

El género *Williamsoniella* (Thomas) y flora asociada de la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio) Oaxaca, México

Miguel Angel Flores Barragan^{a,*}, María Patricia Velasco de León^a, Marcos Germán Corro Ortiz^b

^a FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Guelatao 66 Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa. CDMX, México, C.P. 09230.

^b Instituto de minería, Universidad Tecnológica de la Mixteca. Carretera a Acatlima Km. 2.5 Huajuapán de León, Oaxaca, México, C.P. 69000.

* 08.mike.angel@gmail.com

Resumen

En este trabajo, se registra la presencia de elementos paleoflorísticos y litológicos de la localidad Cañada Alejandro. Esta Cañada pertenece a la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas, expuesta en los alrededores del poblado de la Heroica Ciudad de Tlaxiaco, Oaxaca. Los ejemplares se recolectaron en una secuencia intercalada de lutita arenosa y lutita. Resalta el órgano reproductor de naturaleza bisexual *Williamsoniella*. Se define a este género como una estructura inmadura y no ha sido reportado con anterioridad en México. También se determinaron un total de seis órdenes: Cycadales, Filicales, Equisetales, Ginkgoales, Pinales y Cycadeoidales. Éste último es el orden mejor representado con nueve géneros, los más abundantes son: *Zamites* y *Otozamites*. Dentro de este último se da a conocer otro nuevo registro para México: *Otozamites gramineus*. El ambiente donde se desarrolló esta flora correspondió a una zona de depósito de baja energía de tipo deltaico. La paleoflora de Cañada Alejandro es una asociación muy diferente a las registrada hasta ahora para el Jurásico de México, compuesta por elementos relictos, especies endémicas y de amplia distribución como es el caso de *Williamsoniella* sp. y *Otozamites gramineus*.

Palabras clave: Cycadeoidales, estructura reproductora, *Otozamites*, *Zamites*.

Abstract

The presence of paleofloristic and litological elements is reported from the Cañada Alejandro area in the Undifferentiated Zorrillo-Taberna Formation, located around the heroic town of Tlaxiaco, Oaxaca. The samples were recollected on an intercalated sequence of sandy lutite and lutite. An example of a sample is *Williamsoniella*, bisexual in nature and with a very prominent reproductive organ. This sample has not been previously reported in Mexico. The reproductive organ is very prominent and of a bisexual nature *Williamsoniella*. This genus is considered premature. At the same location, 6 orders were determined: Cycadales, Filicales, Equisetales, Ginkgoales, Pinales and Cycadeoidales. The last is the most representative, with 9 genera, the most abundant being *Zamites* and *Otozamites*, in which a new record for Mexico is recognized, *Otozamites gramineus*. The environment where this flora developed corresponded to a deposit with low deltaic energy. The paleoflora from Cañada Alejandro is of a very different association than the ones registered so far for the Jurassic of Mexico, formed by relictus elements, endemic species and species with a wider distribution such as *Williamsoniella* sp. and *Otozamites gramineus*.

Keywords: Cycadeoidales, reproductive structure, *Otozamites*, *Zamites*.

1. Introducción

La investigación sobre plantas jurásicas en México inició a principios del siglo pasado con Wieland (1914), quien estudió la flora de la Mixteca Alta, sin embargo la mayoría de sus identificaciones carecen de una descripción formal, por lo anterior, en la revisión de Person y Delevoryas (1982) de este material sólo validaron una parte de éstas; posteriormente Silva-Pineda (1984) tipifica estos fósiles y reduce el número de especies propuestas por Wieland (56) a poco menos de la mitad (23).

Lozano-Carmona (2012); Lozano-Carmona y Velasco de León (2016) realizaron un trabajo taxonómico y tafonómico sobre la flora de la localidad de Río Ñumi, perteneciente a la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciada. Una nueva localidad perteneciente a esta formación es dada a conocer en esta investigación y se le denomina Cañada Alejandro. En donde se recolectaron algunas estructuras reproductoras con un alto grado de preservación, la mayoría corresponde al orden de las Cycadeoidales las cuales siempre se han considerado de naturaleza compleja dada su morfología comparada con otros grupos actuales de gimnospermas, y han sido asociadas al origen de las angiospermas (Rothwell et al., 2009).

El registro de estructuras reproductoras bisexuales en gimnospermas es inexistente fuera del orden de las Cycadeoidales. El primer registro de este tipo corresponde a *Williamsoniella* Thomas, la cual se ha descrito para el Jurásico de Yorkshire (Thomas, 1915); otro tipo corresponde a *Amarjolia dactylota* (Bose, Banerji y Pal) del Jurásico de la India (Bose et al., 1983); por último en 2010, a partir de las especies *Cycadolepis wettsteinii*, Kräusel, *Haitingeria krasseri* (Schuster) y *Bennetticarpus wettsteinii* (Krasser) Pott et al., (2010) describen una estructura bisexual para el Triásico de Austria. Por lo cual, en este trabajo se analiza una estructura de naturaleza bisexual perteneciente género *Williamsoniella*, además de los componentes florísticos que la acompañan.

2. Zona de estudio

La localidad estudiada se ubica dentro del municipio de Tlaxiaco, en las coordenadas 17°26'60" y 97°44'22"; en esta zona se presenta una secuencia heterogénea de arenisca, lutita y carbón. La Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas es propuesta por Carrasco-Ramírez (1981), la cual aflora muy cerca de la rivera del Río Ñumi y se hace extensivo a los cuerpos litológicos y estratigráficamente similares que se encuentran fuera de esta zona (Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011). Con base en el alcance estratigráfico de los fósiles se relaciona con el intervalo Bajociano-Batoniano (Carrasco-Ramírez, 1981).

3. Metodología

Se realizaron cinco salidas de campo a la localidad Cañada Alejandro (Figura 1), donde se llevó cabo la recolecta del material fósil, se tomaron datos litológicos del lugar, y se colectaron muestras de roca para su posterior análisis en láminas delgadas con el microscopio petrográfico. Los especímenes fueron examinados y fotografiados con un microscopio estereoscópico Nikon SMZ. Las macrofotos digitales fueron tomadas con una cámara Sony HD. Los ajustes de brillo y contraste fueron hechos con Adobe Photoshop CS4 versión portable. Para la determinación de los especímenes se emplearon caracteres diagnósticos de los fósiles, como son el tipo y densidad de venación, forma de base y ápice, así como tamaños de hojas y pinnulas, fotos de los tipos y bibliografía especializada (Wieland, 1914; Silva-Pineda, 1969, 1978, 1984; Person y Delevoryas, 1982, entre otros).

La paleoflora estudiada corresponde a improntas, depositadas en la Colección Paleontológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, bajo las siglas CFZ Ca y el número de ejemplar.

4. Marco geológico

Un par de pliegues anticlinales afloran en la localidad, la parte superior de la secuencia está compuesta de arenisca de grano medio a grueso de color pardo claro al intemperismo y pardo oscuro en superficie fresca, en estratos paralelos y continuos de hasta 50 cm de espesor; siguiendo la clasificación de Pettijohn et al., (1973) corresponde a una grauvaca lítica, donde se observan grietas de desecación provocadas por la ausencia de agua en suelos arcillosos; se registraron pliegues en Chevron y marcas de deslizamiento. En los estratos inferiores se tiene una secuencia intercalada de lutita arenosa y lutita de color pardo al intemperismo y gris oscuro en superficie fresca, en estratos irregulares y continuos de espesores de 20 cm, que se adelgazan hasta 10 cm, con un alto porcentaje de matriz arcillosa, con clastos finos a muy finos sub-angulosos de cuarzo. La litología existente favoreció el proceso de fosilización en esta zona y es donde se recolectaron las impresiones, cuyo número es elevado y casi no se encuentra material sedimentario entre ellas; las hojas no presentan orientación y la gran mayoría se hallan fragmentadas en sus bases y ápices. Subyaciendo a esta secuencia se tiene un horizonte de carbón de unos 3 m. Toda la secuencia de rocas aquí descrita pertenece a la Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciada.

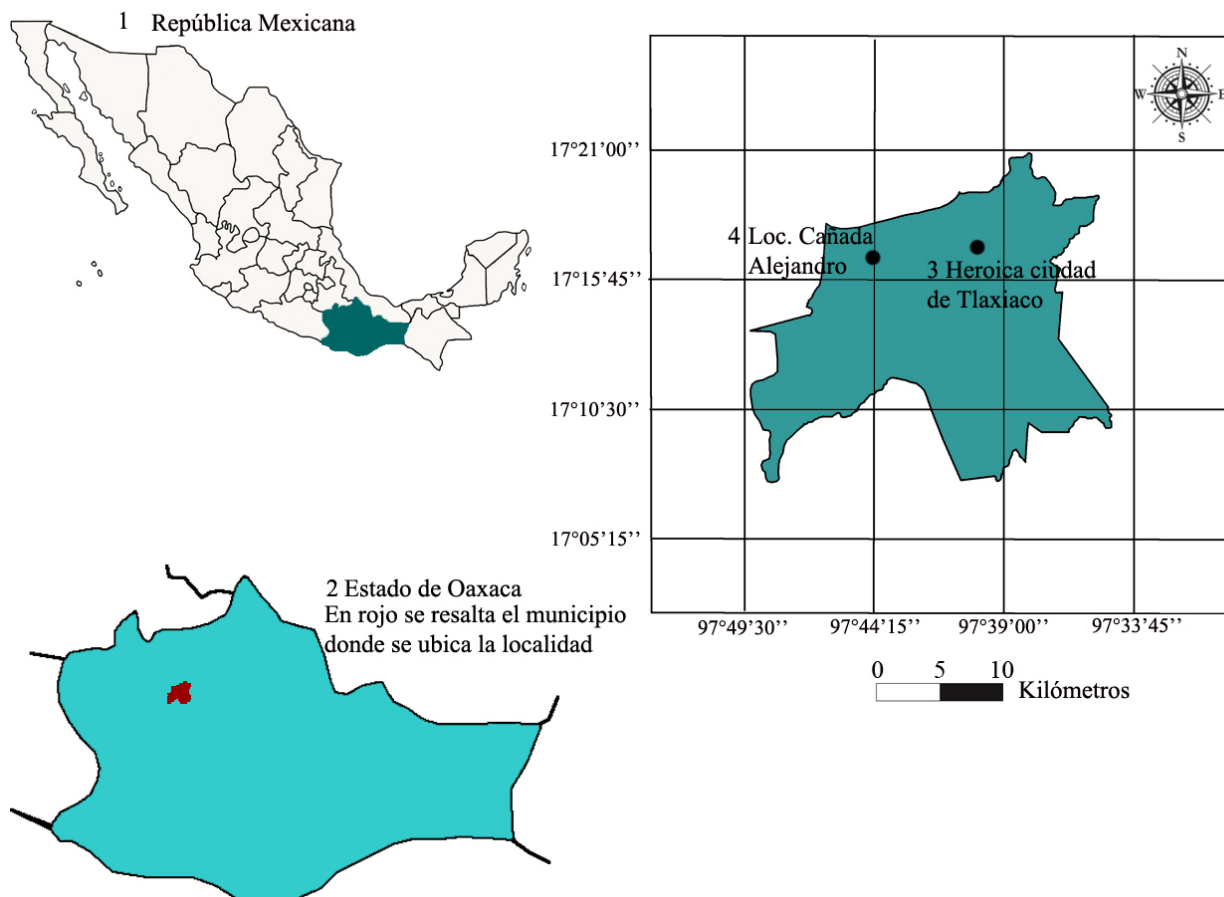


Figura 1. Mapa de ubicación de la localidad Cañada Alejandro, estado de Oaxaca, al sur de la república mexicana.

5. Paleontología Sistemática

Familia WILLIAMSONIACEAE (Carruthers) Nathorst, 1909

Género *Williamsoniella* Thomas, 1915

Williamsoniella sp.
(Figura 2 a – b)

Material estudiado: CFZ Ca-305.

Ocurrencia: Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciadas, Localidad Cañada Alejandro.

Descripción: estructura reproductora que llega a medir 3 cm de largo y 1.8 cm de ancho, el pedúnculo mide 1.3 cm de largo, 0.2 cm de ancho en la parte basal, en la parte apical se ensancha hasta los 0.4 cm, su superficie es estriada. El ejemplar consta de seis hojas carpelares unidas a tres diferentes alturas del pedúnculo, las hojas inferiores más cortas con un largo máximo de 0.8 cm, el siguiente par 1.12 cm de largo, el último par está muy cerca al microsporofilo cubriéndolo casi completamente y mide 1.2 cm de largo con 0.1 cm de ancho; hacia el centro de la estructura se observan del lado izquierdo cuatro microsporofilos ligeramente

deformados, estos miden 0.2 cm de largo y un ancho que varía de los 0.02 cm a 0.03 cm, no se observan sinangios (Figura 2b). Hacia el centro se logra observar el receptáculo que mide 1.1 cm de largo y un ancho máximo de 0.8 cm; la parte del macrosporofilo no se observa en el ejemplar, sin embargo queda el espacio que debió ocupar alguna vez, por lo cual se puede dilucidar la naturaleza bisexual de la estructura.

Observaciones: Se registra por primera vez para México la presencia del género *Williamsoniella*. Los reportes previos de este género son para el Triásico y Jurásico de Inglaterra, Federación Rusa, Kazakstán, Rumania, Turkmenistán y Uzbekistán (Behrensmeyer y Turner, 2013). Alrededor del mundo se tienen registradas dos especies de este género; la especie tipo, *W. coronata* Thomas con dos hileras de brácteas que protegen al sinangio con un número de 20 a 30 (Harris, 1944), éstas últimas constan de vellosidades que los cubren completamente, además el microsporofilo se alarga hasta crear un filamento estéril denominado corona; ninguno de estos tres caracteres están presentes en el ejemplar de México, por lo que no es posible asignarlo a esta especie. La segunda especie *W. lignieri* Nathorst, fue propuesta con base en sus esporas muy similares a las de *W. coronata*

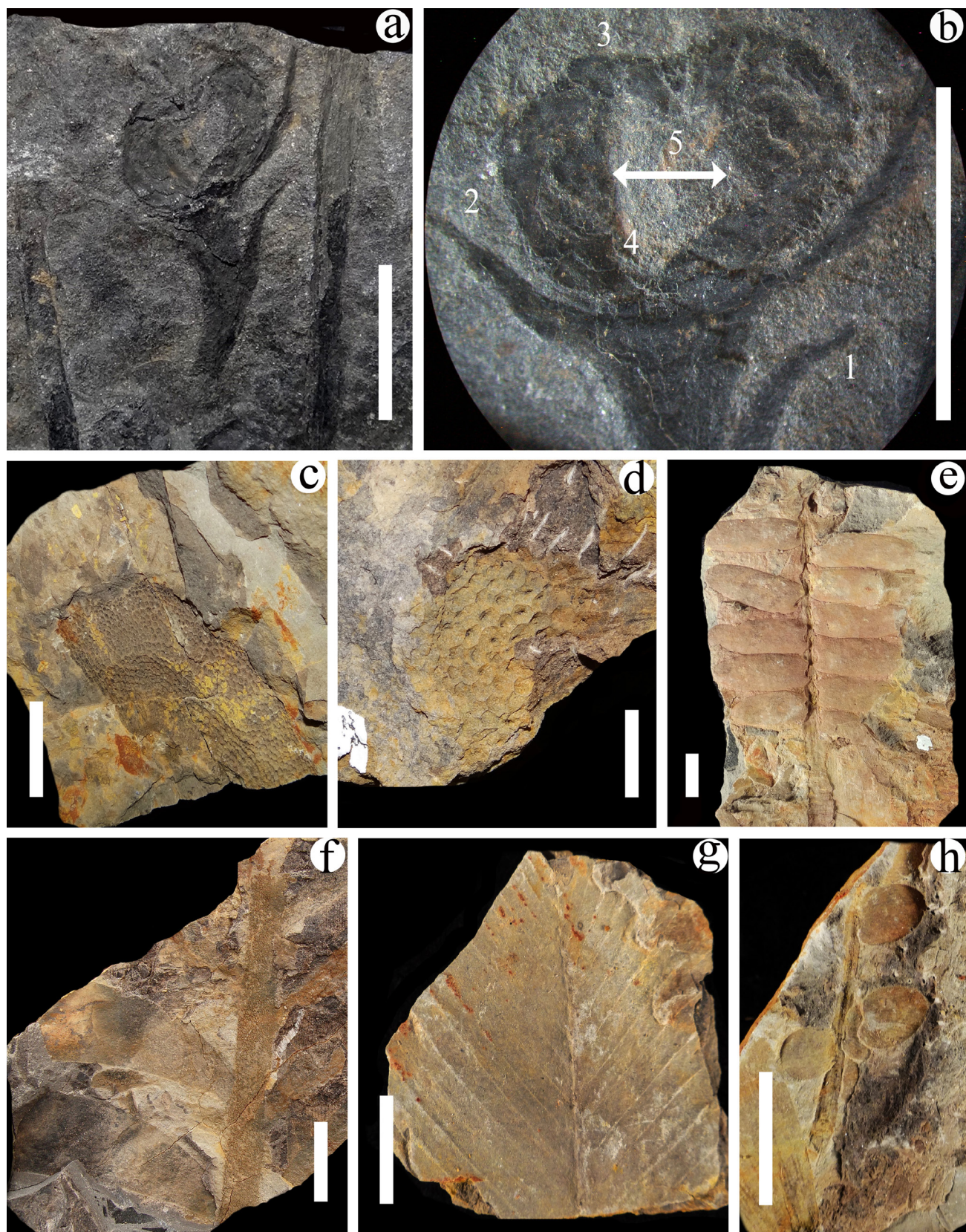


Figura 2. a-b. *Williamsoniella* sp. CFZ Ca-305; nuevo registro para la república mexicana, a. cono completo; b. detalles de la estructura, 1: primer par de hojas carpelares, 2: segundo par de hojas carpelares, 3: tercer capa de hojas carpelares, 4: microsporofilos, 5: hueco que debió ocupar el macrosporofilo; c, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, CFZ Ca-56; d, *Williamsonia nathorstii*, CFZ Ca-320; e. *Zamites lucerensis*, CFZ Ca-40; f. *Zamites truncatus*, CFZ Ca-278; g. *Otozamites hespera*, CFZ Ca-15; h. *Otozamites mandelslohi*, CFZ Ca-78. Barra de escala 1 cm.

