plantas de estas edades le siguieron basados en material incluido en ámbar, maderas permineralizadas e impresiones carbonosas de hojas (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferríz, 2007; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010; Cevallos-Ferríz y Calvillo-Canadell, 2010). Las



Fig.1. Ubicación geográfica de Marqués de Comillas. a) República mexicana; b) Estado de Chiapas; c) Área en que se encuentra la localidad (modificado de (López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011).



Fig. 2. 1-8 Gch 9 Lauraceae. Se muestran ens 1 Sección transversal, 2-3 Sección tangencial, 4-8 Sección radial); 1 Porosidad difusa, vasos solitarios (90%). IGM-LPB Escala = 150  $\mu$ m. 2. Vista general de radios heterocelulares y células oleíferas en fibras y radios. IGM-LPB Escala = 150  $\mu$ m. 3. Radios biseriados a triseriados, células oleíferas en ellos y fibras septadas. IGM-LPB Escala = 200  $\mu$ m. 4. Cuerpo de radio compuesto por células procumbentes y células erectas. IGM-LPB Escala = 120  $\mu$ m. 5 Elemento de vaso con placa de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas. IGM-LPB Escala = 50  $\mu$ m. 6. Punteaduras vaso-radio con variación de tamaño y con bordes reducidos. IGM-LPB Escala = 50  $\mu$ m. 7. Tilosis. IGM-LPB Escala = 200  $\mu$ m. 8. Cristales en células de radio y fibras con septos. IGM-LPB Escala = 100  $\mu$ m.



Fig. 3. 1-10 Gch 20 Humiriaceae. Se muestran de 1-2 Sección transversal (Tn), 3-6 Sección tangencial (Tg), 7-10 Sección radial (Rd); 1. Porosidad difusa, vasos solitarios y parénquima axial difuso, vasicéntrico. IGM-LPB Escala = 500  $\mu$ m. 2. Vasos solitarios, parénquima vasicéntrico y fibras gruesas. IGM-LPB Escala = 200  $\mu$ m. 3. Placa de perforación escalariforme y parénquima vasicéntrico. IGM-LPB Escala = 100  $\mu$ m. 4. Traqueidas. IGM-LPB Escala = 20  $\mu$ m. 5. Vista general de radios heterocelulares y placa de perforación escalariforme. IGM-LPB Escala = 120  $\mu$ m. 6. Radios uniseriados y heteroceluares, fibras con punteaduras simples. IGM-LPB Escala = 100  $\mu$ m. 7. Elemento de vaso con puntaduras intervasculares alternas. IGM-LPB. Escala = 50  $\mu$ m. 8. Elemento de vaso con placa de perforación escalariformes, parénquima vasicéntrico y radios heterocelulares. IGM-LPB. Escala = 170  $\mu$ m. 9. Radio geterocelular con cuerpo compuesto de céluas erectas, cuadradas y procumbentes. IGM-LPB Escala = 40  $\mu$ m. 10. Punteaduras vaso-radio similares en formas pero de menor tamaño a las punteaduras intervasculares. IGM-LPB Escala = 15  $\mu$ m

localidades del Mioceno han ampliado de manera considerable la información sobre la diversidad de fósiles conocidos (Flores-Rocha, *et al.*, 2012; Hernández-Damian *et al.*, 2012; Hernández-Villalva, *et al.*, 2011; 2012; Peralta-Medina, 2009;). Los órganos de las nuevas plantas incluyen flores, posibles frutos y semillas, hojas y maderas, que han conservado caracteres que son de gran ayuda taxonómica y ecológica. Hay que resaltar que en Chiapas los estudios paleobotánicos actualmente incluyen localidades del Cretácico, donde de forma preliminar se reportan las angiospermas más antiguas de recolectadas en México (Guerrero-Márquez, *et al.*, 2012).

Este trabajo presenta algunos avances preliminares hechos con tres muestras xilológicas de la localidad Arroyo Maderas del Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, de la cual como antecedentes, se ha realizado un trabajo paleoclimático (Castañeda-Posadas *et al.*, 2007) y un listado de maderas fósiles pertenecientes a la familia Leguminosae (Flores-Rocha, *et al.*, 2011; 2012). Las maderas que se presentan, proporcionan una visión más amplia de la diversidad vegetal de Chiapas en el Mioceno y que hoy día se puede encontrar en nuestro país o bien en América del Sur

### MATERIAL Y MÉTODO

La localidad Arroyo Maderas se localiza en el municipio de Marqués de Comillas, a 252 Km. de Palenque, por la carretera Fronteriza del Sur, en la parte más austral de la Selva Lacandona, entre la Reserva de la Biósfera Montes Azules y estribaciones de la Sierra de los Cuchumatanes (Fig. 1). Los sedimentos que afloran alternan areniscas finas y gruesas. La edad tentativa para esta secuencias sedimentaria es del Mioceno, sugerida por el hallazgo de un colmillo de rinoceronte, vértebras de cocodrilo, placas de un caparazón de tortuga, y algunos gasterópodos ubicados por debajo de los estratos de las maderas (Castañeda-Posadas, 2007).

Todas las muestras fueron colectadas por miembros del Laboratorio de Paleobotánica, UNAM, y del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera, Chiapas, entre los años 2001-2004. Las muestras se cortaron con la ayuda de Enoch Ortíz Montejo que utilizó la técnica estándar de lámina delgada, realizando 15 laminillas de 30 µm de espesor, en planos transversal, tangencial y radial, por cada muestra. Se fijaron las laminillas en portaobjetos de vidrio y se procedió a cubrir y montar las muestras con Bálsamo de Canadá.

La terminología utilizada para las descripciones del material colectado se basó en la Lista de Caracteres propia para la identificación de maderas duras de la IAWA (IAWA Committee, 1989). Se utilizaron únicamente caracteres cualitativos para este trabajo. Algunos caracteres presentes en las maderas, facilitaron la búsqueda y revisión de los mismos libros en "Comparative Wood Anatomy" (Carlquist, 1988; Richter, 2000), así como el sitio de la red InsideWood.

## RESULTADOS

Municipio: Marqués de Comillas, Chiapas Orden: Laurales Familia: Lauraceae Juss. Ejemplar: Gch 9 (Fig. 2) Localidad: Arroyo Maderas

Descripción: Anillos de crecimiento indistinguibles. Madera con porosidad difusa (Fig. 2-1). Vasos en su mayoría solitarios (80%) y con múltiples radiales de 2 (Fig. 2-1), vasos circulares a ovales. Los elementos de vaso tienen placas de perforación simple (Fig. 2-5), punteaduras intervasculares alternas (Fig. 2-5) de tamaño mediano (7.5-10 µm) y punteaduras vaso-radio de varios tamaños con los bordes reducidos (Fig. 2-6). Tilosis presente (Fig. 2-7). Fibras septadas (Fig. 2-3,8), punteaduras no observables. Parénguima axial paratragueal escaso, el apotraqueal es difuso y raro. Radios biseriados a triseriados (Fig. 2-2,3), heterocelulares compuestos de un cuerpo de células procumbentes y márgenes de una hilera de células cuadradas o erectas (Fig. 2-4). Cristales en células marginales de los radios (Fig. 2-8). Células oleíferas presentes (Fig. 2-3).

Afinidades: Siguiendo la base de datos de InsideWood, se sugieren afinidades a Loxopterygium huasango y Thyrsodium spruceanum (Anacardiaceae) y algunas especies de Actinodaphne spp. (A. glabra, A. glomerata, A. procera), además de Alseodaphne semecarpifolia y Nectandra saligna (Lauraceae). Sin embargo, la ausencia de canales radiales y la marcada presencia de células oleíferas descartan a la familia Anacardiaceae, por lo que se sugiere mayor afinidad con la familia Lauraceae.

Orden: Malpighiales

Familia: Humiriaceae Juss.

Ejemplar: Gch 20 (Fig. 3)

Localidad: Arroyo Maderas

Descripción: Anillos de crecimiento indistinguibles. Madera con porosidad difusa (Fig. 3-1). Vasos solitarios (arriba del 90%), vasos circulares a ovales (Fig. 3-1). Elementos de vaso con placa de perforación escalariformes (Fig. 3-3,5,8) con más de 10 barras, punteaduras intervasculares alternas (Fig. 3-7) de tamaño pequeño a mediano (6-8  $\mu$ m), punteaduras vaso-radio similares en forma pero de menor tamaño a las punteaduras intervasculares (Fig. 3-10). Traqueidas presentes (Fig. 3-4) y abundantes. Tilosis no presente. Fibras con pared gruesa (Fig. 3-2) y punteaduras simples (Fig. 3-6). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico (Fig. 3-1,2) y apotraqueal (Fig. 3-1) formando bandas de corta longitud muy espaciadas y delgadas de 1-2 células de grosor. Radios uniseriados a triseriados (Fig. 3-5,6), heterocelulares, compuestos por células procumbentes, cuadradas y erectas, mezcladas en el cuerpo (Fig. 3-8), otros con cuerpo de células procumbentes y en los márgenes 2-3 células erectas y cuadradas (Fig. 3-9).

Afinidades: Siguiendo la base de datos de InsideWood, la combinación de los caracteres como la placa de perforación escalariforme de los elementos de vaso, la abundancia de traqueidas, los radios heterocelulares y heterogéneos, las delgadas banda y su corta longitud, se sugiere afinidad a la familia neotropical Humiriaceae, particularmente al género *Sacoglottis* Mart.

#### DISCUSIÓN

Las dos maderas permineralizadas presentan caracteres anatómicos que coinciden con familias distribuidas actualmente en el trópico-húmedo, tales como la familia Lauraceae y Humiriaceae. Desafortunadamente en este momento no es posible asignar género y mucho menos especies, no obstante, si se pueden sugerir afinidades a géneros existentes en la actualidad.

El registro de maderas fósiles de Lauraceae en el mundo es muy amplio, no obstante, no lo es para México. La presencia de Lauraceae en el país se restringe a Olmosoxvlon upchurchii en la Formación Olmos, Coahuila y Argapaloxylon richterii en el Mioceno de Tlaxcala. Este nuevo registro en Chiapas, sugiere como lo hacen los dos anteriores, que las condiciones climáticas en Chiapas eran adecuadas para que un miembro de la familia Lauraceae aumentara su área de distribución en el trópico-húmedo. La familia Lauraceae se distribuye en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo (Cronquist, 1981) y México no es precisamente un país con una gran diversidad de esta, sin embargo, si existen especies arbóreas importantes de la familia en las actuales comunidades vegetales (Lorea-Hernández, 2002). Cabe destacar que de los tres géneros de Lauraceae con mayor afinidad en la madera Gch9, sólo el género Nectandra Rol. Ex Rottb. se encuentra en México actualmente. Esta madera es muy similar a las demás Lauraceae con la porosidad difusa, vasos solitarios en un 90%, elementos de vaso con paca de perforación simples y especialmente la presencia de células oleíferas en el parénquima axial, fibras o en las células radiales, punteaduras vaso radio con variación en su tamaño.

Al comparar esta madera con los dos registros paleoxilológicos del país, es claro que no están relacionadas genéticamente. Con *Olmosoxylon upchurchii* existen diferencias cuantitativas, pues *O. upchurchii* tiene

únicamente células oleíferas en las células marginales de los radios, mientras que en el ejemplar de este trabajo, se presentan en las células marginales de los radios y entre las fibras. Al comparar el nuevo ejemplar con *Argapaloxylon richterii* existen diferencias cuantitativas y cualitativas, como la presencia de anillos de crecimiento, vaso en múltiples radiales de 2-4, y punteaduras vaso-radio opuestas, entre otras.

Es interesante que Gch20 tenga afinidad con Humiriaceae, una familia que de México, no se encuentra registrada en los listados botánicos de México. Se le atribuye una distribución sudamericana totalmente y sólo una especie africana (Sacoglottis gabonensis). En cuanto al registro paleoxilológico, Pons y De Franceschi (2002), describen una madera afín a Humiriaceae del Neógeno de Perú. Esta madera junto con lo que se presenta en Chiapas, son los únicos registros existentes. En el trabajo de Pons y Franceschi se sugiere que su madera tiene afinidad con Humiriastrum (Urb.) Cuatrec. Los caracteres que da a conocer son muy generales, de tal forma, que no se puede comparar su descripción con la madera Gch20. No obstante, los caracteres corresponden totalmente a la familia Humiriaceae. En contraste, el ejemplar aquí presentado posee afinidad con Sacoglottis Mart, cuya presencia en el registro fósil se restringe al Mioceno de Panamá y Plioceno de Bolivia y Colombia. En todos los casos, la presencia se basa en frutos de Sacoglottis tertiaria (Berry, 1927). El tiempo y dirección de intercambio de especies de plantas entre las dos Américas es fuente de debate y la información que se adiciona al tema da sustento a algunas ideas, pero genera otras preguntas. Por ejemplo, en este trabajo se introduce una madera con afinidad al género Sacoglottis Mart., cuva distribución es difícil de explicar. En este caso, la presencia de esta planta plantea una interrogante biogeográfica, que debe añadirse a la lista de plantas con distribución en África, América del Sur y México como Hymenaea L. La importancia de los eventos geológicos son determinantes para la vida, pues son estos los que han modelado la fisiografía del planeta, como lo son las montañas, que poseen gradientes altitudinales, generando zonas de diferencias en humedad, temperatura, precipitación., a los que comunidades vegetales responden y a través de los cuales son seleccionados. Entender como se fue moldeando el relieve actual y como las plantas lo fueron ocupando, permitirá entenderle origen de los biomas actuales. No hay que olvidar que el presente es clave para resolver preguntas del pasado y viceversa, por lo que la discusión continúa de nuevos datos neo y paleobotánicos enriquecerán estas ideas biogeográficas

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo otorgado por los proyectos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

(CONACyT), 104515 a LCC y 82433 a SRSCF y el PAPIIT-UNAM 219810 a SRSCF. Se agradece la colaboración de los compañeros del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera que hallaron esta localidad y que han ayudado a obtener el material de ahí.

# **BIBLIOGRAFIA**

- Berry E.W., 1922, Pliocene fossil plants from eastern Bolivia, Johns Hopkins University, Studies in Geology, 14:145–186.
- Calvillo-Canadell L. y S.R.S. Cevallos-Ferríz y L. Rico-Arce, 2010, Legume flowers preserved in amber form Simojovel de Allende Chiapas, Mexico, Review of Palaeobotany and Palynology, 160: 126-134.
- Castañeda-Posadas, C, y S.R.S. Cevallos-Ferríz, 2007, Swietenia (Meliaceae) flower included in Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico, American Journal of Botany, 94(11): 1821-1827.
- Castañeda-Posadas C., S.R.S. Cevallos-Ferríz, L, Calvillo-Canadell, 2007, Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas, Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Autónoma de México, México, D, F, 160 pp.
- Cevallos-Ferríz S.R.S., E.A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell, 2012, Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México, Acta Botánica Mexicana 100: 317-350.
- Cronquist A., 1981, An integrated system of classification of flowerings plants, Columbia University Press, Nueva York.
- Flores-Rocha L.A., S.R.S. Cevallos-Ferríz y L. Calvillo-Canadell, 2011, Maderas de Leguminosae en el Mioceno de Chiapas, Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología, 22-25 Febrero 2011, Puebla, México.
- Flores-Rocha L.A., S.R.S. Cevallos-Ferríz y L. Calvillo-Canadell, 2012, A diverse assemblage of Leguminosae woods from the Neogene of Mexico, Scientific program Botany 2012: The next generation, 7-11 Jul 2012, Columbus, Ohio, USA.
- Guerrero-Márquez G.L., Calvillo-Canadell y S.R.S. Cevallos-Ferríz, Angiospermas de la localidad El Chango, Aptiano-Cenomaniano, de Chiapas, Méx., Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología, 22-25 Febrero 2011, Puebla, Méx.
- Hernández-Damian A.L., L. Calvillo-Canadell y S.R.S. Cevallos-Ferríz, 2012, Bernardia flower (Euphorbiaceae) preserved

in amber from the Miocene of Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico, Scientific program Botany 2012: The next generation, 7-11 Jul 2012, Columbus, Ohio, USA.

- Hernández-Villalva D., L. Calvillo-Canadell y S.R.S. Cevallos-Ferríz, 2011, Determinación del clima durante el Mioceno en Ixtapa, Chiapas, con base en el estudio morfológico de hojas fósiles, Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología, 22-25 Febrero 2011, Puebla, México.
- Hernández-Villalva D., L. Calvillo-Canadell y S.R.S. Cevallos-Ferríz, 2012, Paleoclimatic inference of the Miocene Ixtapa Formation, Chiapas, through leaf physiognomy, Scientific program Botany 2012: The next generation, 7-11 Jul 2012, Columbus, Ohio, USA.
- IAWA Committee, 1989, IAWA list of microscopic features for hardwood identification, IAWA Bulletin 10: 219–332.
- InsideWood, 2004-onwards, Published on the Internet, http://insidewood/ lib.ncsu.edu/search.
- López-Toledo L., & Martínez-Ramos M. 2011, The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion?, Revista Mexicana de Biodiversidad, 82(2): 663-678.
- Lorea-Hernandez F.G. 2002, La familia Lauraceae en el Sur de México: Diversidad, distribución y estado de conservación, Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana, 71: 59-70.
- Martínez-Meléndez J., M.A. Pérez-Farrera y O. Farrera-Sarmiento, 2008, Inventario florístico del Cerro El Cebú y zonas adyacentes en la Reserva de la Biósfera El Triunfo (Polígono V), Chiapas, México, Bololetín de la Sociedad, Botánica de México, 82 :21-40.
- Miranda F., 1963, Two plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico, area, Journal of Paleontology, 37: 611-614.
- Palacios-Chávez R. y J. Rzedowski 1993, Estudio palinológico de las floras fósiles del mioceno inferior y principios del mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México, Acta Botánica Mexicana, 24: 1-96.
- Peralta-Medina E. 2009, Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México, Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D,F., México, 67 pp.
- Rzedowski J., 1978, *Vegetación de México*, Limusa, México, D, F, 432 pp.

# CONÍFERAS CUPRESÁCEAS FÓSILES DE "EL CHANGO", CHIAPAS (APTIANO)

Ixchel González-Ramírez<sup>1</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>2</sup> y Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>3</sup>

# RESUMEN

En México, el registro fósil de las coníferas es escaso e incompleto y está sesgado a la región norte del país. Recientemente, en la cantera de "El Chango", en Ocozocuautla de Espinoza, Chiapas, se han encontrado fósiles de coníferas. Esta localidad pertenece a la Formación Sierra Madre (Aptiano) y en ella afloran estratos finos de calizas laminares que contienen flora y fauna de lagunas costeras/esteros y continental. Las asociaciones de plantas fósiles encontradas en esta localidad se caracterizan por una alta dominancia de morfotipos de gimnospermas, en particular de dos coníferas. Ramas de último y penúltimo orden de estas dos coníferas, junto con un tercer morfotipo representado únicamente por un ejemplar, se asignaron a la familia Cupressaceae con base en la presencia de hojas maduras aciculares o imbricadas en forma de escama, con una sola vena central, en arreglo espiral o decusado en crisscross. Además, con base en su arquitectura, morfometría y filotaxia, los morfotipos fósiles fueron comparados, y se observó una similitud morfológica, con los géneros actuales Cryptomeria, Glyptostrobus y Chamaecyparis. En la actualidad, todos estos géneros tienen una distribución restringida a Asia, sin embargo existen registros previos de fósiles de Glyptostrobus en América. Estas plantas constituyen nuevos registros para el Cretácico de México, y serán importantes para entender la historia biogeográfica de las coníferas en el país.

Palabras clave: Coníferas cretácicas, Cupressaceae, Chiapas, géneros asiáticos.

## ABSTRACT

In Mexico, conifer fossil record is incomplete and is biased on the north of the country. In recent years work in a quarry located in the Southwestern Mexico, near Ocozocuautla Espinoza, Chiapas, yielded a new interesting biota. The new locality forms part of the Sierra Madre Formation (Aptian), containing flora and fauna from coastal lagoons/estuaries and continental platform,. The plant association found on this site is characterized by a high dominance of gymnosperm morphotypes, particularly two conifers. Branches of ultimate and penultimate order of these morphospecies, and a third one represented only by a single fossil, have been assigned to Cupressaceae family based on the presence of mature acicular or thickened at the base scale leaves, with a single central vein, spiral or alternate in crisscross phyllotaxy. Furthermore, based on their architecture, morphometry and phyllotaxis, fossil morphotypes have been compared, finding morphological affinity, with the extant genera *Cryptomeria, Glyptostrobus* and *Chamaecyparis*. Today all these genera have a restricted distribution in Asia, but there are previous reports of fossil *Glyptostrobus* in America. These plants are new records for the Cretaceous of Mexico and complement the biogeographic history of conifers in the country.

Key words: Cretaceous conifers, Cupressaceae, Chiapas, asiatic genera.

# INTRODUCCIÓN

Las coníferas se caracterizan por ser árboles o arbustos con madera secundaria constituida por traqueidas, hojas simples con una sola vena o venación paralela, tienen producción de resina y sus estructuras reproductivas están separadas en conos masculinos y femeninos. Los conos masculinos son simples, mientras que los conos

1. Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: ixgon2@ciencias.unam.mx

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. 2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

femeninos son compuestos va que están conformados por un eje que sostiene ramas reproductivas y brácteas (Farjon, 2008; Eckenwalder, 2009). Las coníferas son un grupo que es conocido por su abundancia en las regiones frías y templadas del hemisferio norte, donde son las especies dominantes de las comunidades vegetales, formando grandes masas forestales (Farjon, 2008; Eckenwalder, 2009). Sin embargo, las zonas tropicales y subtropicales son las que presentan una mayor riqueza de especies de coníferas, basta con mencionar que los ocho centros de diversificación de coníferas que se reconocen se encuentran en latitudes entre 40° y 2° (Farjon y Page, 1999). En México se tienen registradas 85 especies de coníferas actuales (Sánchez y Huguet, 1959), de entre las que destaca la diversidad del género Pinus con 43 especies (comparado con 9 especies de este género que existen en todo Canadá (Farjon, 2010)).



Figura 1. A) Ubicación del estado de Chiapas dentro de México. B) Ubicación de la cantera de "El Chango" en el municipio de Ocozocuautla de Espinoza, al suroeste de la capital Tuxtla Gutiérrez, modificada de Alvarado et al. 2009. Los dos poblados más cercanos a la cantera son el pueblo de Pluma de oro y Guadalupe Victoria. C) Fotografía de las rocas calizas laminares que afloran en la localidad "El Chango", Chiapas.

A pesar de su abundancia e importancia económica y ecológica, el número de coníferas actuales (considerando subespecies y variedades) es de alrededor de 800 taxa (Farjon y Page, 1999) y 615 especies (Farjon, 2010), y cabe mencionar el hecho de que 30 (es decir el 40%) de los géneros actuales de coníferas son monoespecíficos. De acuerdo a las inferencias hechas a partir de análisis filogenéticos, esta baja riqueza a nivel de especie se debe a una alta tasa de extinción y no a una baja tasa de especiación (Farjon, 2010). Además el grupo de las coníferas tuvo su radiación más importante durante el Mesozoico, periodo en el cuál fueron las plantas dominantes del paisaje (Miller, 1977), la cual debe estar reflejada en su registro fósil. Así, si logramos documentar la diversidad que este grupo de plantas tuvo en el pasado, posiblemente podamos comprender por qué los centros actuales de diversificación de las coníferas se encuentran en las regiones tropicales.

El estudio de los fósiles es muy importante para comprender la filogenia de cualquier organismo, pues nos permite determinar la condición de ancestría-descendencia de los caracteres que observamos hoy, e inclusive observar características ausentes en organismos actuales y que permiten establecer relaciones filogenéticas. Sin embargo, en el caso de las coníferas, los fósiles adquieren una importancia mayor, pues los análisis moleculares, que suelen resolver interrogantes filogenéticas, en muchas ocasiones son poco robustos debido a la falta de especies actuales con las cuales correr los análisis (Farjon, 2010).

El registro fósil de las coníferas es de hecho uno de los más completos, y se encuentra conformado por fósiles de hojas, ramas, estructuras reproductivas, maderas permineralizadas y polen, cuyos ejemplares se remontan al Paleozoico (Miller, 1977). Las coníferas más primitivas, se conocen de sedimentos del Carbonífero (middle-Pennsylvannian) (Scott y Chaloner, 1983; Galtier et al., 1992) y Pérmico (Florin, 1927; Clement-Westerhof, 1984, 1987; Mapes y Rothwell, 1991) y son conocidas como Voltziales. Se trata de ejemplares que tienen estructuras vegetativas muy similares a las de las coníferas actuales, pero con estructuras reproductivas ancestrales y muy ramificadas. La aparición de las coníferas "modernas", tal y como las conocemos en la actualidad, se dio en el Triásico hace aproximadamente 210 m.a. (Miller, 1977, Farjon, 2010). El registro fósil indica que durante este periodo y el Jurásico, las coníferas fueron los elementos dominantes de las comunidades vegetales junto con otros tipos de gimnospermas y helechos; sin embargo con la radiación de las angiospermas en el Cretácico, la riqueza y la abundancia de coníferas disminuyó hasta encontrar paisajes similares a los actuales: en los que las angiospermas son los elementos dominantes de casi todos los ecosistemas (exceptuando los bosques de coníferas) (Miller, 1977; Crane, 1987).

En México, existen sedimentos paleozoicos y mesozoicos que potencialmente contienen fósiles de coníferas; sin embargo, los trabajos al respecto son escasos y provienen principalmente de localidades de los estados de Sonora y



Figura 2. A) Fósil tipo 1. Presenta dos órdenes de ramificación, última (B) y penúltima (C). Las ramas de último orden presenta hojas en forma de escama con arreglo espiralado, mientras que las hojas de penúltimo orden presentan hojas aciculares, recurvadas y decurrentes también en arreglo de espiral.

Coahuila. Para el Triásico de Sonora se tienen registros de hojas y ramas de *Elatocladus* sp. y *Podozamites* (Weber, 1980); mientras que para el Cretácico de Coahuila los hay de macrofósiles de *Achenia knoblochi, Brachyphyllum macrocarpum, Geinitzia* sp., *Kobalostrobus olmosensis, Sequoia cuneata* y *Raritania* cf. gracilis (Weber, 1980). En el caso de maderas permineralizadas se conocen a *Podocarpoxylon* Gothan y *Taxodioxylon* Harting em. Gothan también para el Cretácico de Coahuila (Cevallos-Ferriz, 1992). Sin embargo, en años recientes se descubrió una localidad Cretácica llamada "El Chango" (Aptiano) en el estado de Chiapas, en donde se han encontrado compresiones e impresiones de coníferas, cuyo estudio aumentará nuestro conocimiento sobre las coníferas del pasado en territorio mexicano, lo cual en última instancia permitirá comprender los patrones de diversidad actual, así como el registro fósil de este grupo. Por lo tanto, para complementar dichas investigaciones, el objetivo de este trabajo es describir tres morfotipos de coníferas fósiles de la localidad "El Chango", Chiapas, y encontrar afinidades taxonómicas, a través de comparaciones con taxa actuales.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

#### Localidad

La cantera "El Chango" se ubica en el municipio de Ocozocuautla, Chiapas, México, en las coordenadas 16°34'14" N; 93°16'11"W (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009) y a una altitud de 960 m (Fig. 1A,B). OvallesDamian (2004) menciona que las rocas de "El Chango" son de edad Aptiana y forman parte de la base de la Formación Sierra Madre (Vega et al., 2007). Esta edad fue establecida con base en la presencia del fósil de un pez paracupleido, similar a Paracuplea (Sun, 1956), el cual ha sido encontrado en depósitos aptianos en China. Esta aseveración en cuanto a la edad de la cantera es apoyada por la identificación de un decápodo de la familia Penaeidae por Vega et al. (2007). Las rocas que afloran en esta cantera son calizas laminares (Fig. 1C), en las que se han encontrado fósiles de peces de distintos tamaños, invertebrados, y plantas, las cuales destacan por su abundancia y por su buen grado de preservación. Entre las plantas, se cuentan algunas angiospermas, sin embargo domina el grupo de las gimnospermas, de las cuales hay al menos cinco morfotipos con ramas de distinto orden.

## Método

Para este trabajo se eligieron tres morfotipos de coníferas colectados en la localidad de "El Chango" entre enero de 2010 y enero de 2011. Los fósiles fueron

observados en un microscopio estereoscópico Zeizz V8, y fotografiados con una cámara Cannon EOS. La descripción de los morfotipos 1 y 2 se realizó a partir de 5 ejemplares fósiles de cada tipo con ramas de dos órdenes diferentes (último y penúltimo). Mientras que la descripción del morfotipo 3, se llevó a cabo con base en el único ejemplar encontrado hasta el momento. A partir de las descripciones hechas, los morfotipos fósiles se compararon con ejemplares actuales del Herbario Nacional (MEXU) y del herbario en línea de Kew, y con base en la consulta de literatura especializada (e.g., Farjon, 2008; Eckenwalder, 2009; Farjon, 2010).

# **RESULTADOS**

# Tipo 1 (Fig. 2)

## Descripción

Se caracteriza por tener ramas de último orden con hojas en forma de escama que miden entre 1 y 2 mm de largo (Fig. 2B). Las hojas de penúltimo orden son aciculares, miden



Figura 3. A) Fósil tipo 2 que presenta hojas aciculares en ramas de último y penúltimo orden. Las hojas se arreglan en dos filas en las ramas de último orden, mientras que en las ramas de penúltimo orden se arreglan en espiral. B) Acercamiento a una de las ramas donde se observa la punta acuminada de las hojas y la base decurrente con el eje.



Figura 4. A) Fósil tipo 3 con hojas en forma de escama y arreglo en decusado en criss-cross. B) Acercamiento donde se observa el patrón en "v" característico y la punta libre de las escamas. C) Conífera actual Glyptostrobus pensilis, especie con mayor afinidad morfológica al tipo 3.

de 5 a 8 mm de largo, se ensanchan en la base alcanzando 1.5 mm de ancho y tienen el ápice agudo, se curvan en distintos ángulos hacia el eje principal (Fig. 2C). Las hojas son decurrentes con el eje principal con <sup>3</sup>/<sub>4</sub> de la longitud de la hoja libre y tienen un arreglo en espiral (Figs. 2B y 2C). Las ramas de último orden también presentan un arreglo en espiral a partir de la rama de penúltimo orden (Fig. 2A).

#### Comparación con taxa actuales

El morfotipol se comparó con representantes de diversos géneros actuales de las familias Cupressaceae como *Cunninghamia, Cryptomeria, Taiwania* y Araucariaceae como *Araucaria*, con los cuales comparte características morfológicas. Sin embargo, la mayor afinidad morfológica se presentó con el género *Cryptomeria*, en particular con la especie *Cryptomeria japónica* Thunb, con la que además de los caracteres morfológicos coinciden los caracteres morfológicos de ambos órdenes de ramas. A pesar de lo anterior, no es posible decir si se trata de un miembro de este género, por lo que es necesario realizar análisis más detallados que incluyan en lo posible analisis cuticulares, que

permitan atribuir afinidad taxonómica con mayor información, aunque incluirla dentro de la familia Cupressaceae en este momento está bien respaldado.

#### Tipo 2 (Fig. 3)

#### Descripción

Los ejemplares de este morfotipo presentan ramas de último y penúltimo orden (Fig. 3A). Las ramas de último orden tienen hojas aciculares rectas de 1 a 2 mm de longitud, ensanchadas en la base y decurrentes, arregladas en dos filas (Fig. 3B). Las ramas de penúltimo orden presentan hojas aciculares, rectas y decurrentes de 6 a 12 mm de longitud con arreglo en espiral (Fig. 3A). Las ramas de último tienen arreglo alterno y en un solo plano sobre la rama de penúltimo orden (Fig. 3A).

#### Comparación con taxa actuales

Los ejemplares de este morfotipo se compararon con ejemplares actuales de las familias Cupressaceae y Podocarpaceae. Algunos de los géneros con los que se revisaron fueron *Glyptostrobus, Taxodium, Sequoia, Retrophylum* y *Podocarpus*. Sin embargo, el morfotipo 2 tuvo mayor afinidad con ejemplares actuales del género *Glyptostrobus* Endl., cuyo único representante actual es *Glyptostrobus pensilis* Saunton. Al igual que los ejemplares fósiles, el ejemplar actual presenta heterofilia hasta de tres tipos, dos de los cuales coinciden con las características observadas en el tipo 2. Esta coincidencia sugiere que el tipo 2 pertenece a la familia Cupressaceae y tiene afinidad al género *Glyptostrobus*.

# Tipo 3 (Fig. 4)

# Descripción

Este morfotipo se caracteriza por tener hojas en forma de escama más anchas que largas, en un arreglo decusado en criss-cross (Figs. 4A y 4B). Las hojas se encuentran imbricadas con 1/3 de la longitud libre. El ápice de las hojas es acuminado. Las hojas opuestas se unen en la base justo en el punto en el que llega el ápice de las hojas anteriores dando un patrón característico en "v" (Fig. 4B). La ramificación se da sobre un mismo plano y es dicotómica (Fig. 4A).

#### Comparación con taxa actuales

El tipo 3 se comparó con géneros actuales de Cupressaceae que presentan hojas en forma de escama como *Cupressus, Juniperus, Athrotaxis y Chamaecyparis.* Debido al arreglo decusado, las medidas de las hojas, el patrón en "v" y el patrón de ramificación, el género más semejante fue *Chamaecyparys* (Fig. 4C). Como en los casos ateriores mas observaciones son necesarias para corroborar su afinidad taxonómica, no obstante, el tipo 3 seguramente pertenece al grupo de las Cupressaceae.

#### DISCUSIÓN

La localidad "El Chango" constituye una nueva oportunidad para estudiar a los organismos vegetales que existieron en el Cretácico del sur de nuestro país. Su importancia radica en (1) el buen estado de preservación de sus fósiles y (2) su edad, la cual corresponde a un momento de coexistencia entre las primeras angiospermas y una gran variedad de gimnospermas (McLoughlin, 2001). Un aspecto interesante en esta localidad es que los fósiles que se encuentran en ésta presenten una proporción de cinco gimnospermas fósiles por cada fósil de angiosperma que aparece. De esta manera, al menos para esta localidad cretácica, aún existe una dominancia de las gimnospermas sobre las angiospermas en términos de abundancia de fósiles. Sin embargo, para realizar aseveraciones en cuanto a parámetros de las asociaciones fósiles, es necesario determinar si se trata de asociaciones de vida o de muerte y el grado de transporte, así como realizar identificaciones a nivel específico tanto de las angiospermas como de las gimnospermas.

Además de los morfotipos reportados en el presente trabajo, se registran para la localidad "El Chango" fósiles de angiospermas con afinidades taxonómicas a la familia Cymodoceae y a miembros de los órdenes Proteales y Sapindales, así como algunos pastos marinos similares a los miembros actuales de la familia Hyrocharitaceae, (Guerrero-Márquez et al., 2012). Aunado a lo anterior, se han hallado fósiles de coníferas de la familia Pinaceae y Podocarpaceae (Huerta-Vergara et al., 2012). Las plantas descritas en este trabajo, junto con las descritas por Huerta-Vergara (2011) constituyen nuevos registros de coníferas para el Cretácico de México, destacando la abundancia de las coníferas en general, y de las Cupressaceae en particular, en el territorio nacional durante el Mesozoico; abundancia que contrasta con su escaza presencia en el Paleógeno.

Por otro lado, los géneros Cryptomeria y Glyptostrobus, dos de los géneros actuales que muestran mayor similitud con los fósiles, tienen una distribución restringida a Asia, mientras que el tercer género Chamacyparis tiene una distribución disyunta en América y Asia (Eckenwalder, 2009; Farjon, 2011), y su registro fósil señala que tuvo una amplia distribución en el hemisferio norte durante el Paleógeno (Liu et al., 2009). A pesar de ello, este trabajo, no es el primer indicio de que estos géneros tuvieron distribuciones mucho más amplias en el pasado, abarcando Norteamérica; por ejemplo existen registros fósiles previos de Glyptostrobus en Norte América (Wittlake, 1970; Kumagai et al., 1995). Además, los géneros Cryptomeria y Glyptostrobus forman un grupo monofilético con el género Taxodium, el cual se distribuye en un área amplia de Norteamérica (Farjon, 2011).

En cuanto a las implicaciones paleoambientales, la presencia de fósiles con estas afinidades taxonómicas sugiere un clima con un alto grado de humedad para esta región durante el Cretácico, como los sitios en los que hoy se distribuyen estos géneros (Farjon, 2011). Con base en los taxa actuales y de acuerdo con otras reconstrucciones que se han hecho en localidades similares del Eoceno en Canadá (Greenwood y Basinger, 1994), es posible inferir un bosque mixto como los que se encuentran hoy en Asia (Greenwood y Basinger, 1994). Además, el tipo de organismos animales, como decápodos y peces pequeños, que se han encontrado y descrito sugiere un ambiente de depósito costero (Vega *et al.*, 2007).

Finalmente, es necesario resaltar el hecho de que las coníferas pueden presentar una amplia variablidad morfológica en sus hojas y en su filotaxia (Hernández-Castillo, 2005; Eckenwalder, 2009; Powell, 2009; Farjon, 2011); y que los fósiles de coníferas que se encuentran suelen ser fracciones de ramas o estructuras reproductivas, con escasas conexiones orgánicas (Hernández-Castillo, 2005). Ambos aspectos dificultan la reconstrucción de plantas completas y su asignación taxonómica según los

criterios neontológicos. No obstante, recientemente se han desarrollado métodos para el estudio de las coníferas fósiles que permiten evaluar el grado de variación intraespecífica en los fósiles para determinar si se trata de la misma especie o no (Hernández-Castillo et al., 2001). De esta manera, la localidad de "El Chango" es un objeto de estudio de gran valor paleontológico pues ofrece gran cantidad de fósiles con buen estado de preservación, e inclusive con órganos en conexión orgánica, para llevar a cabo estudios de ésta índole. Más estudios acerca de la taxonomía, arquitectura, y reconstrucciones de las coníferas de "El Chango" mejorarán nuestro entendimiento de la diversidad de este grupo durante el Mesozoico, así como de los patrones biogeográficos que observamos en el presente y la composición de las comunidades vegetales que existen en esta región del país en la actualidad.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al financiamiento de los proyectos CONACYT-82433, CONACYT-104515 y PAPIIT-219810. Los autores agradecen la colaboración de todos los miembros del laboratorio de Paleobotánica, I.G, UNAM en la obtención de los ejemplares; así como la colaboración de los miembros del museo de Paleontología de Tuxtla Gutiérrez, en particular de Javier Avendaño-Gil, por todas las facilidades prestadas durante el trabajo de campo; y a Enoch Ortíz-Montejo por la ayuda en toda la parte técnica.

#### **BIBLIOGRAFIA**

- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E., Blanco-Piñón, A, 2009, The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocuautla, Chiapas, Southern Mexico: Paleontologia Electrónica, 12(2, 4A), 1-22.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1992, Tres maderas de gimnospermas cretácicas del norte de México: Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica, 63(2), 111-137.
- Clement-Westerhof, J.A., 1984, Aspects of Permian palaeobotany and palynology; IV, The conifer Ortiseia Florin from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Goeppert) Schimper: Review of Palaeobotany and Palynology, 41, 51-166.
- Clement-Westerhof, J.A., 1987, Aspects of Permian palaeobotany and palynology; VII, The Majonicaceae, a new family of Late Permian conifers: Review of Palaeobotany and Palynology, 52, 375-402.
- Crane, P.R., 1987, Vegetational consequences of the angiosperm diversification, in Friis, E.M., Chaloner, W.C., Crane, P.R. (ed), The Origin of Angiosperms and Their Biological Consequences: Cambridge, Cambridge University Press, 107–144.

- Eckenwalder, J.E., 2009, Conifers of the World: Portland, Timber Press, 720 pp.
- Farjon, A., Page, C.N. (Compiladores). 1999. Conifers. Status survey and conservation action plan: IUCN, Gland, Switzerland y Cambridge, UK. IUCN/SSC Conifer Specialist Group, reporte, 121 pp.
- Farjon, A, 2008, A Natural History of Conifers: Portland, Timber Press, 304 pp.
- Farjon, A, 2010, A Handbook of the World's Conifers: Boston, Brill, 1111 pp.
- Florin, R., 1927, Preliminary descriptions of some Palaeozoic conifers: Arkiv für Botanik, 21, p. 1-7.
- Galtier, J., Scott, A.C., Powell, J.H., Glover, B.W., Waters, C.N., 1992, Anatomically preserved conifer-like stems from the Upper Carboniferous of England: Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 247, p. 211–214.
- Guerrero-Márquez, G., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Avendaño-Gil, M.J., 2012, Angiospermas de la localidad El Chango (Aptiano), de Chiapas, México, VI, en Jornadas paleontológicas y Ier. Simposio de Paleontología en el Sureste de México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Greenwood, D.R., Basinger, J.F., 1994, The paleoecology of high-latitude Eocene swamp forest from Axel Heiberg Island, Canadian High Artic: Review of Palaeobotany and Palynology, 81(1), p. 83-97.
- Hernández-Castillo, G.R., Rothwell, G.W., Mapes, G., 2001, Thucydiaceae fam. nov., with a review and reevaluation of Paleozoic walchian conifers: International Journal of Plant Sciences, 162, p. 1155-1185.
- Hernández-Castillo, G.R., 2005, Systematics of the most ancient conifers: Alberta, Canadá, Faculty of Science of the University of Alberta, tesis doctoral, 324 pp.
- Huerta-Vergara, A., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Silva-Pineda, A., 2012, Description and identification of Aptian-Cenomanian Pinaceae and Podocarpaceae from El Chango, Chiapas, Mexico, en Botany 2012, Columbus, Ohio, Botanical Society of America.
- Kumagai, H., Sweda, T., Hayashi, K., Kojima, S., Basinger, J.F., Shibuya, M., Fukaoa. Y., 1995, Growth-ring analysis of early Tertiary conifer woods from the Canadian High Arctic and its paleoclimatic interpretation: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 116, p. 247–262.
- Liu, C.Y., Mohr, B.A.R., Basinger, J.F., 2009, Historical biogeography of the genus Chamaecyparis (Cupressaceae, Coniferales) based on its fossil record: Palaeobiogeography and Palaeoenvironment, 89, p. 203-209.

- Mapes, G., Rothwell, G.W., 1991, Structure and relationships of primitive conifers: Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie Abhandlungen, 183, p. 269-287.
- McLoughlin, S., 2001, The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism: Australian Journal of Botany, 49, p. 271-300.
- Miller, C.N. Jr., 1977, Mesozoic conifers: The Botanical Review, 43(2), p. 217-280.
- Ovalles Damián, E., 2004, Determinación taxonómica de un paraclupéido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la Cantera El Espinal, Ocozocoautla, Chiapas: Tuxtla Gutiérrez: Tuxtla Gutiérrez, México, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, tesis profesional, 73 pp.
- Powell, G.R., 2009. Lives of Conifers: A comparative account of the coniferous trees, Baltimore, Johns Hopkins University Press, 276 pp.
- Sánchez, N., Huguet, L., 1959, Conifers of Mexico: Unasylva (en línea), <a href="http://www.fao.org/docrep/x5390e/x5390e04.htm">http://www.fao.org/docrep/x5390e/x5390e04.htm</a>

- Scott, A.C., Chaloner, W.G., 1983, The earliest fossil conifers from the Westphalian B of Yorkshire: Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 220, p. 163–182.
- Vega, F.J., Alvarez, F., Carbot-Chanona, G., 2007. Albian penaeoidea (Decapoda: Dendrobranchiata) from Chiapas, Southern Mexico, en 3rd Symposiumon Mesozoic and Cenozoic Decapoda Crustaceans, Museo di Storia Naturale di Milano: Memorie della Societá Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 35(2), p. 6-8.
- Weber, R., 1980, Megafósiles de Coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y Consideraciones Generales Sobre las Coníferas Mesozoicas de México: Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, 4(2), p. 111-124.
- Wittlake, E.B., 1970, Glyptostrobus europaeus (Brongn) Heer in Arkansas: Arkansas Academy of Science Proceedings, XXIV, 44-47.