(Harris, 1974); dado que el ejemplar de Oaxaca no cuenta con esporas es imposible su comparación con esta especie.

Harris (1944) menciona que la característica de los microsporofilos muy compactados entre sí, observada en algunos ejemplares de este género corresponde a estructuras en etapas inmaduras, este carácter se observa en el ejemplar de Cañada Alejandro, por lo que correspondería a una estructura reproductora en las primeras etapas de maduración.

Por otra parte una posible explicación para el estado de conservación del ejemplar de Oaxaca (obviando los procesos tafonómicos) correspondería a lo mencionado por Harris (1944) donde señala la aparente integración débil entre las diferentes partes de la estructuras para la reproducción bisexual; en este caso se observaría una estructura aun inmadura donde ha perdido la mayoría de sus hojas carpelares (protección) y la parte del macrosporofilo se ha desprendido completamente.

Flora Asociada: Para esta nueva localidad se tienen un total de 345 fósiles que pertenecen a seis órdenes, un *icertae sedis*, semillas, cortezas y material indeterminado. El orden de las Cycadeoidales está representado con un total de 191 fósiles con nueve géneros y 15 especies; es el orden más abundante y diverso en esta localidad; destacan estructuras reproductoras estrictamente femeninas como es el caso de *Williamsonia* Carruthers, en general corresponden a pequeños fragmentos (no mayores a 5 cm) y se distinguen entre ellos por el tipo de escamas interseminales; poligonales en *W. netzahualcoyotlii* Wieland (Figura 2c) y hexagonales en *W. nathorstii* Wieland (Figura 2d).

El género más diverso corresponde a *Zamites* Brongniart, con un total de cinco especies, la especie más abundante corresponde a *Z. lucerensis* (Wieland) Person et Delevoryas (Figura 2e), si bien existen problemas para su identificación debido al amplio margen de medidas con la que son reportados estos ejemplares; Person y Delevoryas (1982) las describen como pinnas de 1 cm de largo y 0.4 cm de ancho. Silva-Pineda (1984) les asigna unas medidas que van de los 1.2 cm a 2 cm de largo y de 0.4 a 0.8 cm de ancho, lo mismo pasa con diferentes caracteres, como el número de venas o el tipo de ápice de las pinnas, por lo que es probable que entre todos estos ejemplares asignados a esta especie existan variedades o especies distintas, sin embargo esta observación no se podrá aceptar o refutar hasta que no se encuentren cutículas que permitan realizar análisis de las mismas.

La especie *Zamites oaxacensis* (Wieland) Person et Delevoryas está representada por pinnas en diferentes estados de fragmentación, la más completa con un largo máximo de 10.0 cm y un ancho en la parte media de 2.0 cm; en la Formación Yorkshire se registra *Z. gigas* Lindley y Hutton, la cual presenta una morfología muy similar al ejemplar de Oaxaca, sin embargo *Z. gigas* es un poco más ancha y tiene una mayor densidad de venación por pinna, además de un ápice muy agudo (Lindley y Hutton, 1835).

Una especie poco común para el Jurásico de México corresponde a *Z. truncatus* Zeiller, (Figura 2f) reportada para el Jurásico de Puebla por Silva-Pineda (1969), los ejemplares de Cañada Alejandro son fragmentos más pequeños (5 cm de largo), sin embargo los caracteres morfológicos de la especie son visibles, sobre todo el adelgazamiento en la base para después irse ensanchando a lo largo de la misma, característica propia de esta especie.

Otro género registrado corresponde a *Otozamites* Braun, con un total de cinco especies, la especie *O. hespera* Wieland, (Figura 2g), junto con *Zamites lucerensis* son las especies más abundantes en esta y otras localidades del Jurásico Medio de México (Velasco de León *et al.*, 2013); las pinnas de la localidad Cañada Alejandro son un poco más pequeñas que las descritas por Silva-Pineda, sin embargo este carácter podría variar dependiendo del estado de desarrollo de la misma y la parte de la hoja que se está observando.

Otra especie de este género corresponde a *Otozamites mandelslohi* (Kurr) (Figura 2h), que se distingue por el pequeño tamaño de sus pinnas y la forma circular de las mismas, además de su número reducido de venas por pinna que van de las 14 a 18.

Por el contrario *Otozamites gramineus* Harris (Figura 3a), representa una de las hojas más grandes del género descritas hasta el momento (Harris, 1969), para México es el primer registro de esta especie, solo se cuenta con fragmentos de una hoja, las pinnas alcanzan un largo máximo de 7.2 cm y un ancho en la parte media de 0.9 cm el ápice de las mismas termina en forma aguda, presentan una densidad de venación de 25 a 28 venas por pinna. Esta especie se tiene reportada para el Jurásico de Yorkshire (Harris, 1969) y se asemeja a *Otozamites chubutensis* Herbst, del Jurásico de Argentina, en cuanto al largo de las pinnas y densidad de venación, sin embargo se diferencia dado que *O. chubutensis* es más ancha en la parte media (1.5 cm) (Herbst, 1966); otros géneros dentro del orden de las Cycadeoidales corresponden a *Anomozamites* Schimper, *Nilssonia* Brongniart, *Pterophyllum* Brongniart, *Ptilophyllum* Morris y *Weltrichia* Braun.

Otro orden dentro de esta localidad son las Ginkgoales con un total de 27 ejemplares correspondientes a dos géneros y una nueva especie *Sphenobaiera mixteca* Velasco de León *et al.*, 2014 que apoya la abundancia y diversidad del orden de las Ginkgoales durante el Jurásico de México.

En las Filicales *sensu* Stewart y Rothwell, encontramos cuatro géneros y tres especies, las Pinales Dumortier, están representadas por dos géneros al igual que el orden de las Cycadales Dumortier, dentro de este último resalta el género *Taeniopteris* Brongniart, compuesto únicamente por dos especies, *T. oaxacensis* Person y *T. orovillensis* Fontaine, (Figura 3b y 3c) que se caracterizan por una vena media gruesa, este género se registra en esta localidad y en otra localidad del Jurásico Inferior de la Formación Rosario (Velasco de León *et al.*, 2013), pudiendo ser este

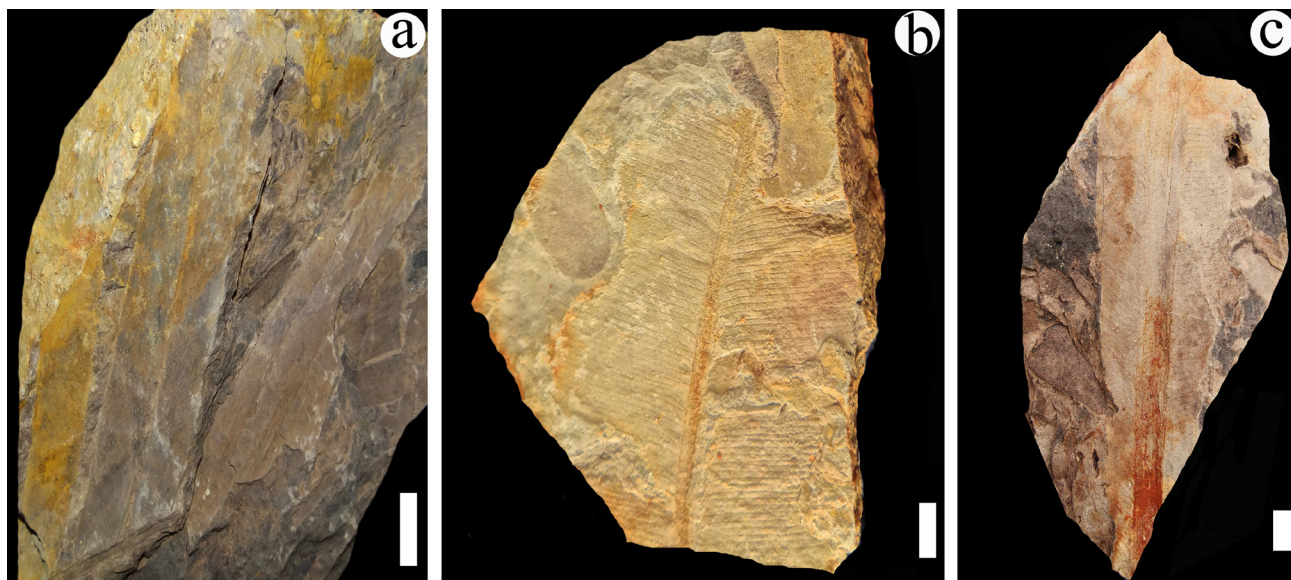


Figura 3. a. *Otozamites gramineus*, CFZ Ca-106, nuevo reporte para la república mexicana; b. *Taeniopteris oaxacensis*, CFZ Ca-35, hoja entera con vena media delgada c. *Taeniopteris orovillensis*, CFZ Ca-37, hoja con una vena media gruesa. Barra de escala 1 cm.

género reminiscencia de floras más antiguas. Por último las Equisetales Dumortier, están representadas por un solo género.

6. Discusión

Con relación a la geología de la zona, la lutita arenosa y carbonosa permiten inferir condiciones de baja energía en el momento del depósito, lo que favoreció un ambiente propicio para el proceso de fosilización; sin embargo la orientación de los flancos de los pliegues indica movimiento tectónico de la zona posterior a la formación de los estratos, por lo cual gran parte de flora fósil se encuentra fragmentada. El número y acomodo de las hojas permite proponer que la acumulación de las mismas, fue más rápida que la depositación de los sedimentos y se interpreta como un lapso de tiempo con menor cantidad de agua (Neiff y De Neiff, 1990); apoyado por la presencia de las grietas de desecación.

La paleoflora de esta nueva localidad tiene un género poco común para el Jurásico de México, como es el caso de *Taeniopteris* (Velasco de León et al., 2013) este género está presente para el Jurásico Temprano de la Formación Rosario y Jurásico Medio en la Formación Zorrillo; sin embargo es importante mencionar que el registro de este taxón para México se remonta al Pérmico de la Formación Matzitzi, donde fue un género abundante y diverso (Flores-Barragan et al., 2014). Generalmente *Taeniopteris* se registra en ambientes de tipo fluvial (Castro-Martínez, 2005; Jalfin y Herbst, 1995). Lo que permite proponer que las condiciones ambientales de esta localidad fueron similares y por lo tanto propicias para el establecimiento de este género reminisciente.

En el otro extremo tenemos al orden de las Bennettiales que es el más abundante en Cañada Alejandro, resaltan los géneros *Zamites* y *Otozamites* que incrementan su diversidad con especies poco comunes para México, como es el caso de *Z. truncatus* registrado únicamente para la Formación Tecamazuchil con abundancia escasa (Silva-Pineda, 1978) para esta zona Hernández-Vulpes y Rodríguez-Calderón (2012) describen un ambiente de llanura de inundación.

Otozamites gramineus, es un nuevo registro para México, esta especie es abundante en Reino Unido. Harris (1969) menciona que se encuentra asociado a ambientes deltaicos que corresponderían a los que se presentaron en la localidad Cañada Alejandro.

En cuanto a las ginkgoales la especie de *Sphenobaiera* Florin, reportada por Velasco de León et al. (2014), *S. mixteca*, aumenta la diversidad del orden de las Ginkgoales durante el Jurásico de México, y queda rebasada la propuesta de Person y Delevoryas (1982) quienes señalan la ausencia de este grupo debido a las condiciones tropicales que debieron existir en el Jurásico de nuestro país, autores como Ortiz-Martínez et al. (2013) han propuesto una gran variedad de climas para el Jurásico Medio de México y apoyan lo comentado previamente.

7. Conclusiones

El análisis de las rocas en esta zona indica un ambiente continental con una zona de depósito de baja energía. La paleoflora de Cañada Alejandro es una asociación muy diferente a las registradas para el Jurásico de México, compuesta por elementos relictos (*Taeniopteris oaxacensis*, *T. orovillensis* y *Zamites truncatus*), una especie endémica

(*Sphenobaiera mixteca*) y especies de amplia distribución como es el caso de la especie *Otozamites gramineus* que creció en un ambiente de tipo deltaico similar al reportado para Yorkshire. Por último, en este trabajo se describe por primera vez para México *Williamsoniella* sp. que debido a las condiciones del ejemplar no fue posible asignar a alguna especie, sin embargo demuestra que este tipo de reproducción (bisexual) estuvo más ampliamente distribuido de lo que hasta el momento se pensaba

Agradecimientos

Al maestro en ciencias Carlos Castañeda Posadas y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios y sugerencias; así como al equipo de trabajo de la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por su ayuda en la recolecta del material aquí descrito.

Referencias

- Bose, M.N., Banerji, J., Pal, P.K., 1983, *Amarjolia dactylota* (Bose) comb. nov., a Bennettitalean bisexual flower from the Rajmahal Hills, India: *Palaeobotanist*, 2(3), 217–234.
- Behrensmeyer, A.K., Turner, A., 2013, Taxonomic occurrences of Suidae recorded in the Paleobiology Database, Fossilworks, *disponible en* <http://fossilworks.org>, *consultado* agosto del 2016.
- Carrasco-Ramírez, R.S., 1981, Geología Jurásica del área de Tlaxiaco, Mixteca Alta, Oaxaca: México, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de maestría, 105 pp.
- Castro-Martínez, M.P., 2005, La flora estefaniense B de La Magdalena (León, España), un referente europeo: descripción sistemática de las Gimnospermas Tomo II: España, Instituto Geológico Minero de España, Cuadernos del Museo Geominero, 229 pp.
- Corro-Ortiz, M.G., Ruiz-González, F.J., 2011, Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca: México, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de licenciatura, 126 pp.
- Flores-Barragan, M.A., Velasco de León, M.P., Silva-Pineda, A., 2014, Estudio de hojas Taeniopteridales de la Formación Matzitzi (Resumen), en II Simposio de Paleontología en el Sureste de México, Oaxaca México: Universidad del mar, campus puerto Escondido Oaxaca, 36 pp.
- Harris, T.M., 1944, A revision of *Williamsoniella*: Philosophical Transactions of the Royal Society of London b, 231, 28–331.
- Harris, T.M., 1969, The Yorkshire Jurassic Flora III. Bennettitales: Londres, British Museum (Natural History), 186 pp.
- Harris, T.M., 1974, *Williamsoniella lignieri*: its pollen and the compression of spherical pollen grains: *Palaeontology*, 17, 48–125.
- Herbst, R., 1966, La flora Liasica Del Grupo Chubut, Patagonia: *Revista de la Asociación paleontológica Argentina*, 4, 337–349.
- Hernández-Vulpes, R.M., Rodríguez-Calderón, C.M., 2012, Análisis estratigráfico de la secuencia Jurásica de la región de Tecocoyunca Tecomatlan, Puebla, México: México, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 120 pp.
- Jalfin, G. A., Herbst, R., 1995, La Flora Triásica del Grupo el Tranquilo, Provincia de Santa Cruz (Patagonia): *Ameghiniana*, 32, 211–229.
- Lindley, J., Hutton, W., 1835, *The Fossil Flora of Great Britain*, 3: Londres, James Ridgway, 72 pp.
- Lozano-Carmona, D.E., 2012, Paleoclima y flora fósil de río Ñumi, Formación Zorrillo-Taberna Indiferenciada, Oaxaca: México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 170 pp.
- Lozano-Carmona, D.E., Velasco de León, M.P., 2016, Jurassic flora in Southeast Mexico: importance and prospects of recent findings in the Mixteco Terrane: *Paleontología Mexicana*, 5(2), 87–101.
- Neiff, J.J., De Neiff, A.P., 1990, Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* (Compositae) in the Paraná River Floodplain: *Hydrobiologia*, 203, 45–52.
- Ortiz-Martínez, E.L., Velasco de León, M.P., Salgado-Ugarte, I., Silva-Pineda, A., 2013, Clasificación del área foliar de las gimnospermas fósiles de la zona norte de Oaxaca, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas on line*, 30(1), 150–158.
- Person, C.P., Delevoryas, T., 1982, The middle Jurassic flora of Oaxaca México: *Palaeontographica*, 180, 82–119.
- Pettijohn, F.J., Potter, P.E., Siever, E., 1973, *Sand Sandstone*: New York, Springer-Verlag, 618 pp.
- Pott, C.A., Krings, M.B., Kerp, H.C., Friis, E.M., 2010, Reconstruction of a bennettitalean flower from the Carnian (Upper Triassic) of Lunz, Lower Austria: Review of Palaeobotany and Palynology, 159, 94–111.
- Rothwell, G.W., Crepet, W.L., Stockey, R.A., 2009, Is the anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales: *American Journal of Botany*, 96, 296–322.
- Silva-Pineda, A., 1969, Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecomatlan, Estado de Puebla: *Paleontología Mexicana*, 27(1), 1–77.
- Silva-Pineda, A., 1978, Contribución Paleobotánica del Jurásico de México: *Paleontología Mexicana*, 44, 1–43.
- Silva-Pineda, A., 1984, Revisión Taxonómica y Tipificación de las plantas jurásicas colectadas por Wieland (1914) en la Región de El Consuelo, Oaxaca: *Paleontología Mexicana*, 49, 1–102.
- Thomas, H.H., 1915, On *Williamsoniella*, a new type of bennettitalean flower: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, Biological Sciences, 207, 113–148.
- Velasco de León, M.P., Ortiz-Martínez, E., Lozano-Carmona, D.E., Silva-Pineda, A., 2013, Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del terreno Mixteco: *Paleontología Mexicana*, 63, 122–143.
- Velasco de León, M.P., Lozano-Carmona, D.E., Flores-Barragan M.A., Martínez-Paniagua, O.D., Silva-Pineda, A., 2014, Two new species of Ginkgoales from the Middle Jurassic of Mexico. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, (3–4), 366–373.
- Wieland, G.R., 1914, La flora Liasica de la Mixteca Alta: México, Secretaría de Fomento, Instituto Geológico de México, 31, 165 pp.

Manuscrito recibido: Abril 7, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Noviembre 7, 2017.

Manuscrito aceptado: Noviembre 10, 2017.

Algunos ammonites heteromorfos de la Formación La Peña, Aptiano del estado de Durango, Norte de México, resguardados en el Museo Paleontológico de la Laguna

Matamales-Andreu, Rafel^{a,*}; Quiroz-Barragán, Jesús^b

^aMuseu Balear de Ciències Naturals. Carretera Palma-Port de Sóller Km. 30, Sóller, 07100, Illes Balears, España.

^bMuseo Paleontológico de la Laguna, Torreón, 27000, Coahuila, México.

* rafelmatamales@hotmail.com

Resumen

En el presente trabajo se estudian los ammonites heteromorfos del Aptiano de la Formación La Peña procedentes de diversas localidades de la Sierra del Rosario (México). Se han reconocido los siguientes taxones: *Tropaeum* sp., *Helicancylus carcitanense* y *Helicancylus* sp. Dichos datos permiten mejorar la caracterización de las faunas de ancyloceratinos durante el Cretácico Temprano en la paleoprovincia del Atlántico central.

Palabras clave: Ammonoidea, Ancyloceratina, Aptiano, Formación La Peña, México.

Abstract

*In the present work, the Aptian heteromorphic ammonites from the La Peña Formation, collected in several sites in the Sierra del Rosario (Mexico), are studied. The following taxa have been recognized: *Tropaeum* sp., *Helicancylus carcitanense* and *Helicancylus* sp. These data allow us to improve the knowledge on the ancyloceratine faunas throughout the Early Cretaceous in the Central Atlantic palaeoprovince.*

Keywords: Ammonoidea, Ancyloceratina, Aptian, La Peña Formation, Mexico.

1. Introducción

El presente estudio se enmarca en un proyecto de investigación que tiene como objetivo la caracterización y el estudio de la diversidad de los ammonites de la Formación La Peña. Dichos aspectos ya han sido tratados de forma parcial en trabajos precedentes (e.g. Cantú-Chapa, 1976; Barragán, 2001; Barragán y Szives, 2007; Moreno-Bedmar *et al.*, 2013; Ovando-Figueroa *et al.*, 2015, 2018; Mendoza-Maya *et al.*, 2017), reconociéndose especies típicas de la parte terminal del Aptiano temprano en la base de la formación, así como asociaciones propias de los inicios del Aptiano tardío en la parte media de la misma. Los ejemplares considerados en el presente estudio proceden de la colección del Museo Paleontológico de la

Laguna (= MPL) ubicado en la ciudad de Torreón. Entre los ammonites de la Formación La Peña colectados por el director del museo (Q.-B.) en varias localidades de la Sierra del Rosario, estado de Durango, hay que destacar la presencia de ammonites heteromorfos, algunos de gran tamaño. Así pues, el presente trabajo constituye un nuevo paso hacia la mejora del conocimiento taxonómico de los ammonites de la Formación La Peña, en particular, de los grupos de ammonites heteromorfos (ancyloceratinos).

2. Material y métodos

Se han estudiado cuatro ammonites, conservados como moldes internos calizos, depositados en el Museo

Paleontológico de la Laguna. Dichos ejemplares se han fotografiado con luz natural y se han escalado en referencia a una medida gráfica. La terminología para las distintas partes de las conchas tripartidas sigue a Bulot *et al.*, en prensa.

3. Paleontología sistemática

Orden Ammonoidea Zittel, 1884
Suborden Ancyloceratina Wiedmann, 1966
Superfamilia Ancyloceratoidea Gill, 1871
Familia Ancyloceratidae Gill, 1871
Género *Tropaeum* Sowerby, 1837

Tropaeum sp.
Figura 1

Material. Un ejemplar fragmentario, MPL-94.

Descripción. Concha de gran tamaño con enrollamiento heteromorfo de tipo criocónico, que se va abriendo a lo largo de la ontogenia. El patrón ornamental en los estadios juveniles es imposible de observar en el ejemplar estudiado. El estadio intermedio consiste en costillas gruesas, rectas, aparentemente simples y ligeramente retroversas, sin tuberculación visible. La sección de la vuelta es ovalada. En la cámara de habitación, coincidiendo con el estadio adulto, destaca una ornamentación a base de costillas muy gruesas y separadas, prominentes y con un discreto tubérculo ventrolateral. Estas son rectas y ligeramente retroversas y cruzan la región ventral sin interrupción. En este estadio, la sección de la vuelta es subrectangular.

Distribución geográfica y estratigráfica. El género *Tropaeum* se registra desde el Aptiano temprano hasta el Aptiano tardío, y presenta una distribución geográfica cosmopolita (Wright *et al.*, 1996). El ammonite aquí estudiado apareció en asociación con un nautiloideo del género *Heminautilus*, que se puede atribuir al Aptiano temprano (Baudouin *et al.*, 2016).

Familia Helicancyllidae Hyatt, 1894
Género *Helicancyllus* Gabb, 1869

Helicancyllus carcitanense (Matheron, 1878)
Figura 2 A–B

*1878 *Anisoceras carcitanense* Matheron, pl. D-25: fig. 2.

?*pars* 1933 *Hamiticerases* cfr. *carcitanense* (Math.); Rouchadze, p. 179, lám. I: *non* fig. 5 (=Hamitidae? indet.), ? fig. 6.

1995 *Hamiticerases carcitanense* (Matheron); Conte, p. 13, figs. 1–3.

non 2005 *Hamiticerases? carcitanense* (Matheron, 1878); Moreno, p. 71, lám. 4: figs. 1–3, 5 (= *Helicancyllus* sp.).

non 2007 *Hamiticerases? carcitanense* (Matheron, 1878); Moreno, p. 134, fig. 4C (= *Helicancyllus* sp.).

non 2008 *Hamiticerases carcitanense* (Matheron); Salas y Moreno, p. 10, lám. 5: fig. D, lám. 6: fig. F (= *Helicancyllus* sp.).

non 2017 *Hamiticerases* aff. *carcitanense* (Matheron, 1878); Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar, p. 110, figs. 5: B–F, I (= *Helicancyllus* sp.).

Material. Dos ejemplares, MPL-92 y MPL-108.

Diagnos. Concha hamulicónica de tamaño mediano. *Proversum* con costillas simples, finas y sin tubérculos. *Flexum* con costillas algo flexuosas, gruesas, simples, todas iguales. *Retroversum* con costillas radiales, gruesas, simples, sin tubérculos. Sección ovalada.

Descripción. Concha de tamaño mediano, de morfología heteromorfa aparentemente hamulicónica. Vueltas juveniles desconocidas. *Proversum* más o menos recto, con una ornamentación a base de costillas iguales, simples, rectas, proradiadas. No se distinguen tubérculos. *Flexum* con costillas simples, rectas, radiales, relativamente robustas y sin tuberculación. *Retroversum* provisto de costillas gruesas, simples, rectas y radiales, en las que tampoco se advierte ningún tipo de tuberculación. El *proversum* y el *retroversum* son notablemente convergentes, estando casi en contacto paralelo durante toda su longitud salvo en la zona del *flexum*, donde se abren ligeramente.

Distribución geográfica y estratigráfica. Esta especie se ha citado en la Zona de *Epicheloniceras martini*, en la parte baja del Aptiano tardío de Francia (Conte, 1995) y en un Aptiano indeterminado de México (el presente trabajo).

Observaciones. Conte (1995) atribuyó esta especie al género *Hamiticerases* Anderson, 1938. Dicho género se caracteriza por la alternancia de costillas principales portadoras de entre uno (ventrolateral) y tres tubérculos, entre las que se intercalan un número variable de costillas secundarias (Aguirre-Urreta, 1986; Kakabadze y Hoedemaeker, 2004). No obstante, según Conte (1995), los ejemplares atribuibles a *H. carcitanense* no presentan tubérculo alguno; además, sólo se pueden intuir algunas posibles costillas intercalares al principio del *proversum*. Así pues, dicha especie no se ajustaría a la diagnosis del género. *Helicancyllus*, por otra parte, se caracteriza por presentar costillas todas iguales portando entre uno (ventrolateral) y tres tubérculos (Aguirre-Urreta, 1986). Bert (2009), en una revisión de los Helicancyllidae, concluyó que las diferencias entre los dos géneros anteriormente mencionados pueden incluirse dentro de la propia variación intraespecífica de los distintos taxones, invalidando esos rasgos como caracteres diagnósticos. Entonces, Bert (2009) propuso la sinonimización de ambos géneros bajo el nombre de *Helicancyllus*. En el presente trabajo, además, se sugiere que la especie *H. carcitanense* es más próxima al género *Helicancyllus* en sentido estricto, pues la presencia de costillas secundarias es muy residual e incluso dudosa. El



Figura 1. *Tropaeum* sp. ejemplar MPL-94.

único carácter que se desmarca de la actual concepción del género *Helicancylus* es la aparente ausencia de tubérculos en todos los estadios de desarrollo de *H. carcitanense*. No obstante, este dato deberá ser corroborado con futuros hallazgos de fragmentos bien conservados del *proversum*, pues con los ejemplares conocidos actualmente es imposible asegurar la ausencia de tuberculación ventrolateral.

Helicancylus sp.

Figura 2 C

pars 2002 *Protanisoceras* (*Protanisoceras*) *acteon* (d'Orbigny, 1850); Szives y Monks, p. 1142, text-fig. 5A–B (= *Helicancylus* sp.), non text-fig. 4D–E (= *Protanisoceras acteon*).

pars 2007 *Protanisoceras acteon* (d'Orbigny, 1850); Szives *et al.*, p. 59, lám. IV: fig. 7 (= *Helicancylus* sp.), non lám. IV: fig. 8 (= ? *Protanisoceras acteon*), non lám. V: fig. 5 (= ? *Protanisoceras acteon*).

? 2017 *Tonohamites* sp.; Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar, p. 110, fig. 5: H, fig. 5: G.

Material. Un ejemplar fragmentario, MPL-5.

Descripción. Concha de tamaño mediano-pequeño, con morfología heteromorfa de tipo aparentemente

hamulicónica. *Proversum* más o menos recto, ornamentado con costillas cuadrangulares, proversas, gruesas, bien espaciadas, con un tubérculo ventrolateral. En el *flexum* las costillas pierden los tubérculos, se engrosan y se vuelven claramente espatuladas. Estas costillas adquieren una tendencia radial, son rectas y generosamente espaciadas. Finalmente, en el *retroversum* las costillas pierden su carácter espatulado. Son gruesas, bien espaciadas, rectas, radiales y sin tuberculación. El *proversum* y el *retroversum* son netamente convergentes.

Distribución geográfica y estratigráfica. Esta especie se registra en el Aptiano tardío–Albiano temprano de Hungría (Szives y Monks, 2002; Szives *et al.*, 2007), posiblemente en el Aptiano tardío de España (Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar, 2017) y en el Aptiano tardío de México (el presente trabajo).

Observaciones. El ejemplar aquí figurado presenta un estado de conservación muy bueno, careciendo sólo de la región inicial de la concha. Su morfología es equivalente al ejemplar descrito y figurado por Szives y Monks (2002) y Szives *et al.* (2007) como *Protanisoceras acteon*. Dichos ejemplares no se corresponden a la diagnosis y las figuras de Casey (1961), los cuales presentan las costillas netamente más finas y agudas, no espatuladas, y el *flexum* en forma de “U” más abierta. Por otra parte, el ejemplar figurado en este

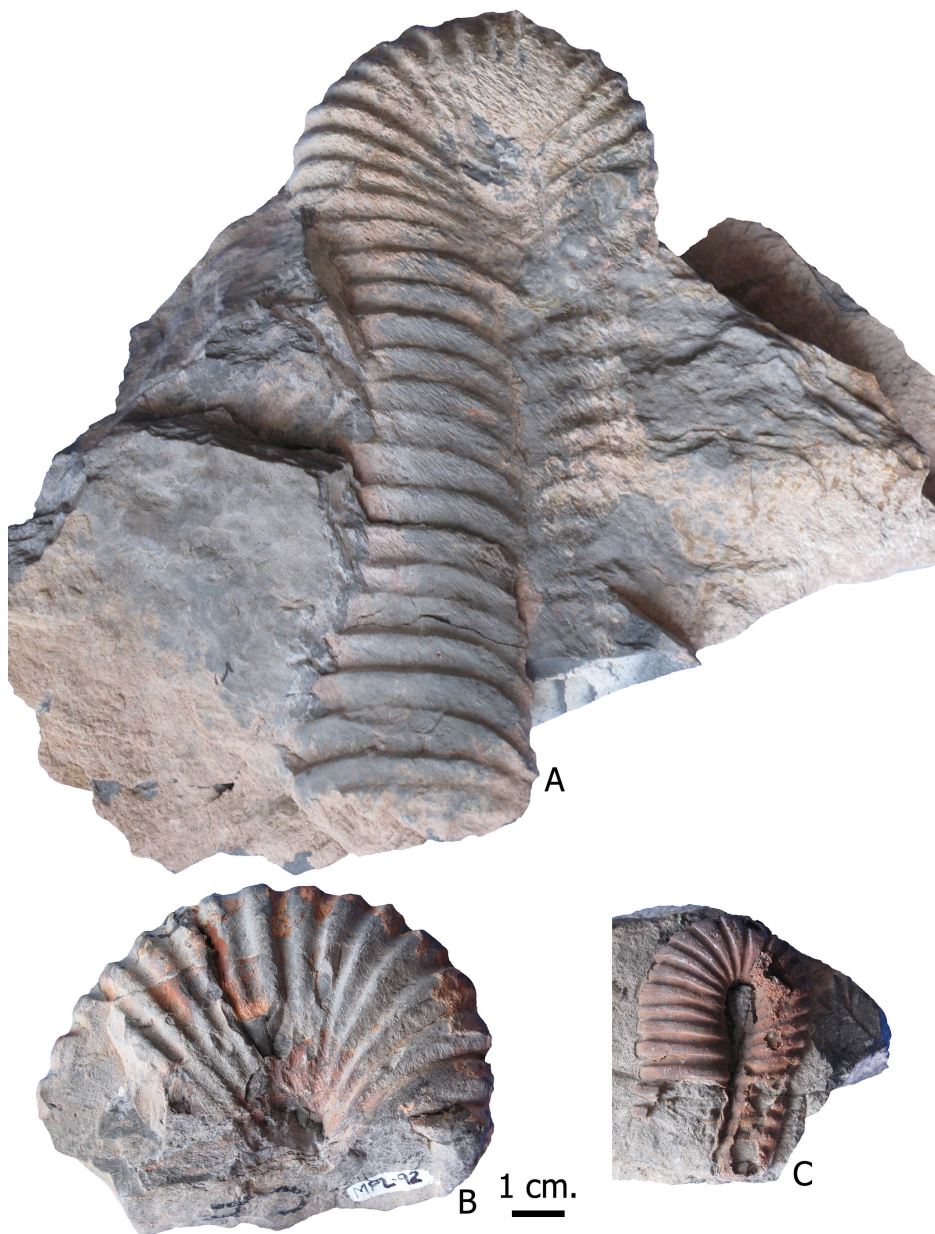


Figura 2. A) *Helicancylus carcitanense* ejemplar MPL-108. B) *Helicancylus carcitanense* ejemplar MPL-92. C) *Helicancylus* sp. ejemplar MPL-5.

trabajo se relaciona también, aunque de forma más dudosa, con el fragmento de flexum figurado en Matamales-Andreu y Moreno-Bedmar (2017), pues presenta una ornamentación equivalente a base de anchas costillas espatuladas. Se ha optado por dejar el ejemplar estudiado con nomenclatura abierta, pues no se corresponde morfológicamente con ninguna otra especie del género. No obstante, la descripción de una nueva especie para contenerlo se ha considerado poco prudente debido a la pequeña cantidad de ejemplares disponibles.

4. Conclusiones

En el presente trabajo se estudian algunos ammonites ancyloceratinos de la Sierra del Rosario depositados en el Museo Paleontológico de la Laguna, distinguiendo tres taxones diferentes. Uno de los ejemplares se relaciona con el género *Tropaeum*, aunque no es determinable a nivel específico debido a su pobre estado de preservación. Otros dos ejemplares se identifican como *Helicancylus carcitanense*, y permiten discutir la posición de la especie dentro del género *Helicancylus*. Finalmente, un cuarto espécimen se determina como *Helicancylus* sp., pudiendo

constituir una especie nueva aún no descrita. Los datos aquí obtenidos permiten aumentar el conocimiento sobre los ammonites del Aptiano de la Formación La Peña, lo que a su vez permitirá estudiar detalladamente las asociaciones de ammonites de esta edad en la paleoprovincia del Atlántico central.

Agradecimientos

Esta investigación ha sido financiada por el proyecto PAPIIT IA102717 perteneciente a la Dirección General Asuntos del Personal Académico (DGAPA), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Los autores del presente trabajo agradecen los comentarios de los revisores, Dr. Miguel Company y Dr. Ricardo Barragán, que han contribuido a la mejora de la calidad del manuscrito.