# ANGIOSPERMAS CRETÁCICAS DE LA LOCALIDAD "EL CHANGO", CHIAPAS, MÉXICO

Griselda Guerrero-Márquez<sup>1</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>2</sup>, Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>3</sup> y Javier Avendaño.Gil<sup>4</sup>

#### RESUMEN

La vegetación del Cretácico en México es conocida principalmente en Baja California, Sonora, Coahuila y recientemente en la localidad "El Chango", Chiapas, donde se han reportado peces, moluscos, crustáceos, etc., y en los últimos años se recolectaron cientos de hojas de coníferas, varios conos, y alrededor de sesenta ejemplares de angiospermas. Esto hace que Chiapas sea el cuarto estado en que se reportan macrofósiles de angiospermas cretácicas. En esta localidad, la relación que hay entre angiospermas y gimnospermas es consistente con la edad sugerida para la Formación Sierra Madre, Aptiano-Albiano, y representa el registro más antiguo de angiospermas reportadas hasta el momento en México. Para identificar taxonómicamente, los fósiles fueron observados bajo microscopio estereoscópico y microscopio electrónico de barrido. Se han reconocido hojas de dicotiledóneas, monocotiledóneas y frutos, que han sido relacionados con las familias Bignoniaceae, Combretaceae, Arecaceae, Myrtaceae, entre otras, no obstante, la comparación detallada debe continuar para alcanzar propuestas taxonómicas mejor fundamentadas.

Palabras clave: Angiospermas, Chiapas, Cretácico, Fósiles, México.

## ABSTRACT

Cretaceous vegetation of Mexico is known primarily in Baja California, Sonora, Coahuila and recently in the town "El Chango", Chiapas, where there have been fish, molluscs, crustaceans, etc., but in recent years also collected hundreds of sheets conifers, several cones, and about sixty specimens of angiosperms. Chiapas is the fourth state of Cretaceous angiosperm macrofossils reported. In this locality the relationship between angiosperms and gymnosperms is consistent with the suggested age for the Sierra Madre Formation, Aptian-Albian, and represents the oldest record of angiosperms reported so far in Mexico. For identification taxonomically fossils were observed under a stereoscopic microscope and SEM. Were recognized dicot, monocot and fruits, which have been linked with families Bignoniaceae, Combretaceae, Arecaceae, Myrtaceae, among others, however, the comparison must continue to reach to better proposed taxonomic.

Key words: Angiosperms, Chiapas, Cretaceous Fossils, Mexico.

#### **INTRODUCCIÓN**

El Cretácico fue un periodo importante para las plantas vasculares terrestres con flor ya que comenzaron su radiación adaptativa, la cual se extendió hasta el punto de provocar grandes desplazamientos ecológicos donde Cycadophytas, Gynkgophytas y otros grandes grupos de gimnospermas declinaron en abundancia relativa y diversidad, y fueron remplazados en la mayoría de los hábitats y regiones geográficas (Upchurch & Dilcher, 1990).

1. Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: gris.g.marquez@gmail.com

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geolo-

gía, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria,

Del. Coyoacán, 04510 México D. F.

2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

4. Coordinación Técnica de Investigación, Secretaría del Medio Ambiente e Historia Natural y Facultad de Biología y Escuela de Arqueología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Email: javierdchiapas@hotmail.com

En el Cretácico, el territorio que hoy ocupa México, la mayoría de la tierra continental estaba cubierta por el mar (Eguiluz de Antuñano et al., 2000). Sin embargo, registros de granos de polen de Winteraceae y Laurales en sedimentos del Aptiano/Albiano de Michoacán y Colima, así como de Hamamelidaceae y Araceae en Durango sugieren la presencia de áreas expuestas en la parte central de México. Posiblemente éstos representan islas en las que las angiospermas fueron capaces de establecerse. En la parte Norte de México se ubica la más extensa y conocida zona continental donde la vida podría haberse establecido en el Cretácico Superior, la llamada Paleopenínsula de Coahuila. En esta región hay registros de las familias Arecaceae, Musaceae, Strelitziaceae, Ranunculaceae, Menispermaceae, Hamamelidae, Phytolacaceae, Rhamnaceae, entre otras (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Existieron comunidades donde se mezclaron plantas cuyo origen se sugiere fue tanto en el hemisferio Sur como en el Hemisferio Norte (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000).

En cuanto a la parte Sur de México, recientemente en la localidad "El Chango" del estado de Chiapas, Formación Sierra Madre, se han recolectado angiospermas fósiles por



Figura 1. A. Ubicación de la localidad El Chango B. Sección estratigráfica de la Formación Sierra Madre, mostrando la posición relativa de la cantera El Chango (modificado de Vega *et al.* 2007; Alvarado-Ortega, 2009).

lo que el objetivo de este trabajo es describirlas y proponer sus afinidades taxonómicas.

## MÉTODO

Sitio de estudio: La localidad El Chango está situada en las coordenadas N 16°34'14" y W 93°16'11" a 30 km al suroeste de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, y data del Aptiano-Albiano (Alvarado-Ortega, 2009; Vega *et al.* 2007). Se han recolectado aproximadamente 60 fósiles de angiospermas en seis colectas que iniciaron en el 2010. Estos depósitos corresponden a la base de la Formación Sierra Madre, constituida por dolomítas y calizas depositadas principalmente en facies marinas someras (Steele y Waite, 1986; Fig. 1). Aquí se han encontrado fósiles de una gran variedad de peces, moluscos, crustáceos e insectos, así como plantas, siendo las gimnospermas más abundantes que las angiospermas.

Determinación taxonómica: El material fósil fue limpiado y separado de acuerdo a su estado de conservación. Los fósiles mejor conservados fueron observados en microscopio estereoscópico Olympus SZH y bajo luz ultravioleta para observar relieves, así como en el microscopio electrónico de barrido (MEB). Se hicieron dibujos con cámara lúcida y se tomaron fotografías de cada fósil, y a partir de estas observaciones se realizó su descripción. En el caso de las hojas, la descripción de los caracteres se basó en el manual de arquitectura foliar (Leaf Architecture Working Group, 1999).

Agrupamos el material estudiado en hojas, posibles frutos y rarezas. Los fósiles fueron comparados con taxa actuales con ayuda de recursos bibliográficos y electrónicos, con ejemplares del Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología, UNAM, y del herbario virtual de Kew. Las hojas actuales que presentaron mayor similitud con los fósiles fueron sometidas a la técnica de aclarado que consiste en decolorar la hoja y teñir las venas para tener claro el patrón de venación, carácter útil para la identificación.

#### RESULTADOS

### Hojas

Este grupo fue dividido en dos subgrupos de acuerdo al tipo de venación, paralela *vs*. reticular.

Dentro del grupo de las *monocotiledóneas*, aquellas con venación paralela (Figura 2), se reconocieron cuatro morfotipos:

A: Tiene margen entero, base cunneada, ápice redondeado y el tamaño de las hojas van desde cuatro a 25 centímetros (fig. 1-2).

B: Tiene margen entero y base cunneada, pero a diferencia del anterior presenta un ápice agudo (fig. 2.3).

C: Tiene base cunneada, margen entero, ápice redondeado y una vena media muy marcada (fig. 2.4).

D: Tiene base cunneada, margen entero, ápice agudo y a diferencia de las anteriores tiene una lígula que va desde la base hasta poco menos de la mitad de la hoja (fig. 2.5).

Los fósiles con presencia carbonosa en su superficie fueron observados en el MEB y permitieron observar detalles de la epidermis, principalmente los fósiles de morfotipo A. El MEB evidenció un arreglo celular poco regular, en el que sin embargo, se pueden distinguir ciertas líneas celulares paralelas, así como una tendencia a organizar estructuras circulares conformadas por cuatro células que parecen delimitar un poro (Fig. 2.6-8). Cabe señalar que no hay evidencia morfológica de tricomas, aparatos estomáticos o idioblastos.

En el grupo de las *dicotiledóneas*, aquellas con venación reticular (Fig. 3), se reconocieron cuatro morfotipos:

E: Tiene base decurrente, margen entero, ápice redondeado, vena media muy marcada (fig. 3.1-3).

F: Tiene margen entero, base decurrente, ápice agudo y vena secundaria intramarginal (fig. 3.4).

G: Se conoce la mitad proximal de la hoja, la base es decurrente, tiene margen entero, venación distinguible hasta el tercer orden; tiene vena primaria pinnada, venación secundaria eucamptodroma y vena intramarginal (fig. 3.5).

H: Tiene base decurrente, ápice agudo, margen entero, vena primaria pinnada y venación secundaria y terciaria visibles (fig.3.6-7).

#### Frutos

Representados por cinco morfotipos distintos:

I: Frutos alargados cuya longitud varia de los cinco a 10 centímetros y en promedio un centímetro de ancho, tienen un pecíolo ancho y corto, base decurrente, ápice de forma redondeada a obtusa, margen entero y venación paralela (fig. 4.1).

J: Tiene base decurrente ligeramente sesgada, margen entero y venación reticular donde se distinguen tres venas principales. Presenta pequeñas estructuras ovaladas de pared gruesa que sugieren la presencia de semillas en la parte central de la estructura (fig. 4.2).

K: miden en promedio 13 centímetros de largo y cuatro de ancho, tienen pecíolo de seis centímetros de largo en cuya base hay una estructura gruesa parecida a una lígula.



Figura 2. Monocotiledóneas. 1 y 2. Morfotipo A; 3. Morfotipo B; 4. Morfotipo C; 5. Morfotipo D; 6, 7 y 8. Observaciones en el MEB del morfotipo A.



Figura 3. Dicotiledóneas. 1, 2 y 3. Morfotipo E; 4. Morfotipo F; 5. Morfotipo G; y 6 y 7. Morfotipo H (escala 2cm).



Figura 4. Frutos: 1. Morfotipo I; 2. Morfotipo J; 3. Morfotipo K; 4. Morfotipo L y 5. Morfotipo M; Rarezas: 6. Morfotipo N; 7. Morfotipo Ñ; 8. Morfotipo O y 9. Morfotipo P. (escala 1 cm).
La parte dorsal del fruto es recta y ligeramente arqueada, la parte ventral en cambio es curva, de manera que el fruto es más ancho por la mitad que en los extremos. Algunos ejemplares tienen una abertura que va de la base hacia la parte media (fig. 4.3).

L: Las características de este morfotipo son similares a las del anterior en cuanto a talla y las características del pecíolo, sin embargo, la forma del fruto es ovalada y mide 6 cm de ancho (en promedio) y tiene una base compleja y ápice redondeado. En el centro del fruto se aprecia un oscurecimiento que va de la base al ápice (fig. 4.5).

M: fósil incompleto de forma ovalada, mide cuatro centímetros de ancho y tres de largo. Se distinguen tres capas y un pecíolo muy delgado que llega al centro del fruto (fig. 4.6).

#### Rarezas

Estos fósiles no presentan características suficientes para saber a qué órgano pertenecen.

Miden alrededor de dos centímetros y algunas de ellas tienen una estructura de tipo estrella, morfotipo N, en la que se observan ejes que parten de un mismo punto que presentan venación paralela y uno de los ejemplares presenta una estructura parecida a un tallo sumamente delgado y largo (fig. 4.6).

Otros ejemplares constituyen el morfotipo  $\tilde{N}$ , presentan un eje principal grueso del que salen algunos ejes más cortos y delgados con ápice agudo (fig. 4.7).

Con características similares, el morfotipo O presenta además una estructura parecida a una lígula en la base del punto de unión de los ejes (fig. 4.8).

El último fósil de éste grupo, el morfotipo P, es completamente distinto, mide 18 centímetros y tiene cuatro hojas principales que se doblan y bifurcan. Tienen margen entero y vena media, sin embargo no se observa ápice ni base (fig.4.9).

## DISCUSIÓN

Dentro de las monocotiledóneas, todos los morfotipos fueron relacionados con géneros de pastos marinos. Por ejemplo, de la familia Hyrocharitaceae los géneros más parecidos fueron, *Thalassia*, ya que sus hojas presentan base, margen, venación y forma alargada de similares a las de los fósiles; y *Halophila*, que tiene forma ovalada y la característica vena media más gruesa que las demás (fig. 2.1-3).

Otra familia que presenta características similares a los fósiles es Cymodoceae, en donde las hojas de Halodule tienen

ápice y base, así como lígula similar a los fósiles (fig. 2.5).

Al igual que el fósil, algunos ejemplares de pastos marinos actuales fueron observados en el MEB. El que presentó mayor similitud con los fósiles y en especial con el morfotipo A fue *Thalassia testidinum*. En esta especie el arreglo epidérmico consta de líneas celulares paralelas entre sí, y cada línea se distingue por presentar poros alineados formados por la unión de cuatro o cinco células. Estos caracteres aunque de manera poco clara, fueron observados también en el fósil, además, ambos carecen de estructuras estomáticas y tricomas. Esta comparación anatómica de la epidermis confirma el parentesco entre los fósiles y miembros actuales de pastos marinos, por lo que preliminarmente se atribuyen los fósiles a la familia Hydrocharitaceae.

En contraste, dentro de las dicotiledóneas, el morfotipo E no fue relacionado con ninguna familia actual debido a que no presenta venación secundara visible y los caracteres son insuficientes para sugerir alguna afinidad (fig. 3.1-3).

Sin embargo, los morfotipos F, G y H fueron comparados con Sapindales, Myrtales y Malpighiales (fig.3.4-7) Algunas semejanzas entre las hojas fósiles y actuales incluyen la forma de la hoja, el tipo de margen, de venación primaria y secundaria, así como la vena intramarginal. Pero también hay diferencias como la forma de la base, del ápice y la venación terciaria, por lo que el trabajo de biología comparada debe continuar.

Los frutos del morfotipo I fueron comparados con miembros de Gentianales y Lamiales debido a que los frutos son rectos, alargados y tienen venación paralela, sin embargo, la forma del ápice, de la base y la longitud del fruto fósil son distintos (fig. 4.1). El Morfotipo J, pudo haber tenido la apariencia que hoy presentan algunos frutos globosos de la familia Solanaceae y/o la familia Fabacea, debido a que tiene morfología que recurdan vainas, como por ejemplo, la venación reticular y semillas pequeñas junto a la vena media, pero se debe ampliar la descripción y observaciones en microscopio para constatar que no se trate de una hoja y que la interpretación de algunas de las estructuras como semillas sea correcta (fig. 4.2).

Al principio los morfotipos K, L y M fueron tratados individualmente y relacionados con familias como Araceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Combretaceae etc. debido a su tamaño y forma ovalada, y en algunos casos no se pudo establecer afinidad alguna con familias actuales. Sin embargo, después de una ardua investigación bibliográfica, se encontró dentro de las Proteales un caso en el que los frutos son ovalados, dehiscentes y con semillas generalmente aladas y planas, y que en el proceso de dispersión de la semilla el fruto presenta morfologías distintas, antes y después de liberarlas, lo que llevó a interpretar de una manera distinta a estos morfotipos, entendiéndolos como estructuras de la misma planta pero en distintos momentos de su ciclo de vida (fig. 4.3-5). Es importante mencionar que para edad de las rocas de esta localidad los frutos fósiles encontrados son de talla grande.

Dentro del grupo denominado rarezas, las características del morfotipo N recuerdan a la flor fósil de Leefructus encontrado en China en sedimentos de hace aproximadamente 125 millones de años, sin embargo, presenta cierto parecido también con hongos del género *Geastrum* debido a su forma estrellada (fig. 4.6).

El morfotipo  $\tilde{N}$  es relacionado (como algunas hojas) con Cymodoceae, ya que presenta una inflorescencia llamada cima muy parecida a este morfotipo (fig. 4.7).

El morfotipo O, debido a que presenta una estructura parecida a una lígula que sobresale de la base, se ha comparado con la copa floral de algunas Myrtaceae (fig. 4.8).

El último fósil de éste grupo, el morfotipo P, ha sido relacionado con varias plantas fósiles y actuales, con base en que sus hojas no presentan lóbulos como tales sólo adelgazamientos en algunas zonas. Formas similares pueden encontrarse en helechos como *Lygodium palmatum*, las plántulas de algunas Proteales, el fósil *Ginkgoites australis* y *Manihotites*, este último se ha reportado en el Cretácico del Norte de México. Sin embargo, la venación es distinta con todas ellas así como la forma de la lámina ya que en el fósil no se observan dicotomías (fig. 4.9).

Los grupos con los que los fósiles presentan similitudes tienen una distribución templada, tropical y subtropical en la actualidad, lo que no contradice a los trabajos realizados con los peces, crustáceos y moluscos fósiles de la misma localidad. Además, las afinidades taxonómicas con dos familias de pastos marinos, aplicando actualismo biológico, sugiere que probablemente el ambiente marino era tranquilo, ya que actualmente podemos observar que en las praderas de pastos marinos el oleaje disminuye debido a que las hojas funcionan como estabilizadoras y retenes naturales de arena, lo que permite una rápida sedimentación de lodos y material orgánico y además contribuye a reducir la erosión de las playas. Así mismo, los pastizales sirven como áreas de crianza, sustrato y refugio para especies de animales como poliquetos, moluscos, artrópodos y peces.

## CONCLUSIONES

Se puede afirmar que localidad presenta una importante diversidad de formas foliares y de estructuras reproductivas que podrán dar luz sobre el tipo de vegetación que habitaba en lo que hoy es el Sur del territorio mexicano durante el Cretácico. Las angiospermas son poco abundantes en la localidad pero con el trabajo de extracción del material fósil que se realiza cada año, las afinidades que ahora proponemos seguirán siendo revisadas a detalle.

Cabe mencionar que a pesar de la edad de estos sedimentos, la mayoría de las hojas tienen un excelente grado de conservación lo cual permite observarlas a detalle, otro aspecto que llama la atención es el gran tamaño de los frutos.

A medida que se incremente el esfuerzo en campo, se podrá reconstruir a las plantas para entender aspectos de su ciclo de vida, más allá de la parte taxonómica, como lo muestran los frutos fósiles de esta localidad y la probable asociación de distintos órganos aislado en un tipo de planta. Por ejemplo, un tipo de hoja con un tipo de rareza, u otras hojas con algunos frutos. Estas posibles asociaciones señalan la necesidad de profundizar la descripción de los morfotipos para lograr una acertada determinación taxonómica y conjuntar esfuerzos entre los distintos especialistas para reconstruir a las plantas con flor más antiguas de México y proponer el paleoambiente en el que crecieron.

Las características de las angiospermas de esta edad dificilmente encajan dentro de algún grupo específico de plantas actuales dificultando así su identificación, sin embargo, la combinación de ciertos caracteres ayudará a entender un poco más la variedad morfológica presente durante la radiación de este grupo.

### AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Laboratorio de Paleobotánica del IG UNAM por el apoyo en la extracción del material, a Javier Avendaño Gil por su hospitalidad a su equipo de trabajo del Museo de Paleontología *Eliseo Palacios Aguilera*, a Enoch Ortíz M. quién colaboró en la extracción del material y su limpieza, a la orientación otorgada por los doctores Den Hartog, John Kuo y del Maestro en Ciencias Ricardo Wong del Departamento de Biología Comparada de la Facultad de Ciencias UNAM, así como a miembros del MEB de la FC y del IG UNAM.

#### **BIBLIOGRAFIA**

- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E. and Blanco-Piñón, A. 2009. The Fossil Fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico. Paleontología Electrónica Vol. 12, Issue 2; 4<sup>a</sup>: 22p.
- Cevallos-Ferriz, Sergio R.S., y González-Torres, E., 2005. En: Vega, F.J. *et al.*, Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology. Vol. 24. Diciembre 2005.
- Cevallos-Ferriz, S., González-Torres, E. y Calvillo-Canadell, L. 2012. Perspectiva Paleobotánica y Geológica de la biodiversidad en México. Acta Botánica Mexicana 100: 317-350.
- Eguiluz de Antuñano, A., M. Aranda-García y R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. Boletin de la Sociedad Geológica Mexicana. 53: 1-26.

- Ramírez, J.L. y Cevallos-Ferriz, S., 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. GEOS, Unión Geofísica Mexicana, A.C.
- Steele, D.R. 1986. Contributions to the stratigraphy of the Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas. Part 1. Physical stratigraphy and petrology of the Cretaceous Sierra Madre Limestone, west-central Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín, 102:1-101.
- Upchurch Jr., Garland R. y Dilcher David L. (1990) Cenomanian Angiosperm Leaf Megafossils, Dakota Formation, Rose Creek Locality, Jefferson County, Southeastern Nebraska. U.S. Geological Survey Bulletin 191 5.
- Vega Francisco J., Fernando Álvarez & Gerardo Carbot-Chanona Albian penaeoidea (Decapoda, Dendrobranchiata) from Chiapas, southern Mexico 3rd Symposium On Mesozoic And Cenozoic Decapod Crustaceans Museo di Storia Naturale di Milano May 23-25, 2007.

# FLORES PRESERVADAS EN ÁMBAR DEL MIOCENO DE SIMOJOVEL DE ALLENDE, CHIAPAS, MÉXICO

Ana Lilia Hernández-Damián<sup>1</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>2</sup> y Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>3</sup>

# RESUMEN

Simojovel de Allende, Chiapas, México, constituye uno de los depósitos de ámbar más importantes del mundo ya que en éste se han preservado de forma excepcional evidencias biológicas de plantas y animales. Dentro del registro paleobotánico de la zona se han reportado miembros de la familia Anacardiaceae, Leguminosae, Meliaceae y Arecaceae con base en flores, las cuales constituyen un caso especial, ya que se trata de estructuras delicadas y efímeras, difíciles de preservar en el registro fósil. En este trabajo se describe la morfología de dos flores preservadas en ámbar de Chiapas, atribuyéndoles posibles afinidades taxonómicas. La primera corresponde con una flor pequeña, bisexual, hipoginia, pedicelada, pentámera, con el perianto diferenciado. Éstos caracteres permiten compararla con las familias Ericaceae, Malvaceae, Sapindaceae y Rutaceae sin embargo, tiene mayor parecido morfológico con Sapindaceae debido a la presencia de 5 estambres con filamentos pubescentes. Así mismo, una flor inconspicua, unisexual, con el perianto diferenciado, 2 sépalos ovados y 3 pétalos unguiculados es comparada con Commelinaceae, Alismataceae, Menispermaceae, y Polygonaceae teniendo mayor semejanza con Polygonaceae por tener 5 estambres con pubescencia al centro. La posible presencia de Sapindaceae y Polygonaceae en el pasado del sur de México, apoya la idea de la presencia de una selva en el pasado de Simojovel de Allende, sin embargo, es necesario continuar comparando a los fósiles con las flores de plantas actuales para confirmar su identificación taxonómica en forma tal de que la determinación taxonómica esté a la altura de los registros taxonómicos de la zona, permitiendo entender de manera más clara el paleoambiente de la zona así como los elementos florísticos que componían la vegetación hace 20 m. a.

Palabras clave: Ámbar, flores fósiles, Mioceno, Simojovel de Allende.

#### ABSTRACT

Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico, is one of the amber deposits in the world with exceptionally preserved biological evidence of plants and animals. Within the paleobotanical record of the area members of Anacardiaceae, Leguminosae, Meliaceae and Arecaceae have been reported based on flowers, which are a special case because of its delicate and ephemeral structures, difficult to preserve in the fossil record. In this paper we describe the morphology of two flowers preserved in amber from Chiapas, attributing possible taxonomic affinities. The first one corresponds to a small bisexual, hipogineous, pedicellated, pentameric flower, with differentiated perianth. These characters allow its comparisonm with members of the families Ericaceae, Malvaceae, Rutaceae and Sapindaceae, however, it has higher morphological similarity with Sapindaceae due to the presence of 5 pubescent filament. A second inconspicuous, unisexual flower, with differentiated perianth, 2 ovate sepals and 3 clawed petals is compared with Commelinaceae, Alismataceae, Menispermaceae, and Polygonaceae: The latter ones having greater resemblance to the fossil flower based on the presence of five pubescent stamens. The possible presence of Sapindaceae in the past of southern Mexico, supports the idea of the presence of a tropical forest in the Simojovel de Allende at that time, however, the fossil flowers are in need of further comparison with those of extat plants to confirm their taxonomic identification, allowing a better understand of the paleoenvironment as well as of the floristic elements composing the vegetation for 20 m. a.

Key words: Amber, fossil flowers, Miocene, Simojovel de Allende.

# 1. INTRODUCCIÓN

Con alrededor de 257,000 especies existentes, las angiospermas representan la mayor parte de las plantas con semilla (Judd *et al.*, 1998) y quizá, la característica que

1. Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D.F. Email: anamycota@gmail.com

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. 2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

más distingue al grupo es la flor, la cual puede ser definida como un eje de crecimiento determinado y modificado que contiene uno o más estambres y/o carpelos y que a su vez puede o no tener un perianto, el cual consiste de hojas modificadas (sépalos y pétalos) (Simpson, 2010).

Las estructuras reproductoras de las angiospermas exhiben una excepcional diversidad morfológica, cuyo estudio a través del registro fósil es primordial para el entendimiento del grupo (Simpson, 2010), sin embargo este ha sido relativamente raro, por ser estructuras reproductoras delicadas y efimeras (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007).

En México, como en otras partes del mundo, los estudios paleobotánicos basados en flores han sido fundamentales para el reconocimiento y el entendimiento de los componentes florísticos que crecieron en el pasado, la mayor parte de ellos están basados en morfología y ocasionalmente en su anatomía. Por ejemplo, para el Cretácico de Sonora, se ha documentado la presencia de la familia Haloragaceae (Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999) así como la de Rhamnaceae en Coahuila (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2007). Además, en el Mioceno de Chiapas se ha reportado Anacardiaceae (Miranda, 1963), Meliaceae (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007) y Leguminosae (Calvillo-Canadell et al., 2010). Éstos últimos constituyen un registro excepcional debido a que son pocos los trabajos basados en estructuras reproductoras y, constituyen un tipo especial de fosilización, ya que en las inclusiones en ámbar se preservan las flores en tres dimensiones con relativamente poca distorsión (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007).

El ámbar es resina fosilizada generada por diferentes tipos de plantas cuya secreción atrapa plantas y animales o fragmento de ellos; éstos han sido identificados alrededor del mundo en rocas tan antiguas como las del Carbonífero (Langenheim, 2003). Simojovel de Allende constituye uno de los depósitos de ámbar más importantes del Cenozoico, sin embargo no ha recibido tanta atención como los de la región del Báltico y República Dominicana (Solórzano-Kraemer, 2007).

El registro fósil de plantas fósiles preservadas en ámbar de Chiapas, se encuentra constituido por fragmentos de hojas de Acacia Miranda (Miranda, 1963), *Tapirira durhamii* Miranda (Miranda, 1963), una briofita, *Lejeunea paleomexicana* von Riclef (von Riclef, 1984), una palma *Socratea brownii* Poinar (Poinar, 2002), flores de *Swietenia miocenica* Castañeda- Posadas y Cevallos-Ferriz (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007), y dos leguminosas *H. mexicana* Poinar y Brown (Poinar y Brown, 2002) e *H. allendis* Calvillo-Canadell, Cevallos-Ferriz y Rico-Arce (Calvillo-Canadell *et al.*, 2010) estas últimas identificadas como las productoras de ámbar de la región.

Existen además otros trabajos paleontológicos de la zona (e. g. Biaggi, 1978; Langenheim et al., 1967; Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993 y Graham; 1999), que han ayudado a la reconstrucción del paleoambiente de Simojovel de Allende y, que apoyan el desarrollo de un bosque de *Hymenaea* en tierras bajas adyacente a un manglar (Solórzano-Kraemer, 2007). Ésta idea también es apoyada por Becerra (2005), a través de un estudio filogenético de *Bursera* (Burseraceae) usando ITS, ETS y DNA ribosomal, en el cual corrobora el desarrollo de una selva tropical seca en el sur de México debido a la presencia de *Bursera* hace alrededor de 20-30 m.a.

El registro paleobotánico del Mioceno en México resalta la cercanía taxonómica basada en caracteres morfológicos entre taxa fósiles y actuales, en comparación con los registros de períodos más antiguos cuyas plantas fósiles son mas semejantes a las de la Flora Boreotropical (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Para fundamentar o refutar estas ideas es necesario el estudio del registro fósil de plantas, por lo que el objetivo de este trabajo es describir dos flores preservadas ámbar de México, atribuyéndoles posibles afinidades taxonómicas.

# 2. MATERIAL Y MÉTODO

#### 2.1 Localidad y Edad

El material fósil fue colectado en el municipio de Simojovel de Allende en el estado de Chiapas, a 17° 08'19" de latitud N y 92° 43'00" de longitud O, a una altitud de 600 m.s.n.m. El área es limitada al norte por los municipios de Huitiupán, Sabanilla y Tila; al oeste por el municipio de Chilón; al este por los municipios de Pantheló, Chalchihuitán y el Bosque; al oeste por Jitotol y Nuevo Pueblo Solistahuacán (Centro Estatal de Estudios Municipales [CEEM], 1988).

Böse (1905) realizó una síntesis geográfica y fisiográfica de la zona, dividiendo la secuencia estratigráfica Cenozoica en: división Eoceno, división Simojovel Oligoceno, división Tenejaoa Plioceno y división Cuaternario, posteriormente Frost y Langenheim (1974) dividieron al grupo Simojovel en Arenisca La Trinidad, Arenisca Rancho Berlín y Formación La Quinta; esta última es donde se encuentra asociado el ámbar, aparentemente incluido en una secuencia marina del Oligoceno como lo sugieren foraminíferos plantónicos asociados, como Globigerina ciperoensis y Globorotalia kuglieri reportados por los mismo autores. Sin embargo, Grimaldi (1996) mencionó que muchos depósitos de ámbar se encuentran asociados con lignitas, pizarras friables y arcillas deltaicas de edad Mioceno Temprano. La última interpretación es consistente con estudios de nanoplancton localizados en sedimentos de las biozonas N3 y N4, sugiriendo una edad de 26.0-22.5 m. a. (M. Benami, per. com., 2004, en Gómez- Bravo, 2005). Sin embargo, Solórzano-Kraemer y Rust, en prep. (en Solórzano-Kraemer, 2007) asignan el ámbar de México al Mioceno Medio (20 m. a.), debido al parecido que presenta con los depósitos de ámbar de República Dominicana, incluyendo la presencia de terrenos aluviales con lechos de lignita, un similar registro fósil de insectos, así como por su similar origen botánico, de especies extintas de Hymenaea (Solórzano-Kraemer, 2007).



Figura 1. (a) Localización geográfica de Simojovel de Allende, Chiapas, México. (b) Secciones de la columna con los depósitos de ámbar (línea obscura) y la temperatura del océano profundo (Solórzano-Kraemer, 2007 y 2010).

## 2.2 Ejemplares fósiles

#### 3. RESULTADOS

Dos flores fósiles preservadas en ámbar pertenecientes a la colección del Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera" de la Secretaria de Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural (SEMAVIHN) de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas y catalogadas como IHNFG-5934 y IHNFG-5936 (IHNFG-Instituto de Historia Natural-Fósiles Geográficos) fueron observadas y fotografiadas en un microscopio estereoscópico Zeiss V8 con cámara Cannon. Así mismo, el material fue descrito con base en literatura especializada (*e. g.* Moreno, 1984 y Simpson, 2010).

Para la identificación se usaron cuatro claves electrónicas de identificación: Neotropikey -Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics (Milliken *et al.*, 2010), FAMEX, Clave para familias de plantas con flores (Magnoliophyta de México) (Murguía y Villaseñor, 1993), The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval (Watson y Dallwitz, 1992) y Families of Dicotyledons (Nixon, 2012). Así mismo, se reviso el trabajo de Miranda (1975) sobre la vegetación de Chiapas.

# 3.1 Flor IHNFG-5934

Descripción: Flor bisexual de 12 mm de longitud y 3 mm de ancho, pequeña, actinomorfa, pedicelo de ca. 8.0 mm x 0.2 mm, ligeramente pubescente; perianto tubular; sépalos 5, parcialmente fusionado hacia la base, subobtrulados, glabros, ca. 6 mm x 0.6 mm, venación reticulada, glabro en el exterior e interior; pétalos 5, parcialmente fusionados hacia la base, subobtrulados, ca. 5.0 mm x 0.6 mm, venación reticulada, glabro en el exterior e interior; pétalos 5, parcialmente fusionados hacia la base, subobtrulados, ca. 5.0 mm x 0.6 mm, venación reticulada, glabro en el exterior e interior, parciamente fusionados, opuestos a los sépalos; estambres, 5; filamentos ca. 3.0 mm x 0.25 mm, fusionados hacia la base, subulados, pubescentes, incluidos; anteras bitecadas, ovadas, basifijas, ca. 0.5 x 0.5 mm, dehiscencia longitudinal y ovario súpero (Figura 2).

#### 3.1.1 Comparación con taxones actuales

La flor fósil IHNFG-5934 presenta parecido morfológico con las familias Ericaceae, Malvaceae, Sapindaceae y Rutaceae debido a que las flores en estas familias son



Figura 2. Comparación de la flor fósil IHNFG-5934 con familias actuales. (a) Flor fósil IHNFG-5934, (b) Ericaceae (South African National Biodiversity Institute, 2013), (c) Sapindaceae (Flickriver, 2013) y (d) Rutaceae (The University of British Columbia, 2013).

frecuentemente bisexuales, actinomorfas, hipoginias, pentámeras con el perianto diferenciado y las anteras bitecadas con dehiscencia longitudinal.

La flor fósil se asemeja a las flores de Ericaceae dado que estas generalmente tienen un perianto tubular a campanulado, como en el género Kalmia (L.) Gift & Kron ex Galasso, Banfi & F. Conti, que además cuenta con 5 estambres; sin embargo difiere del fósil en la forma de los lóbulos del perianto (subobtrulados vs. ovados) y la superficie de los filamentos de los estambres (pubescentes vs. glabros) (Simpson, 2010). Malvaceae (subfamilia Bombacoide) es otra familia con parecido morfológico al fósil, ya que las flores de esta familia tienen perianto tubular, con  $5-\infty$  estambres, pero se distingue de los fósiles por tener frecuentemente flores grandes y llamativas con filamentos fusionados (Cronquist, 1981). Por otro lado, la familia Sapindaceae se asemeja a la flor fósil dado que los estambres van de 4-∞ y los filamentos son frecuentemente pubescentes como en el género Koelreuteria Laxm., sin embargo esta familia usualmente presenta flores con un disco anular extra o intraestaminal (Simpson, 2010). Finalmente las flores fósiles se asemejan a Rutaceae por el número de estambres de 5-8 (10-60), los cuales pueden tener a veces los filamentos pubescentes, pero generalmente presenta estaminodios y disco intraestaminal (Simpson, 2010). Con base en lo anterior, la flor fósil IHNFG-5934 tiene mayor parecido morfológico con la familia Sapindaceae (Figura 2).

#### 3.2. Flor IHNFG-5936

Descripción: Flor estaminada de 3.5 mm de longitud y 3.5 mm de ancho, pequeña, zigomorfa, pedicelo de 0.5 mm x 0.2 mm, glabro; sépalos 2, ovados, ca. 1.0 mm x 0.8 mm, venación reticulada, puntacto, ligeramente pubescente, alternando con los pétalos, pétalos, 3, unguiculados, ca 1.3 mm x 1.0 mm, venación reticulada, puntacto, ligeramente pubescente, polipétalos, estambres 5, libres, distribuidos en dos ciclos; filamentos de ca. 2.5 mm x 0.3 mm, subulados; anteras bitecadas, elípticas/globlosas, dorsifijas, ca. 0.7 mm x 0.5 mm, dehiscencia longitudinal; pubescente al centro (Figura 3).

#### 3.2.1 Comparación con taxones actuales

La flor fósil IHNFG-5936 tiene parecido morfológico con las familias Commelinaceae, Alismataceae, Menispermaceae, y Polygonaceae debido a que sus flores son frecuentemente unisexuales, zigomorfas, con perianto biseriado homo o heteroclamídeo con lóbulos unguiculados.

La flor IHNFG-5936 se asemeja a la familia Commelinaceae pues tiene los estambres libres con anteras bitecadas, pero difiere de los fósiles por tener flores bisexuales o funcionalmente unisexuales y 6 estambres (Faden, 1998); Floscopa Lour., Spatholirion Ridl. Murdannia Royle, Belosynapsis Hassk., Pollia Thunb., Amischotolype Hassk., Dichorisandra Mikan, Thyrsanthemum Pichon. y Callisia Loefl. constituyen los géneros con mayor parecido morfológico. Alismatacea es otra familia con parecido morfológico al fósil ya que las flores de esta familia son frecuentemente subsésiles, con estambres de 6-9 ( $\infty$ ) y anteras versátiles con dehiscencia longitudinal (Haynes et al., 1998), sin embargo difiere del fósil por la disposición y el número de estambres (5 en dos ciclos vs. 6 alternando con los pétalos); los géneros con mayor parecido morfológico al fósil son Burnatia M. Micheli. y Sagitaria L. subgen Lophotocarpus y Caldesia. Por otro lado, Menispermaceae se asemeja a la flor fósil por el número de estambres (1)-3-12(40) y las anteras bitecadas con dehiscencia longitudinal sin embargo, los estambres pueden estar fusionados en una columna. Finalmente el fósil tiene parecido morfológico con la familia Polygonaceae por el número de estambres 3+3 o 8 (2, 9) libres, con las anteras versátiles con dehiscencia longitudinal sin embargo, el perianto no está diferenciado en sépalos y pétalos, pero es biseriado y algunas veces unguiculados; Ruprechtia C. A. Mey es un género de la familia con pubescencia al centro como el fósil. Con base en lo anterior, la flor IHNFG-5936 tiene mayor parecido morfológico con la familia Polygonaceae (Figura 3).

#### 4. DISCUSIÓN

El estudio de plantas fósiles basado en flores, ha sido recurrente en los últimos años (e.g., Takahashi et al., 2008a, Takahashi et al., 2008b, Friis et al., 2009, Martínez-Millán et al., 2009, Calvillo-Canadell et al., 2010, Schmidt et al., 2010, Benedict et al., 2011, y Schönenberger et al., 2012), su importancia radica en que constituye una fuente de información taxonómica inagotable, ya que éstas han sido usadas desde ha tiempo como herramientas de identificación y clasificación de las angiospermas (e g. Linneo, 1753; Bemtham y Hooker, 1862-1883). Las flores fósiles preservadas en ámbar de Simojovel de Allende, constituyen un caso aún más especial ya que, por un lado forman parte de uno de los pocos depósitos de ámbar en el mundo del Cenozoico y, por el otro su preservación en tercera dimensión con poca distorsión, conserva estructuras y/o tejidos que pueden alterarse en comparación con otros tipos de fosilización (Poinar, 1998) permitiendo su "mejor" estudio.

Las flores fósiles descritas en este trabajo tienen caracteres morfológicos comparables con los de varias familias de angiospermas como Ericaceae, Malvaceae, Sapindaceae, Rutaceae, Commelinaceae, Alismataceae, Menispermaceae, y Polygonaceae sin embargo, una de estas presenta mayor parecido morfológico con la



Figura 3. Comparación de la flor fósil IHNFG-5936 con algunas familias actuales. (a) Flor fósil IHNFG-5936. (b) Commelinaceae. (Ueda y Loarie, 2013) (c) Alismataceae. (Vale, 2011), (d) Polygonaceae (University of Hawaii, Botany Department, 2006).

familia Sapindaceae por ser una flor pequeña, bisexual, pedicelada, con 5 sépalos y 5 pétalos, y más aún la presencia de 5 estambres con filamentos pubescentes. Por otro lado, la segunda flor fósil que es inconspicua, unisexual, semisésil, con 2 sépalos ovados, 3 pétalos unguiculados, con 5 estambres libres y pubescente al centro tiene un enorme parecido morfológico con Polygonaceae en especial con el género Ruprechtia sin embargo, se tratan de identificaciones preliminares por lo cual, es necesario realizar comparaciones más detalladas con las familias propuestas, para poder realizar una identificación taxonómica más confiable del material, identificación que pueda estar a la altura de otros registros taxonómicos de la zona basados en flores (e.g. Miranda, 1963; Poinar y Brown, 2002). Ésto avudará a complementar, identificar y entender de forma más clara los elementos florísticos que componían la vegetación hace 20 m. a. en el sur de México.

Asímismo, el paleo ambiente bajo el cual se desarrollaban las plantas preservadas en ámbar de Chiapas ha sido interpretado como una selva subcaducifolia dominada por Hymenaeae, situada en tierras bajas adyacente a un manglar. La posible presencia de la familia Sapindaceae y Polygonaceae en el registro fósil de la zona, respalda la idea del desarrollo de ésta, va que actualmente se desarrollan taxones pertenecientes de dichas familias en este tipo de vegetación. Por ejemplo, la familia Sapindaceae en este tipo de vegetación se encuentran principalmente representada por Cupania articulata Moc. & Sessé ex DC., Melicoccus oliviformis Kunth., Sapindus saponaria L., Thouinidium decandrum (Humb. & Bonpl.) Radlk. Thouinia acuminata Radlk y Exothea copalillo (Schltdl.) Radlk.; mientras que Polygonaceae por Coccoloba acapulcensis Standl., Coccoloba cozumelensis Hemsl. y Triplaris melaenodendron (Bertol.) Standl. & Steyerm. Con base en lo anterior

se puede suponer, que las flores fósiles tienen aún más parecido con dichos taxones, ya que se considera que el registro paleobotánico del Mioceno en México presenta mayor cercanía morfológica con taxa fósiles y actuales (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). No obstante, esto no quita la posibilidad que la flores fósiles, presenten mayor parecido morfológico con otros taxones de la familia que actualmente se desarrollen en una región diferente de México o del mundo.

# 5. CONCLUSIÓN

Las flores fósiles de Simojovel de Allende constituyen un caso especial dentro del registro paleobotánico dado que son pocos los reportes taxonómicos basados en dichas estructuras. La presencia de material embebido en ámbar como la flor bisexual, pequeña, hipoginia, pentámera, con el perianto diferenciado, con 5 estambres con filamentos y presenta un enorme parecido morfológico con Sapindaceae, así mismo una flor unisexual, inconspicua, con el perianto diferenciado (2 sépalos, ovados y 3 pétalos unguiculados), con 5 estambres libres y pubescente a centro, parece ser un miembro de la familia Polygonaceae. Dichas familias actualmente forman parte de las selvas tropicales en México lo que respalda lo que sugiere el paleoambiente de la zona sin embargo, es necesario realizar una identificación mejor respaldada del material fósil que ayude a entender de forma más clara los elementos florísticos que componían la vegetación en el pasado del sur de México.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo otorgado por los proyectos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), 104515 a LCC y 82433 a SRSCF y el PAPIIT-UNAM 219810 a SRSCF. Así mismo, reconocen y gradecen la colaboración de los compañeros del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera quienes han facilitado el material fósil para su estudio en especial al M. en C. Javier Avendaño Gil.

### **BIBLIOGRAFÍA**

- Becerra, J.X., 2005, Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. Proceedings of the National Academy of Sciences: Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102, 10919-10923.
- Benedict, J., DeVore, M.L., Pigg., K.B., 2011. Prunus and Oemleria (Rosaceae) Flowers from the Late Early Eocene Republic Flora of Northeastern Washington State, U.S.A: International Journal of Plant Sciences, 172, 948-958.
- Bentham, G. y Hooker, J.D.G., 1862-1883, Genera plantarum, 3 vol. Reeve & Co., Inglaterra.
- Biaggi, R.E., 1978. Palynology and paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, México, Walla College, California, USA, Thesis M. S., 92 pp.