Referencias

- Aguirre-Urreta, M.B., 1986, Aptian ammonites from the Argentinian Austral Basin. The Subfamily Helicancylinae Hyatt, 1894: *Annals of the South African Museum*, 96(7), 271–314.
- Anderson, F.M., 1938, Lower Cretaceous deposits in California and Oregon: *Special Paper of the Geological Society of America*, 16, 1–339.
- Barragán, R., 2001, Sedimentological and paleocological aspects of the Aptian transgressive event of Sierra del Rosario, Durango, northeast Mexico: *Journal of South American Earth Sciences*, 14, 189–202.
- Barragán, R., Szives, O., 2007, New records of *Mathoceras* Casey (Deshayesitidae, Ammonoidea) from the Aptian (Lower Cretaceous) of Mexico and Hungary: *Biostratigraphic and paleobiogeographic implications: Geobios*, 40, 21–30.
- Baudouin, C., Delanoy, G., Moreno-Bedmar, J.A., Pictet, A., Vermeulen, J., Conte, G., Gonnet, R., Boselli, P., Boselli, M., 2016, Revision of the Early Cretaceous genera *Heminautilus* SPATH, 1927, and *Josanautilus* Martínez and Grauges, 2006 (Nautilida, Cenoceratidae): *Carnets de Géologie [Notebooks on Geology]*, 16(5), 61–212.
- Bert, D., 2009, Description de *Artareites landii* nov. (Ammonoidea) du Barrémien supérieur de Majastre (Sud-Est de la France) et discussion sur les Helicancyliidae Hyatt, 1894: *Annales de Paléontologie*, 95, 139–163.
- Bulot, L.G., Frau, C., Pictet, A., en prensa, Revision of *Toxoceratoides royeri* (d'Orbigny, 1842) and its bearing on the systematics of the Aptian Acrioceratidae Vermeulen, 2004 (Ammonoidea, Ancyloceratina, Ancyloceratoidea): *Cretaceous Research*. DOI 10.1016/j.cretres.2017.03.020.
- Cantú Chapa, C.M., 1976, Estratigrafía de la Formación La Peña (Aptiano Sup.) en el área de Monterrey, N.L.: *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 8(4), 7–16.
- Casey, R., 1961, A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, Part II: *Monograph of the Palaeontographical Society*, 114(1960), 45–118.
- Conte, G., 1995, Une description de *Hamiticeras carcitanense* (Matheron) (Cephalopodes, Ammonites): *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences Naturelles du Vaucluse*, 1994–1995, 13–21.
- Gabb, W.M., 1869, Cretaceous and Tertiary fossils: *Geological Survey of California, Palaeontology of California*, 2, 1–299.
- Gill, T., 1871, Arrangement of the families of molluscs: *Smithsonian Miscellaneous Collections* 227, xvi + 1–49.
- Hyatt, A., 1894, Phylogeny of an acquired characteristic: *Proceedings of the American Philosophical Society*, 32, 349–647.
- Kakabadze M.V., Hoedemaeker P.J., 2004, Heteromorphic ammonites from the Barremian and Aptian strata of Colombia: *Scripta Geologica*, 128, 39–182.
- Matamales-Andreu, R., Moreno-Bedmar, J.A., 2017, Revisión de los ammonoideos y nautiloideos del Aptiense del macizo del Garraf (Barcelona) de la colección del Servei del Mapa Geològic de Catalunya (1915-1924): *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 22(2016), 101–124.
- Matheron, P., 1878, *Recherches paléontologiques dans le Midi de la France*. Marseille, 12 pp.
- Mendoza-Maya, A.K., Moreno-Bedmar, J.A., Chávez-Cabello, G., 2017, Amonites del Aptiano superior de la Formación La Peña de la sección de Los Chorros, Coahuila, noreste de México: *Paleontología Mexicana*, 6(1), 43–49.
- Moreno, J.A., 2005, Estudio biostratigráfico del Aptiense del macizo del Garraf (Cadena Costero Catalana): *Barcelona, Universitat de Barcelona*, Trabajo de final de carrera (inédito), 1–130, 8 láms.
- Moreno, J.A., 2007, Biostratigrafía del Aptiense del macizo del Garraf (NE de la Península Ibérica): *Geogaceta*, 41, 131–134.
- Moreno-Bedmar, J.A., Barragán Manzo, R., Company Sempere, M., Bulot, L.G., 2013, Aptian (lower Cretaceous) ammonite biostratigraphy of the Francisco Zarco Dam stratigraphic section (Durango State, northeast Mexico): *Journal of South American Earth Sciences*, 42, 150–158.
- Orbigny, A. d', 1850, *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux Mollusques et rayonnés faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques*, Masson, Paris, 2ème volume, 427 pp.
- Ovando-Figueroa, J.R., Moreno-Bedmar, J.A., Chávez-Cabello, G., Minor, K.P., 2015, Lower Aptian ammonites of the Sierra de Parras, Coahuila State, northern Mexico: *Carnets de Géologie [Notebooks on Geology]*, 15(1), 1–11.
- Ovando-Figueroa, J.R., Moreno-Bedmar, J.A., Minor, K.P., Franco-Rubio, M., Oviedo, A., Patarroyo, P., Robert, E., 2018, Ammonite taxonomy and biostratigraphy for the upper Aptian-lower Albian (Lower Cretaceous) of Cerro Chino, Chihuahua State, northeast Mexico: *Cretaceous Research*, 82, 109–137.
- Rouchadzé, J., 1933, Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale: *Bulletin de l'Institut géologique de Géorgie*, 1, 165–273.
- Salas, R., Moreno, J.A., 2008, Revisió de la geologia i altres treballs complementaris de quatre fulls del MGC25M a l'àrea del massís del Garraf. Fulls Nos.: 420-1-1, 420-1-2, 448-1-1 i 448-1-2. Part 1: Estratigrafia dels materials aptians: *Institut Geològic de Catalunya*, Barcelona, 1–41, 9 láms.
- Sowerby, J. de C., 1837, A communication by James de Carle Sowerby on his new genus of fossil shells, *Tropaeum*: *Proceedings of the Geological Society of London*, 2, 535.
- Szives, O., Monks, N., 2002, Heteromorph ammonites from the Tata Limestone Formation (Aptian - Lower Albian), Hungary: *Palaeontology*, 45(6), 1137–1149.
- Szives, O., Csontos, L., Bujtor, L., Főzy, I., 2007, Aptian-Campanian ammonites of Hungary: *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, 57, 1–187.
- Wiedmann, J., 1966, Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick (2. Teil): *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 127, 13–81.
- Wright, C.W., Callomon, J.H., Howarth, M.K., 1996, *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part L, Mollusca 4, revised. Cretaceous Ammonoidea: The Geological Society of America Inc. and The University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, 362 pp.
- Zittel, K.A., von, 1884, *Cephalopoda*, en Zittel, K.A., von: *Handbuch der Paläontologie*, R. Oldenbourg, Munich and Leipzig, Band 1, Abt. 2, Lief 3, 329–522.

Manuscrito recibido: Noviembre 11, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Noviembre 25, 2017.

Manuscrito aceptado: Noviembre 27, 2017.

Agathoxylon sp. del Jurásico Inferior, Rosario Nuevo, Oaxaca, México

Ortega Chavez, Elizabeth^a; Velasco-de León, María Patricia^{a,*}; Rentería Jiménez, Jorge^b

^aFES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Guelatao 66, Col Ejército de Oriente, Iztapalapa, CDMX, México; CP 99230.

^bMuseo de Rosario Nuevo, Tezoatlan de Segura y Luna, Oaxaca, México; CP 69200.

* pativel@unam.mx

Resumen

Los registros de maderas fósiles para el Jurásico son escasos para el territorio mexicano y aún más para el sur de México, una excepción es la localidad de Rosario Nuevo donde afloran las formaciones Rosario y Cuarcitica Cualac, las cuales presentan numerosos fósiles, así como fragmentos de troncos de maderas de hasta 8 metros de largo. En este trabajo se describe una madera carbonizada del Jurásico Inferior que se caracteriza por presentar traqueidas de contorno circular, punteaduras de tipo araucarioide desordenadas en los campos de cruzamiento y punteaduras radiales de forma circular alternas, que se disponen principalmente de forma biseriada y contigua, raramente uniseriadas. Las características anteriores permiten asignar al género *Agathoxylon*.

Palabras clave: Anatomía de madera, Araucariaceae, Coniferales, Jurásico.

Abstract

*The records of fossil woods for the Jurassic are scarce for the Mexican territory and even more for the south of Mexico. An exception of the later is the town of Rosario Nuevo. The Rosario and Cuarcitica Cualac formations outcrop have numerous fossils, as well as fragments of trunks of woods until to 8 meters long. This paper describes a coal wood from the Lower Jurassic. The characteristics of this wood are: tracheids with a circular contour, disordered araucarioid-like pits in the crossing fields and alternate circular radial pits, which are arranged mainly in a biseriate and contiguous form, rarely uniseriates. The above characteristics allow assigning the *Agathoxylon* genus.*

Keywords: Anatomy of wood, Araucariaceae, Coniferales, Jurassic.

1. Introducción

El estudio de maderas fósiles en México para el periodo del Jurásico es escaso en general. Wieland (1914) realizó una monografía de la flora Liásica de la Mixteca Alta (Oaxaca) perteneciente a la formación Rosario. En su listado menciona que colectó al oeste del Cerro el Lucero una madera permineralizada de casi 2 metros de longitud a la que designó con el nombre de *Araucarioxylon mexicanum*. Posteriormente, Person y Delevoryas (1982) revisaron el material original de Wieland y comentan que las laminillas están en malas condiciones. Por lo mismo, no pueden hacer una mayor descripción de la especie propuesta *A. mexicanum*

y la incluyen en su listado con la descripción original. Ortega-Chavez *et al.*, (2014) revisaron el espécimen de Rosario Nuevo, Oaxaca depositado en el “Museo geológico comunitario en Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca”. Se realizaron nuevas colectas en diferentes localidades de la formación Rosario (hojas *e.g. Mexiglosa varia*, *Zamites diquiyui*, conos *Weltrichia mixtequensis* y maderas), y mencionan la presencia del género *Agathoxylon* Hartig, 1848 en la localidad de Rosario Nuevo. El objetivo de este trabajo es dar a conocer formalmente la presencia del género *Agathoxylon* en el Jurásico Inferior de la formación Rosario, en el estado de Oaxaca. Esta aportación constituye el registro más antiguo para México.

2. Material y métodos

Se estudiaron fragmentos de un tronco *in situ* de la localidad Rosario Nuevo, que se ubica en las cercanías del Poblado de Tezoatlan de Segura y Luna, Oaxaca (Figura 1). La localidad de estudio se ubica en el poblado de Rosario Nuevo, donde aflora parte de la formación Rosario (Jiménez, 2004). En esta localidad, existen abundantes impresiones de plantas y maderas fósiles además de mantos de carbón.

La formación Rosario se caracteriza por presentar en su secuencia litológica una notable variación del tamaño del grano, de la base a la cima comenzando con capas de carbón, limolita, lutita, arenisca fina y gruesa hasta conglomerado, siendo estos últimos muy escasos. El espesor de la secuencia es de 73 metros.

Se analizaron fragmentos de madera que muestran buena preservación celular. Se prepararon secciones petrográficas estándar para los fragmentos de madera orientados a lo largo de tres planos: radial longitudinal (RLS), tangencial longitudinal (TLS) y transversal (TS).

El ejemplar en estudio se encuentra resguardado en la misma localidad por el museo local. Sin embargo, las muestras de láminas delgadas se encuentran depositadas en la Colección Paleontológica de la Facultad de Estudios Superiores de Zaragoza (UNAM), bajo las siglas CFZR (Colección de la Facultad de Zaragoza Rosario). Con las anteriores muestras se realizó la descripción taxonómica. Las láminas delgadas quedaron integradas a la Colección con las iniciales MRCTr, MRCLTg y MRCLr (Muestra

Rosario Corte Transversal, Corte Longitudinal Tangencial, Corte Longitudinal Radial). Las observaciones y fotografías se realizaron con un microscopio OLYMPUS E-330, y una cámara digital OLYMPUS E-620. Se hizo un promedio de 25 mediciones (mínimo y máximo) de los distintos elementos anatómicos. La terminología empleada para su descripción se basa en la lista de caracteres microscópicos de maderas blandas de la IAWA Committe (2004), además de la comparación con literatura especializada con madera de coníferas fósiles y actuales (García Esteban *et al.*, 2000; García Esteban *et al.*, 2003; Philippe y Bamford, 2008).

3. Resultados

3.1. Descripción sistemática

División PINOPHYTA Meyen, 1984

Clase PINOPSIDA (Coniferopsida) Burnett, 1833

Orden PINALES (Coniferales) Durmortier, 1829

Familia ARAUCARIACE Henckel y Hochstetter, 1865

Género *Agathoxylon* Hartig, 1848

Especie tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig, 1848, p. 188.

Agathoxylon sp.

Figura 2

Descripción. Se basó en una madera carbonizada, presenta un diámetro aproximado de 26 centímetros con

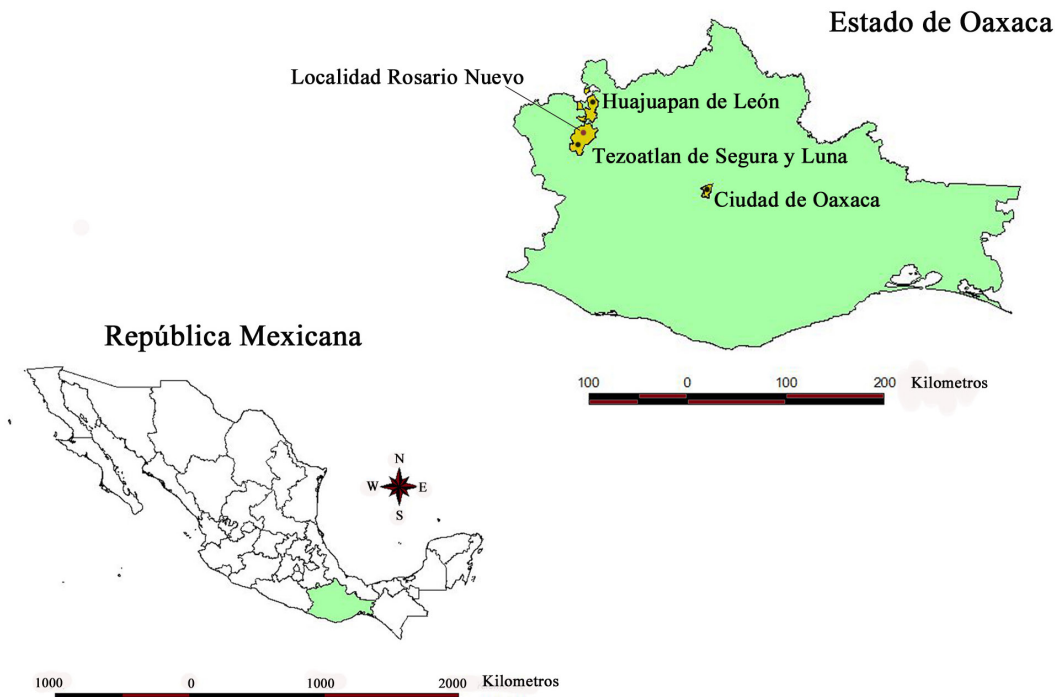


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio, localidad Rosario Nuevo, estado de Oaxaca, al sur de la República Mexicana.

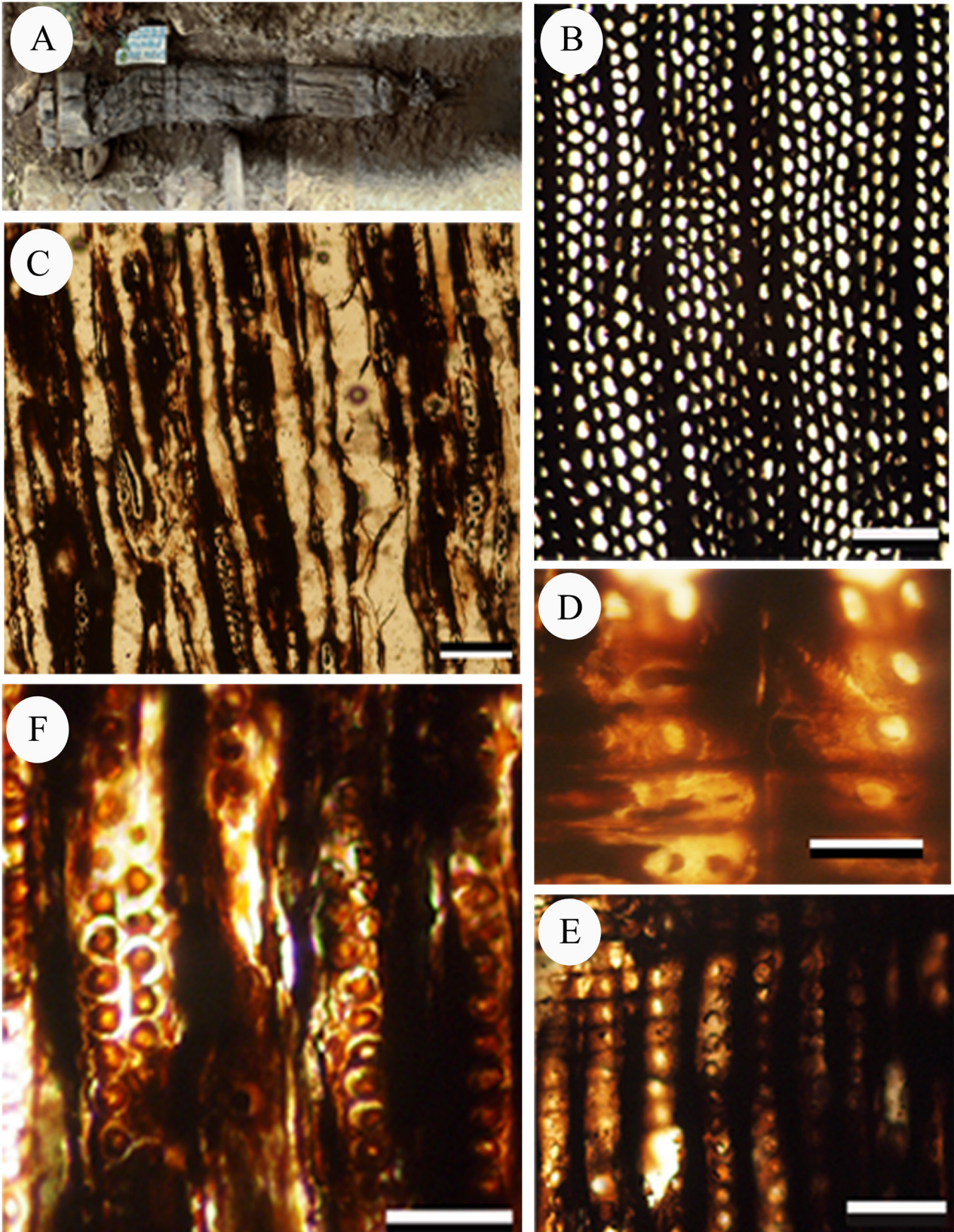


Figura 2. A) Madera de *Agathoxylon* de la formación Rosario, Museo Geológico Rosario Nuevo. B) (CTr) *Agathoxylon* sp. Traqueidas de forma circular. MRCTr-01. Escala = 200 μ m. MRCLTg-05. C) (CTg) Radios homocelulares uniseriados. Escala = 200 μ m. MRCLTg?09. D) (CR) Punteaduras en los campos de cruzamiento tipo araucarioide. Escala = 100 μ m. MRCLR-13. D, E) Punteaduras en los campos de cruzamiento tipo araucarioide. Escala = 100 μ m. MRCLR-10. F) (CLR) Punteaduras en las paredes radiales biseriadas de forma circular con apertura visible ocasionalmente uniseriadas. Escala = 160 μ m. MRCLR-10.

un largo de 8 metros, con presencia de xilema secundario, el estado de preservación es bueno (Figura 2A).

Corte transversal. Anillos de crecimiento indistinguibles, no presenta canales resiníferos, parénquima axial ausente, las traqueidas tienen forma circular, con un diámetro radial de 45 μm , la pared de las traqueidas tiene un espesor promedio de 19 μm , las traqueidas entre cada radio leñoso son de cinco a seis (Figura 2B).

Corte longitudinal tangencial. Los radios son homocelulares uniseriados, de tamaño mediano con un promedio de 7 células (21 máximo y 2 mínimo) son homocelulares uniseriados, la mayoría de las células presenta forma circular, algunas son de forma elíptica (Figura 2C).

Corte longitudinal radial. Se observan los campos de cruzamiento con punteaduras tipo araucarioide con un número de una a tres punteaduras desordenadas. Las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas son biseriadas, alternas y rara vez uniseriadas, de forma circular con abertura visible, con un diámetro promedio de 39.6 μm (39.7 máximo y 39.2 mínimo) (Figura 2 D, E, F).

4. Discusión

El ejemplar descrito se caracteriza por presentar los siguientes caracteres anatómicos: punteaduras de tipo araucarioide, de una a tres desordenadas por campo de cruzamiento. La forma circular de las punteaduras radiales con arreglo alterno, dispuestas en su mayoría de forma biseriada contigua, así como uniseriadas. De acuerdo con el criterio de Philippe y Bamford (2008) se permite asignarlo al género fósil *Agathoxylon* por los caracteres de punteaduras radiales araucarioides (contiguas y alternas) y campos de cruzamiento araucarioides (Hartig, 1848). La descripción realizada por Wieland (1914) de *Araucarioxylon mexicanum*, se diferencia del ejemplar en estudio por: el tipo de radios homocelulares largos (hasta 40 células), el tipo de punteaduras en los campos de cruzamiento y el tipo de punteaduras en las paredes radiales que presenta, que pueden ser hasta triseriadas. Otro ejemplar con el que se comparó, es el registrado por Ortega-Chavez (2013) del Jurásico Medio, con afinidad al género *Agathoxylon* de la localidad de Partideño del estado de Oaxaca. Al realizar comparaciones con el ejemplar de Rosario, coincide con los campos de cruzamiento con punteaduras de tipo araucarioide; sin embargo, en cantidad y orden el ejemplar del Jurásico Medio cuenta con un número de dos a seis punteaduras dispuestas en hileras. El de Rosario presenta de una a tres desordenadas; también difiere en las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas ya que el ejemplar de Partideño las presenta de forma hexagonal con abertura visible, lo que permite concluir que son especies diferentes. Por lo anterior, se puede proponer que este género posee amplia distribución, sin descartar un mayor análisis de los

ejemplares en la localidad de estudio por si llegara a ser una nueva especie del género *Agathoxylon*, como sucede con especies endémicas registradas para el Jurásico Inferior de Oaxaca (e.g. *Mexiglosa varia*, *Weltrichia mixtequensis*, *Zamites diquiyu*, etc.).

5. Conclusión

Se identificó el género *Agathoxylon* sp. para el Jurásico Inferior, siendo el registro más antiguo para México de este género. Este nuevo reporte permite incrementar la distribución paleogeográfica apoyando las propuestas de que el género *Agathoxylon* se distribuyó en una amplia gama de climas para México, por lo menos para el Jurásico Inferior y Medio.

Agradecimientos

Agradecemos a la Dra. Silvia Gnaedinger y el M. en C. Carlos Castañeda Posadas la revisión de este manuscrito, así como la aportación realizada al mismo. También agradecemos a los pobladores de la localidad Rosario Nuevo, Oaxaca, por permitir el acceso a sus terrenos y el permiso para efectuar los cortes de dos troncos.

Referencias

- García Esteban, L., De Palacios, P., Guindeo Casasús A., 2000, Clave de identificación de maderas de coníferas a nivel de especie, Región Europea y Norte Americana: Investigación Agraria Sistema de Recursos Forestales, 9(1), 117–136.
- García Esteban, L., Guindeo Casasús, A., Peraza Oramas, C., De Palacios, P., 2003, La madera y su anatomía, Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar: Madrid, 327 pp.
- International Association of Wood Anatomists (IAWA), 2004, List of microscopic features for softwood identification: Richter, H.G., Grosser, D., Heinz, I., Gasson, P.E. (eds.), IAWA J. 25.
- Jiménez-Rentería, J., 2004, Estudio Palinoestratigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico), en la Barranca Rosario Nuevo, Región de Tezoatlán, al Noroeste del estado de Oaxaca: Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Tesis de Licenciatura, 287 pp.
- Ortega-Chávez, E., 2013, Paleoxilología de Gimnospermas en el Jurásico Medio, Formación Tecomazuchil, de la localidad de Partideño, Oaxaca: Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Tesis Licenciatura, 51 pp.
- Ortega-Chávez, E., Velasco-De León, M.P., Jiménez Rentería, J., 2014, Paleoflora del Jurásico Inferior de las Formaciones Rosario y Conglomerado Prieto, del poblado Rosario Nuevo, Oaxaca (resumen), en II Simposio de Paleontología en el sureste de México, Campus Puerto Escondido Universidad del mar, Puerto Escondido, Oaxaca. México: Memoria, 63.
- Person, C.P., Delevoryas, T., 1982, The Middle Jurassic Flora of Oaxaca Mexico: Palaentographica, Abt. B., 180, 82–119.
- Philippe, M., Bamford, M., 2008, A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods: Review of Palaeobotany and Palynology, 148, 184–207.

Wieland, R.G., 1914, La flora Liásica de la Mixteca Alta: Boletín del Instituto Geológico de México, 31, 120–124, 41 lám.

Manuscrito recibido: Noviembre 9, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Noviembre 25, 2017.

Manuscrito aceptado: Noviembre 28, 2017.

Revisión morfológica de las tortugas del género *Notoemys*

López-Conde, Oliver Ariel^{a,*}; Alvarado-Ortega, Jesús^b

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510.

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la investigación s/n, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510.

* vertebrate_palaentology@comunidad.unam.mx

Resumen

Se realizó un estudio morfológico con los caparazones de cada uno de los ejemplares pertenecientes al género *Notoemys*, el cual, por el momento, únicamente se distribuye en el continente americano, teniendo un alcance estratigráfico que va del Jurásico Tardío (Oxfordiano) al Cretácico Temprano (Valanginiense). Se usaron únicamente los caparazones debido a que no todos los representantes de este género disponen de elementos craneales y postcraneales. El uso de los caparazones en este estudio morfológico es adecuado debido a que cuentan con los caracteres morfológicos y diagnósticos que definen a este género de tortugas. El objetivo principal consiste en presentar las variaciones anatómicas observadas tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho como del plastrón en cada especie, con ello actualizando la información existente para este taxón de tortugas y generar un documento donde se encuentre la descripción morfológica de los caparazones de las especies del género *Notoemys*. Con el reciente descubrimiento y descripción de una nueva especie de este género para el Jurásico Tardío de México se incrementa la diversidad de este grupo de tortugas, además de ampliar la distribución de *Notoemys* en América.

Palabras clave: Biogeografía, Cretácico Temprano, Jurásico Tardío, *Notoemys*, Pan-Pleurodira, Testudines.

Abstract

A morphological study was carried out with the carapace of each member of the genus Notoemys. The aim of this study is to present the anatomical variations observed in the plates and in the scutes in the corns of the carapace and plastron on each species; to update the information of this taxon of fossil turtles; and generate a document in which it found all the morphological descriptions of the Notoemys members. The distribution of this fossil turtles were only in America, and the stratigraphic reach of this genus was from Late Jurassic (Oxfordian) to Early Cretaceous (Valanginian). In most of the members of this genus the shell is well preserved in the fossil record, and only few specimens have skull or axial elements. The use of the shells in this morphological study is adequate because they have the morphological and diagnostic characteristics that define this turtle genus. With the recent discovery and description of a new species of this genus for the Late Jurassic of Mexico the diversity of this group of turtles increases, in addition to expanding the distribution of Notoemys in America.

Keywords: Biogeography, Early Cretaceous, Late Jurassic, Notoemys, Pan-Pleurodira, Testudines.

1. Introducción

Cattoi y Freiberg (1961) propusieron el género *Notoemys*, el cual actualmente está constituido por cuatro especies, todas colectadas en el continente americano. El primer representante del género *Notoemys* colectado y descrito fue *Notoemys laticentralis* (Cattoi y Freiberg, 1961) del Jurásico Tardío (Titoniano) de Argentina. Posteriormente se colectó al representante más antiguo de este género, *Notoemys oxfordiensis* (de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001) del Jurásico Tardío (Oxfordiano) de Cuba. *Notoemys zapatoacaensis* (Cadena-Rueda y Gaffney, 2005) de Colombia, es el único ejemplar hasta el momento de este género que se conoce para el Cretácico Temprano (Valanginiano) (Cadena-Rueda y Gaffney, 2015). Recientemente, en yacimientos ubicados en Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México se colectó y describió *Notoemys tlaxiacoensis* (López-Conde *et al.*, 2016) también del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano) (Figura 1).

Los miembros del género *Notoemys* se obtuvieron de secuencias estratigráficas marinas y transicionales, con abundantes invertebrados y reptiles marinos (Bräm, 1965; Fernández y de la Fuente, 1994; de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001; Cadena-Rueda y Gaffney, 2005; López-Conde *et al.*, 2016). Estas especies son conocidas principalmente por sus caparazones. Otra particularidad de *Notoemys* es lo

bien osificado de sus caparazones, pero con la presencia de fontanelas centrales en el plastrón, en contraste con lo que ocurre en la mayoría de las tortugas marinas que muestran una reducción en la osificación del caparazón (Brand *et al.*, 2003). La preservación de extremidades en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* muestra que el fémur es ligeramente más largo que el húmero, estas proporciones son típicas para tortugas no marinas, por lo que no existe la total evidencia de la formación de aletas (Joyce y Gauthier, 2004).

La evidencia tafonómica, paleoambiental y morfológica nos ha permitido conocer que los representantes del género *Notoemys* eran habitantes de aguas poco profundas con una cierta tolerancia o preferencia por las aguas salobres sobre las aguas saladas. Sin embargo, incluso aquellos que preferían hábitats marinos se encontraban restringidas a zonas de lagunas ya que sus extremidades estaban escasamente adaptadas para ambientes marinos. Pero esta tolerancia a ambientes marinos les ayudó a dispersarse a lo largo de la línea de costa y entre los continentes durante la fragmentación temprana de Pangea a lo largo del corredor hispánico (López-Conde *et al.*, 2015 a y b).

El objetivo principal de este trabajo consiste en presentar las variaciones morfológicas observadas tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho como plastrón de las diferentes especies del género *Notoemys*.

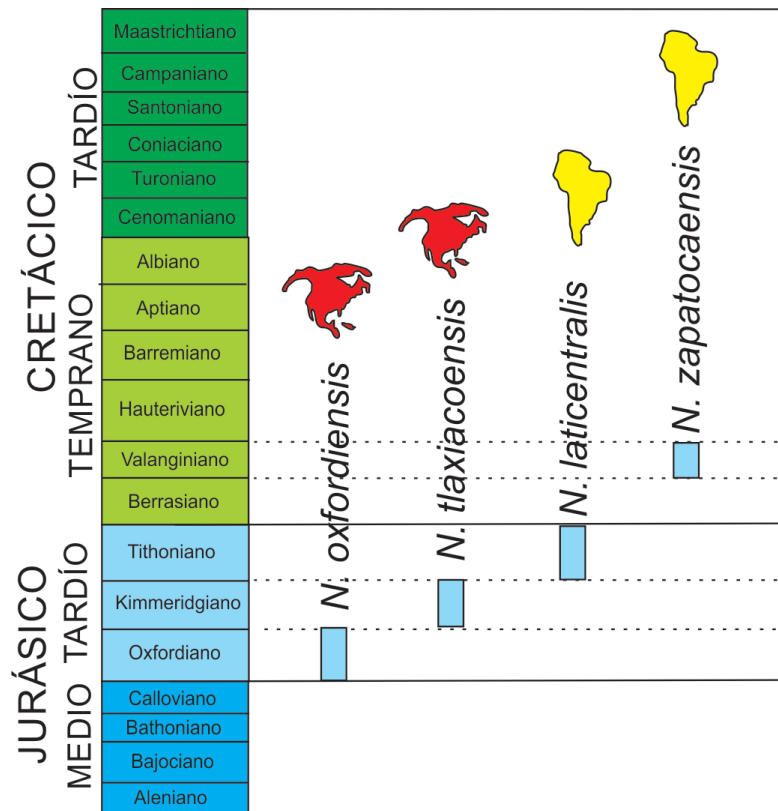


Figura 1. Alcance estratigráfico del género *Notoemys* (Modificado de López-Conde, 2016).

2. Material y métodos

El método consistió en realizar un estudio morfológico de cada uno de los ejemplares pertenecientes al género *Notoemys*. Señalando de esta forma las variaciones observadas, tanto en las placas óseas y escudos córneos del carapacho, como plastrón entre las diferentes especies. Incrementado de esta manera la información existente en la morfología del caparazón de las especies de este género, al añadirle lo descrito en *N. tlaxiacoensis*.

Los fósiles enlistados a continuación son los materiales de estudio de los ejemplares de las tortugas marinas del Jurásico Tardío-Cretácico Temprano del género *Notoemys*.

Notoemys laticentralis: MACN-18043 (Holotipo), carapacho completo (Figura 2), colectado en Las Lajas, Neuquén, Argentina, Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Titoniano). Resguardado en Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

Notoemys laticentralis: MOZ-PV-2487 (Paratipo), ejemplar que conserva un molde del carapacho y el plastrón (Figura 3), colectado en Cerro Lotena, departamento de Zapala, Neuquén, Argentina, Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Titoniano). Resguardado en el Museo Olsacher de Zapala, Neuquén, Argentina.

Notoemys zapatoacaensis: MGJRG IPN 15-EAC 140120031 (Holotipo), carapacho y plastrón (Figura

4), colectado en Zapatoaca, Departamento de Santander, Formación El Caucho, Cretácico Temprano (Valanginiano). Resguardado en Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Instituto Colombiano de Geología y Minas - Ingeominas, Bogotá, Colombia.

Notoemys oxfordiensis: MNHNCu-P (Holotipo) carapacho y plastrón (Figura 5), colectado en Viñales, Formación La Jagua, Jurásico Tardío (Oxfordiano). Resguardado en El Museo Nacional de Historia Natural, La Habana, Cuba.

Notoemys tlaxiacoensis: IGM-4861 (Holotipo), carapacho y el plastrón (Figura 6) colectado en Tlaxiaco, Oaxaca, México, Formación Sabinal, Jurásico Tardío (Kimmeridgiano). Resguardado en La Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrillat", IG, UNAM, Ciudad de México.

Abreviaciones Institucionales: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina (MACN). Museo Olsacher de Zapala, Neuquén, Argentina (MOZ). Museo Geológico Nacional "José Royo y Gómez", Instituto Colombiano de Geología y Minas - Ingeominas, Bogotá, Colombia (MGJRG). Museo Nacional de Historia Natural, La Habana, Cuba (MNHNCu). Colección Nacional de Paleontología "María del Carmen Perrillat", IG, UNAM, Ciudad de México (IGM).