- Böse, E., 1905. Geología de Chiapas y Tabasco. Secretaria de Fomento. Instituto Geológico de México, 113 pp.
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2007. Reproductive structures of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, Mexico: Journal Botany, 64, 1658-1669.
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Rico-Arce, L., 2010. Miocene Hymenaea flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 160, 126-134.
- Castañeda-Posadas C., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007. Switenia (Meliaceae) flower in Late Oligocene-Early Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico: American Journal Botany. 94:1921-1827.
- Centro Estatal de Estudios Municipales (CEEM), 1988. Los municipios de Chiapas. Colección: Enciclopedia de los Municipios de México. Secretaría de Gobernación y gobierno del Estado de Chiapas, México.
- Cevallos-Ferriz S.R.S., González-Torres, E., Calvillo-Canadell, L, 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad de México: Acta Botánica Mexicana, 100, 317-350.
- Cronquist, A., 1981. An Integrated system of classification of flowering plants, Columbia University Press, New York, USA. 1262 pp.
- Faden, R.B., 1998, Commelinaceae. En: Kubitzki (ed). The families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV. Flowering plants Monocotyledons., Springer, 11-18 pp.
- Flickriver viewer software, 2007-2013, disponible en: <a href="http://www.flickriver.com">http://www.flickriver.com</a>, consultado el 24 enero 2013.
- Friis, E.M., Raunsgaard-Pedersen, K., Von Balthazar M., Grimm G.W., Crane, P.R., 2009. Monetianthus mirus gen. et sp. nov., a Nymphaealean Flower from the Early Cretaceous of Portugal: International Journal of Plant Sciences, 170, 1086-1101.
- Frost, S.H., Langenheim, Jr. R.L, 1974, Cenozoic Reef Biofacies, Tertiary Larger Foraminifera and Scleractian Coral from Chiapas, México, Northen Illinois University Press, De Kalb, Illinois, E. U. A, 388 pp.
- Graham, A, 1999, Studies in Neotropical Paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene Palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico): American Journal of Botany, 86, 17-31.
- Grimaldi, D., 1996, Amber; window to the past. Harry N. Abrams, and American Museum of Natural History, Nueva York, Nueva York, USA, 216 pp.
- Haynes, R.R., Les, D.H., Holm-Nielsen, L.B, 1998, Alismataceae. En: Kubitzki (ed). The families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV Flowering plants Monocotyledons, Springer, 11-18 pp.

- Hernández-Castillo, G.R., Cevallos-Ferriz, S.R.S, 1999, Reproductive and vegetative organs with to Haloragaceae from the Upper Cretaceous Huepac Chert locality of Sonora, Mexico: American Journal Botany, 86, 1717-1734.
- Judd, S. W, Campbell, C. S., Kellog, E. A., Stevens, P. F., Donoghue, M. J., 1998, Plant systematic. 3ra. ed. Sinauer Associates, Massachussetts, E.U.A, 569 pp.
- Langenheim J., Hackner, B. L., Bartlett, A., 1967, Mangrove pollen at depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, México. Botanical Museum Leaflets Harvard University, 21, 289-324.
- Langenheim, J.H., 2003, Plant Resin; Chemestry, Evolution, Ecology and Etnobotany. Timber Press, EUA, 586 pp.

Linneo. 1753. Species Plantarum. Ed.1.

- Martínez-Millán M., Crepet, W.L., Nixon, K.C., 2009, Pentapetalum trifasciculandricus gen. et sp. nov., a thealean fossil flower from the Raritan Formation, New Jersey, USA (Turonian, Late Cretaceous): American Journal of Botany, 96, 933-949.
- Milliken, W., Klitgård, B., Baracat, A., (eds). 2012. Neotropikey -Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, disponible en <www.kew.org/neotropikey>, consultado el 5 de noviembre 2012.
- Miranda, F., 1963, Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico, area: Journal of Paleontology, 36, 611-614.
- Miranda, F., 1975, La Vegetación de Chiapas. 1ra parte. 2a ed. Gobierno del Estado de Chiapas. Chiapas, México, 265 pp.
- Moreno, N.P., 1984, Glosario Botánico Ilustrado, Ed. Continental, México. 300 pp.
- Nixon, K., Plant key: Families of Dicotyledons, <www.plantsystematics.org>, consultado: el 6 de noviembre 2012.
- Murguía, M., Villaseñor, J.L., 1993, "FAMEX: Clave para familias de plantas con flores (Magnoliophyta) de México. Asociación de Biólogos Amigos de la computación, A. C. México.
- Palacios-Chavez, R., Rzedowski, J., 1993, Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la Región de Pichucalco, Chiapas, México: Acta Botánica Mexicana, 24, 1-96.
- Poinar, G., Jr., 1998., Fossils explained 22: Palaeontology of amber, Geology Today. 14: 154–160.
- Poinar, G., Jr., 2002, Fossil palm flowers in Dominican and Mexican amber. Botanical Journal of the Linnean Society, 138:57-61.
- Poinar, G. Jr., Brown, A.E, 2002, Hymenaea mexicana sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections: Botanical Journal of the Linnean Society, 139, 125-132.

- Schmidt, A.R., Hentschel, J., Heinrichs, J., 2010, The fossil hornwort described from Dominican amber is an angiosperm flower: Review of Paleobotany and Palynology, 160, 209-211.
- Schönenberger, J., M. von Balthazar, T. Masamichi, X. Xianghui, P. R. Crane y P. S. Herendeen. 2012. Glandulocalyx upatoiensis, a fossil flower of Ericales (Actinidiaceae/Clethraceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Georgia, USA: Annals of Botany, 109, 921-936.
- Simpson, M.G, 2010, Plant Systematic. 2da ed, Elsevier Academic Press. E. U. A. 456 pp.
- Solórzano-Kraemer, M.M, 2007, Systematc, paleoecology and paleobiogeography of the insect fauna from the Mexican amber: Paleontogr. Abt. A. 282, 1-33.
- Solórzano-Kraemer, M. M., 2010. Mexican amber, En: Panney, D. (ed.), Biodiversity of fossil in amber from the major world deposits, 42-56 pp.
- South African National Biodiversity Institute, Plantzafrica, disponible en <a href="http://www.plantzafrica.com/">http://www.plantzafrica.com/</a>, consultado el 24 de enero del 2013.
- Takahashi, M.E., Friis, M., Herendeen, P.S., Crane P.R., 2008a. Fossil flowers of Fagales from the Kamikitaba locality (Early Coniacian; Late Cretaceous) of Northeastern Japan: International Journal of Plant Sciences, 169, 899-907.
- Takahashi, M.E., Friis, M., Uesugi, K., Suzuki, Y., Crane, P.R., 2008b. Floral Evidence of Annonaceae from the Late Cretaceous of Japan. International Journal of Plant Sciences, 169, 908-917.
- Ueda, K-ichi, Loarie, S, 2013. inaturalist.org, actualizado 8 de marzo 2013, disponile en <a href="http://www.inaturalist.org">http://www.inaturalist.org</a>, consultado 24 enero 2013.
- University British Columbia, Botanical Garden, actualizado 4 de febrero del 2013, disponible <a href="http://www.botanicalgarden">http://www.botanicalgarden</a>. ubc.ca/>, consultado 24 de enero 2013.
- University of Hawaii, Botany department (Vascular Plant Family Access Page), actualizado 22 enero 2006, disponible <a href="http://www.botany.hawaii.edu/">http://www.botany.hawaii.edu/</a>). Consultado 24 de enero 2013.
- Vale, A., 2011, Panoramio, actualizado 1 de marzo de 2012, disponible <a href="http://www.panoramio.com/photo/47810321">http://www.panoramio.com/photo/47810321</a>, consultado el 24 de enero del 2013.
- Von Riclef, J., 1984. Lejeunea palaeomexicana n. sp., das erste Moss aus Mexikanischem Bernstein (Lejeunea palaeomexicana n. sp.), the first Bryophyte from Mexican amber. Stuttgarter Beiträge, Naturkunde 108 (7 S), 1–7.
- Watson, L., Dallwitz, M.J., 1992, The families of flowering plants: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval, actualizado 19 de diciembre 2012, disponible en <a href="http://delta-intekey.com/angio">http://delta-intekey.com/angio</a>, consultado 24 de enero 2013.

# INFERENCIA DEL PALEOCLIMA DE LA FORMACIÓN MIOCÉNICA EN IXTAPA CHIAPAS, UTILIZANDO LA FISIONOMÍA FOLIAR DE LOS FÓSILES

Denise Viridiana Hernández-Villalva<sup>1</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>2</sup>, y Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>3</sup>

# RESUMEN

La relación que entre la vegetación actual y el clima representa en los fósiles un buen proxi paleoclimático, y como base o principio de estos estudios se encuentra una estrecha correlación con el actualismo biológico. Las hojas son órganos susceptibles e importantes de las plantas, que responden al medio en el que se establecen. Se han realizado estudios para demostrar la correlación entre el clima, los genes y el fenotipo; dicha correlación se refleja en la fisonomía de la hoja. Bajo esta primicia el objetivo de este trabajo es inferir los parámetros climáticos bajo los cuales se desarrolló la flora miocénica de Ixtapa, Chiapas. Con base en características foliares, se reconocieron 126 morfotipos que fueron analizados con la metodología CLAMP, que permite comparar a la flora fósil con 173 sitios actuales. El estudio realizado sugiere que en Ixtapa, Chiapas, durante el Mioceno Medio tardío (12.53 a 15.25 millones de años), se presentó un clima semifrío húmedo.

Este resultado, comparado con los climas que se han descrito en la actualidad de México, sugiere que en la región probablemente se desarrolló una vegetación similar a un Bosque Mesófilo de Montaña. La fisionomía predominante de las hojas fósiles incluye características como el tamaño micrófilo, margen entero, forma de la base aguda y ápice agudo. Dentro de los 126 morfotipos distintos se describieron dos ejemplares relacionados con las familias Moraceae y Sapindaceae. Este tipo de estudios representan una oportunidad para entender.

Palabras clave: Paleoclima, Ixtapa, Chiapas, fósil, fisonomía, hojas, CLAMP, Bosque Mesófilo de Montaña, Mioceno.

## ABSTRACT

The relationship between vegetation and climate in the fossil represents a good proxy paleoclimatic, and as a basis or principle of these studies found a close correlation with biological actualism. The leaves are the most susceptible organ of plants because respond to the environment in which they grow. Studies have been conducted to demonstrate the correlation between climate, genes and phenotype, this correlation is reflected in the morphology of the leaf. Under this premise the goal of this work is to infer the climatic parameters under which Miocene flora developed Ixtapa, Chiapas. Based on leaf characteristics were recognized 126 morphotypes were analyzed with the CLAMP methodology that allows comparison to the fossil flora with 173 existing sites. The study suggests that in Ixtapa, Chiapas, during the late Middle Miocene (12.53 to 15.25 million years), appeared had a semi-cold wet weather.

This result, compared with climates that are described today in Mexico, suggests that the region probably developed in a similar Cloud Forest vegetation. The dominant physiognomy of fossil leaves includes size microphyll entire margin, acute form of the base and acute apex. Among the 126 different morphotypes described two related to Moraceae and Sapindaceae families. Such studies represent an opportunity to understand the relationship of climate and environmental scenarios as selectors vegetation.

Key words: Paleoclimatic, Ixtapa, Chiapas, fósil, fisionomy, leaf, CLAMP, Cloud Forest, Miocene.

## INTRODUCCIÓN

El clima del pasado (paleoclima) se puede reconstruir mediante la interpretación del registro fósil y la relación

1. Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: denise.hernandez.villalva@gmail.com

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F.

2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

que tiene con diferentes tipos de registros geológicos, ya sea de diatomeas, foraminíferos, corales, núcleos de hielo, anillos de crecimiento de árboles, sedimentos, polen, entre otros. Entender e inferir el paleoclima implica estudiar las variaciones climáticas de los diversos registros orgánicos/inorgánicos en distintas escalas temporales y geográficas.

El clima desempeña un papel primordial en la distribución de los tipos de vegetación. Los factores climáticos como luz, temperatura, humedad y viento, determinan un medio particular en el cual las plantas se adaptan (Huetz, 2005).



Figura 1. Mapa del estado de Chiapas, mostrando la ubicación de Ixtapa (Peralta, 2009).

Los requerimientos ambientales que tienen las plantas se ven reflejados en ellas mismas a través de su mofología y anatomía.

La hoja es fundamental para la sobrevivencia de la planta ya que se encarga de dos principales funciones, la producción de alimento y el intercambio de gases con el medio externo, gracias a la fotosíntesis (Huetz, 2005). La morfología de las plantas representa plasticidad en su fenotipo ligada a la información genética que contienen, su genotipo, muestra la adaptación que sus posibilidades genéticas ofrecen ante el medio ambiente que lo rodea (Spicer, 2009).

Muchos trabajos se han dedicado a establecer y demostrar la relación entre la fisonomía foliar y las condiciones climáticas y ambientales (Holdridge, 1947;Richards, 1998; Vareschi, 1992) y su extrapolación hacia floras del pasado (Dolph &Dilcher, 1979; Gregory-Wodzicki, 2000; Hinojosa, 2005; Jacobs, 1999; Richter, 1991; Wiemann *et al.*, 1998; Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Wolfe, 1993), quedando demostrado que la fisionomía de la vegetación tiende a caracterizar el clima de una región, independientemente de su composición florística (Spicer *et al.*, 2004). Con la ayuda de estos estudios se desarrolló bajo el trabajo de de Jack Wolfe y Spicer el método de análisis climático llamado CLAMP (Climate Leaf Analisis Multivariate Program) (Wolfe, 1990, 1993; Kovach y Spicer, 1995; Wolfe y Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer *et*  *al.*, 2004). El método estadístico usado en CLAMP es el Análisis de Correspondencia Canónico (CANOCO) (Ter Braak, 1986, Spicer 2010), es un método de ordenación directo, usado en la ecología de plantas, donde se requiere de ordenar muestras, en este caso sitios de vegetación, basado en un conjunto de atributos (8 caracteres con 31 estados de carácter para las hojas). El Análisis de Correspondencia Canónica (CANOCO) y una ecuación de regresión múltiple desarrollada por Herman y Spicer (2004) estima ocho parámetros que describen el paleoclima del sitio.

Dada la importancia de comprender los escenarios climático-ambientales como seleccionadores de la vegetación y la distribución actual, el objetivo de este trabajo es inferir el paleoclima de la formación miocénica Ixtapa, Chiapas, a partir de la fisonomía foliar fósil. Los estudios geológicos y taxonómicos sugieren que la Formación Ixtapa, Chiapas, se depositó bajo un clima predominantemente cálido húmedo (Martínez, 1992; Ferrusquía, 1996); las hojas fósiles recolectadas y sus características morfológicas (margen entero y lámina micrófila), permiten anticipar que el paleoclima cálido y húmedo se afirma.

#### **SITIO DE ESTUDIO**

El Municipio de Ixtapa se encuentra en la región central del estado de Chiapas, entre los 16°45<sup>'</sup> - 16°55<sup>'</sup> N y los 92°50<sup>'</sup>-93°00<sup>'</sup> W, a unos 28 km de Tuxtla Gutiérrez

(Ferrusquía, 1996). El área de estudio corresponde a la porción sudoccidental de la Provincia Sierras Plegadas Norteñas y en ellas se conforma la subprovincia de la depresión de Ixtapa. La forma terrestre dominante es la planicie, a la que se le designa con el nombre Meseta Ixtapa, que se sitúa entre los 600 y 1200 m.s.n.m. El municipio Ixtapa forma parte de las regiones fisiográficas de los Altos de Chiapas y la Depresión Central (Ferrusquía, 1996) (Figura 1).

La interpretación geológico-ambiental de la Formación Ixtapa para el Mioceno Medio Tardío muestra variaciones volcaniclásticas y epiclásticas que indican una sedimentación continental en ambientes fluviolacustres, de energía baja y gran aporte de sedimentos inmaduros. En un estudio radioisotópico de K-Ar de la localidad con muestras líticas (de las cuales se extrajeron minerales aislados, biotita y plagioclasa), se obtuvieron edades que coloca a la Formación Ixtapa en un lapso de la parte Tardía del Mioceno Medio y la temprana del Mioceno Tardío, hace aproximadamente 12.53 a 15.25 millones de años (Ferrusquía,1996).

# 1.1. Historia Geológica de Ixtapa, Chiapas

Los análisis hechos en el sitio de estudio mostraron una compleja historia geológica que va desde el Cretácico al Cenozoico temprano, presentándose un ambiente primariamente marino epicontinental que incluye zonas de litoral y que transita hacia secuencias que indican ambientes continentales. La presencia de dinoquistes y polen de mangle en algunos estratos delgados de esta unidad indican la persistencia efimera de un ambiente transicional lagunar en un marco continental (Martínez, 1992). La presencia de abundantes interestratos de tobas, denotan actividad volcánica silícica explosiva cercana al área (Ferrusquía, 1996).

En el trabajo Contribución al Conocimiento Geológico de Chiapas, (Ferrusquía-Villafaranca, 1996) se mencionan aspectos de la actividad tectónica de la región, destacándose que para el inicio de la parte tardía del Mioceno Medio, se dio un levantamiento regional, que se relaciona con la formación de un relieve abrupto sujeto a alta erosión. Este proceso disectó la formación y expuso a la secuencia Terciaria de Ixtapa. La Formación Ixtapa se encuentra sobre yaciendo al grupo Río Hondo, de edad Mioceno Medio e infra yaciendo a la Formación Punta de Llano del Plioceno Superior-Pleistoceno (Ferrusquía, 1996 y Peralta, 2009) (Figura 2).

## MATERIAL FÓSIL

El material fósil foliar fue recolectado durante seis visitas realizadas a Ixtapa, Chiapas, desde el 2006 hasta el 2011. Este material se llevó al laboratorio de Paleobotánica



Figura 2. Contexto Geológico de la Formación Ixtapa (Peralta, 2009).

del Instituto de Geología UNAM, para clasificar y limpiar. Los fósiles que se eligieron para el análisis de CLAMP fueron aquellos que presentaron mejor preservación y los que presentaran completos los caracteres foliares. De un total de 7100 ejemplares se registraron 126 morfotipos, elegidos por tener los caracteres morfológicos necesarios que requieren para desarrollar adecuadamente la metodología del CLAMP, como la forma de la hoja, ápice, base, margen, entre otros, (Wolf, 1993) (Anexo 1).

## ANÁLISIS DEL MATERIAL FÓSIL

Para el estudio Paleoclimático de la localidad de Ixtapa. Chiapas, se utilizó la metodología de CLAMP, (Wolfe, 1990, 1993; Kovach and Spicer, 1995; Wolfe and Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer et al., 2004). En las recientes versiones de CLAMP se cuenta con una base de datos meteorológicos y morfológicos climáticos de comunidades vegetales, actuales, principalmente del Hemisferio Norte. A este conjunto de datos actuales se le agregó la información obtenida de la formación Ixtapa, para después ser examinados con el programa estadístico CANOCO para Windows 4.0. Este estudio se realizó mediante un análisis multivariado que codifica la señal climática con base en la fisonomía de las hojas del registro fósil, ordenando en un espacio multidimensional a los sitios con datos meteorológicos, la información climática y los caracteres morfológicos, (Wolfe, 1990, 1993; Kovack and Spicer, 1995; Wolfe and Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer et al., 2004). Para importar los datos, del registro fósil a CLAMP se generó una matriz que toma en cuenta diferentes caracteres para las hojas fósiles propuestos por el mismo método, CLAMP; entre los caracteres se incluye, si es lobada, el tipo de margen, el tamaño de la lámina, el tipo de ápice, la forma de la base, la relación largo-ancho y la forma de la lámina. Se analizaron para la localidad de Ixtapa, Chiapas 126 morfotipos fósiles (Anexo 1). De cada uno se obtuvieron 31 diferentes estados

de carácter, 7 estados para el tipo de margen, 9 estados para el tamaño de lamina, 4 estados para el tipo de ápice, 3 estados para la forma de la base, 5 estados para la relación largo ancho, y 3 estados para la forma de la lámina. Los estados de carácter se capturaron en una matriz de datos de presencia y ausencia. Los resultados arrojados por CLAMP se compararon con la guía para clasificar el clima según el sistema de Köppen modificado por Enriqueta García, para obtener el paleoclima de la Formación Ixtapa, Chiapas.

#### **RESULTADOS**

El análisis realizado en base a CLAMP, se obtuvieron los siguientes resultados (Tabla 1).

Para la Temperatura Media Anual considerando el intervalo de incertidumbre se obtuvo un valor de 8.86°C hasta 12.1°C, la temperatura media del mes más cálido de 17.99°C hasta 21.55°C y la temperatura media del mes más frío de 0.24°C hasta 3.94°C. Respecto a la precipitación media se obtuvo un valor de 111.91m.

# 2.1. Predominancias morfológicas de los fósiles foliares

De las observaciones morfológicas de las hojas fósiles se obtuvieron dominancias en ciertos caracteres. Del total de 120 morofotipos tan solo el 0.07% presenta base cordada, este carácter se encuentra asociado con climas de vegetación decidua y fría. El ápice predominante es el ápice agudo, la relación con el ápice agudo siempre se verá relacionado con condiciones de humedad, a diferencia de la forma del ápice redondo contrario a la forma del ápice agudo. Hay una tendencia dominante en la presencia de margen entero. Una de las relaciones más fuertes del clima respecto con la morfología de las hojas es el margen dentado, relacionado con climas fríos. Para este estudio, la hojas muestran que el margen dentado está representado por solo el 2%. Para el tamaño predominante, de los 120 ejemplares analizados, predomina el tamaño de hoja micrófila II con 39.16 %, seguida de la micrófila I con 23.33%.

## **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

Los resultados del análisis paleoclimático presentado nos indican que la localidad Ixtapa Chiapas, se caracterizaba por tener temperaturas bajas y alta humedad en el Mioceno Medio Tardío. Estos análisis revelaron lo contrario a lo esperado en nuestra hipótesis, en la que se esperaba encontrar un clima cálido-húmedo, por ello se rechaza la hipótesis propuesta. El parámetro de la temperatura media anual sugerida por CLAMP, de 8.86 °C hasta 12.1 °C, por sí sólo se rechaza la hipótesis de la existencia de un clima cálido-húmedo. Sin embargo esto sugiere que algo, diferente estaba ocurriendo respecto a la distribución de las plantas, el clima y la geología, en el Mioceno de Ixtapa, Chiapas, al resto del país.

El tipo de paleoclima que obtuvimos con CLAMP, semifrío húmedo, en la actualidad en México pueden albergar vegetación del Bosque Mesófilo de Montaña. Es interesante que este tipo de vegetación ocupe una extensión reducida, y que contenga la mayor diversidad de especies de flora y fauna en relación a su área (Challenger 1998, CONABIO, 2010); alrededor de 2500 a 3000 especies de plantas vasculares habitan preferentemente en estos bosques (Rzedowski 1996, CONABIO, 2010). El Bosque Mesófilo de Montaña suele presentarse en la República Mexicana con una alta humedad y baja temperatura debido a su ubicación geo-orográfica en sitios de altitud superior a los ecosistemas tropicales que se encuentra hasta los 400m (Challenger, 1998; Rzedowski, 2006; CONABIO, 2010).

Tabla 1. Resultados de la estimación climática para la localidad Miocénica, Ixtapa Chiapas.TMA= temperatura media anual, TMCC= temperatura media del mes más cálido; TMF= temperatura media del mes más frío; MMEC= número de meses de la estación de crecimiento; PMEC= precipitación media durante la estación de crecimiento; PMH-3= precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos; PMS-3= precipitación de los tres meses consecutivos más secos, HR= humedad relativa, ENTALPIA= entalpía.

	<u>Parámetros paleoclimáticos para</u> <u>Ixtapa</u>	Desviación Estándar
<u>TMA (°C)</u>	<u>10.48</u>	<u>1.62</u>
<u>TMCC</u>	<u>19.77</u>	<u>1.78</u>
<u>TMF (°C)</u>	<u>1.86</u>	<u>2.10</u>
<u>MMEC (mes)</u>	<u>6.41</u>	<u>0.76</u>
<u>PMEC (m)</u>	<u>111.91</u>	<u>19.33</u>
<u>PMMEC (m)</u>	<u>13.39</u>	<u>2.52</u>
<u>PMH-3 (cm)</u>	<u>64.53</u>	<u>13.14</u>
<u>PMS-3 (cm)</u>	<u>16.01</u>	<u>3.55</u>
HR	<u>67.24</u>	<u>6.35</u>
HS	<u>6.74</u>	<u>1.00</u>

Estudios paleoclimáticos y taxonómicos realizados para localidades miocénicas en México muestran la presencia de distintas comunidades vegetales que se desarrollan en distintos climas cálidos y húmedos. El estudio taxómico de la descripción e identificación de hojas fósiles de Anacardiaceae, Rhamnaceae y el género Lonchocarpus (Leguminosae) en San Esteban Tizatlán (Hernández, 2010), refuerza la presencia de una comunidad vegetal de selva alta perennifolia (Catañeda-Posadas, 2004). Para el Este de Oaxaca Cevallos y Ramírez (2004) y Hernández (2010) proponen elementos florísticos relacionados con un bosque tropical perennifolio. Para Chiapas se han encontrado plantas fósiles afines a Meliaceae y Leguminosae en Simojovel de Allende (Castañeda-Posadas, 2007, y Calvillo-Canadell et al., 2010, Hernández, 2010); en contraste de Ixtapa, Chiapas, en donde se han identificado a Eugenia (Mirtaceae) y Tetracera (Dilleniaceae), ambas relacionadas a un clima cálido y húmedo, aunque tienen una distribución cosmopolita. Los estudios sobre este tipo de géneros nos permite saber que existen elementos de climas cálidos y húmedos, los cuales pudieron haber accedido a ecosistemas distintos de mayor altura, y bajas temperaturas, recordado la compleja interacción y distribución de la vegetación en México.

La relación entre los fósiles y el clima sugiere un escenario de transición, donde las floras de climas tropicales se encuentran y ceden por cambios climáticosambientales, la asociación de los datos obtenidos sobre los factores tanto orográficos, climáticos y bióticos nos permite sugerir que se generó un cambio climático para esta zona semejantes a sitios templados. Estos resultados contrastan con la presencia de sitos más cálidos de edad semejante como son Simojovel de Allende, Chiapas. Como un panorama general, hablando del Mioceno de México podemos relacionar para la parte central y sur de México climas cálidos y húmedos donde se estima que se desarrollaba un tipo de vegetación propia de bosques y selvas, algunas porciones de México se encontraban al nivel del mar, algunas evidencias de invertebrados marinos de Simojovel de Allende nos cerciora tal acontecimiento, la ausencia de mayores evidencias faunísticas para la Formación Ixtapa provoca sugerir que en esta zona estaba retirada del mar y/o sufría elevaciones orográficas que propicia el cambio de clima y con el tiempo la selección e incorporación de elementos templados a partir de la vegetación calido-húmeda que se estableció en la región antes del Mioceno medio y que en la actualidad se puede correlacionar con condiciones similares a un Bosque Mesófilo de Montaña . Aunque este trabajo reporta el paleoclima a nivel local y no a nivel regional, por que se estudia una pequeña porción de la Formación de Ixtapa, Chiapas, es interesante la sugerencia de que la actividad tectónica con el vulcanismo estaban modificando el relieve de Ixtapa. Por ello se sugiere que a partir del Mioceno medio de Ixtapa, Chiapas, se inicia la selección de la vegetación para dar lugar a un mesófilo que responde a las condiciones de altitud y humedad que surgen al modificarse los límites continentales que prestaba en la parte sur de México.

Tanto en el pasado como en la actualidad, Chiapas se caracteriza por una alta complejidad geográfica y biológica, el cambio de condiciones geológicas llevan de la mano cambios y fuerzas selectivas de las comunidades vegetales originales a través del tiempo. Gracias al trabajo que se realizó con las seis colectas del material, se observó que este depósito fosilífero es altamente diverso, reflejo de la misma vegetación que presentaba Chiapas en el Mioceno, y la vasta diversidad que se sigue presentando actualmente. Es por ello que es necesario un estudio taxonómico más a fondo, para el material de la Formación Ixtapa, que permita de manera certera referir a algunas familias y géneros de plantas que podrían ser claros indicadores de ciertos tipos de vegetación.

Este análisis paleoclimático es el punto de partida para la realización de diversos trabajos futuros a nivel taxonómico que podrán corroborar resultados a cerca del paleoclima y que ayudarán a comprender lo que ocurría en el Mioceno de Ixtapa. Así mismo es importante el entendimiento y conocimiento del pasado como del presente en la actualidad, sobre los diferentes patrones de distribución y composición florística de México, esto nos ayudará a desarrollar mejores estrategias para la conservación de los mismos en un presente y en el futuro.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se pudo realizar gracias al financiamiento con recursos de los proyectos de CONACYT 824339 y 104515 a cargo del Dr. Sergio Cevallos Ferriz y de la Dra. Laura Calvillo Canadell respectivamente, así como del proyecto integrado a PAPIIT con número 219810. Agradecemos a todos los que han colaborado para la realización de este trabajo en especial al Biólogo Javier Avendaño Gil, a todos los miembros del laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geologia UNAM y a Enoch Ortíz Montejo.

### **BIBLIOGRAFIA**

- Calvillo-Canadell L, Cevallos-Ferriz S.R.S, Rico-Arce L. 2009. Miocene Hymenaea flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. Review of Palaeobotany and Palynology 160, 3-4:126-134.
- Castañeda-Posadas C., 2007. Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul Chiapas. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de México. México, D.F. 160 p.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E. A. 2005. Geological setting and phytodiversity in México En: Vega F. J.,

Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellanos Ballesteros, M., Cevallos- Ferriz, S.R.S y Quiroz-Barroso, S.A. Studies on Mexican Paleontology. Springer. Netherlands.

- CONABIO, 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 197 p.
- Ferrusquía-Villafaranca, I., 1996. Contribución al conocimiento geológico de Chiapas. El área Ixtapa-Soyaló. Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín 109:1-135.
- García-Miranda, E., 1986. Apuntes de Climatología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 155p.
- García, R.J.M., 1988. Los recursos hídricos superficiales. Colección de Estudios Altoaragoneses. Huesca. 2: 224p.
- Leaf Architecture Working Group. 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 189p.
- Martínez-Hernández, E., 1992. Caracterización ambiental del terciario del terciario de la región de Ixtapa, del estado de Chiapas un enfoque palinoestratigráfico, Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 10(1): 54-64.
- Melendez A., 1999. Indicios Geológicos de los cambios climáticos a lo largo de los mil últimos millones de años. Revista Real Academia de las Ciencias Exactas Físicas Naturales. España. 93(1).
- Peralta, M.E., 2009, Arquitectura Foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 78p.
- Rzedowski, J., 1966. Datos biográficos de Faustino Miranda. Ciencia. México, 24: 5- 6, 171-175.
- Rzedowski, J., 1993. Diversity and origins of the Phanerogamic flora of Mexico. In: Hernández-Damian Ana Lilia, 2010. Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 69p
- Spicer, R.A., et al., 2004. The Foliar Physiognomic Record of Climatic Conditions During Dormancy: CLAMP and the Cold Month Mean Temperature. Journal of Geology. 112: 685-702.

- Spicer, R.A., 2000. Leaf Physiognomy and Climate Change. In: Culver SJ and Rawson P (ed) Biotic Response to Global change: the Last 145 Million Years. Cambridge University Press, Cambridge, 244-264p.
- Spicer, R. A., Bera, S., De Bera, S., Spicer, T. E.V., Srivastava, G., Mehrotra, R., Mehrotra, N., and Yang, J. 2011 Why do foliar physiognomic climate estimates sometimes differ from those observed? Insights from taphonomic information loss and a CLAMP case study from the Ganges Delta. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 302: 381-395.
- Velasco de Leon, P.M. 1999. Estudio Paleoecológico de una comunidad del Terciario en el Estado de Puebla. Tesis de Doctorado, Instituto de Geología Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 87 p.
- Wolfe, J.A., 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras:bPalaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 9: 27–57.
- Wolfe, J.A., 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. Am. Sci. 66: 694-703.
- Wolfe, J.A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin, 2040: 1-71.
- Wolfe, J.A., 1995. Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. Ann. Rev. Earth and Planetary Sc., 23: 119–142.

#### **DOCUMENTOS ELECTRÓNICOS**

- Spicer, R.A., 2011. Clamp on line. <www.open.ac.uk/earthrsearch/spicer/CLAMP/Clampset1.html> (Consultado 20 julio 2011).
- Spicer, R.A., 2011 Clamp on line. <a href="http://clamp.ibcas.ac.cn/">http://clamp.ibcas.ac.cn/</a> (Consultado septiembre 2011 a Julio 2012).
- Página oficial de Chiapas. <www.ceieg.chiapas.gob.mx> (Consultado abril 2011).
- CONABIO. Tipos de vegetación. <http://www.conabio. gob.mx/mapaservidor/incendios/modis/tablas2004/mayo/ diurnas/terra/paso1/t1.040511.1623.html> (Consultado 15 mayo 2011).

# **ANEXO 1**

# Morfotipos analizados en el análisis con CLAMP e imágenes de una bráctea, una semilla y un fruto encontrados bajo la misma localidad.

Lámina 1. M= Morfotipo del 1-8 y M18. Escala 1cm.



Lámina 2. M= Morfotipo 9, 15, 16, 21, 22, 25 y 26. Escala 1cm.





Lámina 3. M= Morfotipo del 29-32, 34 al 37 y 39. Escala 1cm.

Lámina 4. M= Morfotipo del 39.1 al 41, 46, 51, 52, 55, 56 y 58 . Escala 1cm.





Lámina 5. M= Morfotipo del 60 al 62, 65, 68 y 69. Escala 1cm.

Lámina 6. M= Morfotipo del 72-80. Escala 1cm.







Lámina 8. M= Morfotipo 88, 92 al 98. Escala 1cm.







Lámina 10. M= Morfotipo 119, 119.1, 121, 123-129. Escala 1cm.









Lámina 12. M= Morfotipo 146-148,150, MEG1 Y MEG2 . Escala 1cm.

# PINACEAE EN EL CRETÁCICO DEL NORTE Y SUR DE MÉXICO: COMPLEMENTO A SU ESCASO REGISTRO FÓSIL

Alma R. Huerta-Vergara<sup>1</sup>, Laura Calvillo-Canadell<sup>2</sup>, Sergio R.S. Cevallos-Ferriz<sup>3</sup> y Alicia Silva-Pineda<sup>4</sup>

## RESUMEN

La diversidad y riqueza de coníferas fósiles en México es poco conocida y su presencia del Cretácico al reciente es esporádica, aunque se han documentado desde la primera mitad del siglo pasado. En México se conserva parte de la historia de algunos grupos de coníferas, misma que se ha enriquecido en los últimos años por la recolecta de ejemplares bien conservados en sedimentos cretácicos en los estados de Sonora y Chiapas. Los ejemplares fósiles se observaron al microscopio estereoscópico y con luz ultravioleta. Con base en la observación y comparación de caracteres morfológicos se establecen afinidades con la familia Pinaceae. "El Chango" se localiza cerca del Municipio de Ocozocoautla, Chiapas, y se caracteriza por la presencia de peces, artrópodos, cefalópodos y especialmente de plantas (predominando las gimnospermas sobre las angiospermas) preservados en sedimentos del Aptiano-Cenomaniano. De esta localidad se describen y se comparan con Pinaceae dos ramas con hojas, un cono femenino y un cono masculino, aunque de este último se discuten otras afinidades, como por ejemplo con Podocarpaceae y Cupressaceae. La localidad de "Esqueda" se ubica en el municipio de Fronteras, Sonora, y se caracteriza principalmente por la presencia de huellas y huesos de dinosaurios preservados en sedimentos del Campaniano Tardío. El material que se presenta de esta localidad consiste de dos ramas con hojas y un cono femenino del que se extrajeron moldes de caucho, con afinidad a Pinaceae. Este nuevo material amplía la información histórica y geográfica de Pinaceae, la familia de coníferas más exitosa en la actualidad. México actualmente juega un papel muy importante en la diversificación de Pinus ya que cerca del 50% de sus especies se concentran en el país, lo que hace aun más importante complementar el registro fósil del grupo, que en México comienza a ser abundante a partir del Oligoceno/Mioceno (ca. 32 ma.).

Palabras clave: Coníferas, Pinaceae, Cretácico, México, Impresiones fósiles.

### ABSTRACT

The diversity and richness of fossil conifers in Mexico is poorly known and its presence since the Cretaceous is sporadic, although they have been documented since the first half of last century. In Mexico part of the history of certain groups of conifers has been documented, but it has been enriched in recent years by the collection of well-preserved specimens in Cretaceous sediments in the states of Sonora and Chiapas. The fossil specimens were observed under a stereoscopic microscope and ultraviolet light. Based on observation and comparison of morphological characters affinities are established with Pinaceae. "El Chango" is located near to the Municipality of Ocozocoautla, Chiapas, and is characterized by the presence of fish, arthropods, and cephalopods and especially of plants (gymnosperms dominate on angiosperms) preserved in Aptian-Cenomanian sediments. The new material consists of two branches with leaves, a female and male cone with Pinaceae affinity, although this latter is also compared with Podocarpaceae and Cupressaceae. The "Esqueda" locality in the town of Fronteras, Sonora, is characterized mainly by the presence of footprints and dinosaur bones preserved in sediments of Late Campanian age. The material from this locality consists of two branches with leaves. This new material extends the historical and geographical information of

1. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: alma12136@hotmail.com

2, 3 y 4. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F.2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

4. Email: alisilva@geologia.unam.mx

Pinaceae, the most successful family of conifers today. Mexico plays an important role in the diversification of Pinus, as nearly 50% of its species are concentrated in the country. This fact makes it even more important to supplement the fossil record of the group, which in Mexico becomes rich from the Oligocene / Miocene (ca. 32 Ma.)

*Key words*: Conífers, Pinaceae, Cretaceous, Mexico, Fosil Impresions.

# INTRODUCCIÓN

Las plantas portadoras de semillas están divididas en dos grupos: las angiospermas que poseen ovarios con óvulos, que posterior a la fertilización desarrollan semillas y frutos; y las gimnospermas, quienes portan óvulos expuestos que se desarrollaran en semillas careciendo de un ovario o estructura semejante que las proteja, es decir tienen semillas desnudas (Farjon, 2008; Cleal & Thomas, 2009). El registro fósil de las gimnospermas es rico y ampliamente distribuido en el mundo, debido a que fue un grupo diverso y dominante en el Mesozoico. La mayoría de los grupos que se reconocen como gimnospermas se extinguieron a finales del Pérmico, sin embargo, han dejado evidencia de su existencia sobre la Tierra a través del registro fósil (Farjon, 2008; Cleal & Thomas, 2009). Las coníferas se encuentran dentro de las gimnospermas tempranas, e incluyen árboles y arbustos, algunos de los cuales nos son tan familiares como los pinos, cipreses, abetos, cedros etc., cuya historia se remonta al Carbonífero, hace unos 300 millones de años con las Cordaitales y Voltziales (e.g., Weber, 1980; Domènech & Martinel, 1996; Eckenwalder, 2009). En la actualidad las plantas con semillas desnudas han sido desplazadas territorialmente por las angiospermas; sin embargo, aún conforman enormes y extensos ecosistemas (Simpson, 2010). En las coníferas se incluyen familias extintas como Cheirolepidiaceae, Doliostrobaceae, Emporiaceae, Ferrugliocladaceae, Geinitziaceae, Majonicaceae, Palissyaceae, Pararaucariaceae, Thucydiaceae, Ulmanniaceae, Utrechtiaceae, Voltziaceae (Farjon, 2008), además de familias con representantes actuales como Pinaceae, Taxaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Sciadopityaceae y Cupressaceae (Christenhusz et al., 2011) cuvo origen se propone fué en el Triásico temprano (Cleal & Thomas, 2009).

Actualmente la familia Pinaceae es la más grande y con mayor importancia económica y ecológica del grupo de las coníferas. Su distribución está restringida al Hemisferio Norte, a excepción de *P. merkusii* que atraviesa el Ecuador, en Sumatra (Eckert & Hall, 2006; Pérez, 2008). El género *Pinus* es uno de los taxa más representativos de las coníferas, con el mayor número de especies, su registro fósil inicia en sedimentos del Triásico y es especialmente importante en el Cretácico (Millar, 1993).

En México las coníferas fósiles son poco conocidas y estudiadas, aunque su presencia se ha documentado desde la primera mitad del siglo pasado (Cevallos, 1992). Estas plantas se han recolectado en sedimentos del Mesozoico del norte y del Cenozoico del centro y sur de México. Entre los macrofósiles descritos e identificados están ejemplares recolectados en sedimentos de la Formación Santa Clara, Sonora (Triásico Superior) conservados como impresiones de hojas y pequeñas ramas con hojas del tipo Elatocladus sp., Podozamites crassifolia Newb., P. emmonsii Newb. (Weber, 1980); del Cretácico Inferior de Lampazos, Sonora, se tienen registros de Brachyoxylon Jeffrey y de la Formación La Casita de Pagiophyllum Heer (Kimeridgiano/Oxfordiano) (Weber, 1980). En la Formación Olmos (Maastrichtiano, Coahuila) se han identificado a Brachyphyllum macrocarpum, Geinitzia sp., Kobalostrobus olmosensis, Sequoia cuneata y Raritania cf. gracilis (Weber, 1980) y maderas referidas a Podocarpoxylon Gothan y Taxodioxylon Harting em. Gothan (Cevallos-Ferriz, 1992). Entre los registros de Pinaceae en México se ha descrito escamas ovulíferas como Aachenia knoblochii y algunas impresiones de ramas que solo han sido identificadas hasta familia. El objetivo de este trabajo es introducir impresiones fósiles de coníferas del Cretácico del Norte y Sur de México con afinidad a la familia Pinaceae y contribuir al incremento del conocimiento histórico de la familia en México.

## MATERIAL Y MÉTODO

De la localidad "El Chango" se cuenta con una muestra de aproximadamente 500 ejemplares, que se agruparon por morfotipos sugiriendo afinidades afamilias. De esta colección se seleccionaron con base en sus caracteres morfológicos dos ramas con hojas, un cono femenino y otro masculino. "El Chango" se ubica en el sureste de México, cerca del Municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, en las coordenadas 16°34'14''N y 93°16'11''O (Fig.1). Pertenece a la Formación Sierra Madre y una propuesta de la edad la localidad basada en la similitud de peces de localidades de México y el Medio Oriente sugiere que ésta se deposito durante el Albiano-Cenomaniano (Than-Marchese, et al., 2011). El material se encuentra preservado en rocas calizas, destacando la presencia de distintos grupos de peces, artrópodos, cefalópodos y especialmente de plantas, entre las cuales predominan las gimnospermas sobre las angiospermas.

En contraste, de la localidad "Esqueda" solo se cuenta con una muestra de 3 ejemplares que corresponden con dos ramas con hojas y un cono femenino. El material fue observado con ayuda de un microscopio estereoscópico y en algunos casos se usó luz ultravioleta. En el caso del material de "Esqueda", Sonora en un mismo ejemplar se encontró una rama con un cono femenino, aparentemente sin conexión orgánica; ambos ejemplares fueron separados con una cortadora de disco diamantado, y pulidos con abrasivos de distintos gruesos (180, 320, 400 y 600, 1000 y 1500). Los cortes obtenidos permitieron ver parte de la estructura interna de la rama y de las hojas que porta. Del cono se extrajeron 2 moldes de



Fig. 1 Ubicación geográfica de las localidades "El Chango", Chiapas (Tomado y modificado de Alvarado-Ortega et al., 2009) y "Esqueda", Sonora.

caucho. El material que respalda el presente estudio está depositado en el Laboratorio de Paleobotánica, Instituto de Geología, UNAM. "Esqueda" se ubica en el noroeste de México, en el Municipio de Fronteras, Sonora, en las coordenadas 30°53'N y 109°34'O, a una altura de 1127 metros sobre el nivel del mar. (www.e- local.gob.mx). Pertenece al Grupo Cabullona y de acuerdo a estudios palinológicos la localidad data del Campaniano Tardío (Villanueva-Amadoz, 2012, com. pers.). El material se encuentra preservado en limolitas/lutitas. La localidad se caracteriza por la presencia de huellas, huesos y dientes de dinosaurios (Servín-Pichardo *et al.*, 2011).

# RESULTADOS

Clase: Equisetopsida

Subclase: Pinidae

Familia: Pinaceae?

Edad: Albiano-Cenomaniano.