3. Paleontología sistemática

Orden Testudines Batsch, 1788
Pan-Pleurodira Joyce *et al.*, 2004
Familia Platycheilyidae Bräm, 1965

Posee una sutura debido a la articulación de la pelvis tanto en el carapacho como el plastrón, presenta una muesca en el xifiplastron y el escudo cervical, una serie de ocho placas neurales que se continúan con dos suprapigiales, un mesoplastrón más ancho que largo y que no hace contacto con la línea media, una fontanela entre el hioplastrón y el hipoplastrón, formación del tubérculo articular en el borde anterior de la primera costilla torácica, el caparazón con el borde anterior amplio y recto y la zona posterior estrechándose con márgenes rectos.

Género *Notoemys* Cattoi y Freiberg, 1961

Cuenta con un caparazón relativamente suave, aplanado y sin ornamentaciones, carece de supramarginales, cuenta con dos suprapigiales, placas neurales más anchas que largas y una cicatriz iliaca que está restringida a la costal 8.

Carapacho. En *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis* y *N. tlaxiacoensis* su forma es condiforme, en el caso de *N. oxfordiensis* su forma subcuadrangular debido a que sus bordes laterales resultan ser paralelos. El carapacho de los representantes de este género es relativamente pequeño en tamaño con un máximo aproximado de 30 cm para *N.*



Figura 2. Carapacho de *Notoemys laticentralis* (MACN-18043). Escala gráfica igual a 10 cm.

laticentralis, *N. zapatoacaensis* y *N. oxfordiensis*, en el caso de *N. tlaxiacoensis* la longitud aproximada se estima en 35 cm, lo cual lo convertiría en el ejemplar de mayor tamaño conocido para el género *Notoemys* (López-Conde, 2016). De forma general el caparazón no presenta protuberancias u ornamentaciones tanto en el borde como en toda su superficie. En ninguno de los ejemplares se observa la presencia de supramarginales (Figura 7).

Placas óseas. Nucal: es más ancha que larga y de forma hexagonal en *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis*, y *N. oxfordiensis*. En *N. tlaxiacoensis* este elemento no se conservó. Neurales: la forma de las placas neurales es la siguiente: *N. laticentralis*, n1 = hexagonal, n2 = rectangular, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 – n8 hexagonal; *N. zapatoacaensis*, n1 – n2 = hexagonal, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 = hexagonal, n6 = irregular, n7 = hexagonal,



Figura 3. Carapacho y plastrón de *Notoemys laticentralis* (MOZ-PV-2487). Escala gráfica igual a 10 cm.

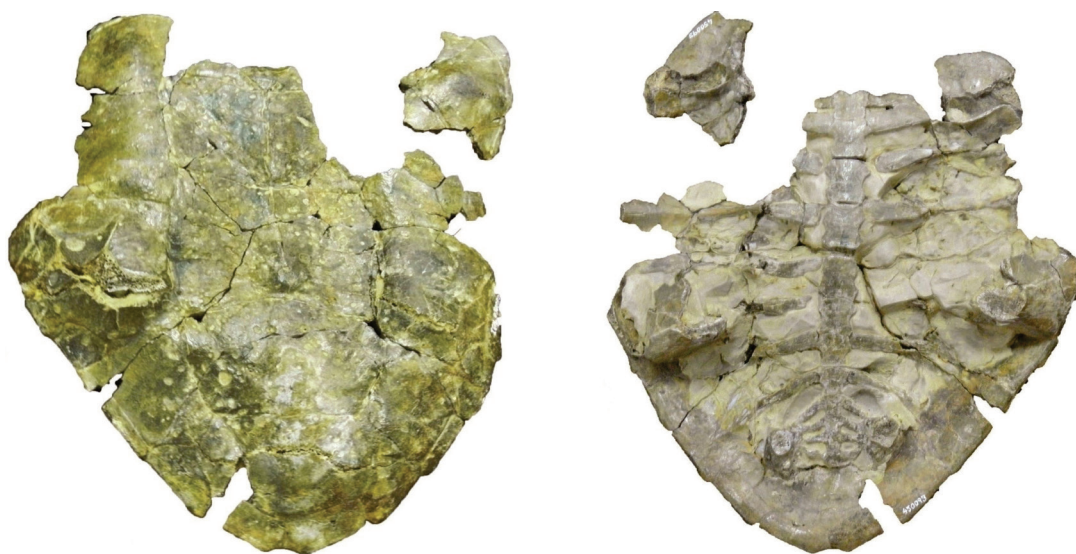


Figura 4. Carapacho y plastrón de *Notoemys zapatoacaensis* (MGJRG IPN 15-EAC 140120031). Fotografías proporcionadas por el Geólogo Mauricio Pardo Jaramillo. Escala gráfica igual a 10 cm.

n8 = trapezoidal; *N. oxfordiensis*, n1 = hexagonal, n2 = rectangular, n3 = octagonal, n4 = rectangular, n5 = hexagonal, n6 = irregular. Es importante mencionar que las seis neurales se han conservado como impresión y de las n7 y n8 se desconoce su forma. *N. tlaxiacoensis* n1 – n8 = hexagonales. Suprapigial 1: En *N. laticentralis* su forma es trapezoidal, en *N. zapatocaensis* y *N. tlaxiacoensis* su forma es rectangular y en *N. oxfordiensis* no se conoce. Suprapigial 2: en *N. laticentralis* su forma es subhexagonal, en *N.*

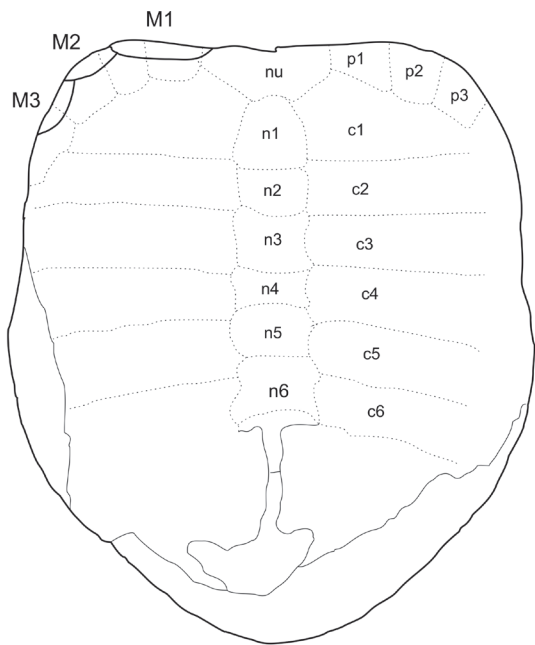
zapatocaensis su forma es pentagonal, y en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conoce su forma. Pigial: en *N. laticentralis* su forma es rectangular, en *N. zapatocaensis* su forma es irregular, y en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conoce. Costales: de forma general resultan ser más anchos que largos en todas las especies, en *N. laticentralis* su forma puede ser hexagonal o rectangular, en *N. zapatocaensis* su forma es rectangular, en *N. oxfordiensis* son impresiones en la roca y se pueden observar de forma



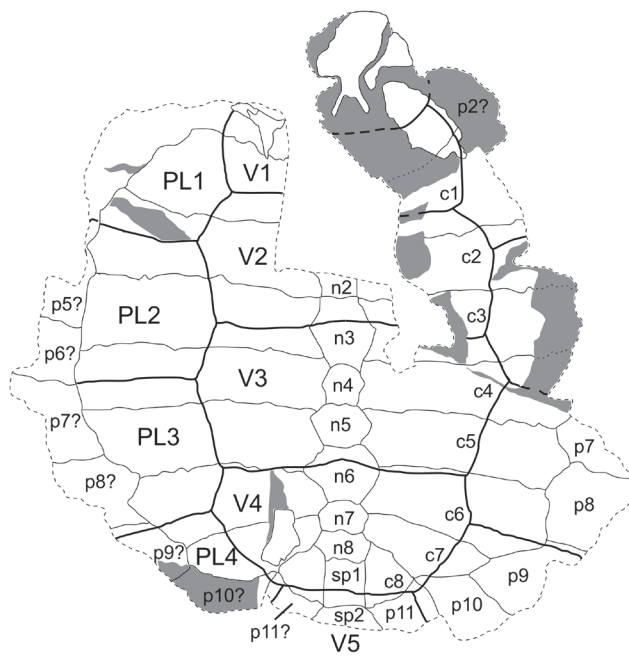
Figura 5. Carapacho y plastrón de *Notoemys oxfordiensis* (MNHNCu-P). Fotografías proporcionadas por el Ing. Yasmani Ceballos Izquierdo. Escala gráfica igual a 10 cm.



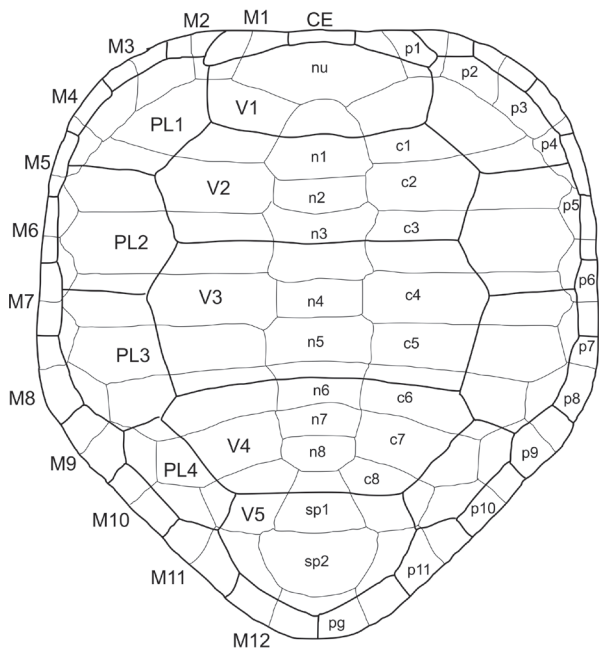
Figura 6. Carapacho y plastrón de *Notoemys tlaxiacoensis* (IGM-4861). Escala gráfica igual a 10 cm.



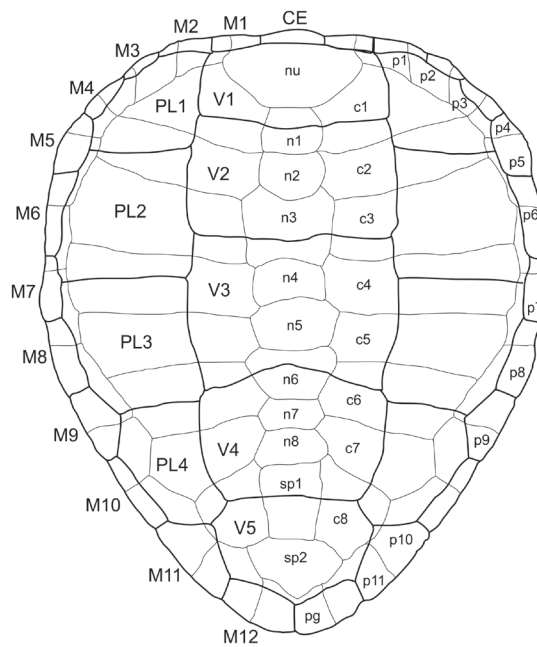
Notoemys oxfordiensis



Notoemys tlaxiacoensis



Notoemys laticentralis



Notoemys zapatocaensis

Figura 7. Carapachos de los representantes del género *Notoemys*. Abreviaciones: nu, nuchal; n, neural; sp, suprapigial; pg, pigial; c, costal; p, periféricas; CE, cervical; V, vertebral; PL, pleural; M, marginal. Escala gráfica igual a 5cm.

hexagonal e irregular y en *N. tlaxiacoensis* su forma puede ser hexagonal o rectangular. Periféricas: en *N. laticentralis* de la p1 – p3 su forma es trapezoidal y de la p4 – p11 subpentagonales, en *N. zapatoacaensis* de la p1 – p4 su forma es cuadrada, de la p5 – p7 rectangulares y de la p8 – p11 subpentagonales, en *N. oxfordiensis* de la p1 – p3 su forma es trapezoidal, de la p8 – p9 cuadradas, las restantes no se conservaron, en *N. tlaxiacoensis* sólo se conocen de la p5 – p11 y su forma es subrectangular. De forma general en todos los representantes las placas óseas periféricas son más largas que anchas.

Escudos córneos. Escudo cervical: en *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* su forma es rectangular, en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Escudos vertebrales: de forma general los escudos vertebrales son más anchos que largos. En *N. laticentralis* v1 subcuadrangular, v2 – v4 hexagonal, v5 heptagonal, en *N. zapatoacaensis* v1 – v3 rectangular, v4 hexagonal, v5 heptagonal, en *N. oxfordiensis* no se conocen, *N. tlaxiacoensis* v1 rectangular, v2 – v4 hexagonal, v5 heptagonal. Escudos pleurales: en *N. laticentralis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular, *N. zapatoacaensis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular, *N. oxfordiensis* no se conocen, *N. tlaxiacoensis* p1 – p3 pentagonales, p4 rectangular. Escudos marginales: *N. laticentralis* m1 – m2 trapezoidal, m3 – m8 rectangular, m9 pentagonal, m10 rectangular, m11 pentagonal, m12 rectangular, *N. zapatoacaensis* m1 – m2 rectangular, m3 oval, m4 – m8 rectangular, m9 pentagonal, m10 rectangular, m11 pentagonal, m12 rectangular, *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis* no se conocen.

Plastrón. En el género *Notoemys* el plastrón es de menor tamaño con relación al carapacho. El lóbulo anterior es más ancho y más corto y el lóbulo posterior es el componente más largo del plastrón. Tanto en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* el lóbulo anterior es redondeado y carece de tuberosidades en el borde. *N. zapatoacaensis* tiene el lóbulo anterior recto con tuberosidades reducidas en ambas esquinas laterales. En *N. tlaxiacoensis* no se conoce el lóbulo anterior ni posterior. El plastrón está firmemente unido al caparazón por un puente corto, este tipo de unión se mantiene por la inserción de contrafuertes en la zona axilar e inguinal. La presencia de una o dos fontanelas en el plastrón se ha llegado a considerar como una evidencia de dimorfismo sexual (Cadena-Rueda *et al.*, 2013) (Figura 8).

Placas óseas. Entoplastrón: en *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* es de forma romboidal y toca ligeramente el borde del lóbulo anterior del plastrón separando completamente el epiplastrón. En *N. oxfordiensis* no se extiende anteriormente para separar el epiplastrón. Epiplastrón: es de forma trapezoidal en *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis* y *N. oxfordiensis*. Hioplastrón: se puede considerar similar en forma para los representantes del género *Notoemys*. Es la zona donde se ubica la escotadura axilar. Mesoplastrón: varían las dimensiones de acuerdo a la especie, observándose un menor tamaño en *N. zapatoacaensis* y un mayor tamaño en *N. tlaxiacoensis*. Es de forma triangular

y generalmente es más largo que ancho y no hace contacto con la línea media. Hipoplastrón: es similar en forma en todos los representantes de este género, pero resulta ser más ancho que largo en *N. oxfordiensis* y *N. tlaxiacoensis*. Es la zona donde se ubica la escotadura inguinal. Xifiplastrón: similar en forma, pero varía en lo ancho de acuerdo a la presencia de una fontanela hioplastrón-xifiplastrón ya que en este caso es más delgado el xifiplastrón. Si se presenta la fontanela solo en el hioplastrón-xifiplastrón esta zona resulta ser más ancha.

Fontanela. Es importante mencionar al único representante del género *Platycheilus*, que también es parte de la familia *Platycheilyidae*, *P. oberndorferi* (Wagner, 1853) presenta dos fontanelas una entre el hioplastrón-hipoplastrón y la otra entre el hipoplastrón-xifiplastrón. *N. oxfordiensis* presenta una sola fontanela entre el hioplastrón-hipoplastrón. Por otro lado *N. laticentralis* y *N. zapatoacaensis* (paratipo) tienen una sola fontanela larga que va desde el hioplastrón-xifiplastrón. Cabe señalar que el holotipo de *N. zapatoacaensis* de acuerdo a su descripción presenta en la parte posterior del plastrón una fontanela entre el hioplastrón-xifiplastrón. En *N. tlaxiacoensis* se observa una fontanela en el área comprendida entre el hioplastrón-hipoplastrón, se aprecia posteriormente la sutura de la línea media y se logra identificar al parecer una segunda fontanela formada entre el hipoplastrón-xifiplastrón. El número de fontanelas y la forma de la escotadura anal que puede ser en forma de "U" o "V" se puede utilizar como carácter relacionado al dimorfismo sexual, esto se ha reportado anteriormente durante la descripción del paratipo de *N. zapatoacaensis* (Cadena-Rueda *et al.*, 2013).