Localidad: "El Chango", Chiapas.

#### Tipo 1

Descripción: Impresión de cono masculino simple y pedunculado (Lámina 1). El pedúnculo es muy reducido

aunque aparentemente está incompleto. Se observan entre 18 y 20 microesporófilas en arreglo helicoidal (Lámina 1, Fig. A). Las microesporófilas miden entre 2 y 3 mm de largo por 0.5 mm de ancho máximo. Cada microesporófila posee 2 microesporangios, aún no se ha determinado si están en la cara abaxial o adaxial de las microesporófilas. Se distinguen 17 microesporangios (sin embargo esto no determina el número total en la muestra). El diámetro de cada microesporangio es de aproximadamente 1 mm. Actualmente dentro de las familias Pinaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae y Taxaceae se encuentran miembros que tienen 2 sacos polínicos por microesporófila en la cara abaxial. El material revisado de esta localidad se ha relacionado con las familias Pinaceae, Podocarpaceae y Cupressaceae, está última es trabajada por Gonzalez-Ramirez et al. (2011). Sin embargo, en Pinaceae y Podocarpaceae la presencia de dos microesporangios por microesporófila es más común.

#### Tipo 2

Descripción: Rama corta sosteniendo 3 hojas lineares y aplanadas (Lámina 2), solo una hoja está completa midiendo 7.25 cm de largo; el ancho de las hojas es de 2.1 mm (Lámina 2, Fig. A). El margen de las hojas

Lámina 1. Comparación entre la impresión fósil de un cono masculino y un cono masculino de conífera actual. Fig. A) Impresión de cono masculino fósil. Escala: 5 mm. Fig. B) Cono masculino de Pinaceae actual, mostrando microesporófilas cada una sosteniendo 2 microesporangios en su cara abaxial (Fotografía tomada de http://www.biologia.edu.ar).



tiene dientes invertidos, con respecto a la orientación en pináceas actuales (Lámina 2, Figs. B-C), es decir con el ángulo orientado hacia la base de la hoja. Con apoyo de luz ultravioleta se observó una estructura similar a una acícula, sugiriendo la posibilidad de estar relacionada a la hoja fragmentada de en medio (Lámina 2, Fig. D). Las hojas sobresalen de una pequeña vaina ensanchada (braquiblasto?) segmentada horizontalmente con una ligera inclinación, cuyas dimensiones son 5.3 mm de ancho por 7 mm de largo.

# Tipo 3

Descripción: Impresión de una pequeña rama incompleta con longitud de 3.85 cm total (Lámina 3). El eje principal mide 3.1 cm de largo por 1.6 mm de ancho. Las hojas se encuentran dispuestas helicoidalmente alrededor del eje (Lámina 3, Fig. A). Cada hoja mide aproximadamente 10 mm de largo por menos de 1 mm de ancho, la base de las hojas mide 0.7 mm de ancho.

#### Tipo 4

Descripción: Impresión de cono femenino con forma ovoide y ligeramente globoso (Lámina 4). Mide 3.56 cm de largo por 2.75 cm en su parte más ancha. Se distinguen entre 14 y 17 escamas ovulíferas lisas, dispuestas helicoidalmente (Lámina 4, Fig. A), y ligeramente curvadas con un pequeño doblez en la región distal (Lámina 4, Fig. B). Cada escama mide entre 4 y 7 mm de largo por 1-1.25 cm de ancho (observado en las escamas más completas).

Familia: Pinaceae Edad: Campaniano Tardío

Localidad: "Esqueda", Sonora.

Lámina 2. Se muestran los principales caracteres del fósil comparándolo con el género actual Pinus. Fig. A) Ejemplar con braquiblasto y 3 hojas. Escala: 1cm. Fig. B) Impresión de una hoja con margen dentado. Fig. C) Acícula con margen dentado, observe que la orientación de los dientes marginales está invertida en el fósil. Fig. D) Acercamiento del braquiblasto con impresión de hoja visible con luz UV. Fig. E) Braquiblasto de Pinus actual segmentado horizontalmente.



#### Tipo 5

Descripción: Impresión de rama larga y doblada (Lámina 5) portando numerosas hojas aciculares y cicatrices foliares de hojas escuamiformes, ambas en disposición helicoidal (Lámina 5, Fig. A). Debido a la preservación del ejemplar no se ha determinado el número exacto de acículas que presenta, por que no todas las acículas que se observan salen del eje principal, es posible que algunas de las hojas correspondan a otro eje que no quedo preservado (Lámina 5, Fig. B).

En el mismo ejemplar se encontró la impresión de un cono femenino (Lámina 7). Aunque no se encontraron en conexión orgánica es posible que ambas estructuras estén estrechamente relacionadas. Ambas estructuras fueron separadas con una cortadora de roca, y como resultado de los cortes se logró observar estructuras internas de hojas (en corte transversal y longitudinal (Lámina 6). Algunos de los cortes muestran estructuras que podrían corresponder a braquiblastos (ramas cortas) de los cuales sobresalen acículas, esta estructura en conjunto estaría representando un fascículo, característica distintiva del género Pinus (Lámina 7, Figs. A-C). Los cortes transversales de las

hojas, varian entre formas triagulares a romboides, ya que la precisión del corte puede variar (Lámina 7, Figs. D-F).

# Tipo 6

Descripción: Impresión de cono femenino con forma oblonga (Lámina 7), mide 5.2 cm de largo por 2.7 cm en su parte más ancha (en la base). Consta de numerosas escamas ovulíferas dispuestas helicoidalmente. Con los moldes de caucho se observó que las escamas ovulíferas presentan umbos dorsales con apófisis poco prominentes. Cada apófisis es cónica con cúspides elevadas, (Lámina 7, Figs. C y D). Las escamas ovulíferas de los conos con regiones apicales especializadas (umbos), son característicos de *Pinus* (Campos, 1993; Syring *et al.*, 2005).

# Tipo 7

Descripción: Impresión de rama incompleta, de 5.6 cm de largo (Lámina 8) portando numerosas hojas aciculares (Lámina 8, Fig. B) y escuamiformes (Lámina 8; Fig. C), ambos tipos de hojas dispuestos helicoidalmente a lo largo del eje principal. Lámina 3. Comparación entre la impresión de una rama fósil con el género actual Keteleeria. Fig. A) Impresión de rama con hojas en arreglo helicoidal. Escala: 1cm. Fig. B) Keteleeria evelyniana, a diferencia del fósil, las acículas de éste género no sobresalen de una base ensanchada (Fotografía tomada de http://es.goldenmap.com/Keteleeria).



Lámina 4. Comparación entre la impresión de un cono femenino con distintos miembros de Pinaceae. Fig. A) Impresión de cono femenino. Escala: 1cm. Fig. B) Escamas ovulíferas en arreglo helicoidal, iluminadas con luz UV. Fig. C) Cono de Larix decidua (Foto-grafía tomada de http://wbd.etibioinformatics.nl/bis/flora.php?menuentry=soorten&id=1554). Fig. D) Cono de Tsuga (Fotografía por Calvillo-Canadell). Fig. E) Cono de Keteleeria davidiana (Fotografía tomada de http://hoalancaycanh.com/diendan/cay-la-kim-thong-tung-la-han/3367-cac-loai-thuoc-ho-thong- tai-viet-nam.html?langid=1).



# DISCUSIÓN

El material que se presenta complementa y enriquece el estado de conocimiento del registro fósil de coníferas en México, con nuevas impresiones de ramas y conos completos, haciendo énfasis en la familia Pinacea, ya que hasta ahora de esta familia solo se han descrito algunas impresiones de ramas con hojas, e identificado a *Aachenia knoblochi* (Weber, 1975). Sin embargo, Serlin *et al.* (1981) publican la descripción de un cono masculino de conífera, *Kobalostrobus olmosensis*, recolectado en los mismos sedimentos que *Aachenia knobloii*, y hacen una interesante discusión sobre la posibilidad de que *Aachenia knoblochi* y *Kobalostrobus olmosensis* corresponden al mismo tipo de
Lámina 5. Comparación entre una rama fósil con acículas y algunas caractersiticas en las ramas de pinos actuales. Fig. A) Impresión de rama doblada portando numerosas hojas. Escala:1cm. Fig. B) El eje principal porta numerosas hojas aciculares y citarices foliares (hojas escuamiformes). Fig. C) Ejemplar de Pinus actual, mostrando numerosos fascículos sobresaliendo del eje principal y hojas escuamiformes (http://agr.unne.edu.ar/botanica/tema1/1-2tallo.htm). Fig. D) Esquema general de las principales estructuras morfológicas en Pinus (Tomado y modificado de (http://agr.unne.edu.ar/botanica/animaciones/ciclos/pino/paginaspino/hoja%20myb. html).



planta. Este cono consiste en un eje con microesporofilas en arreglo helicoidal, con microesporagios en las caras abaxial y adaxial de las microesporófilas. Esta característica descarta completamente al ejemplar de cualquiera de las familias actuales de coníferas, incluyendo a Pinaceae, por lo tanto si hubiera una relación entre *Kobalostrobus olmosensis, Aachenia knoblochi* y las ramas que Weber describió como Pinaceae, estarían representando una taxón que seguramente no es pinaceo, aunque posea algunas caractetísticas que lo sugieran. Esta interpretación ejemplifica que el registro fósil de Pinaceae en México es aun poco claro y resalta que lo descrito como Pinaceae no necesariamente representa a esta familia.

Los nuevos registros que aqui se introducen sugieren la presencia de Pinaceae en el Cretácico de México, en este caso en el Sur del País, en Chiapas, pero el entendimiento de este material es todavía insuficiente para aceptar que realmente sean Pinaceae, y menos *Pinus*, hace casi 90 millones de años en México. Este material requiere de

la recolección de más ejemplares que complementen las observaciones y permitan mejores conclusiones. Encontraste, el material más joven de Sonora sugiere que para este tiempo, ca. 70 millones de años antes del presente, efectivamente *Pinus* estaba presente en el país.

Es imprescindible continuar la discusión y comparación de los materiales fósiles para entender los caracteres distintivos, que justifican las correctas identificaciones. *Pinus* tiene características únicas, como hojas aciculares agrupadas en fascículos y estróbilos femeninos con escamas ovulíferas con regiones apicales especializadas (umbos) (Syring *et al.*, 2005), pero en otros casos la falta de información anatómica y la escases de material complica sugerir relaciones taxonómicas. Si se acepta el registro de Sonora, hay que plantear una pregunta, ¿qué sucede con Pinaceae o *Pinus* en México durante el Paleógeno? Esto es, ¿porqué aparentemente desaparece hace 72 millones de años y reaparece hace 32 millones de años, y a partir de ese momento su registro es cada vez más importante? Una

FASCICULO

Lámina 6. Estructuras observadas en impresiones y en material cortado y pulido. Figs. A-B) Impresiones de posibles braquiblastos de los cuales sobresalen acículas, este carácter estaría indicando afinidad al género Pinus. Escala 5mm. Fig. C) Secciones longitudinales de los posibles braquiblastos. Escala 5mm.Figs. D-E) Cortes transversales de acículas. 5mm. Fig. F) Acercamientos de cortes transversales de acículas. Escala 1mm.



explicación rápida y en principio sencilla se plantea adelante como hipótesis sobre la que se debe seguir trabajndo.

Sin duda los cambios climáticos y los procesos orogénicos sobre todo del Neógeno contribuyeron a la diversificación de la flora, y seguramente en el Pleistoceno, cuando estos cambios se acentúan y son relativamente frecuentes dan pie a la diversificación del género *Pinus* en México, país que actualmente contiene la mayor diversidad de pináceas. Al respecto destaca *Pinus* ya que cerca de un 50% de sus

especies se concentran en el país (Farjon, 2008; Cevallos Ferriz *et al.*,2012). Se debe continuar documentando la presencia del género y formas relacionadas en México, aportando información para postular ideas sobre como llegó a ser la conífera con mayor número de especies en el mundo, además información histórica que permitirá reforzar hipótesis biogeográficas que expliquen la expanción en distribución y diversidad del género y la familia, que en la actualidad está representada por 11 géneros y entre 110-120 especies (Eckert & Hall, 2006).



Lámina 8. Impresón de rama con distintos tipos de hojas. Fig. A) Rama portando numerosas hojas aciculares y escuamiformes en arreglo helicoidal. Escala: 1cm. Fig. B) Acercamiento de las hojas aciculares con iluminación UV. Fig. C) Acercamiento de las hojas escuamiformes con iluminación UV.



Es llamativa la prácticamente ausencia de coníferas en el registro fósil del Paleógeno de México. Recientemente Vega-Vera (2012) recolectó en La Popa, Nuevo León, una madera aparentemente del Paleoceno que corresponde con este grupo de plantas, no obstante no se conocen más macrofósiles de este periodo. Reaparecen con base en el registro palinológico en el Oligoceno, aumentando el registro de *Pinus* conforme los sedimentos son mas recientes. Contrasta que los macrofósiles del Neógeno, representados por maderas no se relacionan con *Pinus*, y hasta ahora se han relacionado con *Podocarpus* y *Taxus*, sin embargo, es necesario revisar estas determinaciones.

#### AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por el proyecto 104515 de CONACYT a cargo de la Dra. Laura Calvillo Canadell; 219810 de PAPPIT y 824339 de CONACYT a cargo del Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz. Se agradece el trabajo del equipo de paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM, a Javier Avendaño Gil y su equipo de trabajo del Museo de Paleontología Eliseo Palacios, por su colaboración en la recolecta del material de la localidad "El Chango", Chiapas, así como a la Dra. Uxue Villanueva por proporcionar el material procedente de "Esqueda" Sonora. En la parte técnica a Enoch Ortíz Montejo, por la preparación de los fósiles y la extracción de moldes de caucho. A los Dres. Raúl Contreras Medina y David Gernandt por sus comentarios e invaluable apoyo.

## **BIBLIOGRAFIA**

- Alvarado-Ortega, J.E., Ovalles-Damián y A. Blanco-Piñón. 2009. The Fossil Fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico. *Paleontología Electrónica* 12 (2.4 A): 1-22.
- Campos, J.L. 1993. *Claves para la Determinación de los Pinos Mexicanos*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 70 pp
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1992. Tres maderas de gimnospermas cretácicas del norte de México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 63 (2): 111-137.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., E.A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana* 100: 317-350. Cleal, C.J. y B.A. Thomas. 2009. *Introduction to plant fossils*. Cambridge University Press. Nueva York. 237 pp.
- Christenhusz, M.J.M., J.L. Reveal, A. Farjon, M.F. Gardner, R. R Mill y M.W. Chase. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* 19:55-70.
- González-Ramírez, I., Calvillo-Canadell, L., Silva-Pineda, A. y Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2011, Coníferas (Araucariaceae y Cupressaceae) del Cretácico (Aptiano-Campaniano) de Chiapas (resúmen), en: Libro de resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología: Puebla, México, Sociedad Mexicana de paleontología, 68.
- Domènech, R. y J. 1996. Martinell. Introducción a los fósiles. Masson. Barcelona. 288 pp.
- Eckenwalder, J.E. 2009. *Conifers of the World*. Timber Press. Portland, Ore. 720 pp.
- Eckert, A.J. y B.D. Hall. 2006. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): Phylogenetic tests of fossil-based hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 166-182.
- Farjon, A. 2008. A Natural History of Conifers. Timber Press. Portland, Ore. 304 pp.
- Millar, C. I. 1993. Impact of the Eocene on the Evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 (2): 471-498.
- Pérez-Rodríguez, P.M. 2008. *Claves de determinación botánica* (con énfasis en familias de árboles). Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 307 pp.

- Serlin, B.S., T. Delevoryas y R. Weber. 1981. A new conifer pollen cone from the Upper Cretaceous of Coahuila, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology* 31: 241-248.
- Servín-Pichardo, R., Hernández-Rivera R., González-León, C.M. y Pacheco-Rodriguez, R., 2011. Primer registro de dinosauricnitas en el Grupo Cabullona (Cretácico Tardío), Esqueda, Municipio de Fronteras, Sonora (resúmen), en: Libro de resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología: Puebla, México, Sociedad Mexicana de Paleontología, 30.
- Simpson, M.G. 2010. *Plant Systematics*. 2da ed. Academic Press.USA. 740 pp.
- Syring, J., A. Willyard, R. Cronn y A. Liston. 2005. Evolutionary relationships among *Pinus* (Pinaceae) subsections inferred from multiple low-copy nuclear loci. *American Journal of Botany* 92 (12): 2086-2100.
- Than-Marchese, B.A., Alvarado-Ortega, J. y Carbot-Chanona, G., 2011, Notas adicionales sobre la ictiofauna cretácica de Chiapas (resúmen), en: Libro de resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología: Puebla, México, Sociedad Mexicana de paleontología, 135.
- Weber, R. 1975. Aachenia knoblochii n. sp., an interesting conifer from the Upper Cretaceous Olmos Formation of northeastern Mexico. Paleontographica, 152B: 76-83.
- Weber, R. 1980. Megafósiles de Coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y Consideraciones Generales Sobre las Coníferas Mesozoicas de México. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista 4(2): 111-124.

#### **PAGINAS WEB**

- Botánica morfológica, 2001, Flor masculina (en línea): Corrientes, Argentina, actualizado en 2008, disponible en <a href="http://www.biologia.edu.ar/botanica/animaciones/ciclos/pino/paginaspino/flormasc.html">http://www.biologia.edu.ar/botanica/animaciones/ciclos/pino/paginaspino/flormasc.html</a>, consultado 7 de Diciembre de 2012.
- 2. Botánica morfológica, 2001, Organización del cuerpo de las plantas: Diferenciación morfológica del tallo, hoja y raíz (en línea): Corrientes, Argentina, actualizado en 2008, disponible en <a href="http://agr.unne.edu.ar/botanica/tema1/1-2tallo">http://agr.unne.edu.ar/botanica/tema1/1-2tallo</a>. htm>, consultado en 7 de Diciembre de 2012
- 3. Botánica morfológica, 2001, Ramas (en línea): Corrientes, Argentina, actualizado en 2012, disponible en <http://agr.unne.edu.ar/botanica/animaciones/ciclos/pino/ paginaspino/hoja%20myb.html>, consultado 7 de Diciembre de 2012.
- 4. Enciclopedia de los Municipios y delegaciones de México, 2010, Estado de Sonora (en Línea): México, INAFED Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. disponible en <a href="http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html">http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html</a>, consultado en 7 de Diciembre de 2012.

- 5. GoldenMap, 2011, Keteleeria evelyniana (en línea): Barcelona, España, disponible en <a href="http://es.goldenmap.com/Keteleeria\_evelyniana">http://es.goldenmap.com/Keteleeria\_evelyniana</a>, consultado 7 de diciembre de 2012.
- 6. Interactive Flora of NW Europe, Larix deciduas (Larch, European) (en línea): C. Stace, R. van der Meijden (ed.) & I. de Kort (ed), disponible en <a href="http://wbd.etibioinformatics.nl/bis/flora.php?menuentry=soorten&id=1554">http://wbd.etibioinformatics.nl/bis/flora.php?menuentry=soorten&id=1554</a>>, consultado 8 de abril de 2013.
- Orchids BONSAI Forum, Các loài thuộc họ thông tại Việt Nam (en línea): disponible en <http://hoalancaycanh.com/ diendan/cay-la-kim-thong-tung-la-han/3367-cac-loai-thuocho- thong-tai-viet-nam.html?langid=1>, consultado en 7 de Diciembre de 2012.
- The Gymnosperm database, 2013, Pinaceae (en línea): J. Earle, C., actualizado 22 de marzo de 2013, disponible en <a href="http://www.conifers.org/pi/Pinaceae.php">http://www.conifers.org/pi/Pinaceae.php</a>>, cons. 8 de abril de 2013.

# THE CRETACEOUS CORALS FROM THE BISBEE GROUP (SONORA; LATE BARREMIAN -EARLY ALBIAN): GENUS STELIDIOSERIS (ACTINASTRAEIDAE)

Hannes Löser

## ABSTRACT

The current work constitutes the second part of the systematic revision of the corals from the Bisbee Group (Late Barremian to Early Albian) and deals with the genus *Stelidioseris* (Family Actinastraeidae, suborder Archeocaeniina). To distinguish samples within the Sonoran fauna and species of this genus, systematic measurements of the corals were taken and statistically analysed. From the Bisbee Group, six *Stelidioseris* species are here described and illustrated: *S. bellensis, S. hourcqi, S. japonica, S. major, S. ruvida, S. whitneyi*. Most of them are common Early Cretaceous species with a wide geographic and stratigraphic distribution.

Key Words: Corals, Scleractinia, Early Cretaceous, Bisbee Group.

#### RESUMEN

El presente trabajo constituye la segunda parte de la revisión sistemática de los corales del Grupo Bisbee (Barremiano Temprano a Aptiano Tardío) trata sobre el género *Stelidioseris* (familia Actinastraeidae, suborden Archeocaeniina). Para distinguir las muestras dentro de la fauna y las especies del género, se hicieron mediciones sistemáticas de los corales y se analizaron estadísticamente. Del Grupo Bisbee se describen e ilustran seis especies del género *Stelidioseris*: *S. bellensis, S. hourcqi, S. japonica, S. major, S. ruvida, y S. whitneyi*. La mayoría de ellas son especies comunes en el Cretácico Temprano con una distribución geográfica y estratigráfica amplia.

Palabras Clave: Corales, Scleractinia, Cretácico Temprano, Grupo Bisbee.

#### INTRODUCTION

After the first introductive part on the Early Cretaceous coral fauna from the Bisbee Basin (Löser 2011), this second part of the systematic revision of the corals from the Bisbee Group deals with material traditionally assigned to the very common coral genus Actinastrea. After re-examination of relevant type material it was concluded that all Bisbee Group material from the Early Cretaceous that was previously assigned to the genus Actinastrea actually belongs to the genus Stelidioseris (see Löser, 2012a for details). In order to contribute to the species concept in the species rich genus Stelidioseris, a large number of measurements were taken and statistically interpreted (see Löser, 2012b).

Details on the study area, lithology, stratigraphy, and outcrops are reported in Löser (2011). Details on the sample locations cited in the occurrence section in the systematic part are given in Löser (2011: tab. 1).

#### MATERIAL

The material varies in its state of preservation. Samples from marly layers are slightly better preserved than

samples from carbonates. For the latter, it was more difficult to obtain good thin sections for the purpose of exact measurements and illustrations. Colony surfaces are rarely well preserved and fine ornamentation of the septal upper border are often absent. Only thin sections were used for the determination. All material described here is kept at the Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Estación Regional del Noroeste in Hermosillo, Sonora, Mexico (acronym ERNO). The material described by Baron-Szabo and González-León (1999, 2003) was available for study and for many specimens, further thin sections were prepared to specify the morphology and taxonomy of species described by the two authors.

## **METHODS**

#### Sample preparation

Thin sections were prepared from all well-preserved samples in both transversally and longitudinally oriented directions where possible. The thin sections were scanned using a flat bed scanner with an optical resolution of 6400dpi. The images were saved as 8-bit grey scale JPG files without compression. To increase the quality of images, contrast stretching was applied. The images were used to prepare illustrations and to systematically record calicular dimensions.

Estación Regional del Noroeste, Instituto de Geología, UNAM, Blvd. Luis Donaldo Col. Los Arcos, Colosio S/N y Madrid, 83250 Hermosillo, Sonora, México. Email: loeser@paleotax.de

## Species separation

Traditionally, species separation of "Actinastrea" type is based on the following criteria:

- (1) calicular diameter
- (2) number of septal systems (6, 8, 10)
- (3) number of septal cycles (2, 3)
- (4) number of septal cycles that reach the columella (1, 2)

Although these criteria are quite clear and would not seem to make distinguishing species difficult, the number of existing taxa is extremely high: the Mesozoic coral genus *Stelidioseris* and its synonyms, which are the subject of this study, counts according to the literature with up to 120 species (Lathuilière, 1989; Löser, 2000).

This is probably due to the fact that intraspecific variation, even of calicular dimensions, is high, while the number of septal systems and cycles is a more stable characteristic. As shown in Löser (2012b) the calicular diameter is the characteristic with the lowest variation and is therefore preferred to group samples to species and compare these groups to existing taxa.

Based on the statistical analysis and on data obtained from Cenozoic and extant material (see Löser, 2012b for details), the thickness and formation of the wall is not useful to distinguish species. Therefore, samples that have different distances for their calicular margins (thickness of wall and coenosteum), but identical calicular dimensions and septal counts are to be considered the same species. The characteristic of whether the columella is exposed or not (*décolletée*; Alloiteau, 1954) is rejected here because this is due the state of preservation and cannot be found in thin sections. The determination of species is mainly based on the comparison of the calicular dimensions and septal counts.

## Distribution data

The distribution data (as reflected in the synonymy lists) are almost entirely based on well-examined material. Material only mentioned in the literature and material not available or insufficiently described and illustrated in the literature has not been taken into account. To obtain a better insight into the distribution patterns of the corals from Sonora, additional unpublished material – indicated by a collection acronym and sample number in parenthesis – has been included.

## SYSTEMATIC DESCRIPTION

#### Abbreviations

Collection abbreviations are as follows:

- BSPG Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Geologie München, Germany; ERNO, Instituto de Geología, Estación Regional de Noroeste, Universidad Nacional Autónoma de México, Hermosillo, Mexico;
- IGM Instituto de Geología, Mexico City, Mexico;
- IPB Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Bonn, Germany; MNHP, Narodni Muzeum, Praha, Czech Republic;
- NHM The Natural History Museum, London, United Kingdom; NHMW, Naturhistorisches Museum, Wien, Austria;
- RGM Geological collections of NCB Naturalis, Leiden, Netherlands; RLM, Ruhrlandmuseum, Essen, Germany;
- TUM Tohoku University Museum, Sendai, Japan; UCA, Universidad Católica, Antofagasta, Chile;
- UJ Jagiellonian University, Instytut Nauk Geologicznych, Kraków, Poland; UP, Université de Provence, Coll.Masse, Marseille, France.

#### Taxonomy

Order Scleractinia Bourne, 1900

Suborder Archeocaeniina Alloiteau, 1952

Family Actinastraeidae Alloiteau, 1952

Genus Stelidioseris Tomes, 1893

*Type species. Stelidioseris gibbosa* Tomes, 1893 non *Astrocoenia gibbosa* Duncan, 1867, by monotypy.

**Diagnosis**. Plocoid colony with circular or polygonal calices with small dimensions (not having a diameter of more than three millimeters). The septa consist of few (8-10) large trabeculae, are compact and arranged in a subregular radial symmetry. In the type species ten and eleven systems are present, but other species show six or eight septal systems. The number of systems rarely varies within the same colony. The septa of the first cycle (and in some species those of the second cycle) reach the large styliform columella and are connected to it. Septa of the second cycle (third cycle in other species) are very often attached to those of the first (second) cycle. Septa of the first cycle (second cycle in some other species) can show mid-septal swellings (French renflements), often having an

arrow like form. This swelling might be related to attached septa of the second (third) cycle. Costae are present, short, and confluent. They form small spaces forming regular small-sized intercalicinal chambers (French lacunes). Except in the type species costae may be absent or not visible due to conservation problems. The septal faces bear small ridges parallel to the upper margin and occasional thorns. The inner margin of septa is provided with teeth; this ornamentation corresponds to the ridges at the lateral faces. The endotheca consists of thin, moderately common dissepiments. The wall is septothecal, made of slightly thickened septa. In other species, the wall is also formed by rudimentary septa. In this case, the rudimentary septa can be only counted if costae are present. Budding is intracalicinal, rarely extracalicinal.

**Remarks.** The genus was revised and commented on in Löser (2012a). Late Jurassic to Early Cretaceous corals formerly assigned to *Actinastrea* need to be reclassified to *Stelidioseris* or another genus because they do not fit into the concept of *Actinastrea* (as defined by type material and topotypical material presented in Löser (2012a, 2012b).

*Species.* The determination of species in the framework of this study is mainly based on the direct comparison of the calicular dimensions and septal counts of type material and the studied material. This includes uncertainty because for the majority of the type material statistical values are not available. These values can be only obtained from a thin section, a peel or a large, well-preserved polished section. Most type specimens are without any polished section that would allow measuring these values, and most institutions do not permit making large sections or obtaining thin sections that would result in any destruction of the type specimen. From Sonora, six species are distinguished (Fig. 1). Statistical values of selected specimens are given in

Number of septa	Diameter of the calice (µ±ơ; mm)	Species				
6 12	0.8-1.1	hourcqi				
0-12	1.3-1.8	ruvida				
	0.9-1.1	bellensis				
24	1.2-1.6	japonica				
24	1.5-2.1	whitneyi				
	1.9-2.5	major				

Figure 1. Septal cycles, septal cycles that reach the columella and calicular diameter of the *Stelidioseris* species found in the study area.

Table 1. To make the obtained data statistically comparable to traditional ranges of calicular diameter and distance, the interval  $\mu \pm \sigma$  is given as well. The analysis of variance of the calicular diameter and distance confirms significant differences between the species.

## Stelidioseris bellensis (Wells, 1933)

v 1926 Astrocoenia colliculosa Trautschold 1886 - Dietrich, p. 94, pl. 5: 3, pl. 14: 1

\*v 1933 Astrocoenia bellensis Wells, p. 76, pl. 6: 5, 6

**Description.** Colony with small circular calices. Three cycles of septa where only those of the first cycle reach the columella. Those of the third cycle are slightly shorter and show swellings. Those of the first cycle are very short and often connected to those of the second cycle.

Material examined. ERNO L-4263, L-4281.

*Occurrence in Sonora*. Early Albian: Municipio Arizpe, Arizpe, Cerro La Ceja (CG1); Municipio Cucurpe, Cucurpe, La Mesa (LM3).

*Occurrence elsewhere*. Late Valanginian to Early Aptian of Tanzania (Tanganyika, Mtwara) Lipogiro plateau, western margin. Hauterivian to Barremian of Chile (Antofagasta) El Way (UCA). Aptian of Mexico (Puebla) San Juan Raya, Lomo de los Gatos (ERNO L-R10956). Middle Albian (Lautus zone) of USA (Texas) Bell County, Santa Fe Railroad quarry.

## Range. Early Cretaceous.

**Discussion.** The material is poorly preserved and does not allow detailed description. The material cannot be confused with *Stelidioseris hourcqi* because the septa of the second cycle in *S. hourcqi* are very short, whereas in *S. bellensis* they almost reach the columella and bear swellings.

#### Stelidioseris hourcqi (Alloiteau, 1958)

Fig. 2a-c

v 1909 Astrocoenia minima - Prever, p. 129, pl. 14: 12-14

v ? 1932 Astrocoenia scyphoidea Wells, p. 231, pl. 32: 3, pl. 33: 3

\*v 1958 *Actinastraea Hourcqi* Alloiteau, p. 108, pl. 6: 8, pl. 7: 3 v 2010 *Actinastrea hourcqi* Alloiteau, 1958 - Löser, p. 582, fig. 2.1

	Table 1. Dimensions of the calicular diameters in representative Stelidioseris samples. n, number of measurements; Vmin-Vmax,									
1	range (mm); $\mu$ , arithmetic mea, standard deviation (mm); v, coefficient of variation (%); $\mu$ ±, first interval (mm); $\mu$ ±%, number of									
1	measured values within the range of the first interval (%); cl, calicular diameter (lumen); ccd, distance of calicular centres; w, thickness									
of intercalicular space; cd, number of calices per 25mm2.										
- 1										

Stelidoseris beliensis (RNO L-4281)        cd      10      0.86-1.22      1.02      0.11      10.4      0.91-1.12      70        cd      10      1.82-7.5      1.53      0.16      10.6      1.37-1.69      70        w      10      0.25-0.54      0.41      0.09      20.8      0.32-0.49      66        cd      66      0.67-1.19      0.94      0.13      1.35      0.81-1.07      76        cd      105      0.71-0.44      1.28      0.29      22.4      0.99-1.56      70        w      55      0.14-0.64      0.35      0.12      34      0.22-0.46      69        cd      60      1.19-1.89      1.47      0.16      11      1.31-63      65        ccd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      1.14      1.69-2.19      71        Stelidioseris japonica (ERNO L-4231)      1.72      1.77/7/8      1.55      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.39      1.15-1.52      58	Species/values	n	Vmin-Vmax	μ	σ	ν	μ±σ	μ ±σ%					
cd      10      0.8.6-1.22      1.02      0.11      1.04      0.9.1.12      70        cd      10      0.2.5 0.54      0.41      0.09      20.8      0.32 0.49      66        cd      65      0.67.19      0.94      0.13      13.5      0.81 0.77.69      76        cd      165      0.71.20      1.28      0.29      22.4      0.99.1.56      70        w      0.55      0.14.0.64      0.35      0.12      34      0.22.0.46      69        cd      60      1.19.1.89      1.47      0.16      11      1.31.63      65        cd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      1.14      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.50.59      60        cd      40      1.03.1.69      1.34      0.19      13.9      1.15.15.2      58        cd      50      1.21-2.2      1.67      0.22      1.25      1.84.2.38      69        w      15      1.	Stelidioseris bellensis (E	RNO L-4281)				-							
ccd      10      1.18-1.75      1.53      0.16      10.6      1.32.1.69      70        w      10      0.25.0.54      0.41      0.09      20.8      0.32.0.49      660        cd      66      0.67.1.19      0.94      0.13      13.5      0.81.1.07      66        ccd      105      0.71.2.04      1.28      0.29      22.4      0.99.1.56      70        w      55      0.44.0.64      0.35      0.12      34      0.22.0.46      66        cd      100      1.46.2.48      1.92      0.22      11.4      1.69.2.19      71        Stelidioseris japonica (ERNO L-4272)       0.16      0.11      1.31.1.63      65        cd      100      1.46.2.48      1.92      0.22      1.14      1.69.2.19      71        w      35      0.23.0.76      0.47      0.12      1.35      0.35      58        cd      40      1.03.1.69      1.34      0.19      1.33      1.15.1.52      58        cd      40      1.27.2	cl	10	0.86-1.22	1.02	0.11	0.11 10.4		70					
w      10      0.25-0.54      0.41      0.09      20.8      0.32-0.49      66        cd      65      0.67-1.19      0.94      0.13      13.5      0.81-1.07      66        cd      105      0.71-19      0.94      0.13      13.5      0.81-1.07      66        cd      105      0.71-19      0.94      0.23      0.22      4.09-1.56      70        w      55      0.14.0      0.35      0.12      34      0.22.0.46      69        cd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      1.14      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      13.9      1.15-1.52      58        cd      50      1.21-2.2      1.67      0.22      1.04      2.00-2.47      72        Stelidioseris major (ERNO L-4838)      -      -      72      1.25      1.84-2.38      70        cd      25      1.59-2.	ccd	10	1.18-1.75	1.53	0.16	0.16 10.6 1.37-1.69							
cd      12        Stelidioseris hourcqi (ERNO L-4213)      0      0      0.13      13.5      0.81.1.07      66        ccd      105      0.71-2.04      1.28      0.29      22.4      0.99-1.56      70        w      55      0.14      0.32      0.12      34      0.99-1.56      70        w      55      0.14-0.64      0.035      0.12      34      0.99-1.56      70        Stelidioseris japonica (ERNO L-4272)      11      13.1-1.63      65      65        ccd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      1.14      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.35-1.52      58        cd      40      1.22.2      1.67      0.22      1.0.4      2.00-2.47      72        cd      25      1.89-2.79      2.24      0.25      1.0.4      2.00-2.47      72        cd      25      1.6	w	10	0.25-0.54	0.41	0.09	20.8	0.32-0.49	60					
Stelidioseris hourcqi (ERNO L-4213)        Cd      6.0 - 0.13      1.3 - 0.8 1.1.0.7      6.6 - 0.13        Cd      0.12       0.12 <th< td=""><td colspan="12">cd 12</td></th<>	cd 12												
cl 6 0.07-1.19 0.94 0.13 13.5 0.81-07 66 ccd 105 0.71-2.04 1.28 0.29 22.4 0.991.56 70 w 55 0.14-0.64 0.35 0.12 34 0.22-0.46 69 cd 17/21 Stelidioseris japonica (END L-427) cl 60 1.19-1.89 1.47 0.16 11 1.31-1.63 65 ccd 100 1.46-2.48 1.92 0.22 11.4 1.69-2.19 71 w 35 0.23-0.76 0.47 0.12 25 0.35-0.9 60 cd 7/7/7/8 Stelidioseris japonica (END L-4815) cd 50 1.21-2.2 1.67 0.22 11.9 1.45-1.88 70 cd 50 1.21-2.2 1.67 0.22 12.9 1.5-1.52 58 ccd 50 1.21-2.2 1.67 0.22 12.9 1.45-1.88 70 stelidioseris major (END L-4838) cd 51 1.22-276 2.12 0.27 12.6 1.84-2.38 69 w 15 0.15-0.63 0.35 0.13 38.7 0.21-0-48 73 cd 25 1.89-2.79 2.24 0.25 10.4 2.00-2.47 72 ccd 35 1.62-2.76 2.12 0.27 12.5 1.84-2.38 69 w 15 0.15-0.63 0.35 0.13 38.7 0.21-0-48 73 cd 55 0.13 0.32 0.21-0-48 73 cd 20 1.715-2.524 2.158 0.248 11.6 1.91-2.4 65 ccd 40 2.248-3.275 2.639 0.246 9.3 2.39-2.88 70 w 25 0.371-0.893 0.579 0.120 20.8 0.45-0.70 72 cd 20 1.715-2.524 2.158 0.248 11.6 1.91-2.4 665 ccd 40 2.248-3.275 2.639 0.246 9.3 2.39-2.88 70 w 25 0.371-0.893 0.579 0.120 20.8 0.45-0.70 72 cd 35 1.59-3.61 2.27 0.35 11.54 1.91-3.4-1.71 71 ccd 355 1.59-3.61 2.27 0.35 11.54 1.91-2.61 887 w 70 0.24-1.04 0.63 0.15 2.3.7 0.450.77 73 3/3/4/4/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6/7/78 cEIND L-4417) cl 20 1.179-3.68 2.59 0.244 14.8 1.38-1.87 60 ccd 30 1.79-3.68 2.59 0.244 14.8 1.38-1.87 60 ccd 30 1.79-3.68 2.59 0.244 14.8 1.38-1.87 60 ccd 30 1.79-3.68 2.59 0.24 1.69 2.15-3.0 60 cd 22/3/3/4/4/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/7/78 v 0 20 0.86-1.81 1.34 0.25 18.3 1.09-1.58 70 cd 22/3/3/4/4/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/7/78 cfeIND L-4427) cl 0 20 1.22-2.03 1.63 0.24 14.8 1.38-1.87 60 cd 30 1.79-3.68 2.59 0.24 14.8 1.38-1.87 60 cd 50 2.03-3.84 2.95 0.47 11.68 2.48-3.41 66 cd 60 107 1.03 1.43-1.76 68 ccd 60 100 1.35-2.54 1.93 0.3 15.3 1.63-2.22 64 ccd 80 1.49-2.39 1.87 0.22 1.19 1.64-2.00 68 w 20 0.86-1.81 1.34 0.25 18.3 1.04-2.00 68 w 65 0.12-0.46 0.28 0.24 0.47 2.8 0.24-0.4 68 cd 60 1.04-20 1.33-2.21 1.72 0.23 13.2 1.48-1.94 75 ccd 80 1.49-2.39 1.87 0.22 1.91 1.5	Stelidioseris hourcai (ERNO L-4213)												
ccd      105      0.71-2.04      1.28      0.29      22.4      0.99-1.56      70        w      55      0.14-0.64      0.35      0.12      34      0.22-0.46      69        cd      60      1.19-1.89      1.47      0.16      11      1.31-1.63      655        cd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      11.4      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.50-59      60        cd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      1.2.9      1.45-1.58      60        cd      30      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.50-59      60        cd      30      0.23-0.76      0.42      0.22      1.2.9      1.45-1.88      70        Cd      25      1.21-2.2      1.67      0.22      1.2.9      1.45-1.88      69        Stelidioseris major (ERNO L-4838)       0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63	cl	65	0.67-1.19	0.94	0.13	13.5	0.81-1.07	66					
w      55      0.14 0.64      0.35      0.12      34      0.22 0.46      69        cd      17/21   <	ccd	105	0.71-2.04	1.28	0.29	22.4	0.99-1.56	70					
cd      17/21        Stelidiosris japonica (ENO L-4272)      -        cd      60      1.19-1.89      1.47      0.16      11      1.31-1.63      65        ccd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      11.4      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        Cd      40      10.3-1.69      1.34      0.19      13.9      1.15-1.52      58        cd      40      10.3-1.69      1.34      0.19      13.9      1.15-1.52      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      13.9      1.15-1.52      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.25      10.4      2.09      72        cd      25      1.62-2.76      2.12      0.25      10.4      2.00-2.47      72        cd      35      0.13      0.38      10.21      2.04      73        cd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      11.6	w	55	0.14-0.64	0.35	0.12	34	0.22-0.46	69					
Stelidioseris japonica (ERNO L-4272)        cd      60      1.19-1.89      1.47      0.16      11      1.31-1.63      65        ccd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      11.4      1.69-2.19      71        w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        d      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.39      1.15-1.52      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.39      1.15-1.52      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.39      1.15-1.52      58        cd      25      1.21-22      1.67      0.22      1.04      2.09-2.47      72        cd      25      1.89-2.76      2.24      0.25      1.04      2.00-2.47      72        cd      25      1.50      0.33      0.02      1.51      1.53      1.51      1.51      1.51      1.51      1.51      1.53      0.44      1.41      1.11      1.11	cd				17/21								
cd 60 1.19-1.89 1.47 0.16 11 1.31-1.63 65 ccd 100 1.46-2.48 1.92 0.22 11.4 1.69-2.19 71 33 0.32 0.76 0.47 0.12 25 0.35 0.59 60 cd 77/7/7/8 Stelidioseris japonica (ERNO L-4815) Cd 40 1.03-1.69 1.34 0.19 1.3.9 1.15-1.52 58 ccd 50 1.21-2.2 1.67 0.22 12.9 1.45-1.88 70 8/10 Stelidioseris major (ERNO L-4838) cd 25 1.89-2.79 2.24 0.25 10.4 2.00-2.47 72 ccd 33 1.62-2.76 2.12 0.27 12.5 1.84-2.38 69 w 115 0.15-0.63 0.35 0.13 38.7 0.21-0-48 73 ccd	Stelidioseris japonica (ERNO L-4272)												
ccd      100      1.46-2.48      1.92      0.22      11.4      1.69-2.19      71        w      33      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.3.9      1.15-1.52      58        cd      40      1.03-1.69      1.34      0.19      1.3.9      1.15-1.52      58        cd      50      1.21-2.2      1.67      0.22      1.0.4      2.02-47      72        cd      25      1.62-2.76      2.12      0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63      0.35      0.13      38.7      0.21-0.48      73        cd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      1.16      1.91-2.40      665        ccd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      1.16      1.91-2.40      665        cd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      1.16      1.91-2.40      665        cd <td< td=""><td>cl</td><td>60</td><td>1.19-1.89</td><td>1.47</td><td>0.16</td><td>11</td><td>1.31-1.63</td><td>65</td></td<>	cl	60	1.19-1.89	1.47	0.16	11	1.31-1.63	65					
w      35      0.23-0.76      0.47      0.12      25      0.35-0.59      60        cd      7/7/7/78      7/7/7/72      7/7/72      7/7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72      7/7/72	ccd	100	1.46-2.48	1.92	0.22	11.4	1.69-2.19	71					
cd      7/7/7/8        Stelidioseris japonica (ERNO L-4815)      40        cd      40        cd      40        stelidioseris major (ERNO L-4838)      8/10        cd      25        cd      35        i.62:      8/10        Stelidioseris major (ERNO L-4838)      8/10        cd      25      1.89-2.79      2.24      0.25      10.4      2.00-2.47      72        ccd      35      1.62-2.76      2.12      0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      150      0.15      0.35      0.13      38.7      0.210-048      73        cd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      11.6      1.91-2.40      665        ccd      40      2.248-3.275      2.639      0.246      9.3      2.39-2.88      70        w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      210      1.17-2.15      1.53      0.18      11.9      1.34-1.71      71 <td>w</td> <td>35</td> <td>0.23-0.76</td> <td>0.47</td> <td>0.12</td> <td>25</td> <td>0.35-0.59</td> <td>60</td>	w	35	0.23-0.76	0.47	0.12	25	0.35-0.59	60					
Stelidioseris japonica (ERNO L-4815)    I.03-1.69    1.34    0.19    1.39    1.15-1.52    58      ccd    50    1.21-2.2    1.67    0.22    12.9    1.45-1.88    70      cd    8/10	cd				7/7/7/8								
cd    40    1.03-1.69    1.34    0.19    13.9    1.15-1.52    58      ccd    50    1.21-2.2    1.67    0.22    12.9    1.45-1.88    70      cd    8/10    8/10    8/10    50    1.22-2.7    12.5    1.84-2.38    69      ccd    35    1.62-2.76    2.12    0.27    12.5    1.84-2.38    69      w    150    0.15-0.63    0.35    0.13    38.7    0.21-0.48    73      cd    20    1.715-2.524    2.158    0.248    11.6    1.91-2.40    665      ccd    40    2.248-3.275    2.639    0.246    9.3    2.39-2.88    70      cd    20    1.715-2.524    2.158    0.248    11.6    1.91-2.40    665      ccd    40    2.248-3.275    2.639    0.246    9.3    2.39-2.88    70      cd    20    0.371-0.893    0.579    0.120    20.8    0.45-0.70    72      cd    355    1.59-3.61    2.27    0.35    15.4    1.91-2.61	Stelidioseris japonica (ERNO L-4815)												
ccd      50      1.21-2.2      1.67      0.22      1.2.9      1.45-1.88      70        cd      8/10      8/10      8/10      50      1.62-2.76      2.24      0.25      1.0.4      2.00-2.47      72        ccd      35      1.62-2.76      2.12      0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63      0.35      0.13      38.7      0.21-0.48      73        cd      20      1.715-2.524      2.158      0.248      11.6      1.91-2.40      665        ccd      40      2.248-3.275      2.639      0.246      9.3      2.39-2.88      70        w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      210      1.17-2.15      1.53      0.18      11.9      1.34-1.71      71        cd      210      1.17-2.15      1.53      0.18      1.91-2.61      87        skelidioseris ruvida (ERNO L-4817)       0.63      0.15      2.37      0.47.077      73	cl	40	1.03-1.69	1.34	0.19	13.9	1.15-1.52	58					
8/10        Stelidioseris major (ERNO L-4838)        cd      25      1.89-2.79      2.24      0.25      1.0.4      2.02-7      1.84-2.38      69        cd      35      0.22      1.0.4      2.02-7      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63      0.35      0.13      38.7      0.224      0.24      0.210      2.24      2.12      0.21      0.210-0.48      77        Cd      5/5	ccd	50	1.21-2.2	1.67	0.22	12.9	1.45-1.88	70					
Stelidioseris major (ERNO L-4838)    2.24    0.25    10.4    2.00-2.47    72      ccd    35    1.62-2.76    2.12    0.27    12.5    1.84-2.38    69      w    15    0.15-0.63    0.35    0.13    38.7    0.21-0-48    73      cd    5/5    -	cd				8/10								
cl      25      1.89-2.79      2.24      0.25      10.4      2.00-2.47      72        ccd      35      1.62-2.76      2.12      0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63      0.35      0.13      38.7      0.21-0.48      73        cd      5/5      5      5      5      5      5      5        -(ERNO L-4944)      1.715-2.524      2.158      0.248      11.6      1.91-2.40      665        ccd      40      2.248-3.275      2.639      0.246      9.3      2.39-2.88      70        w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      210      1.72-1.5      1.53      0.18      1.1.9      1.34-1.71      71        ccd      355      1.59-3.61      2.27      0.35      15.4      1.91-2.61      87        w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      2.37      0.470.77      73        cd      20      1.22-0.3	Stelidioseris major (ERNO L-4838)												
ccd      35      1.62-2.76      2.12      0.27      12.5      1.84-2.38      69        w      15      0.15-0.63      0.35      0.13      38.7      0.21-0.48      73        cd      5/5      -	cl	25	1.89-2.79	2.24	0.25	10.4	2.00-2.47	72					
w      15      0.15-0.63      0.33      0.13      38.7      0.21-0-48      73        cd      5/5      - </td <td>ccd</td> <td>35</td> <td>1.62-2.76</td> <td>2.12</td> <td>0.27</td> <td>12.5</td> <td>1.84-2.38</td> <td>69</td>	ccd	35	1.62-2.76	2.12	0.27	12.5	1.84-2.38	69					
cd  5/5    - [ERNO L-4944)  0  1.715-2.524  2.158  0.248  11.6  1.91-2.40  6655    ccd  40  2.248-3.275  2.639  0.246  9.3  2.39-2.88  700    w  225  0.371-0.893  0.579  0.120  20.8  0.45-0.70  72    cd  3/3/4/4/4  3/3/4/4/4  3/3/4/4/4  3/3/4/4/4  5/5  7/3    Stelidioseris ruvida (ERNO 2153)	w	15	0.15-0.63	0.35	0.13	38.7	0.21-0-48	73					
- (ERNO L-4944) cl 20 1.715-2.524 2.158 0.248 11.6 1.91-2.40 665 ccd 40 2.248-3.275 2.639 0.246 9.3 2.39-2.88 70 w 25 0.371-0.893 0.579 0.120 20.8 0.45-0.70 72 d 3/3/4/4/4 Stelidioseris ruvida (ERNO 2153) cl 210 1.17-2.15 1.53 0.18 11.9 1.34-1.71 71 ccd 355 1.59-3.61 2.27 0.35 15.4 1.91-2.61 87 w 70 0.24-1.04 0.63 0.15 2.3.7 0.470.77 73 cd 3/4/4/5/5/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/7/7/8 - (ERNO L-4417) cl 20 1.22-03 1.63 0.24 14.8 1.38-1.87 60 ccd 30 1.79-3.68 2.99 0.24 16.9 2.15-3.03 60 cd 30 1.20-46 0.22 1.6 0.17 10.3 1.43-1.76 68 w 20 0.86-1.81 1.34 0.25 18.3 1.09-1.58 70 cd 2/2/3/3/4/4 Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253) cl 100 1.35-2.54 1.93 0.3 15.3 1.63-2.22 64 cd 80 1.49-2.39 1.87 0.22 11.9 1.64-2.00 68 w 665 0.12-0.46 0.28 0.06 22.8 0.26 0.21-0.34 72 cd 6/6/7/7/8/8/10 - (ERNO L-4426) cl 20 1.33-2.21 1.72 0.23 13.2 1.48-1.94 75 ccd 30 1.79-2.56 2.17 0.19 8.7 1.97-2.37 70 cd	cd			5/5									
Cl      20      1.715-2.524      2.158      0.248      11.6      1.91-2.40      6655        ccd      40      2.248-3.275      2.639      0.246      9.3      2.39-2.88      70        w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4        Stelidioseris ruvida (ERNO 2153)      1.17-2.15      1.53      0.18      1.9      1.34-1.71      71        ccd      355      1.59-3.61      2.27      0.35      15.4      1.91-2.61      87        w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      2.37      0.47.0.77      73        cd      20      1.22-2.03      1.63      0.24      14.8      1.38-1.87      60        ccd      30      1.79-3.68      2.59      0.24      16.9      2.15-3.03      60        cd      28      1.22-2.03      1.63      0.24      14.8      1.38-1.87      60	- (ERNO L-4944)				-,-								
ccd      40      2.248-3.275      2.639      0.246      9.3      2.39-2.88      70        w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      3/3/4/4/4      3/3/4/4/4      3/3/4/4/4      5/20.8      0.45-0.70      72        cd      210      1.17-2.15      1.53      0.18      11.9      1.34-1.71      71        cd      355      1.59-3.61      2.27      0.35      1.54      1.91-2.61      87        w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      2.37      0.47.0.77      73        cd      20      1.22-2.03      1.63      0.24      14.8      1.38-1.87      60        cd      20      1.22-2.03      1.63      0.24      16.9      2.15-3.03      60        cd      20      1.22-2.03      1.63      0.24      16.8      1.38-1.87      60        cd      20      1.22-2.03      1.63      0.24      16.8      1.34-3.176      68        cd      20	cl	20	1.715-2.524	2.158	0.248	11.6	1.91-2.40	665					
w      25      0.371-0.893      0.579      0.120      20.8      0.45-0.70      72        cd      3/3/4/4      3/3/4/4      3/3/4/4      5      5      5      7      72        Stelidioseris ruvida (ERNO 2153)      1.17-2.15      1.53      0.18      11.9      1.34-1.71      71        cd      355      1.59-3.61      2.27      0.35      15.4      1.91-2.61      87        w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      23.7      0.47.0.77      73        cd      20      1.22-2-03      1.63      0.24      14.8      1.38-1.87      60        cd      30      1.79-3.68      2.59      0.24      16.9      2.15-3.03      60        cd      30      1.79-3.68      2.59      0.24      16.9      2.15-3.03      60        cd      28      1.28-1.02      1.6      0.17      10.3      1.43-1.76      68        cd      20      0.86-1.81      1.34      0.25      18.3      1.09-1.58      70        cd	ccd	40	2.248-3.275	2.639	0.246	9.3	2.39-2.88	70					
cd    3/3/4/4      Stelidioseris ruvida (ERNO 2153)      cl    210    1.17-2.15    1.53    0.18    11.9    1.34-1.71    71      ccd    355    1.59-3.61    2.27    0.35    15.4    1.91-2.61    87      w    70    0.24-1.04    0.63    0.15    23.7    0.47.0.77    73      cd    3/4/4/4/5/5/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6	w	25	0.371-0.893	0.579	0.120	20.8	0.45-0.70	72					
Stelidioseris ruvida (ERNO 2153)      cl    210    1.17-2.15    1.53    0.18    11.9    1.34-1.71    71      cd    355    1.59-3.61    2.27    0.35    15.4    1.91-2.61    87      w    70    0.24-1.04    0.63    0.15    23.7    0.47.0.77    73      cd    3/4/4/4/5/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6	cd			3/3/4/4/4									
cl    210    1.17-2.15    1.53    0.18    11.9    1.34-1.71    71      ccd    355    1.59-3.61    2.27    0.35    15.4    1.91-2.61    87      w    70    0.24-1.04    0.63    0.15    23.7    0.47.0.77    73      cd    3/4/4/4/5/5/5/5/5/5/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6	Stelidioseris ruvida (ERI	NO 2153)											
ccd      355      1.59-3.61      2.27      0.35      15.4      1.91-2.61      87        w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      23.7      0.47.0.77      73        cd      3/4/4/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6	cl	210	1.17-2.15	1.53	0.18	11.9	1.34-1.71	71					
w      70      0.24-1.04      0.63      0.15      23.7      0.47.0.77      73        cd      3/4/4/4/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6	ccd	355	1.59-3.61	2.27	0.35	15.4	1.91-2.61	87					
cd    3/4/4/4/5/5/5/5/5/5/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6/6	w	70	0.24-1.04	0.63	0.15	23.7	0.47.0.77	73					
- (ERNO L-4417) cl 20 1.22-2-03 1.63 0.24 14.8 1.38-1.87 60 ccd 30 1.79-3.68 2.59 0.24 16.9 2.15-3.03 60 cd 3/3/4/4/4/5 Stelidioseris ruvida (ERNO L-4483) cl 28 1.28-1.02 1.6 0.17 10.3 1.43-1.76 68 ccd 50 2.03-3.84 2.95 0.47 15.8 2.48-3.41 666 w 20 0.86-1.81 1.34 0.25 18.3 1.09-1.58 70 cd 2/2/3/3/4/4 Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253) cl 100 1.35-2.54 1.93 0.3 15.3 1.63-2.22 64 ccd 80 1.49-2.39 1.87 0.22 11.9 1.64-2.00 688 w 65 0.12-0.46 0.28 0.06 22.8 0.21-0.34 72 cd 6/7/7/8/8/10 - (ERNO L-4426) cl 20 1.33-2-21 1.72 0.23 13.2 1.48-1.94 75 ccd 30 1.79-2.56 2.17 0.19 8.7 1.97-2.37 70 cd 6/7	cd				3/4/4/4/5/5/5	5/7/7/8							
cl    20    1.22-2-03    1.63    0.24    14.8    1.38-1.87    60      ccd    30    1.79-3.68    2.59    0.24    16.9    2.15-3.03    60      cd    3/3/4/4/5    3/3/4/4/5    3/3/4/4/5    5    60	- (ERNO L-4417)					<u></u>							
ccd      30      1.79-3.68      2.59      0.24      16.9      2.15-3.03      60        cd      3/3/4/4/5      3/3/4/4/4/5      6      6      6      6      6      6      6      6      6      6      6      7      7      6      8      7      6      7 <td< td=""><td>cl</td><td>20</td><td>1.22-2-03</td><td>1.63</td><td>0.24</td><td>14.8</td><td>1.38-1.87</td><td>60</td></td<>	cl	20	1.22-2-03	1.63	0.24	14.8	1.38-1.87	60					
3/3/4/4/4/5      Stelidioseris ruvida (ERNO L-4483)      cl    28    1.28-1.02    1.6    0.17    10.3    1.43-1.76    68      ccd    50    2.03-3.84    2.95    0.47    15.8    2.48-3.41    66      w    20    0.86-1.81    1.34    0.25    18.3    1.09-1.58    70      cd    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    50    2.02    64      ccd    1.00    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10    -    6/6/7/7/8/8/10    -    -    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7    6/	ccd	30	1.79-3.68	2.59	0.24	16.9	2.15-3.03	60					
Stelidioseris ruvida (ERNO L-4483)      cl    28    1.28-1.02    1.6    0.17    10.3    1.43-1.76    68      ccd    50    2.03-3.84    2.95    0.47    15.8    2.48-3.41    66      w    20    0.86-1.81    1.34    0.25    18.3    1.09-1.58    70      cd    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    5    5    1.63-2.22    64      cd    100    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10    -    6/6/7/7/8/8/10    -    -    72    6/6/7/7/8/8/10    -      - (ERNO L-4426)    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7    6/7    6/7	cd				3/3/4/4/4/5								
cl    28    1.28-1.02    1.6    0.17    10.3    1.43-1.76    68      ccd    50    2.03-3.84    2.95    0.47    15.8    2.48-3.41    66      w    20    0.86-1.81    1.34    0.25    18.3    1.09-1.58    70      cd    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    51    50    70      cd    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10    -    6/6/7/7/8/8/10    -    -    72      cd    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      cd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7    6/7    6/7    1.97    5    5    5    5      cd    30	Stelidioseris ruvida (ERI	NO L-4483)											
ccd    50    2.03-3.84    2.95    0.47    15.8    2.48-3.41    66      w    20    0.86-1.81    1.34    0.25    18.3    1.09-1.58    70      cd    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    2/2/3/3/4/4    54    66      Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253)    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd     6/6/7/7/8/8/10    6/6/7/7/8/8/10    72    72    72      cl    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd     6/7    6/7    6/7    6/7    1.97    72	cl	28	1.28-1.02	1.6	0.17	10.3	1.43-1.76	68					
w    20    0.86-1.81    1.34    0.25    18.3    1.09-1.58    70      cd    2/2/3/3/4/4      Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253)    2/2/3/3/4/4      cl    1.00    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10      cd    (ERNO L-4426)      cl    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd	ccd	50	2.03-3.84	2.95	0.47	15.8	2.48-3.41	66					
2/2/3/3/4/4      Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253)      cl    100    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10      - (ERNO L-4426)    cl    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7	w	20	0.86-1.81	1.34	0.25	18.3	1.09-1.58	70					
Stelidioseris whitneyi (ERNO L-4253)      cl    100    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10    6/6/7/7/8/8/10    6/6/7    6/6/7    75    6/6/7      cl    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7	cd				2/2/3/3/4/4								
cl    100    1.35-2.54    1.93    0.3    15.3    1.63-2.22    64      ccd    80    1.49-2.39    1.87    0.22    11.9    1.64-2.00    68      w    65    0.12-0.46    0.28    0.06    22.8    0.21-0.34    72      cd    6/6/7/7/8/8/10    6/6/7/7/8/8/10    6/6/7    6/6/7    6/6/7    75      cl    20    1.33-2-21    1.72    0.23    13.2    1.48-1.94    75      ccd    30    1.79-2.56    2.17    0.19    8.7    1.97-2.37    70      cd    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7    6/7	Stelidioseris whitneyi (E	RNO L-4253)											
ccd      80      1.49-2.39      1.87      0.22      11.9      1.64-2.00      68        w      65      0.12-0.46      0.28      0.06      22.8      0.21-0.34      72        cd      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7      72        cl      20      1.33-2-21      1.72      0.23      13.2      1.48-1.94      75        ccd      30      1.79-2.56      2.17      0.19      8.7      1.97-2.37      70        cd      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      70 <t< td=""><td>cl</td><td>100</td><td>1.35-2.54</td><td>1.93</td><td>0.3</td><td>15.3</td><td>1.63-2.22</td><td>64</td></t<>	cl	100	1.35-2.54	1.93	0.3	15.3	1.63-2.22	64					
w      65      0.12-0.46      0.28      0.06      22.8      0.21-0.34      72        cd      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7/7/8/8/10      6/6/7/7/8/8/10      72        cl      20      1.33-2-21      1.72      0.23      13.2      1.48-1.94      75        ccd      30      1.79-2.56      2.17      0.19      8.7      1.97-2.37      70        cd      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      70<	ccd	80	1.49-2.39	1.87	0.22	11.9	1.64-2.00	68					
cd  6/6/7/7/8/8/10    - (ERNO L-4426)  -    cl  20    1.33-2-21  1.72    0.23  13.2    1.48-1.94  75    ccd  30    1.79-2.56  2.17    0.19  8.7    1.97-2.37  70    cd  6/7	w	65	0.12-0.46	0.28	0.06	22.8	0.21-0.34	72					
- (ERNO L-4426) cl 20 1.33-2-21 1.72 0.23 13.2 1.48-1.94 75 ccd 30 1.79-2.56 2.17 0.19 8.7 1.97-2.37 70 cd 6/7	cd				6/6/7/7/8/8/10								
cl      20      1.33-2-21      1.72      0.23      13.2      1.48-1.94      75        ccd      30      1.79-2.56      2.17      0.19      8.7      1.97-2.37      70        cd      6/7      7      7      7      7      7      7      7      7      7      7      7      7      7      7	- (ERNO L-4426)												
ccd      30      1.79-2.56      2.17      0.19      8.7      1.97-2.37      70        cd      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      6/7      0.19	cl ,	20	1.33-2-21	1.72	0.23	13.2	1.48-1.94	75					
cd 6/7	ccd	30	1.79-2.56	2.17	0.19	8.7	1.97-2.37	70					
	cd				6/7								



Figure 2. (scale 1 mm).

a-c, *Stelidioseris hourcqi* ALLOITEAU, 1958. a, ERNO L-4254. Lower Albian of Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina, thin section showing the general colony form. b, ERNO L-4213. Lower Albian of Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina, transverse thin section. c, ERNO L-4241, transverse and longitudinal thin section of a small branch.

d-f, *Stelidioseris japonica* (EGUCHI, 1951). d, ERNO L-4272. Lower Albian of Municipio Arizpe, Arizpe, Cerro La Ceja, transverse thin section. e, ERNO L-4815. Lower Albian of Municipio Santa Ana, Santa Ana, Transverse thin section. f, longitudinal thin section.

g-h, *Stelidioseris major* (MORYCOWA, 1971). g, ERNO L-4838. Upper Aptian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, transverse thin section. h, ERNO L-4944. Lower Albian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, transverse thin section.

i, *Stelidioseris ruvida* (PREVER, 1909). PU 17933. Lower Aptian of Monti d'Ocre, Fossa MezzaSpada (Abruzzi, L'Aquila, Italy), transverse peel.

**Description**. The coral forms dense colonies of branching corals. The branches have a diameter of five to fifteen millimetres. The space between the branches is narrow. The calices are very small, polygonal in the centre of the branches, circular and with larger distances at its surface. Septa in two cycles of six septa. The first cycle always reaches the centre of the calice and is connected to the columella. The septa of the second cycle are short, often not traceable, probably due to the poor state of preservation. The columella is large. The endotheca is poorly developed.

*Material examined.* ERNO L-4213, L-4241, L-4254, L-4262, L-4271, L-4436, L-4443, L-4460, L-4468, L-4909, L-4910, L-4911.

*Occurrence in Sonora*. Early Albian: Municipio Arizpe, Arizpe, Cerro La Ceja (CG1); Municipio Naco, Naco, Sierra San Jose (SJ2); Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina (ES3, ES4); Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO10).

**Occurrence elsewhere.** Barremian (Moutoniceras - Giraudi zone) of France (Drôme) Serre de Bleyton. Aptian of Mexico (Puebla) San Juan Raya (IGM 9262). Early Aptian of Italy (Abruzzi, L'Aquila) Monti d'Ocre, Fossa Agnese. Early Albian (Tardefurcata zone) of the USA (Texas) Hays County, Blanco River, Pleasant Valley Crossing. Late Albian of Madagascar (Mahajanga) Mokaraha. Late Cenomanian (Guerangeri zone) of Czech Republic (Central Bohemian region) Korycany (MNHP ex Zitt 4/27.4.00).

#### Range. Barremian to Cenomanian.

**Discussion.** Because of its poor description and illustration in Alloiteau (1958), *Stelidioseris hourcqi* remains a quite unknown species. *Astrocoenia scyphoidea* is probably a senior synonym, but the holotype is so poorly preserved that a comparison with other material is difficult. In places, colonies of *Stelidioseris hourcqi*, together with phaceloid corals of other species, form small bioherms.

## Stelidioseris japonica (Eguchi, 1951)

Figures 2d-f

v 1926 Astrocoenia pseudominima Koby - Dietrich, p. 93, pl. 6: 9

v 1936 Astrocoenia pseudominima Koby 1896 -Hackemesser, p. 71, pl. 7: 14

\*v 1951 *Astrocoenia japonica* Eguchi, p. 17, pl. 8: 7, [?]8, pl. 10: 4, 5 [pl. 8: 8 was not available for study]

v 1981 *Heliocoenia carpathica* Morycowa 1964 -Turnšek and Mihajlovic, p. 11, pl. 4: 1-3 v 1989 Actinastraea cf. pseudominima (Koby 1896) -Löser, p. 98, text-fig. 3, pl. 21: 3

v 1989 *Heliocoenia* ? *actinastrae* Turnšek 1981 - Löser, p. 108, text-fig. 14, 15, pl. 21: 7, 8

v 1994 Actinastrea cf. tourtiensis (Bölsche 1871) -Löser, p. 7

v 1995 *Actinastrea aequibernensis* (Hackemesser 1936) - Löser and Raeder, p. 42

v 1999 *Thecidiosmilia morycowae* Kolodziej, 1995 - Baron-Szabo and González-León, p. 483, fig. 6g, j

v 2006 Actinastrea whitneyi (Wells, 1932) - Löser and Ferry, p. 475, fig. 3.4, 3.5

v 2012 Astrocoenia japonica Eguchi 1951 - Löser, p. 383, fig. 1d

**Description.** Colony with circular or polygonal calices. Septa in three cycles. Those of the first cycle reach to the columella, those of the second are slightly shorter and show swellings. The septa of the third cycle are very short and often attached to those of the second cycle. The septa of the third cycle are often not visible due to the poor state of preservation. The wall can show intercalicular chambers. The endotheca consists of thin tabulae.

*Material examined*. ERNO L-4206, L-4214, L-4215, L-4217, L-4246, L-4247, L-4248, L-4261, L-4272, L-4351, L-4408, L-4453, L-4455, L-4456, L-4457, L-4469, L-4815, L-4836, L-4837.

*Occurrence in Sonora*. Early Albian: Municipio Agua Prieta, E San Bernardino Valley, Cordon Caloso (CC1A); Municipio Arizpe, Arizpe, Cerro La Ceja (CG1, CG2); Municipio Arizpe, El Salmón (SN); Municipio Naco, Naco, Sierra San Jose (SJ3); Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina (ES3, ES4); Municipio Santa Ana, Santa Ana (SA2); Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO5).

*Occurrence elsewhere*. (? Early) Cretaceous of Greece (Fokída) Kiona massif, Panourgias; Serbia (East Serbia) Planinica. Early Hauterivian (Radiatus zone) of France (Yonne) Fontenoy (BSPG 2003 XX 5064) and Gyl'Evêque (BSPG 2003 XX 6535). Barremian of Mexico (Puebla) Tehuacán, La Compañía (ERNO L-R10908). Early Aptian of Tanzania (Tanganyika, Mtwara) Lipogiro plateau, Niongala; Greece (Viotía) Levadia, Perachorion (BSPG 2003 XX 1874). Aptian to Albian of a high number of outcrops in Japan (Kochi- ken, Iwate-ken). Late Aptian of Algeria (Constantine) Sidi R'Gheiss (UP M 6313); Spain (Cataluña, Tarragona) Com. Baix Penedès, Mun. Masllorenç, Masarbones, field N (BSPG 2003 XX 6010).



Figure 3. (scale 1 mm).

a-c, *Stelidioseris ruvida* (PREVER, 1909). a, ERNO 2153. Upper Barremian to Lower Aptian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, transverse thin section. b, ERNO L-4483. Upper Barremian to Lower Aptian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, Transverse thin section. c, ERNO L-4417. Upper Barremian to Lower Aptian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, transverse thin section.

d-f, *Stelidioseris whitneyi* (WELLS, 1932). d, ERNO L-4808. Lower Albian of Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro, transverse thin section. e, ERNO L-4253. Lower Albian of Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina, transverse thin section, f, longitudinal thin section.

Latest Aptian to Early Albian of Greece (Viotía) Aliartos, Chiarmena (BSPG 2003 XX 6176). Early Cenomanian (Mantelli zone) of Germany (Nordrhein/Westfalen) Mülheim/Ruhr, Kassenberg (RLM Coll. Linke 3418). Early Cenomanian of Greece (Kozani) Kozani, Nea Nikopolis (BSPG 2003 XX 5838). Early Cenomanian (Saxbii -Dixoni zone) of Germany (Sachsen) Meißen-Zscheila, Trinitatis church. Late Cenomanian (Plenus zone) of Germany (Sachsen) Dresden-Plauen, Ratssteinbruch. Late Cenomanian (Geslinianum zone) of Germany (Sachsen) Dresden- Coschütz.

Range. Hauterivian-Cenomanian.

**Discussion.** The species is relatively unknown, mainly because of the imprecise figures in Eguchi (1951). Eguchi (1951) did not designate a holotype. A lectotype was designated in Löser (2012b). The lectotype and paralectotypes from the type area kept at the TUM are

comparable in their calicular dimensions and seem to belong to only one species.

## Steliodioseris major (Morycowa, 1971)

Figures 2gh

\*v 1971 *Actinastraea pseudominima major* Morycowa, p. 37, text-fig. 13, 14, pl. 1: 3, pl. 2: 1

v 1994 *Diplocoenia nicolaui* Reig Oriol, p. 21, pl. 1: 2, pl. 3: 6, 7

*Material examined.* ERNO L-4207, L-4353, L-4838, L-4944.

*Occurrence in Sonora*. Early Albian: Municipio Agua Prieta, E San Bernardino Valley, Cordon Caloso (CC1A); Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO5, CO6, CO10). *Occurrence elsewhere*. Early Hauterivian (Radiatus zone) of France (Yonne) Leugny (BSPG 2003 XX 5179), Fontenoy (BSPG 2003 XX 5100), Gy-l'Evêque (BSPG 2003 XX 6542). Early Aptian (Lenticularis zone) of Romania (Suceava) Pojorîta area, Cîmpulung- Moldovenesc, Valea Izvorul Alb. Early Late Aptian of Spain (Cataluña, Lérida) Com. La Noguera, Mun. Vilanova de Meià, Montsec de Rubies, section NW La Cabrua quarry (BSPG 2003 XX 6316). Late Aptian of Spain (Cataluña, Tarragona) Com. Baix Penedés, Mun. Montmell, Marmellà, Can Xuec. Early Albian of USA (Arizona) Douglas, Paul Spur Ridge (BSPG 2003 XX 4720).

## Range. Hauterivian to Early Albian.

**Discussion**. The material is almost identical with *Stelidioseris whitneyi*, but clearly differs by its larger calicular dimensions. *Astrocoenia asteriscus* Weissermel, 1900 could be a senior synonym of *Steliodioseris major*, but the exact calicular dimensions of *Astrocoenia asteriscus* are unknown; Weissermel (1900) gives for his material from East Africa 2-3mm as the calicular diameter, which is not very precise. The type material is lost. The revision of East African material (Löser 2008) did not yield comparable samples.

## Stelidioseris ruvida (Prever, 1909)

Fig. 2i, 3a-c

\*v 1909 Astraea ruvida Prever, p. 93, pl. 6: 3

v 1909 Astrocoenia Konincki - Prever, p. 130, pl. 14: 11

v 1909 Holocoenia polymorpha - Prever, p. 128, pl. 14: 1-7

v 1933 *Astrocoenia whitneyi* Wells 1932 - Wells, p. 73, pl. 6: 7

v 1956 Astrocoenia revellei Hamilton, n. sp. - Hamilton, p. 57, pl. 5: 3

v 1999 *Columastrea paucipaliformis* n. sp. - Baron-Szabo and González-León, p. 472, fig. 2g, k

v 1999 *Columactinastraea* sp. - Baron-Szabo and González-León, p. 469, fig. 2 a

v 2003 *Columastrea paucipaliformis* Baron-Szabo and Gonzáles-León, 1999 - Baron- Szabo and González-León, p. 204, fig. 7J

v 2012 *Holocoenia polymorpha* Prever 1909 - Löser, p. 383, fig. 1e

v 2012 Astrea ruvida Prever, 1909 - Löser, p. 383, fig. 1f

**Description**. Colony with small circular calices. The septa occur in two cycles. The septa of the first cycle reach the columella, those of the second cycle are slightly shorter and bear swellings. The beginning of a third cycle may exist, resulting in 12 to 14 septa. Wall thickness varies greatly in this species.

*Material examined.* ERNO 2153, 2171, 3051, L-4300, L-4314, L-4318, L-4358, L-4379, L-4385, L-4402, L-4417, L-4483, L-4806, L-4807, L-4855, L-4862.

Age	Valangin.		Hauteriv.		Barremian		Aptian		Albian			Cenoman.		
Species	E.	Late	E,	Late	E.	Late	Early	Late	Early	Middle	Late	Early	Μ.	L.
bolloncis														
bourogi														
iononico														
meior														
nuvida														
whitnovi														
whitheyi														

Figure 4 Stratigraphic distribution and commonness of species. The thickness of the bars indicates the number of localities (multiples localities within the same lithostratigraphical unit are counted as one) in which the species concerned was found.

*Occurrence in Sonora*. Late Barremian to Early Aptian: Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO, CO4, COBS1). Early Albian: Municipio Cucurpe, Cucurpe, La Mesa (LM3); Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina (ESC8); Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO5, CO7, CO9).

*Occurrence elsewhere*. Early Hauterivian (Radiatus zone) of France (Yonne) Fields 1.5 km W Coulange-la Vineuse (BSPG 2003 XX 5448). Aptian to Cenomanian of the Pacific, Hess Guyot. Early Aptian of Italy (Abruzzi, L'Aquila) Monti d'Ocre, Fossa Agnese, Margine N di Fossa Mezza Spada and Fossa Mezza Spada. Late Aptian (Nutfieldiensis zone) of United Kingdom (Berkshire) Faringdon (NHM R. 49362). Middle Albian (Lautus zone) of USA (Texas) Hudspeth County, Quitman Canyon.

Range. Hauterivian to Middle Albian.

**Discussion.** The taxa Astraea ruvida and Holocoenia polymorpha created by Prever (1909) belong to the same species. A. ruvida is selected here as senior synonym because it is better preserved than the various syntypes of H. polymorpha. Columastrea paucipaliformis is here considered a Stelidioseris. Its holotype shows the typical septal swellings, and has no pali.

## Stelidioseris whitneyi (Wells, 1932)

Figures 3d-f

\*v 1932 Astrocoenia whitneyi Wells, p. 230, pl. 31: 6, pl. 32: 1, 2, pl. 37: 1

v 1933 *Astrocoenia guadalupae* Roemer 1849 - Wells, p. 74, pl. 5: 11-13

v 1933 Astrocoenia whitneyi Wells 1932 - Wells, p. 73, pl. 6: 7

v 1936 Astrocoenia ex. aff. aequibernensis n. sp. -Hackemesser, p. 75, pl. 8: 10, 11

v 1944 *Astrocoenia whitneyi* Wells - Shimer and Shrock, p. 115, pl. 42: 16

v non 1991 *Actinastrea whitneyi* (Wells 1932) - Prinz, p. 193, pl. 7: 3 [= S. *retifera*]

v non 2006 Actinastrea whitneyi (Wells, 1932) - Löser and Ferry, p. 475, fig. 3.4, 3.5 [= S. japonica]

**Description**. Colony with circular or polygonal calices. Six septa of the first cycle reach the columella, those of the second cycle are slightly shorter, with swellings that are more pronounced in colonies with a thicker wall and more circular calices. The septa of the third cycle are often not clearly visible due to the poor state of preservation. Often they are connected to septa of the second cycle. The endotheca consists of thin tabulae.

*Material examined.* ERNO L-4208, L-4216, L-4253, L-4426, L-4458, L-4808, L-4913, L-4915, L-4928.

*Occurrence in Sonora*. Early Albian: Municipio Agua Prieta, E San Bernardino Valley, Cordon Caloso (CC1A); Municipio Opodepe, Tuape, Cerro de la Espina (ES3, ES4); Municipio Ures, Rayón, Cerro de Oro (CO10).

*Occurrence elsewhere.* (? Early) Cretaceous of Greece (Fokída) Kiona massif, Panourgias. Aptian/Albian of the USA (Texas) Comal County, Travis and Travis County. Late Aptian (Jacobi zone) of USA (Texas) Comal County, New Braunfels, Spring branch. Early Albian (Tardefurcata zone) of the USA (Texas) Hays County, Blanco River, Pleasant Valley Crossing; Blanco and Hays Counties, Blanco River narrows; Comal County, New Braunfels. Middle Albian (Lautus zone) of the USA (Texas) Val Verde County, Devil's River; Kerr County, Kerrville, Hiram Hall Ranch; Williamson County, Round Rock; Hudspeth County, Quitman Canyon.

Range. Late Aptian to Middle Albian.

## DISCUSSION

The Sonoran species of the genus *Stelidioseris* show a long stratigraphical (Fig. 4) and wide palaeogeographical distribution. Many of the species occur since the Hauterivian; most of them are already indicated in the Aptian. Their range into the early Late Cretaceous is limited. The distribution in the Albian is almost entirely limited to the Western Hemisphere (Puebla, Sonora, Texas) because Albian faunas are less present in the western and central Tethys due to massive oceanic anoxic events (Löser 2013). The species are globally distributed and found almost everywhere. The closest relationships are to the Late Aptian to Albian faunas of Texas (USA), as already shown in Löser and Minor (2007).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to Jacob Leloux (Leiden) for commenting on an early draft of the paper. Comments by Josep Moreno Bedmar (Mexico City) and an anonymous reviewer helped to improve the paper. Financial support of UNAM DGAPA project IN 101111 is acknowledged. For grammatical correction I would like to thank Brian Hallmark (Tucson).

#### REFERENCES

Alloiteau, J., 1954, Le genre *Actinastrea* d'Orbigny 1848 dans le Crétacé francais: Annales Hebert et Haug, 4(8): 1-104.

- Alloiteau, J., 1958, Monographie des Madréporaires fossiles de Madagascar: Annales géologiques de Madagascar, 25: 1-218.
- Baron-Szabo, R.C., González-León, C.M., 1999, Lower Cretaceous corals and stratigraphy of the Bisbee Group (Cerro de Oro and Lampazos areas), Sonora, Mexico: Cretaceous Research, 20: 465-497.
- Baron-Szabo, R.C., González-León, C.M., 2003, Late Aptian-Early Albian corals from the Mural Limestone of the Bisbee Group (Tuape and Cerro de Oro areas), Sonora, Mexico, in Scott, R.W. (ed.), Bob F. Perkins Memorial Volume: Special Publications in Geology, 187-225.
- Dietrich, W.O., 1926, Steinkorallen des Malms und der Unterkreide im südlichen Deutsch- Ostafrika: Palaeontographica, (suppl.7), 1: 43-62.
- Eguchi, M., 1951, Mesozoic hexacorals from Japan: Science Reports of the Tohoku Imperial University, (2: Geology), 24: 1-96.
- Hackemesser, M., 1936, Eine kretazische Korallenfauna aus Mittel-Griechenland und ihre paläobiologischen Beziehungen: Palaeontographica, (A), 84: 1-97.
- Hamilton, E.L., 1956, Sunken Island of the Mid-Pacific mountains: Memoir. Geological Society of America, 64: 1-97.
- Lathuilière, B., 1989, Répertoire objectif des coraux jurassiques: Nancy, Presses universitaires, 76 p.
- Löser, H., 1989, Die Korallen der sächsischen Oberkreide (1:) Hexacorallia aus dem Cenoman: Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden, 36: 88-154.
- Löser, H., 1994, La faune corallienne du mont Kassenberg à Mülheim-sur-la-Ruhr (Bassin crétacé de Westphalie, Nord Ouest de l'Allemagne): Coral Research Bulletin, 3: 1-93.
- Löser, H., 2000, Repertoire of Species: Catalogue of Cretaceous Corals, 1: 1-137.
- Löser, H., 2008, Early Cretaceous coral faunas from East Africa (Tanzania, Kenya; Late Valanginian-Aptian) and revision of the Dietrich collection (Berlin, Germany): Palaeontographica, 285(1/3): 23-75.
- Löser, H., 2010, The Barremian coral fauna of the Serre de Bleyton mountain range (Drôme, France): Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 112: 575-612.<http://www.landesmuseum.at/pdf\_frei\_remote/ ANNA\_112A\_0575-0612.pdf>
- Löser, H., 2011, The Cretaceous corals from the Bisbee Group (Sonora; Late Barremian - Early Albian) : introduction and family Aulastraeoporidae: Revista mexicana de ciencias geológicas. http://rmcg.unam.mx/28-2/(06)Loeser.pdf

- Löser, H., 2012a, Revision of *Actinastrea*, the most common Cretaceous coral genus: Paläontologische Zeitschrift, 86(1), 15-22.
- Löser, H., 2012b, Intraspecific variation in the genus Stelidioseris (Actinastraeidae, Scleractinia; Jurassic-Cretaceous): Geologica Belgica, 15(4), 382-387. <a href="http://popups.ulg.ac.be/Geol/docannexe.php?id=3936">http://popups.ulg.ac.be/Geol/docannexe.php?id=3936</a>>
- Löser, H., 2013, An Early Albian shallow marine coral fauna from Southern France – insight into evolution and palaeobiogeography of Cretaceous corals: Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments, 93, 1-43.
- Löser, H., Ferry, S., 2006, Coraux du Barrémien du Sud de la France (Ardèche et Drôme): Geobios, 39(4): 469-489.
- Löser, H., Minor, K., 2007, Palaeobiogeographic aspects of Late Barremian to Late Albian coral faunas from Northern Mexico (Sonora) and the southern USA (Arizona, Texas): Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 245: 193-218.
- Löser, H., Raeder, M., 1995, Aptian/Albian coral assemblages of the Helicon Mountains (Boeotia, Greece): palaeontological, palaeoecological and palaeogeographical aspects: Coral Research Bulletin, 4: 37-63.
- Morycowa, E., 1971, Hexacorallia et Octocorallia du Crétacé inférieur de Rarau (Carpathes orientales roumaines): Acta Palaeontologica Polonica, 16(1/2): 1-149.
- Prever, P.L., 1909, Anthozoa, in Parona, C.F. (ed.), La fauna coralligena del Cretaceo dei Monti d'Ocre nell'Abruzzo Aquilano: Memorie descrittive della carta geologica d'Italia, 5(1): 51-147.
- Prinz, P., 1991, Mesozoische Korallen aus Nordchile: Palaeontographica, (A), 216(4/6): 147-209.
- Reig Oriol, J., 1992, Madreporarios cretácicos de España y Francia: Barcelona, privately published, 48 p.
- Reig Oriol, J., 1994, Madreporarios cretácicos de Cataluña: Barcelona, privately published, 60 p.
- Shimer, H.W., Shrock, R.R., 1944, Index fossils of North America: New York, N.Y., John Wiley & Sons, 837 p.
- Turnšek, D., Mihajlovic, M., 1981, Lower Cretaceous Cnidarians from eastern Serbia: Razprave Slovenska akademija znanosti in umetnosti, (4), 23, 1: 1-54.
- Weissermel, W., 1900, Mesozoische und känozoische Korallen aus Deutsch-Ostafrika, in Bornhardt, W. (ed.), Deutsch-Ostafrika. Zur Oberfächengestaltung und Geologie Deutsch-Ostafrikas: Berlin, D.Reimer, 7: 1-18.

- Wells, J.W., 1932, Corals of the Trinity Group of the Commanchean of central Texas: Journal of Paleontology, 6(3): 225-256.
- Wells, J.W., 1933, Corals of the Cretaceous of the Atlantic and Gulf Coastal Plains and Western Interior of the United States: Bulletins of American Paleontology, 18(67): 83-292.

# GLORIA ALENCASTER Y SU INFLUJO EN LA INVESTIGACIÓN GEOLÓGICA DE CHIAPAS: LAS DISCONTINUIDADES GEOLOGICAS MESOZOICAS DE LA SIERRA DE CHIAPAS Y SU SIGNIFICACIÓN REGIONAL, UN EJEMPLO

Juan Manuel Quezada-Muñetón<sup>1</sup> e Ismael Ferrusquía-Villafranca<sup>2</sup>

#### RESUMEN

La detección, y caracterización de las discontinuidades geológicas que acusa el registro litoestratigráfico mesozoico de la Sierra de Chiapas, fue posible en gran parte por el influjo de la doctora Alencáster en los geólogos de Petróleos Mexicanos, Distrito de Exploración Zona Sur, a lo largo de la década y algo más [~1969-1982] en que colaboró estrechamente con ellos, merced a su enfoque metodológico detallado, acucioso y exigente, que sin proponérselo les inculcó. Eventualmente, ello contribuyó a encontrar los mega-yacimientos petroleros del Sureste, incluidos los de la Sonda de Campeche.

En homenaje a la doctora, en el presente trabajo, se describen y caracterizan las discontinuidades geológicas mesozoicas de la Sierra de Chiapas, discutiéndose también su significación regional; tales discontinuidades son las que ocurren entre las siguientes unidades: (1) Complejo Macizo de Chiapas [Proterozoico Tardío-Paleozoico Temprano-Medio]-Andesita Pueblo Viejo [Jurásico Temprano]; el emplazamiento de la Andesita ocurrió probablemente en el marco distensivo relacionado con el desmembramiento de Pangea y la génesis/desarrollo del Golfo de México. (2) Formación Paso Hondo [Pérmico]-Formación Todos Santos [Jurásico Medio]; la presencia en Todos Santos de clastos procedentes tanto del Complejo mencionado como de Paso Hondo, evidencian un origen autóctono de la segunda, y preclude interpretar que el Macizo se ubicaba en otra parte [algún lugar del naciente Golfo de México] durante el depósito de Todos Santos, como se interpreta en algunos modelos recientes de evolución tectónica regional. (3) Complejo Batolito de la Mixtequita [Proterozoico Tardío-Paleozoico Temprano-Medio]-Formación Todos Santos [Jurásico Medio]; misma significación que en el caso anterior. (4) Andesita Pueblo Viejo [Jurásico Temprano]-Formación Todos Santos [Jurásico Medio]; ésta última registra la sedimentación continental en cuencas formadas por grabens, relacionados con la génesis (apertura y desarrollo) del Golfo en este tiempo. [En algunas cuencas o partes de ellas, se desarrolló un ambiente marino somero, a partir del cual se generaron depósitos evaporíticos -sal- los cuales jugaron un papel importante en el desarrollo de trampas petroleras]. (5) Formación Malpaso [Hauteriviano]-Formación Xochitlán [Campaniano-Maastrichtiano]. (6) Formación Chinameca [Hauteriviano]-Formación Xochitlán [Campaniano-Maastrichtiano]. (7) Formación Cantelhá [Albiano Tardío]-Formación Angostura [Campaniano-Maastrichtiano]. Las tres son paraconcordancias, y reflejan cierta inestabilidad tectónica regional -tal vez una tendencia a la somerización del ambiente marino, sin llegar a la exposición subárea de su fondo. La detección en campo de estas dicontinuidades, fue posible merced a un meticuloso análisis estratigráfico y paleontológico, inspirado en cierta forma por la homenajeada, la doctora Alencáster.