Escudos córneos. Intergular: De forma pentagonal, similar en forma en *N. laticentralis*, *N. zapatoacaensis* y *N. oxfordiensis*. Siendo más delgado y largo en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis*. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Gular: en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* son de forma triangular en *N. zapatoacaensis* son rectangulares por lo que tienen una mayor superficie de contacto con el lóbulo anterior ya que son más anchos que largos. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Este escudo cubre la mayor parte del entoplastrón. Humeral: en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis* son más grandes y de forma casi pentagonal, en cambio en *N. zapatoacaensis* son más de forma trapezoidal. En *N. tlaxiacoensis* no se conservó. Este escudo cubre gran parte del epiplastrón y la parte anterior del hioplastrón. Pectoral: prácticamente similares en forma y tamaño en *N. laticentralis* y *N. oxfordiensis*, es ligeramente cóncavo en el surco de la zona anterior y posterior del escudo. En *N. zapatoacaensis* el trazo del surco es más recto tanto en la porción anterior y posterior además de no conservarse la zona lateral. En *N. tlaxiacoensis* sólo se conoce la parte posterior de este escudo, el surco formado por el escudo pectoral es ligeramente cóncavo anteriormente. De forma general este escudo cubre la mayor parte del hioplastrón y se extiende en la porción anterior del mesoplastrón. Abdominal: este escudo es prácticamente similar en todos

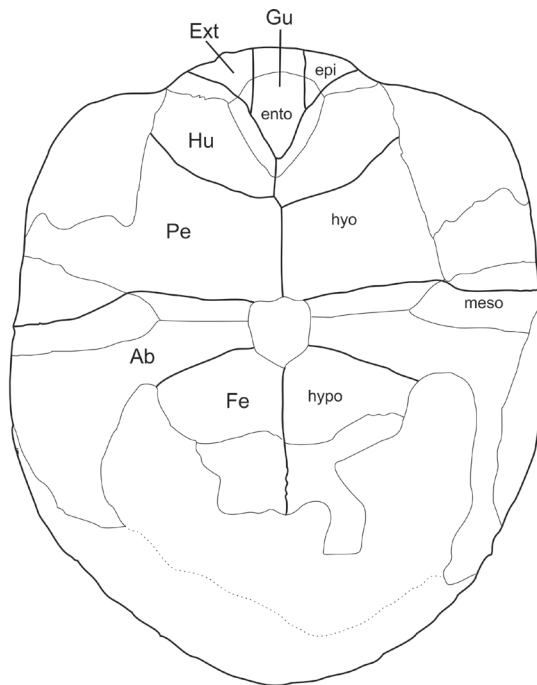
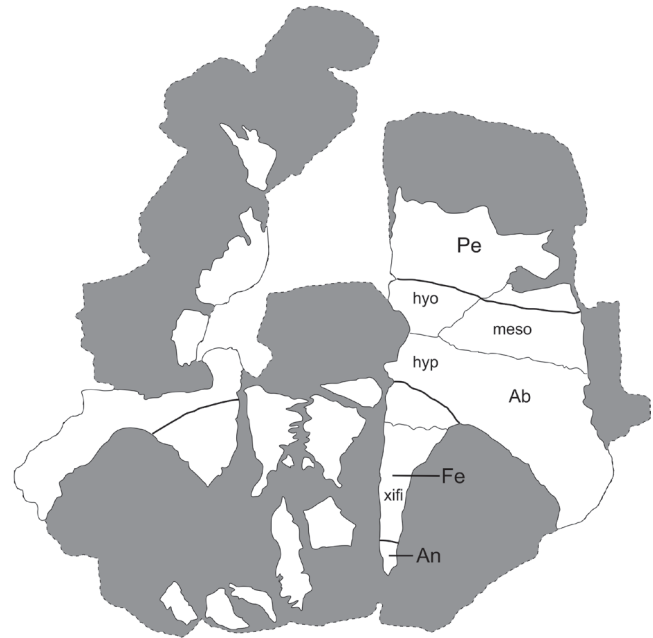
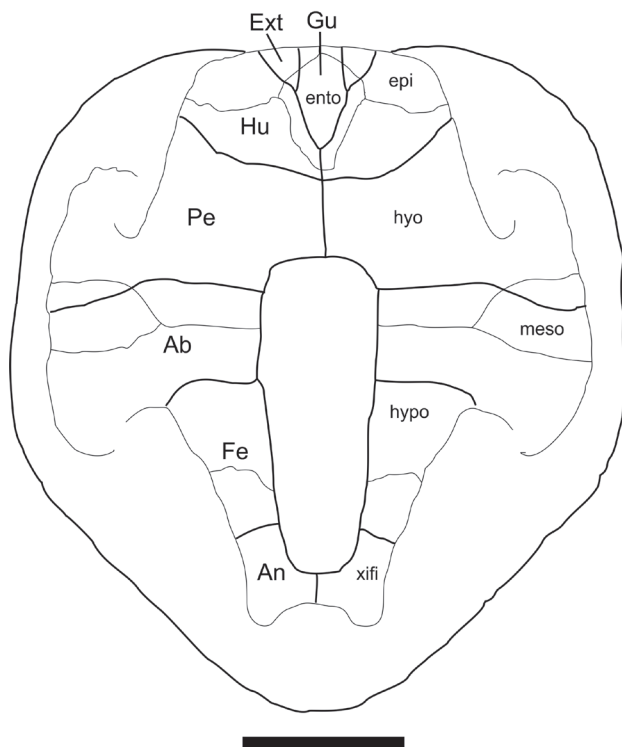
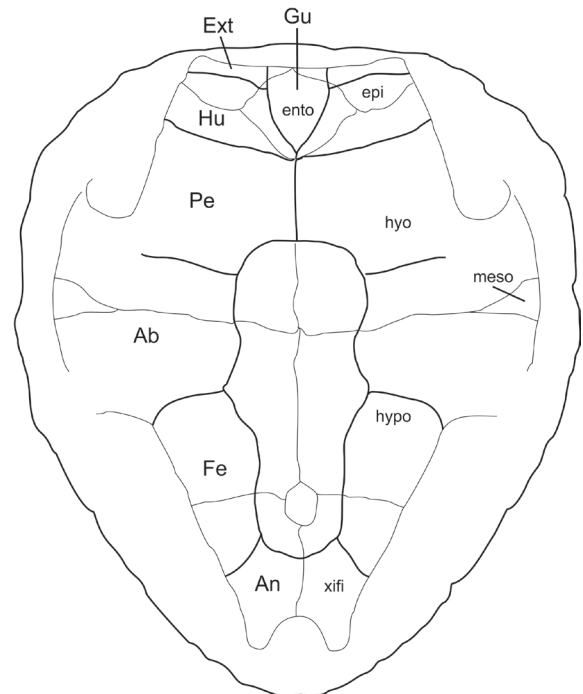
*Notoemys oxfordiensis**Notoemys tlaxiacoensis**Notoemys laticentralis**Notoemys zapatocaensis*

Figura 8. Plastrón de los representantes del género *Notoemys*. Abreviaciones: ento, entoplastrón; epi, epiplastrón; hyo, hioplastrón; meso, mesoplastrón; hypo, hipoplastrón; xifi, xifiplastrón; Gu, gular; Ext, estragular; Hu, humeral; Pe, pectoral; Ab, abdominal; Fe, femoral; An, anal. Escala gráfica igual a 5cm.

los representantes del género *Notoemys*, con excepción en *N. zapatocaensis* donde es mayor la superficie de este escudo y al parecer no pasa el surco formado entre el escudo abdominal y femoral sobre el mesoplastrón. En los demás representantes este escudo cubre la zona posterior del hioplastrón, prácticamente todo el mesoplastrón con excepción de su zona anterior y también el hipoplastrón faltándole cubrir una porción del área posterior. El surco formado entre el escudo abdominal y femoral lateralmente se ubica en la escotadura inguinal. Femoral: escudo similar en los representantes del género *Notoemys*, este escudo cubre la zona posterior del hipoplastrón y la mayor parte del xifiplastrón. Anal: similar en forma y dimensiones en *N. laticentralis* y *N. zapatocaensis*, aunque variando la forma de la escotadura anal. En *N. tlaxiacoensis* sólo se conservó una pequeña porción lateral, en tanto en *N. oxfordiensis* esta zona no se conservó.

4. Discusión

Actualmente no existe duda alguna con relación a la pertenencia taxonómica de cada especie ubicada dentro del género *Notoemys*, debido a que cada uno de ellas se apega a la diagnosis propuesta para este género por Cattoi y Freiberg (1961). El estudio morfológico se realizó con el caparazón de las tortugas ya que es el elemento mejor conservado, este análisis morfológico se basó en con las placas óseas y escudos córneos tanto del caparazón como del plastrón, haciendo notar en algunos casos la variabilidad morfológica y en otros, su similitud. Es importante resaltar que para un estudio más detallado de este grupo lo adecuado sería contar con ejemplares lo más completos posible, ya que de esta forma se podrían observar si existen diferencias en los demás elementos de su anatomía, y con ellos se brindarían nuevos elementos para hacer una diagnosis más robusta de este grupo.

Recientemente se ha desatado una controversia con relación a la pertenencia al género *Notoemys* del ejemplar colectado en Cuba, esto debido a que investigadores cubanos consideran pertinente mantener a este ejemplar como originalmente fue descrito, *Caribemys oxfordiensis* (de la Fuente y Iturralde-Vinent, 2001) y no tomar en cuenta la revisión realizada por Cadena-Rueda y Gaffney (2005), en donde mediante una revisión de ambos géneros consideraron que el ejemplar de Cuba debía ser reasignado y nombrado como *Notoemys oxfordiensis*.

5. Implicaciones biogeográficas

Notoemys es un género de tortugas fósiles ubicado dentro de las Pan-Pleurodiras, estas tortugas tuvieron su distribución en Laurasia y Gondwana y posiblemente utilizaron el corredor hispánico como su principal ruta de dispersión, haciendo uso de los mares someros que se

originaron durante la fragmentación de Pangea (Figura 9). *Notoemys* ha sido encontrado en el Oxfordiano de Cuba (*N. oxfordiensis*), en el Kimmerdgiense de México (*N. tlaxiacoensis*), en el Titoniano de Argentina (*N. laticentralis*) y en el Valanginiense de Colombia (*N. zapatocaensis*). Los ejemplares más antiguos se ubican en Laurasia donde se encuentran los ejemplares de Cuba y México y que posiblemente a partir del corredor hispánico se distribuyera a América del Sur y posiblemente a Europa (López-Conde, 2016). El que únicamente este género de tortugas se haya encontrado hasta el momento en América, se debe posiblemente a que su origen fue durante la fragmentación temprana de Pangea, en algún punto del naciente corredor hispánico que sería coincidente con la distribución de masas continentales y océanos durante el Jurásico Tardío (Storey, 1995). Se han descrito el mismo número de ejemplares tanto para América del Norte como América del Sur, pero aún así el registro fósil de este grupo de tortugas continúa siendo escaso. Es relevante mencionar que al menos con este grupo de tortugas no se cumplen las distintas teorías, que hablan de un intercambio faunístico del Mar de Tethys con dirección al Proto-Pacífico a través del corredor hispánico como ocurrió con otros reptiles marinos y peces (Gasparini, 1977; López-Conde, 2016). Se ha considerado que es igualmente parsimonioso postular el origen del linaje Pan-Pleurodira tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur, pero para algunos autores es más plausible postular que Pan-Pleurodira se originó en el hemisferio sur y que se dispersó hacia masas continentales vecinas, como la parte norte de Pangea (Gaffney y Meylan, 1988). Para el género *Notoemys* el registro fósil nos indica que posiblemente el origen de estas tortugas pudo ser en durante el Jurásico Tardío en algún punto del corredor hispánico (López-Conde *et al.*, 2016).

6. Conclusiones

Los datos obtenidos mediante el estudio morfológico del género *Notoemys* en este trabajo amplía el conocimiento de cada uno de los elementos óseos y córneos del caparazón de las especies ubicadas dentro de este género, y de cómo estos elementos pueden llegar a ser similares o variar de una especie a otra. Mediante esta revisión se pudo observar que cada una de las especies responde adecuadamente a la diagnosis que originalmente se realizó para este género. Se espera en un futuro obtener ejemplares de cada especie más completos y con estos nuevos materiales realizar un estudio más profundo y a detalle de otros caracteres que harían más robusta la diagnosis de estas especies, con lo que se conocerían los huecos morfológicos existentes.

Con relación a la controversia existente sobre la ubicación taxonómica del ejemplar de Cuba, Cadena-Rueda y Gaffney (2005) llegaron a la conclusión de que "*Caribemys oxfordiensis*" debería colocarse dentro del género *Notoemys*, esto basado en una reevaluación de los criterios diagnósticos proporcionados durante el estudio

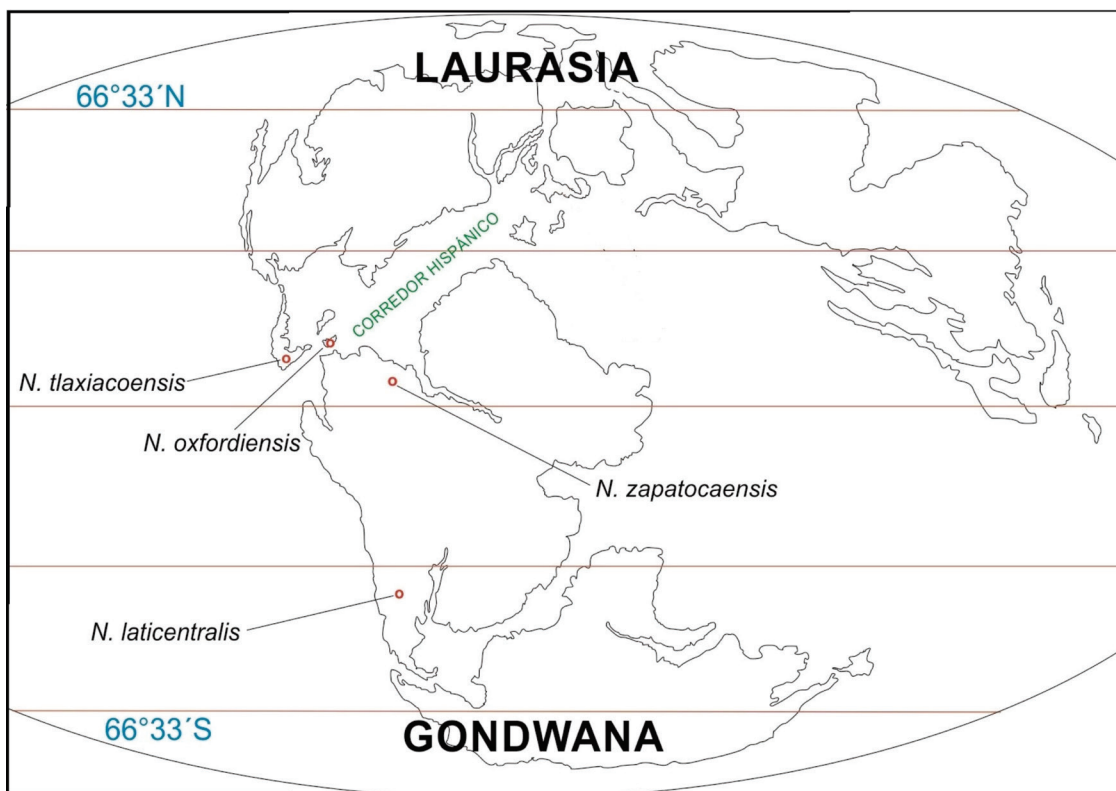


Figura 9. Distribución del género *Notoemys* en Laurasia y Gondwana y ubicación del corredor hispánico (Modificado de López-Conde, 2016).

del ejemplar de Colombia. Actualmente *Caribemys* sería una sinonimia de *Notoemys* y en los distintos estudios se considera correcto esta reasignación realizada por Cadena-Rueda y Gaffney (2005).

Independientemente del origen geográfico de Pan-Pleurodira, es evidente que el género *Notoemys* se pudo haber originado en Laurasia o en un sitio posiblemente ubicado a lo largo del nacimiento del corredor hispánico durante el mismo Jurásico Tardío o quizá el Jurásico Medio, siendo esto lo más parsimonioso debido a la evidencia fósil y las edades de dichos ejemplares. De esta forma el género *Notoemys* hizo uso del corredor hispánico distribuyéndose tanto en Laurasia, Gondwana y diversificándose en Europa en el otro grupo de tortugas que completa la diversidad de la Familia Platycheilyidae. Con ayuda de la evidencia fósil se puede observar que este grupo de tortugas no siguió el patrón de distribución observado en otros reptiles marinos y peces, los cuales se distribuyeron en el corredor hispánico a partir del mar de Tethys (López-Conde, 2016). Lo único que nos queda esperar es que el registro fósil se enriquezca con nuevos descubrimientos y nos brinden más información tanto taxonómica como biogeográfica del género *Notoemys*.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a las siguientes colecciones paleontológicas por las facilidades prestadas durante

la estancia realizada en cada una de ellas. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina). MOZ-PV, Museo Olsacher de Zapala, Colección Paleontológica de Vertebrados (Neuquén, Argentina). MEF, Museo Egidio Feruglio (Chubut, Argentina). Además, quiero también agradecer al Ing. Yasmani Ceballos Izquierdo por proporcionarme el material fotográfico de *Notoemys oxfordiensis* y al Geólogo Mauricio Pardo Jaramillo del Museo Geológico Nacional José Royo y Gómez por proporcionarme el material fotográfico de *Notoemys zapatoensis*, dicho material fue utilizado en esta publicación. Se agradece a los revisores anónimos que con sus aportaciones ayudaron a mejorar este trabajo. La elaboración de esta publicación tuvo el apoyo por parte del proyecto PAPIIT-IN106011 y IN 207314 y la beca CONACyT 545282.

Referencias

- Batsch, A.J.G.C., 1788, Versucheiner Anleitung, zur Kenntni Bund Geschichte der Thiere und Mineralien: Akademische Buchhandlung, Jena, 528 pp.
- Bräm, H., 1965, Die Schildkrötenausdemoberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn: Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 83, 1–190.
- Brand, L.R., Hussey, M., Taylor, J., 2003, Taphonomy of freshwater turtles: decay and disarticulation in controlled experiments: Journal of Taphonomy, 1, 233–245.