También se discute el impacto que las deformaciones Laramídica y Chiapaneca tuvieron en la génesis y constitución de los yacimientos petroleros del Sureste, presentándolos en el contexto general de los yacimientos de todo el País. Finalmente, se evalúa el *status* taxonómico-nomenclatural de las unidades implicadas en las discontinuidades, encontrándose que algunas de ellas, a pesar de su importancia científica y práctica, permanecen informales a la fecha.

Palabras clave: México, Chiapas, Litoestratigrafía, Jurásico, Cretácico, Geología Petrolera.

## ABSTRACT

The detection and characterization of the Sierra de Chiapas Mesozoic lithostratigraphic record, was possible to great extent because of Dr. Alencáster academic influence on the geologists of Petróleos Mexicanos, Distrito de Exploración Zona Sur, during the decade and more [~1969-1982] of fruitful cooperation with them, through the involuntary inculcation of her

1. Geólogo jubilado de PEMEX, Reforma No. 5-B, Jerez, Zacatecas, 99300 México. Email: albertofrl@ciencias.unam.mx

 Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: ismaelfv@unam.mx meticulous, careful and precise methodic approach. This eventually contributed to the discovery of Southeastern Mexico's gigantic oil fields, including those of the Campeche Sound.

As an homage to Dr. Alencáster, we describe and characterize in this paper, the Sierra de Chiapas Mesozoic geologic discontinuities, discussing as well their regional significance. Such discontinuities occur among the following lithostratigraphic units: (1) Chiapas Massif Complex [Late Proteroic-Early-Middle Paleozoic]-Pueblo Viejo Andesite [Early Jurassic]; The Andesite emplacement probably occurred in the extensional tectonic framework related to Pangea disassembling and the genesis/development of the Gulf of Mexico. (2) Paso Hondo Formation [Permian]-Todos Santos Formation [Middle Jurassic]; the presence in Todos Santos of clasts provening from the Chiapas Massif and Paso Hondo, evidences an autoctonous origin for Todos Santos, and rules out the possibility of the Chiapas Massif being elsewhere [somewhere in the nascent Gulf of Mexico], by Todos Santos deposition time, as claimed in some recent regional tectonic models. (3) De la Mixtequita Batholith Complex [Late Proterozoic-Early-Middle Paleozoic]-Todos Santos Formation [Middle Jurassic]; same geologic meaning as above.(4) Pueblo Viejo Andesite [Early Jurassic]-Todos Santos Formation [Middle Jurassic]; the latter records continental deposition in cuencas developed on grabens related to the Gulf of Mexico genesis and development. [In some basins shallow marine conditions ensued, which led to extensive evaporate deposition -salt- the deposits thus formed played an important role in the development of oil traps. (5) Malpaso Formation [Hauterivian]-Xochitlán Formation [Campanian-Maastrichtian]. (6) Chinameca Formation [Hauterivian]-Xoxhitlán Formation [Campanian-Maastrichtian]. (7) Cantelhá Formation [Late Albian]-Angostura Formation [Campanian-Maastrichtian]. All three are paraconformities, they reflect some kind of regional tectonic instability -perhaps a trend to marine environment shallowing without exposing the floor to subaereal conditions. Detecting the paraconformities in the field was possible through a meticulous stratigraphic and paleontologic analysis, no doubt inspired by our homaged, Dr. Alencáster.

We also discuss the Laramidic and Chiapanecan deformation events impact on the genesis and makeup of the Southeastern Mexico's oil fields, doing so in the general context of this country's oil fields. Finally, we evaluate the taxononomic-nomenclatorial *status* of the lithostratigraphic units involved in the geologic discontinuities just discussed, finding that some of them, in spite of their scientific and economic importance, remain informal as yet.

Key words: Mexico, Chiapas, Lithostratigraphy, Jurassic, Cretaceous, Petroleum Geology.

#### INTRODUCCIÓN

Durante las sesiones de trabajo del Comité Organizador del Homenaje a la Dra. Alencáster, se consideró muy conveniente invitar a participar en el mismo, a colegas paleontólogos y geólogos que hubiesen colaborado directamente con ella en investigaciones diversas, que hubieran sido sus alumnos (formales o no), o cuvo trabajo se hubiese facilitado merced a la labor académica de la homenajeada. Se intentó un balance entre estas grandes categorías, y se consideró importante resaltar la fructífera relación profesional que en la década de los 70 tuvo ella con los Geólogos de PEMEX-Zona Sur, por lo cual se extendió una invitación al Ing. Geól. Juan Manuel Quezada Muñetón, miembro de ese distinguido grupo de trabajo, para que compartiera sus vivencias y experiencias derivadas de esta relación, presentara una ponencia en las Jornadas Paleontológicas Gloria Alencáster Ybarra, y en su momento, escribiese un artículo que sería publicado en Paleontología Mexicana (Nueva Época).

El Ing. Quezada aceptó participar en este merecido homenaje [Quezada-Muñetón, 2011], para patentizarle su reconocimiento por el gran impulso recibido en su vida profesional como geólogo en la actividad petrolera, dentro y fuera de Petróleos Mexicanos. Cabe destacar que el influjo de la Dra. Alencáster se extiende a los colegas Jorge González Alvarado, Rafael Sánchez Montes de Oca (q.e.p.d.), que lo antecedieron en su trabajo con ella, así como a otros compañeros que laboraron en Chiapas. En cuanto al artículo, el ingeniero Quezada solicitó la colaboración de Ismael Ferrusquía Villafranca, quien a su vez ha trabajado directamente en Chiapas [Figura 1, Áreas 6-12], influyó en el inicio de la relación profesional Alencáster-Zona Sur, y es amigo personal del Ing. Quezada.

La relación profesional de Quezada con la doctora Alencáster se inició en 1969, merced a su participación en el levantamiento de algunas secciones estratigráficas, como parte del Estudio del Mesozoico Arrecifal de la Sierra de Chiapas, proyecto de exploración petrolera de gran envergadura, iniciado por el Ing. Rafael Sánchez Montes de Oca [1969a-b], quién había realizado diversos estudios geológicos de superficie en la Depresión Central de Chiapas (~50 Km al SE de Tuxtla Gutiérrez), describiendo a detalle y recolectando fauna en diversas secciones de la tardi-cretácica Formación Angostura. Correspondió a Quezada estudiar a detalle las facies arrecifales de esta unidad en la Sección El Coyol, cuya fauna de rudistas y muestras de mano para microfauna y microfácies, se enviaron al Instituto de Geología, UNAM para su determinación.

Como una muestra del benéfico influjo que tuvo nuestra homenajeada, se presenta en este artículo la descripción y caracterización de las *Discontinuidades Geológicas Mesozoicas de la Sierra de Chiapas*, discutiéndose también su significación regional. Vale destacar que el reconocimiento y caracterización de muchas de ellas, habría



Figura 1. [Mapa geomórfico simplificado de Chiapas y el Istmo de Tehuantepec, mostrando: (a) Localización y delimitación adoptada de la Sierra de Chiapas. (b) El área de la Figura 5, la cual funge como mapa índice de las Figuras 6-9. **Provincias Morfotectónicas:** I, Planicie Costera del Golfo. II, Sierras Plegadas y Altiplanicies Norchiapanecas [incluye estas Subprovincias: Altiplanicies Norchiapanecas, Depresión de Ixtapa, Meseta de San Cristóbal, y Sierras Plegadas *s.s.* (la cual corresponde en gran medida a la *Provincia* (geológica) de las *Fallas de Transcurrencia*, propuesta por Sánchez-Montes de Oca, 1979)]. III, Depresión Central. IV, Sierra Madre de Chiapas [incluye estas Subprovincias: Meseta de Ocozocuautla, Cuesta de Chicomuselo, Macizo de Chiapas (su continuación en el Istmo corresponde a las Sierras Atravesadas, e incluye al Batolito de la Mixtequita), y Sierra de Soconusco. V, Planicie Costera del Pacífico. Modificada de Ferrusquía-Villafranca [1996, Fig. 3].

sido imposible sin el enfoque metodológico acucioso, detallado y exigente, que sin proponérselo inculcó la doctora en sus colaboradores de PEMEX, conduciéndolos a no pasar desapercibidos –por intemperismo o cobertura vegetal- rasgos estratigráficos significativos. Otro propósito de esta contribución, es interesar en algo a la comunidad geológica, para que mediante trabajo adicional, enriquezca el conocimiento geológico de la Sierra de Chiapas, tópico esencial para entender la evolución geológica del Sureste Mexicano.

## PANORÁMICA DE LA INVESTIGACIÓN GEOLÓGICA DE CHIAPAS POR PEMEX

## 1. Narrativa Histórica

El trabajo geológico habitual era el de efectuar cartografía geológica, principalmente de reconocimiento y semidetalle [contándose en ocasiones con fotografías aéreas], para construir mapas fotogramétricos y/o geológicos (*i.e.*, litoestratigráfico-estructurales); cuando se carecía de tales fotografías, se preparaban planos de formaciones con datos estructurales aproximados. En fin, se entregaban como productos: mapas topográficos y/o geológicos, columnas litoestratigráficas o de otra índole, cartas de correlación estratigráfica, y secciones estructurales. El aspecto paleontológico estaba a cargo del Laboratorio de Paleontología de la Zona Sur.

A partir de 1969, y particularmente de 1972-1975 y 1979, uno de nosotros, Quezada, realizó trabajo estratigráfico de detalle en el frente norte de la Sierra de Chiapas; el material paleontológico se envió al Instituto de Geología, UNAM, entregándosele personalmente a nuestra homenajeada, quien manifestó gran interés y un entusiasmo contagioso que condujo a aplicarnos mejor en el trabajo geológico, para obtener mayor calidad y claridad en los datos geológicos acompañantes, y a su vez esperar mejores resultados paleontológicos. Al efecto, las brigadas geológicas que hacían trabajos a detalle, se empezaron a equipar con microscopios binocular y petrográfico, cortadora de rocas y pulidora; ello permitía preparar láminas delgadas y superficies pulidas [para observaciones diversas, incluvendo películas de acetato]. Todo esto posibilitó un avance considerable en las descripciones geológicas que se hacían en campo, facilitando así su interpretación.

Cabe destacar, que originalmente el Instituto de Geología, UNAM, cobraría por los estudios paleontológicos, pero gracias a la calidad y novedad del material que se enviaba, y a la intervención de la Dra. Alencáster con el Director y Secretario Académico del Instituto de Geología, ingenieros Diego A. Córdoba y Manuel Patiño respectivamente, se condonó a Petróleos Mexicanos el pago de éste y otros estudios afines.

Los resultados obtenidos al investigar así las secciones estratigráficas de la Sierra de Chiapas fueron de tal interés e importancia, que sirvieron de base a estudios ulteriores (~1980-1990) de detalle, a cargo de personal del Instituto Mexicano del Petróleo, que sin embargo no condujeron a modificar significativamente las conclusiones obtenidas. Así mismo, otros investigadores realizaron sus proyectos de tesis de grado o de proyecto postdoctoral en la Sierra de Chiapas, apoyándose desde luego en las secciones estudiadas por Alencáster y Quezada [*e.g.* R. Michaud (Francia, 1987), F. Ortuño-Arzate (México, 1998; *cf.* Ortuño-Arzate *et al.*, 1998), T. Blair (Estados Unidos, 1981, 1986)]; Cabe destacar que el de este último [Área Cintalapa-SE de Tuxtla Gutiérrez], fue vendido a compañías petroleras privadas.

En 1968, cuando se inició el trabajo sobre el Mesozico Arrecifal de la Sierra de Chiapas, casi nadie imaginaba que hacerlo satisfactoriamente, requeriría el levantamiento meticuloso de numerosas secciones estratigráficas, debidamente apoyadas en estudios paleontológicos precisos; hacerlo así permitió construir columnas litoestratigráficas confiables, correlacionarlas adecuadamente, y detectar así cambios verticales y laterales de facies [sedimentarias y paleontológicas]. A su vez, esta información permitiría bosquejar mapas paleogeográficos regionales, que servirían de base [*i.e.*, de hipótesis de trabajo] para apoyar la exploración petrolera del Mesozoico en la Sierra de Chiapas.

Con la integración de los datos de geología superficial, los puntuales de geólogos de las compañías extranjeras, y la información derivada de algunos pozos perforados en el frente norte de la Sierra, fue posible proponer modelos paleogeográficos [con sus correspondientes ambientes deposicionales] que corroborasen/modificasen los propuestos previamente como hipótesis de trabajo, con el propósito apoyar localizaciones de pozos exploratorios con objetivo profundo [*i.e.*, el Cretácico subyacente en las Cuencas Terciarias del Sureste].

Estos esfuerzos culminaron con la integración de datos geológicos y geofísicos, que posibilitó en 1972, el *descubrimiento de yacimientos gigantes y supergigantes de aceite y gas asociado en el Área de Villahermosa, Tab.*, lo cual significó el establecimiento de la nueva y rica Provincia Petrolera Mesozoica Chiapas-Tabasco [así denominada entonces]. Finalmente en 1976, tras una intensa campaña

de estudios geofísicos en tierra y en la Plataforma del Golfo de México, que abarcaba hasta la Sonda de Campeche, se logró demostrar la continuidad hacia el mar de esta provincia petrolera [lo cual se logró mediante la perforación del Pozo Chac 1]. Cabe destacar que en este sitio, se logró determinar también la existencia de cuerpos estratales con interés petrolero, que se extendían hasta el Oxfordiano. A esta nueva provincia petrolera submarina, se le designó Sonda de Campeche, donde justo al noreste del Pozo Chac 1, yace el Campo Cantagrel, el mayor del país, y uno de los más grandes de todo el Mundo.

En el Apéndice 1 se reconoce la labor de los Geólogos de PEMEX-Zona Sur que participaron en este esfuerzo, en especial el de aquellos con quienes se tuvo una relación profesional más estrecha. También se indican ahí las áreas investigadas que posibilitaron la detección y caracterización de las discontinuidades geológicas que se reportan en este trabajo.

Por otro lado, es importante señalar que en ese tiempo, los geólogos de subsuelo del Área de Villahermosa, no tenían bien desarrollado el conocimiento de la estratigrafía y litologías del Mesozoico, por lo que fue necesario capacitarlos en la estratigrafía particular de las unidades involucradas, así como en la identificación clasificación y descripción detallada de los materiales que las constituían.

#### 2. Publicación de Resultados

Los resultados de investigar las numerosas secciones estratigráficas levantadas por los geólogos de PEMEX-Zona Sur en el frente norte de la Sierra de Chiapas [llamado internamente Homoclinal de la Sierra de Chiapas], fueron de tal importancia que se consideró publicarlos (1975) como un volumen monográfico, para darlos a conocer a la comunidad interesada. De hecho se había pensado llamarlo El Jurásico v Cretácico Inferior en la Sierra de Chiapas, coautorado por Alencáster y Quezada; la primera parte se dedicaría al Área Istmo de Tehuantepec-Occidente de Chiapas, y se le conocía en el gremio como "Volumen Cintalapa." Infortunadamente, la cantidad misma de información a procesar, así como limitaciones de tiempo, impidieron entonces cristalizar este esfuerzo; ahora, aunque se cuenta con éste último, la publicación del mismo, por lo menos en la forma planeada originalmente, tampoco es viable por las razones que se aducen a continuación:

(a) Queda muy poco o nada del material original [textos, fotografías de afloramiento, fotografías de muestras de mano, fotomicrografías de láminas delgadas] de los Informes Geológicos que realizó Quezada, cuyos duplicados conservó en su poder mientras fungió como Jefe de la Brigada Geológica No. 4 [dependiente de la Superintendencia General de Distritos de Exploración de la Zona Sur, con sede en Coatzacoalcos], al término de su jefatura, pasaron a ser patrimonio de aquella.

(b) Posteriormente, como resultado de cambios administrativos mayores en PEMEX, incluidos la división en 1984 de la Superintendencia General en dos Regiones [Sur, sede en Coatzacoalcos, y Sureste, sede en Villa Hermosa], y en 1988 la desaparición de las Brigadas de Geología Superficial, los archivos, planos y materiales diversos de los Informes Técnicos [*i.e.*, todos los originales] fueron adjudicados a las Regiones Sur y Sureste, según correspondía por la dependencia de las brigadas. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los lugares de alojamiento de dicho material no eran idóneos, lo cual propició que en poco tiempo quedaran destruidos.

(c) Otro tanto ocurrió con los duplicados que constituían el patrimonio de las brigadas, ya que fueron enviados a las Regiones respectivas, y alojados en lugares no aptos para conservarlos. En fin, sólo han quedado resúmenes de esta vasta y valiosa información.

(d) Adicionalmente, las ilustraciones de los Informes Técnicos no eran abundantes, habida cuenta de las condiciones climáticas y la espesa cubierta vegetal de las regiones estudiadas, que mucho dificultaban el uso de cámara fotográfica para ilustrar afloramientos, lo cual posibilita completar la descripción de muchos rasgos geológicos. Como sucedáneo, se generó una enorme colección de las fotografías de muestras de mano y de fotomicrografías, que se prepararon en formato de diapositivas, ahora obsoleto.

Al presente, 37 años después de haberse concluido esos estudios, Quezada ha publicado ya información sobre la mayoría de las secciones estratigráficas investigadas [Quezada-Muñetón (1983, 1984, 1987, 1990, 1992)], queda aún un remanente sobre algunas secciones, particularmente las correspondientes a las del Área Alto Uzpanapa, las cuales incluyen descripciones geológicas detalladas de las Formaciones El Plátano, Malpaso, Caliza Uzpanapa, y Marga El Edén. Vale decir que los estudios posteriores realizados por PEMEX en esta área, no enriquecen las columnas litoestratigráficas construidas entonces. Por lo anterior, y con el propósito de subsanar la deficiencia ocasionada por la no publicación del Volumen mencionado, se ha preparado este trabajo, y se está laborando ya en el correspondiente al Alto Uzpanapa.

## LAS DISCONTINUIDADES GEOLÓGICAS MESOZO-ICAS DE LA SIERRA DE CHIAPAS Y SU SIGNIFICACIÓN REGIONAL

#### 1. Comentario introductorio

Cabe destacar que el término (y concepto) Sierra de Chiapas [Figura 1] es informal, no corresponde con conjunto alguno de provincias fisiográficas propuestas para el Estado [*e.g.* Müllerried (1957), Raisz (1964)], ni de provincias morfotectónicas reconocidas en el mismo [*cf.* Ferrusquía-Villafranca (1996)], ni de provincias geológicas [*cf.* Ortega-Gutiérrez *et al.* (1992), CRM (1999)]. Sin embargo, este término informal es útil como referencia práctica para abarcar el trabajo realizado durante varias décadas [~1950-1990], por las diversas brigadas de exploración geológica de PEMEX-Zona Sur, vertido en numerosos Informes Técnicos Inéditos para esta empresa paraestatal, de los que se ha publicado sólo una mínima parte; a causa de esto, se utiliza el término Sierra de Chiapas en el presente trabajo. En el Apéndice 1, se reconoce el trabajo de estos colegas, y se delimitan las principales áreas investigadas.

Por otro lado, en virtud de la importancia y significación geológica de las discontinuidades que se tratan a continuación, se consideró necesario evaluar el status taxonómico-nomenclatural de las unidades litoestratigráficas delimitadas por dichas discontinuidades, con el propósito de que sean identificadas inequívocamente a pesar de las diferencias en concepción geológica, interpretación o designación que hubiesen recibido. Esto se presenta en el Apéndice 2, para no extender innecesariamente la descripción y caracterización de las discontinuidades.

#### 2. Localización del área

El área [Figura 2] que enmarca las distintas subáreas estudiadas principalmente por geólogos de PEMEX-Zona Sur, que sirven de base al presente trabajo, comprende toda la Sierra de Chiapas y su continuación noroccidental en el Batolito de la Mixtequita, así como la porción sur de Tabasco, el sureste de Veracruz, y la zona limítrofe con Oaxaca; es decir, el área incluye casi la totalidad de Chiapas [exceptuando, la planicie costera y parte del Macizo de Chiapas], así como zonas adyacentes de Veracruz, Tabasco y Oaxaca [Figuras 1 y 2]. Nuestra delimitación se aproxima a la propuesta por Sánchez-Montes de Oca [1978, 1979a-b], y difiere un poco de la que utilizan Mandujano-Velázgez y Vázguez-Meneses [1996], guienes la reducen considerablemente. Dado que en el texto se hace referencia a rasgos geográficos de gran extensión, tales como Depresión Central, Macizo de Chiapas, u otros, cuva definición y caracterización varía considerablemente de un autor a otro; con el propósito de evitar confusión, se les utilizará en su contexto morfotectónico regional, utilizando el esquema propuesto por uno de nosotros [Ferrusquía-Villafranca (1996)], que se presenta en la Figura 1.

#### 3. Descripción de las Discontinuidades Geológicas.

Como antecedente geológico a la descripción y discusión subsecuente, conviene presentar aunque sea de manera muy



Figura 2. Mapa del Sureste de México donde se indica lo siguiente: (a) Principales áreas investigadas por geólogos de PEMEX-Zona Sur [1-5], cuyos resultados permitieron reconocer y caracterizar las discontinuidades geológicas mesozoicas discutidas en este trabajo [*cf.* Petróleos Mexicanos (1959-1988)]. (b) Las áreas cartografiadas geológicamente 1:50,000 por Ferrusquía-Villafranca [6-12]. (c) Algunos sitios [A-U] donde dichas discontinuidades pueden observarse. (d) El área de la Figura 5 [en achurado], la cual funge como índice de las Figuras 6-9.

Áreas investigadas: 1. Jesús Carranza, Ver. 2. Río Playas, Ver. y Oax. 3. Cintalapa-La Ventosa, Chis. 4. Caímba-Lomas Tristes, Chis. 5. Lacandona, Chis. 6. Laollaga-Lachivizá, Oax. [Ferrusquía-Villafranca (2000)]. 7. Ixtapa-Soyaló, Chis. [Ferrusquía-Villafranca (1996)]. 8. Tuxtla Gutiérrez, Chis. [Ferrusquía-Villafranca *et al.* (1999, 2000)]. 9. Simojovel, Chis. [Ferrusquía-Villafranca (2004, 2006)] 10. Marqués de Comillas, Chis. [Ferrusquía-Villafranca (1999)]. 11. La Concordia-Socoltenango-Angel Albino Corzo, Chis. [Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2002); Ferrusquía-Villafranca (2002)]. 12. Jiquipilas, Chis. [Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2002)].

Sitios donde observan las discontinuidades: Discontinuidad 3.1: A, Cauce del Río Pueblo Viejo [norte de Cintalapa; más detalle en Figura 8], B, C, y D, Afluentes de los Ríos Uzpanapa, Solosúchil y Chalchijapa [más detalle en Figura 7], E, Cercanías de Jericó más detalle en Figura 5]. Discordancia 3.2: F, (Área de Chicomuselo), en cortes de la Carretera Panamericana próximos a Guatemala. Discontinuidad 3.3: G, Camino Güichicovi-Mogoñé, región ístmica de Oaxaca. H, Inmediaciones de Güichicovi. Discontinuidad 3.4: I, Cauce del Río Pueblo Viejo. J, Cauce del Río Uzpanapa (parte alta). K, y L, Cauce de los Arroyos Seco, y Cedros [más detalle en Figura 7]. Discontinuidad 3.5: Formación Malpaso: M, Arroyo Marín. N, Arroyo Macabil. [más detalle en Figura 7]. Discordancia 3.6: O, Flanco oriental (recumbente al oriente) del Anticlinal Cerro Pelón, Veracruz. P, Rancho Echeverría [más detalle en Figura 9]. Discontinuidad 3.7: Q, Corte de la Carretera Oxchuc–San Cristóbal de las Casas, Chis., situado al sur de la primera. R, y S, Cauces de los Ríos Uzpanapa y Chalchijapa [parte alta; más detalle en Figura 5], T, y U, Flancos oriental y septentrional del Batolito de la Mixtequita.

breve, la Litoestratigrafía de esta compleja e interesante región. En la Figura 3 se muestran sintéticamente los hechos principales. El registro mesozoico en la región se inicia en el Jurásico Temprano con el emplazamiento de la Andesita Pueblo Viejo sobre el Complejo Macizo de Chiapas, probablemente en un entorno distensivo, asociada al desmembramiento de Pangea, y al surgimiento del Golfo de México. El siguiente evento registrado, es la sedimentación continental probablemente en un entorno de rift, donde se acumulan los materiales erosionados de los altos topográfico/estructurales [horst] constituidos por el Complejo mencionado, y la secuencia paleozoica marina, parcialmente emergida, generándose así la Formación mesojurásica Todos Santos.

Durante el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano, el ambiente marino invade la región, y se depositan secuencias carbonáticas en diferentes ambientes, probablemente respondiendo al marco geográfico-geomórfico de entonces, apreciándose marcados cambios de facies, no sólo verticalmente [cambios ambientales temporales en un mismo locus o depocenter, sino también lateralmente, en general de norte a sur], confiriéndole todo ello una compleja arquitectura sedimentaria a la región durante este intervalo geocronológico [incluyendo además períodos de no depósito v/o erosión]; esta secuencia incluye entre otras a estas unidades: Caliza Uzpanapa, Margas El Edén, y Formaciones Chinameca, Malpaso, San Ricardo, y El Plátano.

Después, en el Cretácico mesotardío, se desarrolló una extensa plataforma calcárea [registrada como Caliza Sierra Madre], seguida de un lapso de inestabilidad tectónico, al término del cual la sedimentación marina se diversificó espacialmente, depositándose así, unidades que muestran complejas relaciones faciales, que evidencian una intrincada relación genética; tales unidades son las Formaciones Ocozocuautla [un complejo arrecifal de gran extensión], Angostura [plataforma calcárea], Xochitlán [secuencia calciclástica con influjo terrígeno], y "equivalente a Méndez" [secuencia de margas que acusan un importante aporte terrígeno a la cuenca deposicional]. En los párrafos siguientes, analizaremos principalmente las relaciones verticales [es decir temporales subsecuentes] del registro lítico [principalmente mesozoico] de la Sierra de Chiapas.

3.1. Gran Discontinuidad Complejo Macizo de Chiapas (Proterozoico Tardío-Paleozoico Temprano y Medio)– Andesita Pueblo Viejo (Jurásico Temprano), Figura 4. Técnicamente esta discontinuidad geológica es una no concordancia entre dos unidades litoestratigráficas no estratales, a saber:

(a) Complejo Macizo de Chiapas, que incluye al llamado Batolito de Chiapas, un extenso y heterogéneo cuerpo granitoide [generado por varios eventos plutónicos,



Figura 3. Columna Litoestratigráfica Generalizada de la Sierra de Chiapas (parte norte) y Área del Río Uzpanapa (parte alta), mostrando la interpretación estratigráfica adoptada.

dada la diversidad de edades radioisotópicas que se han obtenido del mismo, *cf.* [López-Ramos, 1979 Fig. XIX-14; de la Rosa *et al.* (1989, 1999)], y uno o más litodemas/ ensambles metamórficos asociados. En consecuencia, no sorprende que la geocronología de este Complejo sea aún objeto de discusión, habida cuenta de que incluye/ registra eventos metamórficos e intrusivos plutónicos de diferentes edades [estos últimos han ocurrido en distintos tiempos, durante el intervalo Mesozoico-Terciario], y ha acusado complicaciones estructurales relacionadas con las Fallas sinestrales Polochic y Motagua, lo cual había sido advertido ya hace mucho tiempo [J.C. Carfantan (1977) *fide* López Ramos (1979, p. 306)].

En suma, este complejo incluye/registra edades que abarcan del Proterozoico al Mesozoico [y aún el Terciario, si se incluyen los intrusivos cenozoicos de su parte sur], que registran eventos tectónicos y/o magmáticos ocurridos en relación al ensamble de Pangea, y a su ulterior



Figura 4. Correlación del registro litoestratigráfico en estas Áreas: Istmo de Tehuantepec [columna izquierda], Río Uzpanapa, parte alta [columnas centrales], y Río Pueblo Viejo [columna derecha]; se ha destacado la no concordancia entre la Andesita Pueblo Viejo y el Complejo Batolito de la Mixtequita. [Éste se interpreta como un segmento despegado del Complejo Macizo de Chiapas]. [Fuentes informativas: Quezada-Muñetón (1984, p. 46; y 1986].

disgregación [incluida la apertura del Golfo de México], cuya identificación, caracterización, edad e interpretación aún están en proceso [*cf.* Murillo-Muñetón *et al.* (1994), Weber (1998), Weber *et al.* (2004), Steiner (2005), Centeno-García, 2005, Ortega-Gutiérrez *et al.* (2007), Pompa-Mera *et al.* (2008)]. En el Apéndice 2, se enlistan algunos datos radioisotópicos particulares.

(b) Andesita Pueblo Viejo, la cual parece extenderse a lo largo del límite nororiental del Macizo de Chiapas; de ella se han fechado muestras procedentes de distintas partes [*cf.* CRM (1999)], obteniéndose edades radioisotópicas que oscilan entre 196  $\pm$  3 Ma (Jurásico Temprano) y 148  $\pm$ 6 Ma (Jurásico Tardío), reportada por Castro-Mora *et al.* [1975, p. 9, a partir de muestras aportadas por Sánchez-Montes Oca, quien había descrito previamente (1969) el área]. Adicionalmente se tienen fechas más jóvenes para esta unidad [*ca.* 128  $\pm$  3 Ma y 127  $\pm$  3 Ma (Rodríguez-Correa, 1979)], las cuales se han interpretado como dataciones de una reactivación del volcanismo que generó a la Andesita. En el presente trabajo, se considera que la edad de la Andesita Pueblo Viejo es jurásica temprana.

El contraste litológico entre estas unidades, granitos y andesitas, marca una discontinuidad litológica regional que corresponde a un límite abrupto. Es bastante probable que el emplazamiento de la Andesita haya ocurrido en un marco distensivo asociado a la génesis del Golfo de México, cuyo inicio se ha establecido para el Jurásico Temprano [*cf.* Salvador (1987), Godínez-Urban *et al.* (2011)]. Si se permite ahondar sobre esta posibilidad, cabría pensar que dicho emplazamiento habría ocurrido mediante fallas y/o fracturas temporalmente coincidentes con la génesis y evolución del Aulacógeno Huayacocotla.

Debido a que este contacto entre unidades cristalinas no es de interés económico petrolero, los geólogos de PEMEX, en general le prestaron poca atención. Sin embargo en la región ístmica existen algunos sitios donde puede observársele, siempre y cuando se asuma que el llamado Batolito de la Mixtequita, es un segmento despegado del Macizo de Chiapas, como habitualmente se le ha interpretado [cf. Quezada-Muñetón (1984, 1987), Weber (1998), Weber et al. (2005)]. Aceptado esto, el contacto no concordante entre el Complejo Macizo de Chiapas (representado por el Complejo Batolito de la Mixtequita) y Andesita Pueblo Viejo, puede observarse entre otros, en estos sitios [Figura 1, Sitios A-E; Figura 5, Sitio E; Figura 7, Sitios B-C; Figura 8, Sitio A]: Sitio A, Cauce del Río Pueblo Viejo [norte de Cintalapa]. Sitios B-D, Afluentes de los Ríos Uzpanapa, Solosúchil y Chalchijapa; los afloramientos están en la parte alta de

las redes fluviales correspondientes, donde se encuentran cuerpos dómicos grandes [diámetros >5 a 7 km], que podrían corresponder a los volcanes emisores de lava andesítica. Sitio E, Cercanías de Jericó; aquí parecería que la Andesita intrusionó a un granitoide del Macizo.

3.2. Gran Discordancia Formación Paso Hondo (Pérmico)–Formación Todos Santos (Jurásico Medio). Ésta es una discordancia angular y erosional, bien expuesta en el sur de Chiapas (Figura 1, Sitio F, Área de Chicomuselo), en cortes de la Carretera Panamericana próximos a Guatemala. En ellos puede observarse que la base de la Formación Todos Santos yace en discordancia angular sobre los estratos carbonáticos de la Formación Paso Hondo [Pérmico]. Esta relación está definida por un conglomerado basal de fragmentos de calizas de esta última. Ello evidencia que la Formación Paso Hondo debió encontrase ya en esta latitud, y constituyó el áreafuente (por lo menos localmente) de la unidad clástica mesojurásica Formación Todos Santos.

A su vez, este hecho es de gran significación regional, porque preclude interpretar que la Sierra de Chiapas migró (como una especie de cuenca viajera) del noroeste al sureste, al través de una megafalla, cuyo traza, se habría encontrado en la costa del incipiente Golfo de México [Pindell (1985)], y tampoco es congruente con el escenario modelado por Weber *et al.* [2006] para el Paleozoico Tardío-Mesozoico Temprano de Chiapas meridional-Guatemala septentrional.

3.3. Gran Discontinuidad Complejo Batolito de la Mixtequita (Proterozoico Tardío Paleozoico Temprano y Medio) Formación Todos Santos (Jurásico Medio),



Figura 5. Mapa topográfico del Istmo de Tehuantepec, mostrando: (a) Ubicación de Secciones Litoestratigráficas Investigadas [1-7]. (b) Localización de Pozos de estudio [A-F]. Áreas de Figuras [W-Z]. **Secciones**: 1, Arroyo Los cedros. 2, Arroyo El Plátano. 3, El Eden. 4, Río Uzpanapa, parte alta. 5, Arroyo El Amate. 6, Arroyo Marín. 7, Cerro Pelón. **Pozos**: A, Solosúchil. B, Malpaso 2. C, Colonial 2. D, Cerro Nanchital 6. E, Río Playas 1 y 2. Pedregal 11 y 12. **Áreas de Figuras** 6-9: Aparecen sombreadas.



Figura 6. Mapa geológico del Área Batolito de la Mixtequita y zona adyacente [parte centro-occidental del Istmo de Tehuantepec]. Se ha destacado la no concordancia entre el Complejo Batolito de la Mixtequita y la Formación Todos Santos. Modificada de Quezada-Muñetón, 1992, Fig. 2.

Figuras 6 y 7. Esta discontinuidad geológica técnicamente es una no concordancia entre una unidad no estratal cristalina (Batolito de la Mixtequita) y una sedimentaria continental (Formación Todos Santos) que le sobreyace. Se ha interpretado que el Batolito es un bloque separado del Macizo de Chiapas al final del Pérmico [Quezada-Muñetón (1992)], por lo cual se considera que su edad debe ser la misma de aquel; tal es la interpretación adoptada en este trabajo.

Por otro lado, la edad de la Formación Todos Santos constituye un problema aún no resuelto, debido a la falta de indicadores cronológicos presentes en ella [*e.g.* fósiles crono-diagnósticos, cuerpos interestratificados de rocas cristalinas susceptibles de fechamiemto radioisotópico o paleomagnético]. No sorprende entonces, que la edad asignada oscile del Triásico-Jurásico [*cf.* de la Llata *et al.* (1979), Castro-Mora *et al.* (1975)], Jurásico Medio [opinión mayoritaria, compartida también por los geólogos de PEMEX, con base en palinomorfos referibles a *Leptolepidites, Sheripolinites y Equatibossus* [*cf.* Castro-Mora *et. al.* (*op. cit.*)], ninguno de los cuales es diagnóstico de esta edad (E. Martínez, Inst. Geol., UNAM, com. Pers. Diciembre, 2011)]. Jurásico Tardío (Calloviano) [opinión minoritaria de algunos geólogos de PEMEX, basada en el alcance estratigráfico de algunos palinomorfos (*cf.* Mandujano-Velázquez y Vázquez-Meneses (1996)], o en una interpretación estratigráfica particular [*e.g.* Blair (1987)]. En este trabajo se suscribe la opinión mayoritaria.

Esta discontinuidad es un contacto regional que bordea los flancos oriental y septentrional del Batolito; tal vez uno de los sitios donde mejor puede observársele, es en afloramientos en el Camino Güichicovi-Mogoñé, región ístmica de Oaxaca. Oax. (Figura 1, Sitio G; y Figura 5). En otro lugar de esta región (Figura 1, Sitio H, inmediaciones de Güichicovi; y Figura 5), Quezada-Muñetón (1992) describe un grueso cuerpo conglomerático [~400 m de espesor], constituido por clastos graníticos, y que sobreyace al Batolito, designándolo Conglomerado Güichicovi. Se interpreta que tanto el Conglomerado Güichicovi como la Formación Todos Santos, registran el evento tafrogénico previo a la apertura del Golfo de México.

3.4. Gran Discontinuidad Andesita Pueblo Viejo (Jurásico Temprano Temprano)–Formación Todos Santos (Jurásico Medio), Figuras 7 y 8. Técnicamente esta discontinuidad geológica es una no concordancia entre una unidad litoestratigráfica formada por rocas cristalinas (Andesita Pueblo Viejo), y una unidad sedimentaria continental (Formación Todos Santos) que le sobreyace, cuyos estratos acusan una marcada inclinación.

Se trata de una discontinuidad de extensión regional, que puede observar en muchos sitios, entre ellos éstos (Figura 1, Sitios I-L; y Figura 5): Sitio I, Cauce del Río Pueblo Viejo, donde La Formación Todos Santos está constituida por una subunidad basal silicificada [espesor ~15 m], constituida por clastos angulosos, subredondeados derivados de la Andesita Pueblo Viejo, dispuestos en estratos medios, inclinados  $30^{\circ}$  hacia el norte, y que forman cuerpos brechosos o conglomeráticos. Sitio J, Cauce del Río Uzpanapa (parte alta). Sitios K y L, Cauce de los Arroyos Seco, y Cedros [parte alta]; en ambos sitios se observan relaciones estratigráficas espaciales semejantes a la descrita.

3.5. Gran Discontinuidad Formación Malpaso (Hauteriviano)-Formación Xochitlán (Campaniano-Maastrichtiano), Figuras 9 y 10. Técnicamente esta dicontinuidad geológica es una paraconcordancia [parconformity sensu Dunbar and Rodgers, 1957; Neunendorf et al., 2005], es decir una clase de discordancia donde las unidades arriba y debajo de ella, son paralelas, y no se aprecia evidencia de erosión; por ello son difíciles de percibir en el campo, y sólo la falta de secciones (independiente conocidas o inferidas a partir de los taxa fósiles que portan), permite identificarlas y caracterizarlas (como interrupciones en la sedimentación).



Figura 7. Mapa geológico del Área Río Solosúchil-Río Uzpanapa [parte centro-meridonal del Istmo de Tehuantepec]. Se han destacado las no concordancias entre: (a) Complejo Batolito de la Mixtequita y la Andesita Pueblo Viejo. (b) La Andesita Pueblo Viejo y la Formación Todos Santos. [Se utilizó información de Hernández-García (1973), Quezada-Muñetón (1975), y Torres-Zamudio (1983)].



Figura 8. Mapa geológico del Área Río Pueblo Viejo-Río La Venta [Parte centro-meridional del Istmo de Tehuantepec]. Se ha destacado esto: (a) Ubicación de Secciones Litoestratigráficas Investigadas [1-5]. (b) La no concordancia entre la Andesita Pueblo Viejo y la Formación Todos Santos. Secciones: 1, Constitución. 2, Pueblo Viejo. 3, Francisco I. Madero. 4, Jiquipilas. 5, Las Flores. En achurado inclinado (a la derecha) se muestra el afloramiento de la Formación San Ricardo. Modificada de Quezada-Muñetón, 1983, Fig. 2.



Figura 9. Mapa geológico del Área Nanchital-Río Playas [Istmo de Tehuantepec, parte septentrional]. Se han destacado las paraconcordancias entre estas Formaciones: (a) Chinameca y Xochitlán. (b) Malpaso y Xochitlán. Los Pozos Río Playas 1 [A] y Río Playas 2 [b], también están señalados. Modificada de Quezada-Muñetón (1977).



Figura 10. Correlación del registro litoestratigráfico en estas Áreas: Arroyo El Plátano [columna izquierda], Arroyo Marín [columna central], y Cerro Pelón [columna derecha]; las áreas se encuentran en el Istmo de Tehuantepec, zona septentrional. Se ha destacado la paraconcordancia entre las Formaciones Malpaso y Xochitlán. También se ilustra [parte inferior de la figura] el modelo de evolución deposicional propuesto para esta región durante el intervalo geocronológico Jurásico Tardío [Kimmeridgiano]-Cretácico Temprano [Hauteriviano].

La identificación de esta paraconcordancia ocurrió durante el levantamiento de las secciones estratigráficas situadas en el núcleo del Anticlinal El Amate, el cual está afallado en echelon, a causa de un evento deformacional relacionado con el movimiento lateral izquierdo de la Falla Malpaso. Dichas Secciones son la del Arroyo Marín (al sur, Figura 1, Sitio M; y Figura 5), donde se encuentra la Localidad Tipo de la Formación Malpaso [Jurásico Tardío–Hauteriviano], y la continuidad de ésta hacia el norte, por el Arroyo Macabil (Figura 1, Sitio N; Figura 5), Localidad Tipo de la Formación Xochitlán [Campaniano-Maastrichtiano (Quezada-Muñetón, 1987].

Esta paraconcordancia tiene una extensión regional. Si bien en estas secciones no se encuentra expuesta con claridad un contacto erosional entre las Formaciones Malpaso y Xochitlán [el aluvión y la densa vegetación cubren el terreno], sí puede demostrarse la ausencia estratos correspondientes al Cretácico Inferior [parte alta], y gran parte del Superior. Cabe destacar que la cima de la Formación Malpaso [constituido aquí por calizas densas margosas con tintínidos y Nannoconus sp de facies de mar abierto con influencia de flujos turbidíticos], confiablemente referible al Hauteriviano [Cretácico Temprano], subvace a la parte basal de la Formación Xochitlán [constituida por estratos turbidíticos y brechosos, intercalados por capas de caliza densa], la presencia de Globotruncana sp en los estratos de caliza, permite asignar cronológicamente esta unidad al Campaniano-Maastrichtiano [Cretácico Tardío].

Por otro lado, en los Pozos Colonial 1 y Cerro Nanchital 6 [ubicados al noroeste de las secciones mencionadas, 25 y 40 km respectivamente, atravesando bloques afallados también en echelon], se documentó esta discordancia a profundidades de 1,400 m en el primero y 590 m en el segundo. Otro tanto se observó en los Pozos Río Playas 1 y 2 [Figura 9], ubicados así mismo cerca de estas secciones. Cabe destacar que los datos del subsuelo validaron la identificación de esta paraconcordancia en superficie, a pesar de la escasez de afloramientos idóneos, lo cual ilustra plenamente como el enfoque riguroso y objetivo que inculcó la Dra. Alencáster a sus colaboradores de PEMEX, rindió fruto; otro tanto ocurrió con las otras paradiscordancias.

3.6. Gran Discordancia Formación Chinameca (Hauteriviano)–Formación Xochitlán (Campaniano-Maastrichtiano), Figuras 9. Esta discontinuidad geológica técnicamente es una paraconcordancia de extensión regional, es propia de las porciones central y norte de la Sierra de Chiapas; sin embargo uno de los sitios donde puede observarse mejor, es el flanco oriental (recumbente al oriente) del Anticlinal Cerro Pelón, Veracruz (Figuras 1, Sitio O, 5 y 9), el cual está situado inmediatamente al sur del poblado homónimo.

Otro sitio donde esta paraconcordancia puede apreciarse, es una localidad próxima al Rancho Echeverría (Figuras 1, Sitio P; y Figura 5); ahí está expuesta la Formación Xochitlán [Campaniano-Maastrichtiano, constituida por bioclastos brechosos y litoclastos andesíticos] sobreyaciendo la cima de la Formación Chinameca [Hauteriviano, constituida por estratos de caliza densa].

Es importante señalar que esta paraconcordancia se ha identificado en el subsuelo, mediante la perforación de los Pozos Pedregal, particularmente el Pedregal 2A, donde se le encontró a 1,380 m de profundidad; así mismo, se identificó esta paraconcordancia en los Pozos Río Playas 1 y 2 [perforados al norte de la Estructura El Amate]. En consecuencia, la extensión geográfica de esta multicitada paradiscordancia es de 2,500 km<sup>2</sup> por lo menos.

Esta discontinuidad geológica está íntimamente relacionado con reacomodos de diapiros salinos causados por reactivaciones de un arco andesítico, ocurridas en el Cretácico Temprano [Rodríguez-Correa (1979)], datos radiométricos inéditos]. Ello habría causado levantamiento de toda la porción media oriental de la Sierra de Chiapas, que se habría constituido en el área-fuente de las partes clásticas de la Formación El Plátano, así como del Miembro Arenoso de la Formación San Ricardo.

3.7. Gran Discontinuidad Formación Cantelhá (Albiano Tardío)–Formación Angostura (Campaniano-Maastrichtiano), Figura 11.

Esta discontinuidad geológica también es una paraconcordancia de extensión regional, reconocible en varios sitios (Figura 1, Sitios Q-U), entre ellos éstos: Sitio Q, Corte de la Carretera Oxchuc–San Cristóbal de las Casas, Chis., situado al sur de la primera. Sitios R y S, Cauces de los Ríos Uzpanapa y Chalchijapa (parte alta). Sitios T y U, Flancos oriental y septentrional del Batolito de la Mixtequita.

En la Sección Oxchuc, la Formación Cantelhá [Quezada-Muñetón (1976, 1984)] consiste de 835 m, de dolomías grises dispuestas en capas bien estratificadas de 20 hasta 200 cm de espesor, sobreyacidas por 45 m de lutita escasamente bentonítica, de color gris verdoso, con intercalaciones de estratos medios de *wackestone* y *packstone*, portadores de pelotillas, intraclastos y restos de ostrácodos, así como de foraminíferos bien preservadas referibles a *Valvulamina* sp., *Nummoloculina* sp., *Favusella scitula*, *Calcisphaerula innominada* y *Nummoloculina heimi*, lo cual permite asignar esta unidad al Albiano Superior. Le sobreyacen 10 m de estratos laminares arcillosos, dolomitizados, intercalados por canales de corte y relleno e interdigitizaciones arenosas. Estas capas constituyen la parte superior de la Formación



Figura 11. Columna litoestratigráfica de Oxchuc [Chiapas centro-septentrional]. Se ha destacado la paraconcordancia entre las Formaciones Cantelhá y Angostura. Modificada de Quezada-Muñetón (1987), Fig. 4.

Cantelha, y están sobreyacidas por los estratos gruesos de calizas dolomitizadas pertenecientes a la Formación Angostura [Campaniano–Maastrichtiano].

Esta paradiscordancia también se ha identificada en el subsuelo de la Sierra de Chiapas [expresada como una zona cavernosa con pérdida de fluidos de perforación], así como en el subsuelo de la Cuenca Mesozoica de Chiapas–Tabasco; ahí la secuencia Albiano-Senoniana está completa, aunque muestra adelgazamientos notables entre el Cenomaniano y Senoniano, como puede apreciarse en las Secciones Formación Jolpabuchil y Brecha Libertad (Quezada-Muñetón, 1984); tales adelgazamientos indican que aunque la sedimentación no se interrumpió, sí ocurrió inestabilidad tectónica acusada por la paraconcordancia. En el caso de la Sonda de Campeche, el acuñamiento y/o ausencia de algunos pisos cretácicos, podría deberse a reacomodos diapíricos salinos; en el Campo Chic, esto es particularmente notable [Ángeles *et al.* (1994)].

Finalmente, conviene destacar que la significación regional de esta paraconcordancia es enorme: Por un lado, indicaría el tiempo durante el cual la Sierra de Chiapas habría estado emergida (*i.e.*, en condiciones subáereas), coincidiendo entonces con la *Fase Austríaca de Actividad Tectónica* [Carfantan (1976)] ocurrida en el Cenomaniano, y que de ser cierto esto, se habría extendido hasta el

Santoniano. Por otro lado, de acuerdo con Coney (1983), se podría considerar que esta paraconcordancia refleja cambios geodinámicos entre las Placas Kula y Farallón.

#### **CONSIDERACIONES ADICIONALES**

#### 1. Orogénesis Laramide

La Deformación Laramide (75-35 m. a.), no afectó en forma significativa al Sureste de México, tal vez a causa del arreglo tectónico que tenían entonces [~Eoceno Medio] sus componentes principales; lo cierto es que sus efectos se registraron principalmente al occidente del Río Coatzacoalcos, generándose una serie de escamas tectónicas arqueadas (en forma de media luna) de este a oeste, asociadas a su vez con fallamiento transcurrente derecho, involucrando paquetes estratales muy deformados de las unidades litoestratigráficas "Méndez" [o su equivalente en esta región] y Cantelhá.

Otros efectos atribuibles a esta orogénesis son: (a) La formación del Anticlinal de Cerro Pelón [recumbente y orientado de norte a sur]. (b) En el centro y sureste de la Sierra ocurrió fallamiento y emersión parcial de la secuencia marina precenozoica y su basamento cristalino, que se constituyeron así en área-fuente de la Formación clástica El Bosque [~2,000 m de areniscas y conglomerados

filareníticos rojos, de edad mesoeocénica (*cf.* Ferrusquía-Villafranca, 1996)]. (c) Sedimentación clástica [conglomerados y flujos turbidíticos] mesoeocénica en la porción oriental de la Sonda de Campeche. (d) Ausencia de sedimentación oligocénica en una amplia zona de la Sierra, salvo en la Cuenca de Ixtapa [donde se depositó la Formación Arroyo Grande (~1,200-1,500 m de arcosa y cuarzo-filarenita fina (*cf.* Ferrusquía-Villafranca, 1996)].

## 2. Orogénesis Chiapaneca

La intensa deformación estructural de los Altos de Chiapas, expresada geomórficamente por sierras alargadas separadas por valles angostos, que reflejan plegamiento intenso, y fallamiento [tanto normal/inverso, como lateral (*i.e.*, a rumbo, transcurrente, o *wrench faulting*)] de la secuencia sedimentaria cretácica, y particularmente la terciaria, es un fenómeno conocido ya de antaño, y que se suponía había ocurrido en el Mioceno [*cf.* Sapper (1894a) y Müllerried (1957)]; de hecho, en función de la edad, se le parangonaba con la Orogénesis Índica, durante la cual se formó la enorme Cordillera Himalaya, y con la Fase Austríaca de la Orogénesis Alpina [*cf.* Carfantan (1976)].

Sin embargo, fue Sánchez-Montes de Oca (1979) quien propuso el término Orogénesis Chiapaneca para referirse a este evento, tectónico claramente diferente del Laramídico, y desde luego, lo asoció al extenso fallamiento transcurrente observado en la región [evidenciado y documentado ampliamente por el trabajo de los geólogos de PEMEX-Zona Sur], a la cual eventualmente designó Provincia de Fallas de Transcurrencia (ibid.). Lo significativo desde el punto de vista petrolero, es que durante este evento se originaron las trampas de hidrocarburos no sólo de la Sierra de Chiapas, sino también de la Cuenca Mesozoica Chiapas-Tabasco, y de la propia Sonda de Campeche. El principal efecto transpresivo aconteció probablemente en el Mioceno Medio, y poco después [~Mioceno Tardío], ocurrió la relajación energética asociada a eventos transtensivos, mediante los cuales la secuencia portadora de materia orgánica, quedó alojada en cuencas asociadas a fallamiento transformante que alcanza profundidades considerables, donde ocurren complejas reacciones termo-geoquímicas que transformaron dicha materia en hidrocarburos [cf. Nielsen and Sylvester (1995)].

Otros fenómenos geológicos asociados al evento tectónico Chiapaneco son: (a) La formación de estructuras de arrastre con producción de gas y aceite en las Cuencas terciarias del Sureste. (b) El diapirismo de sal. (c) Movimientos finales de fallamiento transcurrente [Plioceno Temprano? *cf.* Meneses-Rocha (1985); posición diferente, Ferrusquía-Villafranca (1996)].

# ASPECTO GEOLÓGICO-PETROLERO

Se presenta aquí una comparación sobre la geología de principales yacimientos petroleros del país, destacando semejanzas y diferencias; al efecto se han utilizado entre otros, los estudios sintéticos de Camargo-Zanoguera y Quezada-Muñetón [1991], y González-García y Hoguín-Quiñones [1992], así como información reciente de dominio público.

(a) Durante la Orogénesis Laramide, el relleno sedimentario de la Cuenca de Burgos quedó basculado hacia el este, depositándose después un gran volumen de material terrígeno, en el cual se desarrollaron sistemas de fallas lístricas, donde el componente arrastre [eocénicomiocénico], porta los entrampamientos de gas seco y húmedo, el cual a su vez, procede de estratos generadores intercalados en dicha sección.

(b) En Tampico–Misantla, la producción proviene de entrampamientos asociados a altos estructurales del basamento, directamente relacionados con la constitución y estructura de la columna litoestratigráfica. Es así que en los Campos Tamaulipas–Constituciones, los yacimientos se ubican en areniscas jurásicas. En Ébano-Pánuco, el yacimiento está asociado a pequeños arqueamientos y fracturas en las Formaciones Agua Nueva y San Felipe, ambas de edad cretácica tardía. En el Campo Arenque [marino], el yacimiento está relacionado a un alto del basamento, con trampas estratigráficas en las Formaciones San Andrés y Tamaulipas Inferior, en tanto que los estratos generadores son titonianos.

(c) En Poza Rica, los yacimientos se encuentran en montículos de las facies de talud de la Formación mesocretácica Tamabra. En el Campo Faja de Oro, el yacimiento está asociado con altos estructurales en las facies arrecifales de la Formación albiano-turoniana El Abra, los cuales progresaron sobre los bordes el Batolito de Tuxpan. En el Campo de San Andrés, el yacimiento ocurre en bancos oolíticos de la Formación kimmeridgiana San Andrés, depositados en el paleo-relieve abrupto desarrollado en el basamento cristalino formado por el Macizo de Teziutlán [del Paleozoico]; aquí los estratos generadores pertenecen a las Formaciones Jurásicas Tamán y Pimienta.

(d) Finalmente, en las Cuencas de Sabinas y del Papaloapan, los yacimientos asociados a estructuras laramídicas producen gas y aceite, pero en escasa cantidad, ya que los estratos generadores [pertenecientes a las Formaciones La Casita y Agua Nueva respectivamente], son de bajo potencial productor.

Por contraste, en el Sureste de México, la generación de hidrocarburos ocurrió posterior al evento tectónico mesomiocénico designado Orogénesis Chiapaneca, como se mostró en el apartado respectivo. Ello fue posible, porque los estratos tardijurásico-cretácicos [y también los terciarios] portadores de materia orgánica, tanto de la Sierra de Chiapas como de la Cuenca Mesozoica de Chiapas y Tabasco [asociados más a concordancias que a las grandes discordancias descritas en este trabajo], quedaron sujetos a sepultamiento contínuo, logrando así preservarse.

La excepción se da en las Áreas Malpaso, Cerro Pelón, y del Río Solosúchil, donde se documentaron las paraconcordancias Formación Malpaso-Formación Xochitlán y Formación Chinameca-Formación Xochitlán [*i.e.*, entre el Cretácico Inferior y el Superior], no se obtuvo producción de petróleo. Las causas probables de este hecho tienen que ver con que el nivel deposicional base de las cuencas respectivas, se mantuvo en una posición tan somera [sin llegar a la exposición subárea] durante un lapso considerable [~60 millones de años], que impidió la sedimentación "mesocretácica" y/o adelgazamientos notables en el Tithoniano, Berriasiano y Valanginiano.

#### SUMARIO Y CONCLUSIONES

1. Se manifiesta el benéfico influjo de la doctora Gloria Alencáster Ybarra en los Geólogos de PEMEX-Zona Sur, con quienes colaboró estrechamente por más de una década (1969-1980) en proyectos realizados en el Jurásico, Cretácico y Terciario (marino) de la Sierra de Chiapas; su acuciosidad y rigor científico les condujeron a mejorar significativamente su trabajo de campo y gabinete, así como a observar con gran cuidado la naturaleza, para no pasar desapercibida información potencialmente relevante.

2. Los resultados finales de estos estudios se reflejaron en una integración geológica local y regional confiable, que sirvieron tanto de base para marcar pautas en planos paleogeográficos regionales mesozoicos, como de hipótesis de trabajo en la proposición de localizaciones exploratorias con objetivo Cretácico–Jurásico (incluyendo perforación de pozos). La integración subsecuente de esta información [actualizada y verificada con estudios adicionales] con datos del subsuelo (muestras líticas y registros eléctricos diversos), e información geofísica local/regional, condujeron (1972) al descubrimiento de megayacimientos de aceite y gas en la llamada Cuenca Mesozoica de Chiapas–Tabasco, y subsecuentemente (1976) a los ubicados de la Sonda de Campeche, principal fuente de riqueza petrolera en las décadas finales del Siglo XX e iniciales del XXI.

3. En relación directa con estos estudios, se observaron, identificaron y caracterizaron, siete discontinuidades mesozoicas de extensión regional. La correspondiente al Complejo Macizo de Chiapas/Andesita Pueblo Viejo, parece reflejar la inestabilidad tectónica temprano-jurásica asociada al desmembramiento de Pangea, y desde luego a la apertura del Golfo de México. La diversidad de hipótesis (modelos) sobre la configuración real de Pangea, y en particular de Gondwana Septentrional-Laurasia Meridional, y de los mecanismos tectónicos involucrados [*rifting* asociado a extensión o a transtensión], cinemática, profundidad cortical del fallamiento, y magmatismo asociado, impiden precisar si –como lo parece- el volcanismo que generó a la Andesita Pueblo Viejo, está directamente vinculado al origen del Aulacógeno de Huayacocotla.

4. Las discontinuidades geológicas Formación Paso Hondo/Formación Todos Santos, Batolito de la Mixtequita/Formación-Todos Santos, Andesita Pueblo Viejo/Formación Todos Santos, donde se aprecia en todos los casos, que ésta última incluye un conglomerado basal constituido por clastos derivados de la unidad subyacente [caliza paleozoica, granito y andesita] evidencian erosión/ sedimentación *in situ*, y precluden interpretar que tales unidades [y/o los bloques tectónicos formadas por ellas], y en último análisis la Sierra de Chiapas misma, hubiesen migrado del noroeste al sureste, a lo largo de una megafalla situada en la parte occidental del Golfo de México, como se propone en algunos modelos [*cf.* Pindell (1985)]

5. Las discontinuidades geológicas Formación Malpaso/ Formación Xochitlán, y Formación Chinameca/Formación Xochitlán [detectadas en superficie, claro está], permitieron identificar en subsuelo, la discordancia relacionada con diapirismo salino reportada en los pozos Río Playas 1 y 2-A, Colonial 1, Cerro Nanchital 6 y Pedregal 2-A, perforados en las porciones central y septentrional de la Sierra de Chiapas. Alternativamente, se puede relacionar este evento, con las reactivaciones cretácico tempranas [*ca.* 128 + 3 Ma y 127 + 3 Ma], de la Andesita Pueblo Viejo; sin embargo tal reactivación no explicaría la falta de sedimentación barremiano-coniaciana.

6. La discontinuidad geológica Formación Cantelhá/ Formación Angostura, tal vez evidencie un evento tectónico cretácico [*i.e.*, prelaramídico] mencionado por Carfantan (1976) y Coney (1983), relacionado con la geodinámica entre las Placas de Kula y Farallón, al cual el primero identificó con llamada "Fase Tectónica Austriaca."

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Comité Organizador de las Jornadas Paleontológicas Gloria Alencáster Ybarra, la oportunidad de haber participado en este merecido homenaje a tan distinguida universitaria, así como la inclusión de este trabajo en la prestigiada revista Paleontología Mexicana [Nueva Época]; en particular manifiestan su reconocimiento al Dr. Sergio Cevallos Ferriz, por su comprensión y paciencia. También agradecen al Dr. Juan Araujo Mendieta, por su lectura crítica a una versión temprana de este manuscrito, sus valiosos comentarios y sugerencias permitieron mejorarlo. Por otro lado, place también a los autores agradecer el apoyo del maestro José Ruiz González en todas las fases del proyecto.

Finalmente, pero no con menos emotividad, el primer autor expresa su gratitud a los ingenieros Ing. Javier Meneses de Gyves (q.e.p.d.) y José Santiago Acevedo (q.e.p.d.), en su momento altos funcionarios de Petróleos Mexicanos, por la autorización recibida para publicar el Informe Geológico 590 y sus anexos, así como otra información inédita propiedad de la Empresa.

## **BIBLIOGRAFIA**

- ACSN, American Commission on Stratigraphic Nomenclature, 1961. Code of Stratigraphic Nomenclature. American Association of Petroleum Geologists Bulletin, v. 45(5), p. 645-665.
- ACSN, American Commission on Stratigraphic Nomenclature, 1970. Code of Stratigraphic Nomenclature, 2nd ed. American Commission on Stratigraphic Nomenclature, American Association Petroleum Geol., 22 p.
- Ángeles, A.F.J., Reyes, N.J., Quezada, M.J.M., Meneses, R.J.J., 1994. Tectonic Evolution, Structural Styles and Oil Habitat in Campeche Sound Mexico: Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies, v. 54, p. 53-62.
- Ashley, G.H., Cheney, M.G., Gould, J.J., Galloway, C.N., Hares, C.J., Howell, B.F., Levorsen, A.I., Miser, H.D., Moore, R.C., Reeside, J.B., Jr., Rubey, W.W., Stanton, T.W., Stose, G.W. and Twenhofel, W.H., 1933. Classification and nomenclature of rock units. Geological Society of America Bulletin, v. 44, p. 423-459.
- Blair, T.C., 1981. Alluvial fan deposits of the Todos Santos Formation of Central Chiapas, Mexico. University of Texas at Arlington, Master's Thesis, 131 p., inédita.
- Blair, T.C., 1986. Paleoenvironments, tectonic and eustatic control son sedimentation, regional stratigraphic correlation and the plate tectonic significance of the Jurassic-lowermost Cretaceous Todos Santos Formation and San Ricardo Formations, Chiapas, Mexico. University of Colorado, Boulder, Philosophy Doctor Dissertation, 251 p., unpublished.
- Blair, T.C., 1987. Tectonic and hydrologic controlsof cyclic, alluvial fan, fluvial and lacustrine rift basin sedimentation, Jurassic-lowermost Cretaceous Todos Santos Formation, Chiapas, Mexico. Journal of Sedimentary Petrology, v. 57(5), p. 845-862.
- Böse, E., 1905. Reseña acerca de la Geología de Chiapas y Tabasco. Instituto Geológico de México, Boletín 20, p. 22-25.

- Camargo-Zanoguera, A., y Quezada-Muñetón, J.M., 1991. Análisis Geológico-Económico de las Areas del Golfo de México con Posibilidades Petroleras. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 41(2), p. 1-32.
- Capellini, G., 1882 Résolutions concernant la nomenclature et le couleurs votes par le Congrés Geologique Internationale. Comptes Rendu de la 2me Session, Bologne, 1981, 196-198. Bologne, Impremerie Fava et Garagnani.
- Carfantan, J,C., 1976. El Prolongamiento del Sistema Polochic Motagua en el Sureste de México, Una Frontera entre dos Provincias Geológicas. Congreso Latinoamericano de Geología 3, Acapulco, México. Resúmenes, p. 27.
- Castro-Mora, J.T., Schlaepfer, C.J. y Rodríguez E.M., 1975. Estratigrafía y microfacies del Mesozoico de la Sierra de Madre del Sur, Chiapas. Boletin de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, vol. 27(Nos. 1-3), p. 1-39 + 31 lams.
- Centeno-García, E., 2005. Review of Upper Paleozoic and Lower Mesozoic stratigraphy and depositional environments, Central and West Mexico: Constraints on terrane analisys and paleogeography. p. 233-258. In Anderson, T.H., Nourse, J.A., McKee, J.W, and Steiner, M.B., (Eds.). The Mojave Sonora Megashear Hypotesis: Development, Assessment, and Alternatives. Boulder: Geological Society of America, Special Paper 393, 712 p.
- CICS, Commissione Internationale de Classificatione Stratigraphique, 1901. Rapport par E. Renevier. In Congrés Geologique internationale 8me Session Paris, Comptes Rendu, Fascicule 1, p. 192-203.
- CONCIT, 1981. Informe Geológico del Prospecto Figueroa, I.G.Z.S. 635. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- CONCIT, 1982. Informe Geológico del Prospecto Puerta del Uzpanapa, I.G.Z.S. 662. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Coney, P., (1983). Un Modelo Tectónico de México y sus relaciones con América del Norte; Revista del Instituto Mexicano del Petróleo, v. 15(1), p. 6-15.
- CRM, Consejo de Recursos Minerales, 1999. Monografía Geológico Minera del Estado de Chiapas. México: Secretaría de Comercio y Fomento Industrial; Consejo de Recursos Minerales. 180 p.

Damon, P. 1975 [Véase Salas, G.P., 1975].

De la Llata Romero, R., Gutiérrez-Coutiño, R., Moreno, C. M., Buchelli, G. y Carfantan, J.C., 1979. Geología y Tectónica del Sudeste de México, principalmente del Norte de Chiapas [Zona Peñitas-Chicoasen-Itzanturi], Informe Final. Universidad Nacional Autónoma de México, Instityuto de Geología, Oficina Regional del Sureste, Tuxtla Gutiérrez. Informe Final, 191 p texto, y nueve mapas esc. 1:50,000 [áreas rectangulares de 20' x 15'] de las Hojas Chapultepec, Chenalo, Copala, Copainalá, Fitutal, Quechula, Sayula, Simojovel, Soyaló, y Tuxtla Gutiérrez. Inédito.

- De la Rosa-Z, J.L., Eboli, M.A. y Dávila, S.M., 1989. Geología del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chis. Comisión Federal de Electricidad [Subdirección de Construcción, Unidad de Estudios de Ingeniería Civil, Superintendencia de Estudios de la Zona Sudeste], Publicación Especial, viii + 192 p. texto, un mapa esc. 1-500,000. [Prácticamente inédita, porque es una publicación de circulación restringida a entidades gubernamentales]. [Cabe destacar que Mandujano-Velasquez y Vázquez-Meneses, 1998, la citan como "...Geología del Estado de Chiapas. CFE Ed. Harta S.A. de C.V. G-10. No se ha visto esta publicación].
- Dengo, G., 1973. Estructura geológica, historia tectónica y Morfología de América Central. Instituto Centroamericano de Investigación y Tecnología Industrial. México/Buenos Aires, Centro Regional de Ayuda Técnica, 52 p.
- Dunbar, C.O. and Rodgers, J., 1957. Principles of stratigraphy. New York: John Wiley and Sons, 356 pp.
- Estrada-Corona, J., Weber, B., Hecht, L., and Martens, U., 2007. Petrogenesis and P-T conditions of metamorphic rocks from the Chiapas Massif Complex in the Custepec Area, Chiapas, México. EOS, Transactions of the American Geophysical Union, v. 88, Supplement 23, AGU Joint Assembly, 2007.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1996 (1997). Contribución al Conocimiento Geológico de Chiapas: El Area Ixtapa-Soyaló. México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 110, xi + 1 - 130 pp. 9 Figs. y 22 Láms.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1999(2000). Contribución al conocimiento Geológico de Oaxaca: El Area Laollaga-Lachivizá. México, Universidad Nacional Autónoma de México, Inst. de Geología, Boletín 111, 110 pp, 2 Tabs., 10 Figs. y 24 Láms.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1999. Reporte I (1998-1999) del Proyecto DGAPA-PAPIIT.IN-119198 Prospección geológicopaleontológico del Jurásico-Paleogeno continental del Sureste Mexicano. Parte A, pp i-vii +1-117, Tab.1, Figs. 1-26 y Láms I-XV. Parte B. p. i-vii +118-199, Figs. 27-36 y Láms XVI-XXXV. Adendum Fisiográfico: p 1-4, figs. 5-32.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 2002. Basin and Range-like structure in the Central Depression of Chiapas, Mexico. Geological Society. America, Annual Meeting. Denver, Colo. 2002, Abstracts with Program, v. 34(6), p. 376.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 2002. Reporte Técnico II del Proyecto CONACyT 32327-T: Prospección geológico-paleontológica del Jurásico-Neogeno Temprano continental del Sureste Mexicano. Vol. Único, pp i-v+ 1-85, Figs. 1-12 y Láms. L1-L12.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 2004. Lithostratigraphy and Structure of The Simojovel-El Bosque Area, West-Central Chiapas: A Contribution in Understanding the Cenozoic Geologic Evolu-

tion of Southeastern Mexico. Sociedad Geológica Mexicana, IV Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Juriquilla, Qro., Libro de Resúmenes, p. 123.

- Ferrusquía-Villafranca, I., 2006. The First Paleogene Mammal Record of Middle America: Simojovelhyus pocitosense ("Dichobunids", Artiodactyla). Journal of Vertebrate Paleontology, v. 26(4), p. 989-1001.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S.P. and Espinosa-Arrubarrena, L., 1999(2000). First Paleogene Selachifauna of the Middle American-Caribbean-Antillean Region, La Mesa de Copoya, West Central Chiapas-Systematics and Paleontological Significance: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista Mexicana Ciencias Geológicas, v. 16, p. 155-174
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S.P., and Espinosa-Arrubarrena, L., 2000. First Paleogene Selachifauna of the Middle American-Caribbean-Antillean Region, La Mesa de Copoya, West Central Chiapas-Geologic Setting: Idem., v. 17, p. 1-23
- Godinez-Urban, A., Molina-Garza, R.S., Geissman, J.W. and Warwrzyniec, T., 2011. Paleomagnetis of the Todos Santos and La Silla formations (sic), Chiapas; Implications (sic) for the opening of the Gulf of Mexico. Geosphere, v. 7(1), p.145-158.
- González-Alvarado, J., 1963. Exploración geológica del Área Tumbalá-Chilón, Chiapas. I.G.Z.S. 490. Petróleos Mexicanos, Superindencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, p. 21-32, inédito.
- González-García, R. y Holguín.Quiñones, N., 1992. Rocas generadoras de México. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 42(1), p. 9-23.
- Gutiérrez-Gil, R., 1956. Geología del Mesozoico y Estratigrafía Pérmica del Estado de Chiapas. Congreso Geológico Internacional, 20<sup>a</sup>. Sesión, México, D.F., Excursión C-15, p. 1-82.
- Hernández-García, R., 1973. Prospecto Alto Río Uzpanapa, Veracruz. I.G.Z.S. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Hinojosa-González, A., 1965. Levantamiento geológico del Área Chicomuselo. I.G.Z.S. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Kling, S.A., 1960. Permian fusulinids from Guatemala. Journal of Paleontology, v. 34(4), p. 637-655.
- López-Ramos, E., 1974. Geología General y de México. México, D. F. Publicada por el autor, 509 p.
- López-Ramos, E., 1979. Geología de México, Tomo III. México, D.F. Publicada por el autor, 446 p.
- Maldonado-Koerdell, M., 1953. Formaciones con fusulínidos del Permo-Carbonífero Superior de México. México, D.F.: Ciencia, v. 12, p.113-137.

- Maldonado-Koerdell, M., 1954. Nomenclatura, bibliografía y correlación de las formaciones arqueozoicas y paleozoicas de México. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, vol. 6, p. 113-138.
- Mandujano-Velázquez y Vázquez-Meneses, 1996. Reseña bibliográfica y análisis estratigráfico de la Sierra de Chiapas. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 45(1), p. 31-41.
- Meneses-Rocha, J.J., 1985. Tectonica Evolution of the Strike-Slipe Province of Chiapas, Mexico. Master of Sciences Thesis, Univesity of Texas at Austin, 315 p., inédita.
- Meneses-Rocha, J.J., 1990. Marco Tectónico y Paleogeografía del Triásico Tardío – Jurásico en el Sureste de México, Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 39(2), p. 3-36.
- Michaud, F., 1987. Stratigraphie et Paleogeographie du Mesozoique de Chiapas [Sudeste de Mexique. Université de Paris. Thesis Doctourale, 321 p., inédita.
- Múgica, M.R., 1987. Estudio petrogenético de las rocas ígneas y metamórficas en el Macizo de Chiapas. Instituto Mexicano del Petróleo, Proyecto C-2009, inédito.
- Müllerried, F.K.G., 1957. La Geología de Chiapas. México, D.F. Ediciones del Gobierno de Chiapas, 180 p.
- Murillo-Muñetón, G., Anderson, J.L., and Tosdal, R.M., 1994. A new Grenville-age granulite terrane in southern Mexico. Geological Society of America Annual Meeting, Abstracts with Programs, v. 26(7), p. 48.
- NACSN, North American Commission on Stratigraphic Nomenclature, 1983. North American Stratigraphic Code. American Association of Petroleum Geologists Bulletin, 67, p. 841-875.
- NACSN, North American Commission on Stratigraphic Nomenclature, 2005. North American Stratigraphic Code, Revised Edition. American Association of Petroleum Geologists, Bulletin, v. 89(11), p. 1-45. [Ver también <<a href="https://www.agiweb.org/nacsn">www.agiweb.org/nacsn</a>].
- Neuendorf, K.K.E., Mehl, J.P. Jr. and Jackson, J.A., (Eds.), 2005. Glossary of Geology-Fifth Edition, Alexandria, Virginia. American Geological Institute, 779 p.
- Nielsen, T.H. and Sylvester, A.G., 1995. Strike-slip basins. In Busby, C.J. and R. V. Ingersoll (Eds.), Tectonics of sedimentary Basins. Cambridge, Mass., p 425-457.
- Ortega-Gutiérrez, F., Mitre-Salazar, L.M., Roldán-Quintana, J., Aranda-Gómez-J., Morán-Zenteno, D., Alaniz-Alvarez, S., y Nieto-Samaniego, A., 1992. Carta Geológica de México, esc. 1:2,000,000. México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México y Consejo de Recursos Minerales.
- Ortega-Gutiérrez, F., Solari, L.A., Ortega-Obregón, C., Elías-Herrera, M., Martens, U., Morán-Ical, S., Chiquín, M., Keppie, J.D., de León-Torres, R., y Schaaf, P., 2007. The Maya-Chortis

boundary: A tectono-stratigraphic approach. International Geology Review, v. 49(11), p. 996-1024.

- Ortuño-Arzate, F., Valencia-Islas, J., Sassi, W., y Vanderbroupke, M., 1998. Modelado numérico de la migración de hidrocarburos en el Área Chiapas Tabasco. Proyecto de Investigación Instituto Mexicano del Petróleo-IFP, 274 p., inédito. [Este estudio fue propuesto por Felipe Ortuño Arzate al IMP como Proyecto Postdoctoral].
- Pantoja-Alor, J., Fries, C., Jr., Rincón-Orta, C., Silver, L. y Solorio-Munguía, G.J., 1974. Contribuciones a la Geocronología del Estado de Chiapas. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 26 (4-6, Publicación Especial), p. 205-223.
- Petróleos Mexicanos, 1959–1988. Petróleos Mexicanos Exploración y Producción, Informes Geológicos y de Pozos Exploratorios de autores varios. Archivos Técnicos de las Regiones Norte, Sur y Sureste, inéditos.
- Pindell, J.L., 1985. Alleghenian recostruction and subsequent evolution of the Gulf of Mexico, Bahamas, and Proto-Caribbean. Tectonics, v. 4(1), p. 1-39.
- Pompa-Mera, V., Schaaf, P., Solís-Pichardo, G., Hernández-Treviño, T., and Ortega-Gutiérrez, F., 2008. Devonian-Ordovician magmatism in Chiapas Massif, southern Maya Block. EOS, Transactions of the American Geophysical Union, v. 89, p. 53, Supplement to AGU 2008 Fall Meeting 2008.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1975. Prospecto Cintalapa-La Ventosa, Chiapas-Oaxaca. I.G.Z.S. 590<sup>a</sup>, Petróleos Mexicanos, Superintendecia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1976. Prospecto Caimba-Lomas Tristes, Chiapas. I.G.Z.S. 707., Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1977. Informe Final del Prospecto Río Playas, Veracruz-Chiapas. I.G.Z.S. 725, Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1981. Prospecto Lacandona, Chiapas, I.G.Z.S. 741, Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Quezada-Muñetón, J. M., 1983. Las Formaciones San Ricardo y Jericó del Jurásico Medio – Cretácico Inferior en el SE de México. Boletín Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 35(1), p. 37–64.
- Quezada-Muñetón, J. M., 1984. El Grupo Zacatera del Jurásico Medio–Cretácico Inferior en la Depresión Ístmica, 20 km al norte de Matías Romero, Oax. Memorias de la VII Convención Nacional, Sociedad Geológica Mexicana, p. 40–59.
- Quezada-Muñetón, J.M., 1987. El Cretácico Medio-Superior, y el límite Cretácico Superior-Terciario Inferior en la Sierra
de Chiapas. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, vol. 39(1), p. 3-98.

- Quezada-Muñetón, J.M., 1992. El Jurásico Superior–Cretácico Inferior en el Borde Oriental del Batolito de la Mixtequita, en el noreste del Estado de Oaxaca. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 42(4), p. 24-33.
- Quezada-Muñetón, J.M., 2011. Gloria Alencáster y su influjo en la investigación geológica de Chiapas: Las discordancias mesozoicas de la Sierra de Chiapas y su significación regional, un ejemplo. Jornadas Paleontológicas Gloria Alencáster Ybarra [Programa y Resúmenes], p. 24-25.
- Quezada-Muñetón, J.M. y Meneses-Rocha, J.J., 1978. Prospecto Jesús Carranza, Veracruz. I.G.Z.S. 722, Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Raisz, E., 1964. Landforms of Mexico [map], 2nd. Corrected Edition, Cambridge, Mass., In Erwin Raisz Landforms maps.
- Richards, H.F., 1963. Stratigraphy of Early Cretaceous sediments in southeastern Mexico and western Guatemala. Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, v. 47, p. 1861-1870.
- Rodríguez-Correa, A., 1979. Estudio radiométrico y distribución de las rocas extrusivas de la Unidad Pueblo Viejo en el borde occidental del Macizo de Chiapas. Instituto Mexicano del Petróleo, Proyecto C-1051, inédito.
- Salas, G.P., 1975. Carta y Provincias Metalogenéticas de la República Mexicana. Consejo de Recursos Minerales, Publicación 21-E, 242 p. y un mapa desplegado.
- Salvador, A., 1987. Triassic-Jurassic paleogeography and origin of the Gulf of Mexico Basin. Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, v. 71, p. 419-457.
- Salvador, A. (Ed.), 1994 Second Edition. International Stratigraphic Guide. International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS International Commission on Stratigraphy. International Union of Geological Sciences and Geological Society of America, Inc. Boulder, 214 p.
- Sánchez, Montes de Oca, R., 1967. Informe Geológico del Área Suchiapa-Cintalapa, Chiapas., I.G.Z.S. 520. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, inédito.
- Sánchez-Montes de Oca, R., 1969a. Estratigrafía y Paleogeografía del Mesozoico de Chiapas. México, D.F. Instituto Mexicano del Petróleo, Seminario sobre Exploración Petrolera, Mesa Redonda Número 5, p. 1-31. [Publicación Especial de circulación restringida, distribuida a los participantes].
- Sánchez-Montes de Oca, R., 1969b. Proyecto Mesozoico de Chiapas. I.G.Z.S. 536. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de Exploración Zona Sur, p. 26-58, inédito.

- Sánchez-Montes de Oca, R. (Coord.), 1978. Libreto-Guía de la IX Excursión Geológica de la Zona Sur. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, 58 p., 4 mapas [uno esc. 1:2,000,000 y 3 esc. 1:1,000,000, y dos secciones estructurales esquemáticas, inédito.
- Sánchez-Montes de Oca, R., 1978(1979). Geología Petrolera de la Sierra de Chiapas. Sociedad Geológica Mexicana, IV Convención Nacional, México, D.F. Memoria, p. 67-97.
- Sánchez-Montes de Oca, R., Bartolini, A.C., Ángeles, A.F, Espinosa E.L., y Vélez, S. D., 1979. Geología de la Sierra de Chiapas. Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v. 31(2-6), p. 67-96.
- Sánchez-Montes de Oca, R. y Tarango-Ortíz, G., 2005. Libreto-Guía Sierra de Chiapas, Brigada de Geociencias, Entrenamiento de Campo 1. Instituto Politécnico Nacional y Petróleos Mexicanos, Abril 5-15, 2005, 38 p., inédito.
- Sapper, K., 1894a. Informe sobre la Geografía Física y la Geología de los Estados de Chiapas y Tabasco. Boletín de la Secretaría de Agricultura, Minería e Industrias, Año 3, Num. 9, p. 187-211.
- Sapper, K. 1894b. Grundzüge der Physikalischen Geographie von Guatemala. Ergänzugsheft 113, zu Petermanns Geographische Mitteilungen, Justus Perthes, Gotha, p. 1-59 mit 4 karten.
- Sapper, K., 1899. UeberGerbirgsbau und Boden der nordlichen Mittelamerika. Petermanns Geographische Mitteilungen, Gotha, v. 27, 119 p.
- Sapper, K., 1937. Mittelamerika: Handbuch der Regionalen Geologie. Heidelberg., Steinemann und Wilckens, 160 p.
- Schaaf, P., Weber, B., Weis, P., Gross, A., Ortega-Gutiérrez, F., and Hoehler, H., 2002. Chiapas Massif (Mexico) revised; new (sic) geologic and isotopic data and basement charactyeristics. Neues Jahrbuch fuer Geologie und Paleontologie Abhandlungen, v. 225(1), p. 1-23.
- SGM, Servicio Geológico Mexicano [Dirección electrónica del Léxico Estratigráfico de México: <www.sgm.gob.mx>]
- Steiner, M.B., 2005. Pangean reconstruction of the Yucatan Block: Its Permian, Triassic, and Jurassin geologic and tectono history. p. 457-480. In Anderson, T.H., Nourse, J.A., McKee, J.W, and Steiner, M.B., (Eds.). The Mojave Sonora Megashear Hypotesis: Development, Assessment, and Alternatives. Boulder: Geological Society of America, Special Paper 393, 712 p.
- Thompson, M.L. and Miller, A.K., 1944. The Permian of southernmost Mexico and its fusulinid fauna. Journal of Paleontology, v. 18, p. 481-504.
- Torres-Zamudio, A., 1983. Estudio geologico del área entre los Río Solosúchil y Uzpanapa, Veracruz. I.G.Z.S. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General, Distrito de exploración Zona Sur, inédito.

- Vinson, L.G., 1962. Upper Cretaceous and Tertiary Stratigraphy of Guatemala. Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, v. 46 p. 425-456.
- Weber B. (Ed.), 1998. The magmatic and metamorphic development of a segment of continental crust; Isotopic (sic) geochemistry and geochronology investigations of the Mixtequita Complex, southeastern Mexico. Muechner Geologische Hefte. Reihe A, Allgemeine Geologie v. 24, 175 p.
- Weber, B., Schaaf, P., Premo, W.R., Iriondo, A., Cameron, K., and Ortega-Gutiérrez, F., 2004. The igneous and metamorphic history of the Chiapas Massif; new (sic) insights from geochronology by SHRIMP and TIMS analysis. International Geological Congress, 32nd Session, Venece, 2004, Abstracts 32, Part 1, p. 799.
- Weber, B., Cameron, K., Osorio, M. and Schaaf, P., 2005. A Late Permian tectonothermal event in the Grenville crust of southern Maya Terrane; U-Pb zircon ages from the Chiapas Massif, southeastern México. International Geology Review, v. 47(5), p. 509-5029.

- Weber, B., Valencia, V.A., and Iriondo, A., 2006. Provenance ages of dentrital zircón cores from paragneiss-anatexites; (sic) unraveling premetamorphic of the Permian Chiapas Massif, Mexico. Geological Society. America, Annual Meeting. 2006, Abstracts with Program, v. 38, No. 7, p. 409.
- Weber, B., Iriondo, A., Premo, W.R., Hecht, L., and Schaaf, P., 2007. New insights into the history and origin of the southern Maya Block, SE Mexico: U-Pb SHRIMP zircon geochronology from metamorphic rocks of the Chiapas Massif. International Journal of Earth Sciences, v. 96(2), p. 253-269.
- Weber, B., Valencia, V.A., Schaaf, P., Pompa-Mera, V., and Ruiz, J., 2008. Significance of provenance ages from the Chiapas Massif Complex (southeastern Mexico); redefining (sic) the Paleozoic basement of the Maya Block and its evolution in a peri-Gondwana realm. Journal of Geology, v. 116(6), p.6-19-639.
- Zavala, F.M., 1971. Estudio geológico del Proyecto Hidroeléctrico Cañón del Sumidero, Río Grijalva, Chiapas, México. Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, v, 23, p. 1-92.

# **APÉNDICE 1**

# AGRADECIMIENTOS ESPECIALES, Y DELIMITACIÓN DE ÁREAS GEOGRÁFICAS

### A. Agradecimiento Especial a los Geólogos de PEMEX-Zona Sur

Los resultados que se presentan en este trabajo, derivan de un extenso proyecto de investigación estratigráfica de detalle y semidetalle, desarrollado por PEMEX, en el cual uno de nosotros (Quezada) tuvo la oportunidad de participar ampliamente, así como de interactuar, intercambiar experiencias y conocimientos con numerosos colegas, enriqueciendo así la interpretación geológica de esta extensa, compleja y fascinante región.

Por ello se considera apropiado y merecido reconocer la colaboración amplia y decidida del personal de la Brigada de Exploración Geológica Superficial No. 4, Superintendencia General de Exploración de la Zona Sur, a cargo de Quezada. Así mismo, se agradece el valioso apoyo técnico de los ingenieros Fernando Villegas Russell, Melquíades Astudillo, Oscar Araujo Morales, Juan Manuel Ham Wong, Federico Galindo Becerril, Jorge Varela Santamaría, Javier Meneses Rocha, Maximiliano Jofre Garfias, y Fernando López Arriaga.

Place también agradecer al personal técnico del Laboratorio de Paleontología de la Zona Sur de Petróleos Mexicanos, integrado por los ingenieros Octavio López Gómez y Jaime Rubén Reynoso Cárdenas, los biólogos Ernesto Zavala Panza (q.e.p.d.) y Román Landeros Flores (q.e.p.d.) y Arnulfo Díaz Puebla. la realización de los estudios micropaleontológicos. Cabe destacar que los colegas citados [salvo el Ing. López Gómez], trabajaron directamente en el Campamento de la Brigada, ayudando en la interpretación, y realizando trabajo de campo adicional para resolver dudas o muestrear localidades de las que se requería material suplementario.

## B. Delimitación de áreas geográficas pertinentes a este trabajo, que fueron investigadas por los geólogos de PEMEX-Zona Sur

El trabajo estratigráfico-paleontológico que condujo al reconocimiento y caracterización de las grandes discontinuidades geológicas mesozoicas aquí reportadas, se realizó principalmente en estas áreas (Figura 1, Áreas 1-5): Área 1, Cintalapa-La Ventosa, 1972-1974. Objetivo: Definir las características estratigráficas y cambios de facies del Jurásico-Cretácico Temprano, en el Homoclinal de la Sierra de Chiapas. Área 2, Caímba-Lomas Tristes, 1975. Objetivo: El mismo propósito estratigráfico que el anterior en el frente norte de la Sierra de Chiapas, detallando el comportamiento y cambios de facies del límite Cretácico Terciario. Área 3, Jesús Carranza, Ver., 1976. Objetivo: Mapeo fotogeológico en el Istmo de Tehuantepec desde el borde del Macizo de Chiapas al sur hasta el occidente del Batolito de la Mixtequita al. Área 4, Prospecto Río Playas, Veracruz-Chiapas, 1977. Objetivo: Integrar el mapeo fotogeológico y el control estratigráfico del área al sur de los ríos Playas y Pedregal, hasta la Falla Transcurrente Izquierda Malpaso. Área 5, Lacandona, 1980-1981. Objetivo: El Cretácico-Terciario en las porciones central y oriental de la Sierra de Chiapas.

# **APÉNDICE 2**

## COMENTARIOS SOBRE EL STATUS TAXONÓMICO-NOMENCLATURAL DE LAS UNIDADES IMPLICADAS EN LAS DISCONTINUIDADES GEOLÓGICAS REPORTADAS EN ESTE TRABAJO

Atendiendo el hecho de que la evaluación de cualquier unidad litoestratigráfica [*geologic rock unit* o su equivalente en otros idiomas] formalmente propuesta (o por lo menos publicada y utilizada repetidamente), debe hacerse en función de la normatividad aceptada (y/o disponible) por la comunidad geológica interesada en el tiempo (año) en que se publicó tal unidad. En el caso de las unidades de este tipo, propuestas y/o utilizadas en la descripción geológica de la región llamada Sierra de Chiapas, la normatividad aplicable particular, dependerá del año en que la unidad o unidades en cuestión haya(n) sido publicada(s), según se señala a continuación:

(a) Unidades publicadas antes de 1933: Normatividad propuesta por la Comisión Internacional de Estratigrafía, publicadas en el Congreso Geológico Internacional, Sesiones 1880-1932 [Capellini (1882), CICS (1901)].
(b) *Idem* intervalo 1933-1960: El Ashley Code (Ashley *et al.*, 1933).
(c) *Idem* intervalo 1961-1969: Código Americano de Nomenclatura Estratigráfica (ACSN, 1961).
(d) *Idem* Intervalo 1970-1982: Código Americano de Nomenclatura Estratigráfica, Edición Corregida (ACSN, 1970).
(e) *Idem* Intervalo 1983-2005: North American Stratigraphic Code (NACSN, 1983). Con esto en mente, se evalúan las unidades litoestratigráficas involucradas en las discontinuidades geológicas consideradas, siguiendo el orden en que fueron tratadas.

3.1 Gran Discontinuidad Complejo Macizo de Chiapas (Proterozoico Tardío-Paleozoico Temprano y Medio)– Andesita Pueblo Viejo (Jurásico Temprano).

Complejo Macizo de Chiapas. El término macizo hace referencia a un rasgo topográfico o estructural, particularmente en fajas orogénicas comúnmente está formado por cuerpos rocosos más rígidas que aquellos de los alrededores; tales cuerpos pueden ser basamento cristalino emergido, consolidado durante eventos orogénicos previos, o son plutónicos más jóvenes [cf. Neuendorf et al. (2005)]. En el caso del Macizo de Chiapas, la aplicación de dicho término es satisfactoria en sus implicaciones geomórfica, estructural y tectónica, pero no así en la estratigráfica, ya que no corresponde a ninguna de las clases de unidades geológicas (i.e., cuerpos de roca) reconocidas internacionalmente [e.g. Salvador (1994), NACSN (2005)]. Sin embargo, este es el uso que con más frecuencia ha recibido esta "unidad" [e.g. Sapper (1894), Gutiérrez-Gil (1956), Müllerried (1957), López-Ramos (1979), de la Rosa et al. (1989), CRM (1999), Weber et al. (2004), Pompa-Mera et al. (2008)].

El trinomio Complejo Macizo de Chiapas, utilizado muy poco [e.g. Estrada-Corona et al. (2007), Weber et al. (2008)], satisface parcialmente la condición anterior, haciendo de una entidad estructural/tectónica, una estratigráfica, particularmente una litodémica [NACSN (2005, Art. 31)]; sin embargo, quienes lo han utilizado, no han hecho una propuesta formal, ni satisfecho los requisitos del caso [NACSN (2005, Arts. 31 et seq.)]. Cabe destacar que las unidades litodémicas, al igual que todas las unidades materiales establecidas en la Guía Estratigráfica o en el Código [Salvador (1994) y NACSN (2005) respetivamente], tienen nombres binomiales no trinomiales; tal vez el término Complejo Chiapaneco podría resolver esto. Nosotros no lo proponemos aquí, y utilizamos la expresión Complejo Macizo de Chiapas, por ser este el único disponible que trata a la unidad en un contexto estratigráfico apropiado; pero estamos conscientes de que se trata de una unidad informal.

Como se indicó previamente, se han reportado edades muy diversas para este Complejo; aquí mencionaremos sólo algunas, agrupándolas en Precámbricas, Paleozoicas y Mesozoicas. Entre las primeras se incluyen entre otras: Pantoja-Alor *et al.* [1974, edades tardi-proterozoicas 780-702 Ma], Damon, P. [in Salas (1975), edades tardiproterozoicas: 720 ±10 Ma, y 610 ±10 Ma, 606 ±30 Ma]. Weber *et al.* [2005, 2007], edades proterozoicas grenvillianas: 1.0-1.2 Ga or 1.4-1.5 Ga]. Edades Paleozoicas: Damon, P. [in Salas (1975), edad pérmica: 280 Ma], Schaaf *et al.* [2002, edad tardiproterozoicocámbrica: 507 ± 97 Ma], Steiner [2005, edad pérmica 231 ± 7 Ma]. Edades Mesozoicas: de la Rosa *et al.* [1989, 158 ± 9 Ma], [*idem* CRM (1999)].

Andesita Pueblo Viejo. Sánchez-Montes de Oca (1967) reportó y describió derrames lávicos andesíticos pre-Todos Santos y post-Macizo de Chiapas, designándolos en conjunto Andesita Pueblo Viejo. Subsecuentemente Quezada-Muñetón (1975), Quezada-Muñetón y Meneses-Rocha (1978), y CONCIT (1981, 1982) entre otros, reconocieron y describieron esta unidad en distintas partes del Istmo de Tehuantepec [zona meridional], empero todos los trabajos mencionados son Informes Técnicos inéditos propiedad de PEMEX. De hecho, al presente [2011], no existe publicación alguna donde esta unidad haya sido formalmente propuesta [incluido Meneses-Rocha (1990), que satisfaga algunos requisitos del caso], i.e., donde el(los) autor(es) se atengan y satisfagan lo previsto en la normatividad vigente entonces o ahora [ACSN (1970), NACSN (1983, 2005), secciones referentes a unidades litoestratigráficas], por lo cual a pesar de su amplia utilización y significación geológica, la *Andesita Pueblo Viejo* permanece como una unidad informal.

Por otro lado, también existe cierta discrepancia en las relaciones estratigráficas de la Andesita. La posición mayoritaria (suscrita aquí) es que ésta sobreyace mediante una no concordancia al Complejo Macizo de Chiapas, y subyace de la misma manera a la Formación Todos Santos. La otra posición considera que la Andesita Pueblo Viejo es parte (basal) de la Formación Todos Santos [*cf.* CONCIT, 1981, 1982]. El hecho de que no haya continuidad de afloramientos entre los sitios investigados [por lo menos algunos], podría significar que hay dos o más "*Andesitas Pueblo Viejo*," cada una con sus propias relaciones espaciales. En fin, sólo trabajo adicional multidisciplinario de detalle, podría zanjar la diferencia.

Finalmente, se han obtenido diferentes edades isotópicas de muestras procedentes de la Andesita Pueblo Viejo *s.l.*, entre otras éstas: Quezada-Muñetón [1975, edad kimmeridgiano-tithoniana  $148 \pm 6$  Ma], Rodríguez-Correa [1979, edades aaleniano-hautherivianas entre  $169 \pm 4$  Ma y  $127 \pm 3$  Ma]. Cabe destacar que Godinez-Urban *et al.* [2011] fechan a la Formación Silla (pórfido andesítico en el área de la Finca Custepeques (pocos kilómetros al noroeste de Angel Albino Corzo) con una edad toarciana de  $191 \pm 3$  Ma, y la correlacionan con la Andesita Pueblo Viejo.

3.2. Gran Discordancia Formación Paso Hondo (Pérmico)–Formación Todos Santos (Jurásico Medio).

Formación Paso Hondo. La presencia de cuerpos estratales paleozoicos marinos en el Sureste de Chiapas [Área Chicomuselo-Ciudad Cuauhtemoc], fue reconocida primero por Sapper [1894a, 1899], quien las asignó al Pérmico, e indicó que estaban formadas por calizas muy duras, oscuras, portadoras de una rica fauna, pero no propuso ninguna unidad geológica formal [*sensu* la normatividad y nomenclatura vigentes entonces: Resoluciones del IGC Second Session, Bologna, 1881; Capellini (1882)], para incluirlas. [Cabe destacar que entonces los términos *formación* y *grupo* tenían una significación lito- y cronoestratigráficas combinada, muy diferente de la actual (*cf.* NACSN, 2005)].

Las observaciones de Sapper fueron confirmadas por Böse (1905). Posteriormente, Thompson and Miller [1944] subdividieron el Pérmico en tres Formaciones (*sensu* Ashley *et al.* (1933), a saber y en orden ascendente: Formación Grupera, Formación Vainilla, y Formación Paso Hondo. Estos investigadores estaban más interesados en la fauna fósil, particularmente los fusulínios, por lo cual, los límites físicos entre ellas (graduales más bien que abruptos), tuvieron menos valor en la diferenciación estratigráfica, que el alcance de los taxa fósiles utilizados para distinguirlas. En suma, esos autores cumplieron la normatividad del caso [Ashley *et al.* (1933, Arts. 3-9)], y deben considerarse válidamente descritas.

A pesar de la dificultad mencionada, tales formaciones fueron utilizadas ampliamente para describir el Paleozoico del Sureste Mexicano [*cf.* Maldonado-Koerdell (1953, 1954; por cierto que él llamó a la Formación Paso Hondo como *Formación Paseo Hondo*, error repetido después por Kling), Gutiérrez-Gil (1956), Müllerried (1957), y Kling (1960) entre otros]. En trabajos detallados de PEMEX-Zona Sur, en algunos casos no se le pudo diferenciar, incluyéndoseles entonces en el Sistema Pérmico Indiferenciado [*cf.* Hinojosa (1965)]. Aunque esta postura no ha prevalecido, sí ha puesto de manifiesto la necesidad de redefinir estas unidades utilizando criterios más modernos o precisos [*cf.* NACSN (2005, Art. 17)].

Formación Todos Santos. También fue propuesta por Sapper [1894b, p. 8], para designar a una secuencia clástica continental roja [conglomerado clasto-soportado [*framework type conglomerate o clast-supported*], de composición lítica –metamofitas y plutonitas félsicasareniscas subarkósicas, y limolitas cuarzo-argilíticas], expuesta en los alrededores de la Villa Todos Santos de las Cuchumatanes, Departamento de Huehuetengo, Guatemala occidental. Podría decirse que la propuesta de Sapper, se atuvo en lo general a la normatividad vigente [Resoluciones del IGC, Segunda Sesión, Bolonia, 1881].

Subsecuentemente se ha reconocida esta unidad en Honduras [*cf.* Sapper (1937), Dengo (1973)] y México [*cf.* López-Ramos (1979, Fig. XIV-11)], particularmente en Chiapas y regiones ístmicas de Oaxaca y Veracruz [*cf.* Böse (1905), Gutiérrez-Gil (1956), Müllerried (1957), Vinson (1962), Richards (1963), Sánchez-Montes de Oca (1967, 1969), Zavala (1971), Quezada (1975, 1978, 1992), Blair (1986), Ferrusquía-Villafranca (2002), Sánchez-Montes de Oca y Tarango-Ortíz (2005)]. En Chiapas ocupa una amplia faja en la Depresión Central, y se extiende hasta el Istmo de Tehuantepec. El esfuerzo principal de reconocimiento y descripción, lo desarrolló PEMEX-Zona Sur, cuyos resultados quedaron plasmados en numerosos Informes Técnicos, infortunadamente inéditos.

Dado que el Área Tipo de esta unidad se encuentra en Guatemala, se han propuesto en México Secciones Principales de Referencia, que fungiesen como un sucedáneo formal de Sección Tipo, *e.g.* Cerro Encantado Chis., al sur franco del Poblado Jiquipilas (Richards, 1963), que es hasta ahora la única formalmente propuesta [*cf.* ACSN (1961, Art. 13, Remark (a)]. Por otro lado, lo bien conocida que está en lo general esta unidad [incluyendo su constitución, distribución espacial y relaciones estratigráficas] conducen a considerarla como válidamente descrita, como se señala en el Léxico Estratigráfico de México [SGM, (www.sgm.gob.mx)]. En nuestra opinión, dada la diversidad lítica y espesor considerable de la Formación Todos santos, sería muy conveniente proponer Secciones de Referencia adicionales [*cf.* NACSN (2005, Art. 22, Obs. (b)] donde estuviera mejor expuesta, para ilustrar mejor su diversidad composicional y relaciones particulares.

En el sureste de Chiapas, como se indicó ya, esta unidad subyace discordantemente a la Formación Mal Paso; en otros sitios, se le ubica sobreyaciendo en no concordancia a la Andesita Pueblo Viejo [o sus equivalentes fuera del Istmo]; sin embargo, también se ha documentado su contacto por falla con el Complejo Macizo de Chiapas [área de Ángel Albino Corzo y alrededores, por lo menos desde la Finca Tuxtepeques hasta Francisco y Madero, *cf.* Ferrusquía-Villafranca (2002)], la significación de este hecho no ha sido bien establecida aún, y podría relacionarse al Evento Tectónico Laramídico, aunque parece más probable con el Evento Chiapaneco. En todo caso, esta cuestión merece investigarse más. Finalmente, el problema de la edad de la Formación Todos Santo, ya fue discutido.

3.3. Gran Discontinuidad Batolito de la Mixtequita (Proterozoico Tardío Paleozoico Temprano y Medio)---Formación. Todos Santos (Jurásico Medio).

Complejo Batolito de la Mixteguita. Batolito es un cuerpo plutónico con una extensión superficial de 100 km<sup>2</sup> por lo menos [Neuendorf et al. (2005)], el de la Mixtequita tiene una superficie de ~165 km<sup>2</sup>, está formado por leucogranito, tonalita, así como volúmenes menores de metamorfitas de alto grado [del Proterozoico], y edad general permo-triásica [cf. Múgica (1987), Weber et al. (1998)]; comúnmente se le interpreta como un segmento separado del Complejo Macizo de Chiapas [cf. Quezada-Muñetón (1992)], con la diversidad geocoronológica que ello implica. En todo caso, un batolito no corresponde a ninguna de las clases de unidades estratigráficas internacionalmente reconocidas [e.g. Salvador (1994), NACSN (2005)], por lo cual su utilización aquí, es más que informal, porque el término Complejo Batolito de la Mixtequita ni siguiera se le ha propuesto, y nosotros lo utilizamos simplemente para poder tratarlo como una unidad litodémica informal [cf. NACSN (20205, Art. 31]. Nótese que la mera utilización o mención del trinomio Mixtequita Batholith Complex [e.g. Weber (1998)], no constituye una proposición formal.

Formación Todos Santos: Fue considerada ya.

3.4. Gran Discontinuidad Andesita Pueblo Viejo (Jurásico Temprano Temprano) - Formación Todos Santos

(Jurásico Medio).

Andesita Pueblo Viejo: Fue considerada ya.

Formación Todos Santos: Fue considerada ya.

3.5. Gran Discontinuidad Formación Malpaso (Hauteriviano)–Formación Xochitlán (Campaniano-Maastrichtiano).

Formación Malpaso. Quezada-Muñetón [1977] propuso designar así a una secuencia calcárea densa, margosa asociada a calcilutitas oscuras, portadora de microfauna típicamente hauteriviana, interpretada como depositada en un ambiente alejado de la costa [*offshore deep facies*], que aflora en las cercanías de la Presa Netzahualcoyotl [ahora Presa Malpaso, señalando como Localidad Tipo al Arroyo Marín, donde existe una sección muy bien expuesta. Subsecuentemente, Sánchez-Montes de Oca [1978, p. 77] en su integración geológica de la Sierra de Chiapas, la menciona y señala su posible extensión regional. Dado que la proposición de la Formación Malpaso no se ciñe a la normatividad vigente entonces [ACSN (1970, Arts. 22-24)], ni ha sido formalmente propuesta al presente, se sigue que su *status* taxonómico-nomenclatural es informal.

Formación Xochitlán. Sánchez-Montes de Oca [1969] describe una secuencia de brechas calcáreas, arenisca, micrita, marga, y conglomerado calcilitítico, ubicada en las cercanías de la Presa Malpaso –entonces Presa Netzahualcoyotl-designándola *Formación Méndez Equivalente*, la cual fue ubicada en el Maastrichtiano Inferior por Castro-Mora *et al.* [1975]. Posteriormente -1976 y 1981- Quezada Muñetón reinvestigó el área, concluyendo que dicha secuencia constituye una unidad litoestratigráfica no descrita, lo cual establece formalmente en 1987, ciñéndose a lo previsto en la normatividad vigente [*cf.* NACSN (1983, Arts. 22-24, y 30)], salvo en algunos aspectos [*e.g.* designación del estratotipo de unidad [Art. 8(a)]; esta unidad fue designada Formación Xochitlán. En virtud de lo anteriormente expuesto, se considera que el status taxonómico de esta unidad es formal.

3.6. Gran Discontinuidad Formación Chinameca (Hauteriviano)–Formación Xochitlán (Campaniano-Maastrichtiano).

Formación Chinameca. Quezada-Muñetón [1977] designó así a una secuencia de calizas micríticas densas, de color gris moderadamente oscuro, dispuesta en estratos medianos a gruesos, portadora de microfauna hauteriviana, que aparece expuesta en las inmediaciones de Cerro Pelón, Veracruz, y también en las cercanías de Rancho Echeverría (misma zona), de la misma región. En la integración que hace Sánchez-Montes de Oca sobre la geología de la Sierra de Chiapas (1978), la menciona, e indica su posible extensión regional y significación petrolera. Cabe destacar, que como la proposición de esta unidad no se ciñó a lo establecido en la normatividad vigente entonces [ACSN (1970, Arts. 22-24)], ni ha sido formalmente propuesta desde entonces, su *status* taxonómico-nomenclatural es informal.

Formación Xochitlán: Fue considerada ya.

3.7. Gran Discontinuidad Formación Cantelhá (Albiano Tardío)–Formación Angostura (Campaniano-Maastrichtiano).

Formación Cantelhá. González-Alvarado [1963] propuso subdividir la Formación Sierra Madre, en dos miembros, al inferior lo designó Caliza Cantelhá [una plataforma calcárea de edad albiano-cenomaniana], y al superior lo llamó Caliza Jolpabuchil [secuencia calcárea micrítica gris, de "cuenca" y edad turoniano-santoniana]. Posteriormente Sánchez-Montes de Oca [1969] define el Miembro Cintalapa [una plataforma calcárea de edad turoniano-santoniana sensu Castro-Mora et al. (1975)] de esta misma formación; subsecuentemente, este mismo autor la eleva a rango de grupo [Sánchez-Montes de Oca (1978)], constituido por las Formaciones Cantelhá, Jolpabuchil y Cintalapa. Cabe destacar que ninguna de estas propuestas, se ciñó a lo establecido en la normatividad vigente [ACSN (1961, Arts. 4-16), (1970, Arts. 4-16)], por ello, en general no se aceptaron fuera del ambiente profesional petrolero [cf. López-Ramos, 1974, 1979].

Finalmente, Quezada-Muñetón [1987] subsana esta deficiencia en lo concerniente al Grupo Sierra Madre y a las Formaciones Cantelhá y Jolpabuchil, ateniéndose a lo establecido en la normatividad vigente [*cf*. NACSN (1983, Arts. 22-24, y 30], aunque quedaría abierta a cuestionamiento, la satisfacción de algunos requisitos [*e.g.* demostración de que obedece a un propósito [Art. 4(a), designación de estratotipo de unidad o de sección tipo (Art. 8)]. Sin embargo, como en lo general se satisfacen los requisitos del caso [implícita o explícitamente], se consideramos que esta unidad tiene un *status* formal, y diferimos de la evaluación presentada para esta formación en el Léxico Estratigráfico de México [www.sgm.gob.mx].

Formación Angostura. Sánchez-Montes de Oca [1969a-b] propuso el término para designar una secuencia calcárea -de plataforma- que aflora en las cercanías de la Presa Angostura [sita sobre el Cauce del Río Grijalva en la Depresión Central, Chiapas]. Dicha propuesta no se ajusta a la normatividad aceptada [ACSN (1961, Arts. 4-7)], especialmente en esto: (a) Medio de publicación, un reporte privado, restringido e inédito. (b) No se describe la Sección Tipo. (c) Dicha sección está cubierta por la Presa de la angostura, y convendría proponer una Sección de Referencia. (d) Discriminación cartográfica insatisfactoria [en un mapa escala ~1:805,000. (e) Descripción insuficiente. Posteriormente, Quezada-Muñetón (1987) subsana en lo general estas deficiencias, y describe esta formación de acuerdo con la normatividad vigente [NACSN (1983, Arts. 22-27)], salvo en algunos aspectos del mismo [e.g. Art. 3(i), explicitar "la intención designar ... una unidad formal")]. En nuestra opinión, lo argumentado permite considerar que la Formación Angostura tiene un status taxonómico-nomenclatural formal.

# PALEOPARÁSITOS DEL HOMBRE

Silvia Elizabeth Rivera-Olmos<sup>1</sup>, Adela Luisa Ruiz-Hernández<sup>2</sup>

# RESUMEN

El sistema parásito – hospedero – ambiente es dinámico y tiene varios puntos de equilibrio. Esto hace difícil de trazar los enlaces entre beneficio y daño, de tal manera que las definiciones de comensalismo, mutualismo y simbiosis indican que pueden ser poco perjudiciales. El mismo concepto de parasitismo puede incluir esos términos.

La vida pudo emerger como consecuencia del parasitismo a nivel molecular e intracelular al generarse eventos evolutivos que permitieron la diversificación de las especies.

Los estudios sobre el origen y evolución del parasitismo tienen nuevas perspectivas con el desarrollo de la paleoparasitología molecular encaminada a explicar los mecanismos coevolutivos hospedero – parásito a través de los estudios retrospectivos del genoma.

Un estudio ecológico y evolutivo del parasitismo se presenta en este trabajo.

 $Palabras \ clave: Comensalismo-Evolución-Genoma-Hospedero-Mutualismo-Paleoparasitología-Parasitismo-Simbiosis.$ 

## ABSTRACT

The parasite – host – environment system is dinamic with several points of equilibrium. This makes it difficult to trace the traceholds between benefit and damage, and therefore, the definitions of commensalism, mutualism and symbiosis become worthless. The same concept of parasitism may encompass commensalism, mutualism and symbiosis.

Life emerged as a consequence of parasitism at the molecular level, an intracellular parasitism created evolutive events that allowed species to diversify.

Studies of the origin and evolution of parasitism have new perspectives with the development of molecular paleoparasitology that points to host-parasite coevolutive mechanisms through genome retrospective studies.

An ecological and evolutive approach to the study of parasitism is presented here.

Key words: Commensalism - Evolution - Genome - Host - Mutualism - Paleoparasitology - Parasitism - Symbiosis.

## INTRODUCCIÓN

Entre los diversos estudios paleobiológicos, Rivera *et al.* (2011), destacan los que se relacionan con las asociaciones que existían entre organismos de distintas especies desde hace mas de 500 millones de años y que sin embargo son muy semejantes a las asociaciones bióticas de organismos recientes como simbiosis, mutualismo, comensalismo y parasitismo.

El estado actual de conocimientos en Paleoparasitología según los estudios de Hingen (1970) indica que en la Era Paleozoica ciertos organismos evolucionaron hacia un tipo

1. Facultad de Ciencias y Facultad de Ingeniería, UNAM, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: silriver90@hotmail.com

2. Facultad de Ingeniería, UNAM, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F. Email: pazmar@servidor.unam.mx de vida simbiótica la cual finalmente se transformó en una forma atenuada de parasitismo y mas adelante en un verdadero parasitismo hasta el punto de poner en peligro la vida de otro ser, como lo muestran los fósiles de Foronídeos localizados sobre corales tabulados que aparentemente corresponderían a un tipo de simbiosis, o el ejemplo del gasterópodo Capúlido que se encontró en la abertura anal de un Crinoide del Carbonífero y que existiendo hoy en día tal relación, se interpreta tal situación como un caso de comensalismo en el que el gasterópodo es coprófago; también del Carbonífero se tiene la evidencia de un coleóptero en cuyos músculos conservados en ámbar, se encontraron nemátodos que muy probablemente parasitaban al insecto.

Martins-Neto (2003) menciona que los dinosaurios antes que los homínidos pudieron ser reservorios del parásito *Plasmodium* causante del paludismo.

Finalmente respecto a la Era Conozoica, los estudios realizados por Jouy – Avantin *et al.* (1999) en sedimentos



Figura 1. Reconstrucción de localidad Cretácica. Tomado de Martins-Neto, 2003.

y coprolitos, refieren la presencia de un tremátodo del género *Dicrocoelium*.

#### **METODOLOGIA**

En las diversas ramas de la Paleontología, es común aplicar durante las investigaciones el principio conocido como Actualismo Biológico en el cual se establece que los organismos fosilizados se regían por las mismas leyes biológicas que los organismos actuales; esto se puede corroborar con infinidad de ejemplos entre los cuales se incluirían los correspondientes a paleoparásitos.

Los estudios paleoparasitológicos se fundamentan en el análisis de sedimentos, huesos, tejidos momificados y coprolitos, en éstos además de las evidencias de parásitos se puede conocer la dieta que en cada organismo prevalecía, en el caso de los coprolitos humanos, es posible además, identificar las plantas que se empleaban como medicina para las parasitosis ya que en los fitolitos que incluyen granos de polen silicificados se pueden reconocer las plantas utilizadas en la farmacopea de épocas pretéritas.

Existe una técnica para rehidratar las muestras que fue propuesta por Samuels (1965) y que consiste en sumergir las estructuras litificadas en una solución de fosfato trisódico al 0.5% y glicerina hasta que se rehidratan, Reinhard *et al.* (1986) experimentaron con sedimentos, utilizando técnicas en las que los sumergían en agua y luego al centrifugarlos las estructuras más ligeras como quistes y huevecillos flotaban.

Posteriormente se procede a una observación microscópica que permitirá hacer en detalle la identificación del tipo de parásito.

Los ectoparásitos y organismos vectores encontrados en las muestras se conservan en etanol al 70% y en refrigeración.

Recientemente, Dittmar *et al.* (2003) implementaron una técnica con la que se puede estudiar el ADN del parásito y del hospedero, pudiendo elaborarse a través del genoma un árbol evolutivo.

Para este trabajo en particular, se reunió información sobre paleoparásitos del hombre haciendo una amplia revisión procedente de revistas científicas y de divulgación

### **RESULTADOS**

Los tábanos que son insectos hematófagos, actualmente conocidos como transmisores de tripanosomas y filarias, de acuerdo con Martins-Neto (2003) dejaron evidencias de fósiles en el Cretácico cuando la evolución de las plantas con flores marcó la tendencia evolutiva en los insectos machos para alimentarse con ellas y en el caso de las hembras para desarrollar la hematofagia. En el trabajo de este autor,



Figura 2. Momia con desfiguraciones por leishmaniasis. Tomado de Martinson *et. al.* 2003.

se ilustra la reconstrucción de una localidad cretácica en la que se puede apreciar una fauna constituida por aves, pterosaurios y otros reptiles además de insectos voladores tal vez los tábanos ya mencionados o anofelinos transmisores del paludismo. En este panorama se puede concluir que la alimentación a base de sangre, tenía como fuente nutricional a los animales poiquilotermos y homeotermos. (Fig. 1). Los estudios de homínidos ancestrales como australopitecos y otros primates según refiere Finkel (2007) indican que pudieron haber padecido paludismo o malaria ya que desde épocas anteriores la hematofagia en insectos ya se manifestaba, y por otro lado, el análisis de los huesos da como resultado en recientes investigaciones hechas a momias que, como consecuencia del paludismo se manifestó una necrosis avascular ósea conocida como enfermedad de Kohler y que está asociada a la anemia propia de la malaria.

En relación a otra paleoparasitosis causada por el protozoario *Leishmania*, Martinson *et al.* (2003) describen lesiones mucocutáneas y desfiguraciones óseas en momias debidas a la leishmaniasis o "úlcera de los chicleros", enfermedad que afecta al hombre y a los cánidos y que siendo transmitida por insectos conocidos como jejenes, puede también tener como reservorios a algunos roedores. (Fig. 2).

En el trabajo de Azar y Nel (2003) los jejenes o "moscas de arena" que pertenecen al grupo de los flebotomos, se conservaron en muy buenas condiciones incluidos en ámbar de tal manera que se logró establecer un estudio filogenético respecto a ojos, mandíbulas y palpos en ejemplares cretácicos de Líbano y Canadá comparados con insectos recientes. (Fig. 3).

Los individuos que padecen tripanosomiasis o enfermedad de Chagas, causada por el protozoario *Trypanosoma cruzi*, pasan por varias etapas, la crónica se caracteriza por cardiopatías y megacolon; Reinhard *et al.* (2003) estudiaron algunas momias del Valle Río Grande (Río Bravo) al norte de los estados de Chihuahua y Coahuila y al sur del estado de Texas, observando la condición de megacolon mencionada además de "pellets" fecales muy grandes que llenaban la cavidad pélvica. (Fig. 4).



Figura 3. Filogenia de los flebótomos respecto a ojos, mandíbulas y palpos. Tomado de Azar y Nel, 2003.



Figura 4. Megacolon afectado por el mal de Chagas. Tomado de Reinhard et. al. 2003.



Figura 5. Huevecillo de Dicrocoelium de hace 8000 años. Tomado de Loreille y Bouchet, 2003.



Figura 6. Desarrollo de ascariasis en humanos por ingesta de carne de cerdo infectada con huevecillos de Ascaris. Modificado de Loreille y Bouchet, 2003.

Por lo que se refiere a paleoparasitosis causadas por helmintos, se tienen varios estudios entre los que destacan el de Loreille y Bouchet (2003) quienes describen a Dicrocoelium, un platelminto parásito que fue común en las hienas y osos de las cavernas de hace 550,000 años según lo indican los coprolitos; el mismo tipo de helminto se encontró en sedimentos y coprolitos de animales domésticos (cánidos) y humanos de hace 8000 años, un hallazgo realizado en los Montes Jura en Francia. (Fig. 5).

Respecto a Ascaris lumbricoides, nemátodo parásito que actualmente infecta el tracto digestivo de 1.4 billones de personas en el mundo, su especie "hermana" Ascaris suum infecta a un sin número de cerdos salvajes y domesticados; Loreille y Bouchet (2003) hicieron un estudio tratando de determinar la evolución de la ascariasis en humanos y cerdos. En ese trabajo observaron pinturas rupestres de cuevas y rocas en la parte central de Europa en las cuales se representaron eventos de cacería del cerdo salvaje fechados con una antigüedad de 25,000 años; considerando que la domesticación del cerdo ocurrió hace aproximadamente 9000 años y que los huevecillos de Ascaris mas antiguos datan de hace 30,000 años según el trabajo citado y en el cual se menciona que fueron recolectados en una cueva de Francia (en la cual además de pinturas de cerdos, habían otras de osos cavernarios) se concluyó que los hospederos ancestrales de Ascaris fueron los cerdos salvajes y que subsecuente domesticación de esos animales a demás de la ingesta de su carne cruda o mal cocida, fue la causa del desarrollo de ascariasis en los humanos. (Fig. 6).

# DISCUSION

El parasitismo emergió como una consecuencia del desarrollo de los simbiontes y/o comensales a nivel intracelular y molecular, propiciando eventos evolutivos que permitieron la diversificación de las especies. El estudio del origen y la evolución del parasitismo tienen nuevas perspectivas con el desarrollo de la Paleoparasitología molecular que al conocer los genomas de parásitos y hospederos podrá precisar mecanismos de coevolución entre ambos.

#### CONCLUSIONES

Las condiciones de hacinamiento en las que vivían las homínidos ancestrales en las cuevas, los hábitos alimenticios (geofagia, consumo de alimentos crudos, etc.) así como la convivencia con diversos animales, favoreció el desarrollo de diversos parasitosis.

Los parásitos tisulares que padecían los homínidos primitivos, asentados en selvas tropicales, se deben a que estaban expuestos entre otros riesgos a la picadura de insectos transmisores de parásitos.

En México la información relacionada con la Paleoparasitología es escasa

### AGRADECIMIENTO

A la Dra. Blanca E. Buitrón Sánchez del Instituto de Geología, UNAM por la revisión y comentarios que mejoraron el trabajo.

#### **BIBLIOGRAFIA**

- Azar D., Nela, 2003. Fossil Psychodoid Flies and their relation to parasitic diseases. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* Vol. 98 (Suppl. 1) 35-37.
- Bouchet F., Araújo A., Harter S., Mirnada-Chaves S., Nascimiento-Duarte A., Monnier J.I., Ferreira L.F., 2003. Toxocara Canis (Werner, 1782) Eggs in the Pleistocene Site of Menez-Dregan, France (300,000-500,000 Years Before Presente). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* Vol. 98 (Suppl. 1) 137-139.
- Dittmar K., Mamat U., Whiting M., Goldmannt, Reinhard K., Guille S., 2003. Techniques of DNA studies on Prehispanic Ectoparasites from animal mummies of the Chiribaya Culture, Southern Peru. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* Vol. 98 (Suppl. 1) 53-58.
- Finkel M., 2007. Malaria, caos en la sangre. *National Geographic* en Español Vol. 21, Núm. 1: 2-40.
- Hingen O., 1970. La enfermedad en el mas remoto pasado *Imagen Roche* Núm. 27: 6-12.
- Jouy Avantin F., Combes C., Lumley H., Mikorsky J.C., Mone H., 1999. Helminth eggs in animal coprolites from Middle Pleistocene site in Europe. J. Parasitol. 85: 376-379.
- Loreille O., Bouchet F., 2003. Evolution of Ascariasis in Human and Pigs. A multidisciplinary approach. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 98 (Suppl. 1) 39-46.
- Martins Neto R.G., 2003. The fossil Tabanids (Diptera-Tabanidae): When They began to appreciate warm blood and

when they began to transmit diseases? *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 98 (Suppl. 1). 29-34.

- Martinson E., Reinhard K.J., Buikstra J.E., Ditmar de la Cruz K., 2003, Pathoecology of Chiribaya Parasitism, *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 98 (Suppl. 1) 195-205.
- Reinhard K.J., 1985, Parasitism at Antelope House, Pueblo and Village in Canyon de Chelly, *Arizona, Arizona State University Anthropological Research Paper*. No. 34: 220-229.
- Reinhard K.J., Fink T.M., Skiles J., 2003, Case of Megacolon in Rio Grande Valley as a possible case of Chagas Disease, *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 98 (Suppl. 1) 165-172.
- Rivera S.E., Reyes J.R., Ruiz A.L., 2011. Paleopatología parasitaria: ejemplos en el registro fósil. Libro de Resúmenes: XII Congreso Nacional de Paleontología. 118.
- Samuels R., 1965. Parasitological Study of Long dried fecal samples. *Mem. Soc. Amer. Archaeol.* 19: 175-179.

# DISTRIBUCIÓN Y AMBIENTES DE LAS GIMNOSPERMAS FÓSILES DEL TERRENO MIXTECO

María Patricia Velasco de León<sup>1</sup>, Erika Ortiz-Martínez<sup>2</sup>, Alicia Silva-Pineda<sup>3</sup> y Diego Enrique Lozano-Carmona<sup>4</sup>

## 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 Brongiart, 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 Brongiart, *Elatocladus* (?) Halle and and *Podozamites* (Braun). It is reported for the first time the presence of ginkgos for the Jurassic Period in Mexico, confirmingings 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 he 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 Geolo-gía, 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 árboreos (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 gigantopteridales, 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 microbennettitales 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- Mienbro inferior F. Otlaltepec; 7- TzCh, 8- TzA, 9- TzP, 10- TzBA y TzBB, F. Tecomazuchitl; 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 MacElwin (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 9.5º 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

				PALEOLATITUI	DES	
GÉNEROS	VALORES	27.7°	32.2°	52.9°	7 <b>4.8</b> °	77.9°
Raphaelia	100				*	*
Lycopodites	91					*
Phoenicopsis	89			*	*	*
Cekanovskia	87				*	
Desmyophyllum	85			*		
Pityophyllum	84			*		
Sphenobaiera	81					*
Ginkgo	78			*	*	
Taxocladus	78					
Baiera	78			*	*	*
Hausmannia	77					
Pseudotoriellia	76				*	*
Equisetites	76	*	*	*	*	
Podozamites	72			*		
Coniopteris	72	*	*			*
Cladophlebis	70			*	*	*
Anomozaites	64				*	
Ctenis	60					
Elatides	57	*			*	*
Nilssonia	55				*	
Elatocladus	52					*
Todites	52		*	*		
Sphenopteris	51					*
Taeniopteris	50		*			
Pterophyllum	45			*	*	
Pagiophyllum	28	*	*			
Sagenopteris	21		*			
Pachypteris	17		*			
Ptilophyluum	13	*		*		
Breachyphyllum	9					
Otozamites	9		*	*		
Zamites	0	*	*			
		Microcicada	Microconífera	Macrocicada	Macroconífera	Ginkofita

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

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 cícadas 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; Burckhart, 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 glosopteroideas de Oaxaca. Silva-Pineda en 1969 estudia la región de Tecomatlán 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 Gónzales-Gallardo registran tres especies para el área de Cualac y en 1990 reportan las

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

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

Tabla 3. Clasificación de litofacies modificada de Miall 1997.

plantas jurásicas de Chalcatongo y San Andrés Yutatio. 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 Tecomazuchil; y en 2010 Grimaldo estudia la secuencia estratigráfica de la Formación Tecomazuchil 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 Tecomazuchil 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.

Especies	Conglomerado Cualac	Rosario	Otlaltepec	Tecomazuchil
Nilssonia pterophylloides				S
Pseudoctenis sp				R
Pseudoctenis lanei		Silva (1988)		
Taeniopteris oaxacensis		Person (1976)		
Taenioperis orovillensis				S
Anomozamites sp cf angustifolium		Person (1976)		
Anomozamites triangularis		R		
Anomozamites sp cf intermedium				
Anomozamites sp		Person y Delevoryas (1982)		R
Otozamites hespera	C, Silva (1988)	C, Person y Delevoryas (1982) y Wieland (1914-1916)	С	A, Silva (1969)
Otozamites mandelslohi	R	Wieland (1914-1916)	R	
Otozamites obtusus	Е			Silva (1969)
Otozamites sp cf cardiopteris	R			
Otozamites 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 1).

\_\_\_\_

Person y Delevoryas Person y Delevoryas Person y Delevoryas Tecomazuchil F, Silva (1978) (1982)1982) (1982)Ľ ∢ Otlaltepec  $\simeq$ К  $\odot$ R R E)  $\bigcirc$ Wieland (1914-1916) Wieland (1914-1916) Wieland (1914-1916) Wieland (1914-1916) R, Wieland (1914-A, Wieland (1914-Rosario 1916) 1916) Conglomerado A Silva (1988) Cualac L) [T] ſт Williamsonia netzahualcoyotlii Williamsonia huitzilopochtlii Williamsonia cuauhtemoci Williamsonia oligosperma Williamsonia oaxacensis Weltrichia microdigitata Weltrichia mixtequensis Especies Williamsonia tlazeoltolt Williamsonia nathorstii Williamsonia diquiyui Weltrichia ayuquilana Brachyphyllum sp2 Brachyphyllum sp3 Brachyphyllum sp1 Williamsonia sp

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
Weltrichia ayuquilana				Person y Delevoryas (1982)
Weltrichia microdigitata		Wieland (1914-1916)		
Weltrichia mixtequensis				Ч
Williamsonia cuauhtemoci		Wieland (1914-1916)		
Williamsonia diquiyui				Person y Delevoryas (1982)
Williamsonia huitzilopochtlii	F	Wieland (1914-1916)	R	
Williamsonia nathorstii	Е	R, Wieland (1914- 1916)		
Williamsonia netzahualcoyotlii	С	A, Wieland (1914- 1916)	R	F, Silva (1978)
Williamsonia oligosperma				Person y Delevoryas (1982)
Williamsonia oaxacensis				R
Williamsonia sp	Щ		R	Е
Williamsonia tlazeoltolt		Wieland (1914-1916)	Е	
Brachyphyllum sp1	A Silva (1988)		R	A
Brachyphyllum sp2			С	
Brachyphyllum sp3			С	
Elatoclauds sp				

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).

\_\_\_\_

66%A M2 55%.P N2 M1 54Ch; Tec M1 Tecomazuchil Silva (1969) 48%ц 34 14 К Ĺт Otlaltepec M1 45% 22 22 R ĸ LT) К Person y Delevoryas Wieland (1914-1916) Person y Delevoryas Person y Delevoryas Rosario M1 66% 1982) 1982) 1982) 28 2 R 4 A N2 88%;B M1 25% Conglomerado Cualac 28 23 ĸ C LT) Sphenobaiera sp cf. argentinae Jinkgodium sp cf nathorstii Podozamites sp cf kidstoni Sagenopteris goepertiana rigonocarpus oxacensis Especies Veoggeratiopsis hislopii Especies registros FES Cycadolepis mexicana Perezlaria oaxacensis Ginkgodium sp 2 Mexiglossa varia Sphenobaiera sp Area foliar (%) Sagenpteris sp **Otal** especies Jingkgoites elourdea Baiera sp

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).

Velasco de León, *et al*.

## **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 fierro 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(¿)- Aaleniano (Morán-Zenteno *et al.* 1993; Pliennsbachiano, 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  $17^{\circ}36'12.9''N$  y  $97^{\circ}51'37.1''W$ , y la localidad RA en las coordenadas  $17^{\circ}35'7.9''N$ ,  $97^{\circ}51'38.8''W$ . 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 Otlatepec 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 Cycadeodidales, 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 Tecomatlán 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 Tecomazuchil, 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 rió 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 Ñumí, 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 Cycadeoydales, 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 netzahualcoyotlli 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 netzahualcovotlii (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, va 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) cono incomplen 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, Tecomazuchil (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 Tecomazuchil 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 Otlatepec 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 Tecomazuchil es extensa, pues cubre desde Tecomatlán 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 Sse observan los segmentos de incisión media; B) *Podozamites* sp; C y D) *Weltrichia mixtequenis*, 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. mixtequenis* 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 Gingodium 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 eiemplares. 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 especeis 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 Tecomazuchitl 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 Olinalá-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, Glosssopterid leaves from the Middle Jurassic of Oaxaca, Mexico 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 cycadoids: 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 Beitägezur geologie und Paläontologiepaläontologie der Republik Mexiko, pt.2: Schweizerbart'sche Verl., Stuggart.
- 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, Geolopgia del Noroestede Guerrero: Asociación Mexicana de Geólogos Petróleros, 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, Bogota, 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 Jíménez 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 palinoestratigrafico 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 extiction 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 Ñumí, 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 Resumenes, 70pp.
- Luna–Reyes, M., Llorente-Bousquets, J., Martínez, L., Vargas-Fernández, I., 2010, Composición faunística y fenología de las mariposas (Rophalocera. Papilionidae) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México: Revista mexicana de la biodiversidad, 81, 315-342.
- Maldonado-Koerdell, M., 1948, Notas sobre las plantas fósiles del Rético de Ayuquila (Huajuapan 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 Angertina: 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. Buffl er, 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. Moscu. Chapment 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: Princenton, N Jersey, Princenton 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 Tecomatlán, 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 (Conipherophyta) 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 Yutatio 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 libreto 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 Tecomazúchil, 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, I-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 Palvnology, 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 Tecomazuchil 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 (Giinkgoales) from the Lower Jurasic 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 tafoflora 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.