- Cadena-Rueda, E.A., Gaffney, E., 2005, *Notoemys zapatoacaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the early Cretaceous of Colombia: *American Museum Novitates*, 3470, 1–19.
- Cadena-Rueda, E.A., Jaramillo, C.A., Bloch, J.I., 2013, New material of the Platycheilyid turtle *Notoemys zapatoacaensis* from the Early Cretaceous of Colombia; implications for understanding pleurodira evolution. *en* Brinkman, D.B. et al., (eds), *Morphology and evolution of turtles, vertebrate paleobiology and paleoanthropology*, 105–120.
- Cadena-Rueda, E.A., Gaffney, E., 2015, A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clades Platycheilyidae and Dortokidae: *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 56(1), 3–20.
- Cattoi, N., Freiberg, M.A., 1961, Nuevo hallazgo de *Chelonia* extinguidos en la República Argentina: *Physis*, 22, 202.
- de la Fuente, M.S., Iturralde-Vinent, M., 2001, A new Pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba: *Journal of Paleontology*, 75, 860–869.
- Fernández, M.S., de la Fuente, M., 1994, Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: the oldest Gondwanian pleurodiran turtle: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 193, 81–105.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., 1988, A phylogeny of turtle, *en* Benton, M.J. (ed), *The Phylogeny and classification of the tetrapods*: Clarendon Press, Oxford, 157–219.
- Gasparini Z., 1977, Consideraciones sobre los Metriorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia): su origen, taxonomía y distribución geográfica: *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, 5, 1–9.
- Joyce, W.G., Gauthier, J.A., 2004, Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins: *Proceedings of the Royal Society of London*, 271, 1–5.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Gauthier, J.A., 2004, Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles: *Journal of Paleontology*, 78, 989–1013.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015a, The oldest record of Testudines in Mexico (Late Jurassic, Sabinal Formation, Oaxaca): *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, 167–186.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., 2015b, Tortuga Platycheilyidae del Kimmeridgiano marino de Oaxaca, México, *en* Reynoso, V.H., Flores-Mejía, P., Aguilar, F.J., Moreno-Bedmar, J.A. (compiladores), *Programa y resúmenes del XIV Congreso Nacional de Paleontología, Melchor Múzquiz, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C.: Paleontología Mexicana, Volumen especial, 1*.
- López-Conde, O.A., 2016, Determinación taxonómica de las tortugas fósiles del Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, Tlaxiaco, Oaxaca, México: Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 81 pp.
- López-Conde, O.A., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M.L., 2016, A new Platycheilyid (Pan-Pleurodira) from the late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico: *Papers in Palaeontology*, 1–14.
- Storey, B.C., 1995, The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwana land: *Nature*, 377, 301–308.
- Wagner, A., 1853, Beschreibung einer fossilen Schildkröten und etlicher anderer Reptilien-Überreste aus den lithographischen Schiefen und dem grünen Sandsteine von Kehlheim: *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse*, 7(1), 25–37.

Manuscrito recibido: Octubre 24, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Diciembre 1, 2017.

Manuscrito aceptado: Diciembre 4, 2017.

Gasterópodos terrestres del noreste de México: consideraciones paleogeográficas

Correa Sandoval, Alfonso^a; Buitrón Sánchez, Blanca Estela^{b,*}; Reguero Reza, Martha^c

^aInstituto Tecnológico de Ciudad Victoria, División de Estudios de Posgrado e Investigación, Apartado Postal 175, 87010, Cd. Victoria, Tamaulipas, México.

^bInstituto de Geología, Departamento de Paleontología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, CDMX, 04510, México.

^cInstituto de Ciencias del Mar y Limnología, Laboratorio de Malacología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, CDMX, 04510, México.

*blancab@unam.mx

Resumen

En éste trabajo, se presenta la revisión de la distribución geográfica de los gasterópodos terrestres procedentes del noreste de México. Los registros paleontológicos de los gasterópodos de esta región representan 6.9% de las especies que se han descrito. Las especies de gasterópodos terrestres recientes *Praticolella berlandieriana* y *Helicina chrysocheila chrysocheila* tienen la mayor distribución geográfica conocida para el noreste de México. Para México, la distribución de los gasterópodos del Pleistoceno-Holoceno, incluye siete familias con catorce especies procedentes de los estados de Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz. Sin embargo, se han reportado trece familias de gasterópodos fósiles con registros del Paleozoico Superior al Mioceno. La familia Spiraxidae se ha citado también para el Paleoceno de Europa y para el Holoceno del Caribe y Centroamérica.

Palabras clave: Gasterópodos terrestres, noreste de México, Oligoceno-Pleistoceno, Paleogeografía.

Abstract

*In this work, it was examined a review of the geographical distribution and origin of terrestrial gastropods of northeastern Mexico. The paleontological records of the gastropods of this region represent 6.9% of the species that have been described. Recent terrestrial gastropod species *Praticolella berlandieriana* and *Helicina chrysocheila chrysocheila* have the largest known paleogeographic distribution in northeastern Mexico. The distribution of the Pleistocene-Holocene gastropods of Mexico includes seven families with fourteen species from Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, and Veracruz, states. However, thirteen families of fossil gastropods with Paleozoic records have been reported of the Upper Paleozoic to Miocene. The Spiraxidae family has been cited for the Paleocene of Europe and for the Holocene of the Caribbean region and Central America.*

Keywords: Terrestrial gastropods, northeastern México, Oligocene-Pleistocene, Paleogeography.

1. Introducción

Los gasterópodos constituyen una de las clases más diversas del phylum Mollusca cuyo origen se remonta al Precámbrico. Particularmente, la clase Gastropoda es el grupo más diversificado y numeroso entre los Moluscos. Se conocen más de 15000 especies de gasterópodos fósiles (Barnes, 1985; Ruppert y Barnes, 1996) y hasta

70,000 especies de gasterópodos terrestres actuales. Éstos gasterópodos constituyen uno de los más exitosos y diversos grupos de invertebrados en los ecosistemas terrestres actuales (Groh y Hemmen, 1987; Abbott, 1989; Barker, 2001). El desarrollo de las investigaciones sobre la distribución geográfica de los moluscos, ha pasado por varias etapas, de la descriptiva y analítica a la predictiva (Peake, 1978). Indudablemente, para los moluscos terrestres, la fase

descriptiva a nivel biogeográfico ha sido la más importante y continuará por un largo tiempo en México. Descripciones detalladas de patrones regionales, tanto recientes como del pasado geológico, no están disponibles para muchas áreas del mundo y no pueden ser comprendidos sin una amplia recolecta (Peake, 1978; Correa, 2003; Naranjo, 2003, 2013).

En este sentido, en una perspectiva paleobiogeográfica, se hicieron observaciones con el fin de establecer relaciones de parentesco entre los gasterópodos terrestres fósiles, con los de las familias, géneros y especies recientes del noreste de México (Figura 1).

2. Materiales y método

La presente investigación se apoya en la revisión de material recolectado en 221 localidades del noreste de México. Los ejemplares están depositados en la Colección de Moluscos Terrestres del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas y del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. También se revisó el material malacológico del Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida, Estados Unidos de América. El estudio y análisis faunístico llevado a cabo se basó en estudios previos llevados a cabo por Correa (1992, 1993, 1996–1997, 2000, 2003), Correa et al. (1998, 1999) y Correa y Rodríguez (2002).

3. Registro de gasterópodos terrestres fósiles

El registro más antiguo sobre gasterópodos terrestres data del Paleozoico (Pensilvánico) procedentes de localidades de este de EUA y del oeste de Europa (Solem, 1981; Brown y Gibson, 1983). La existencia en Norteamérica de diez especies fósiles pertenecientes a cuatro familias y tres órdenes enfatiza la diversidad de esta fauna antes del fin del Paleozoico (Solem y Yochelson, 1979).

4. Registro de familias de gasterópodos terrestres actuales y consideraciones paleogeográficas

Los gasterópodos de las familias Helicinidae y Discidae se encuentran registrados en el noreste de México. Los helicínidos actuales son básicamente tropicales y marcadamente disyuntos en su distribución, con registros del sureste de Asia a Polinesia, Centroamérica y el Caribe considerados centros de diversidad. Escasos géneros como *Pseudhelicina* son endémicos de Sudamérica, y algunas especies viven en Florida o el sureste de Estados Unidos de América (*Helicina*, *Olygyra* y *Lucidella*). El género, *Hendersonia*, es un relicto holártico que aún puede ser encontrado escasamente en Iowa, Minnesota, Wisconsin, Michigan e Illinois, EUA (Solem y Yochelson, 1979). La extraordinaria estabilidad en la distribución de los

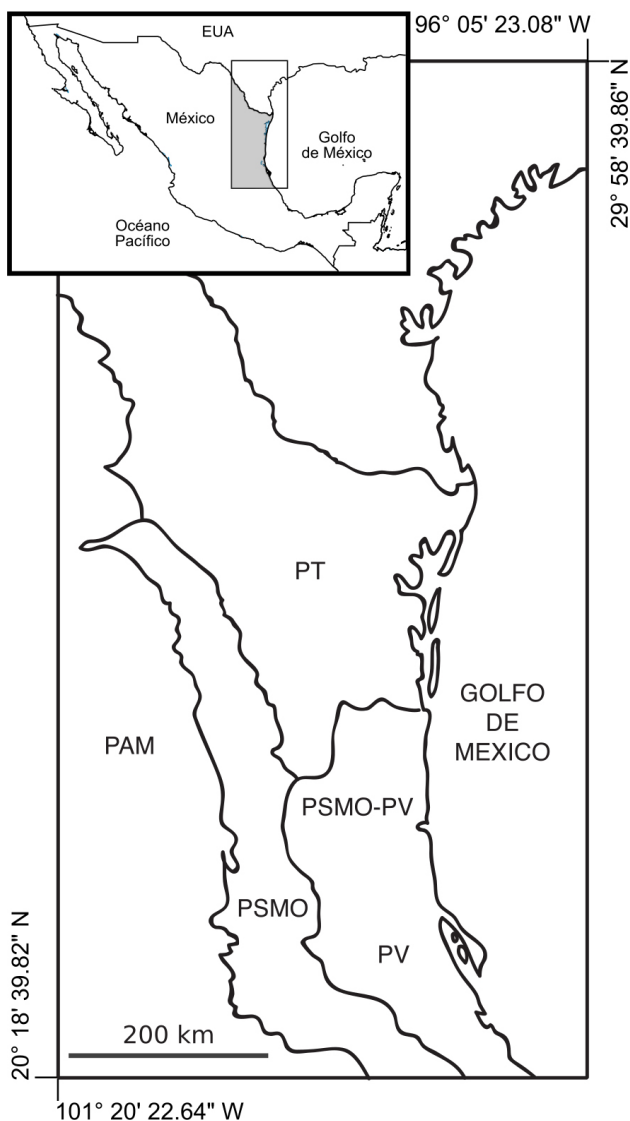


Figura 1. Región noreste de México con las provincias malacológicas (PV, Provincia Veracruzana; PSMO, Provincia de la Sierra Madre Oriental; PAM, Provincia del Altiplano Mexicano; PT, Provincia Texana), con base en la distribución geográfica de los gasterópodos terrestres recientes, según Pilsbry (1948) y Correa (2003).

gasterópodos terrestres a través del tiempo sugiere que los eventos tectónicos del Paleozoico y el Mesozoico son la clave para entender su biogeografía y la discontinuidad de su distribución (Solem, 1979). Dicha discontinuidad, se puede dar por fragmentación del área de distribución inicial (eventos vicariantes) en que la dispersión tuvo un papel menor. Para los moluscos terrestres es factible considerar que muchos ejemplos de distribución disyunta han resultado de la fragmentación de distribuciones más amplias (Peake, 1978). En este sentido, las diferencias de la distribución antigua y la reciente de la familia Helicinidae más al sur con respecto al registro fósil (Pensilvánico de Illinois e Indiana, EUA), se explica en parte por la separación progresiva de los continentes de la Pangea (Scotese, 1991).

La familia Discidae comprende a un grupo estrictamente holártico que contiene pocas especies, la mayor diversidad genérica se encuentra en Norteamérica, en áreas montañosas húmedas (Solem y Yochelson, 1979). La distribución conocida de *Discus victorianus*, presente en el noreste de México, se da en estas condiciones en la Sierra Madre Oriental. Una excepción es su presencia en la zona de Tamuín-San Vicente Tancuayalab a 70 – 80 m de altitud, perteneciente a la planicie costera del Golfo norte, al oriente del estado de San Luis Potosí (Correa *et al.*, 1998). La familia Discidae no ha tenido cambios en sus patrones biogeográficos desde el Paleozoico Tardío al Holoceno (Solem y Yochelson, 1979). Prácticamente no existen registros de moluscos terrestres del Mesozoico Temprano y sólo hay escasos del Cretácico a nivel mundial (Solem, 1959). Peake en 1978 señaló que, con base en el registro fósil en el Continente Americano, el período crítico para el establecimiento de los patrones modernos de distribución de moluscos terrestres ocurrió en el Mesozoico. No obstante, no es sino hasta el Paleoceno y Eoceno que gran abundancia de gasterópodos terrestres fueron encontrados. Muchas de estas especies pertenecen a géneros modernos y casi todos se pueden relacionar con familias existentes (Solem, 1959).

De acuerdo con Solem (1981), si se considera la antigüedad del registro fósil de las familias presentes en el noreste de México (Tabla 1), Diplommatinidae y Cyclophoridae se encuentran en el Mesozoico de Europa. La primera en el Jurásico, mientras que Polygyridae aparece en el Cretácico Tardío en Alberta, Canadá (Pilsbry, 1940). Urocoptidae posiblemente se originó en la región Neotropical, particularmente en Mesoamérica, según Pilsbry (1948) donde ha evolucionado desde el Mesozoico Tardío, invadiendo la región Neártica en el Cenozoico Temprano (Bequaert y Miller, 1973). Su centro de diversidad se encuentra en Centroamérica y el Caribe (Solem, 1981).

No obstante, en el este de Asia y en América, la evidencia fósil sobre la fauna de moluscos terrestres es aún muy incompleta. Se puede llegar a la conclusión que en el tiempo transcurrido entre el Cretácico y el Pleistoceno han tenido lugar varios períodos de intercambio por el istmo del estrecho de Bering (Pilsbry, 1948). Aunque particularmente en el Eoceno, de acuerdo con Peake (1978), hay escasa evidencia de que los moluscos terrestres pasaran por el estrecho de Bering como ruta de intercambio faunístico. Durante el Cretácico la evidencia geológica indica que la tierra del oeste de Norteamérica fue continua a través del oeste de México y Centroamérica. Fue aparentemente el tiempo en que la fauna mesoamericana recibió de la región Paleártica los ancestros de Cyclophoridae, aunque no hay aún evidencia paleontológica de que esta familia accediera a Mesoamérica por la ruta del norte del Pacífico (Pilsbry, 1948). Si la familia Cyclophoridae se hubiera adentrado así a Mesoamérica, es probable que su dispersión a las islas del Caribe haya ocurrido después de los eventos geológicos señalados por Brown y Gibson (1983). Es decir, luego de que la serie de islas volcánicas entre el Istmo de Tehuantepec

Tabla 1. Distribución por estados (Nuevo León (A), Tamaulipas (B), San Luis Potosí (C), región norte de Veracruz (D)) a nivel de familias de los gasterópodos terrestres del noreste de México cuya antigüedad del registro fósil es conocido).

FAMILIAS	A	B	C	D	REGISTRO
DISCIDAE		X	X		Paleozoico Superior
CYCLOPHORIDAE		X	X	X	Mesozoico
DIPLOMMATINIDAE		X	X		Jurásico
UROCOPTIDAE	X	X	X	X	Cretácico
POLYGYRIDAE	X	X	X	X	Cretácico Superior
BULIMULIDAE	X	X	X	X	Paleoceno
CARYCHIIDAE	X	X	X		Paleoceno
SUCCINEACEA (SUCCINEIDAE)	X	X	X		Paleoceno
SPIRAXIDAE	X	X	X	X	Paleoceno
FERUSSACIIDAE		X	X	X	Eoceno
STROBILOPSIDAE	X	?	X		Eoceno
SAGDIDAE	X	X	X		Eoceno
CHAROPIDAE		X	X		Mioceno

y Colombia (originadas en la primera mitad del Cretácico) se desplazaron al este (en el Turoniano, hace 90 millones de años) por el movimiento de la placa del Caribe en la misma dirección. Durante el Eoceno, las Antillas Mayores tomaron su posición geográfica actual. El surgimiento del Istmo de Panamá, que fusionó los dos continentes (Norte y Sudamérica) aconteció en el Plioceno hace cuatro millones de años (Brown y Gibson, 1983). La familia Bulimulidae tiene origen sudamericano (Pilsbry, 1948), posee registros fósiles del Eoceno (Solem, 1979) y del Paleoceno de Brasil y la Patagonia (Parodiz, 1982). En el Plioceno es posible que ocurrió su acceso hacia México y al resto de Norteamérica. De acuerdo con Solem (1959) las familias modernas comenzaron en el Cretácico y en el Paleoceno. Durante el resto del Paleogeno–Neogeno, hubo cambios evolutivos pequeños con la aparición de los géneros modernos en el Eoceno y especies modernas en el Plioceno.

Así, en función de los registros fósiles más tempranos, la superfamilia Succinea se encuentra en el Paleoceno de Europa y la Pupillacea en el Paleoceno de Norteamérica (Solem, 1979). La familia Spiraxidae se registra también en el Paleoceno de Europa (Peake, 1978). No obstante, Solem (1979) la señala en el Holoceno del Caribe y Centroamérica. En el Eoceno y Plioceno de Europa se encuentran las familias Ferussaciidae y Strobilopsidae y en el Pleistoceno de Norteamérica (Solem, 1979). En el Eoceno de Wyoming y Nuevo México, EUA se encuentra *Holospira leidy* y *H. grangeri*, respectivamente (La Rocque, 1960). También en el Eoceno de Wyoming se registra la familia Sagdidae (Solem, 1979). La Rocque (1960) señala a *Gastrocopta* en el Oligoceno y Plioceno de Europa. La familia Charopidae se encuentra en las Islas Marshall (Atolón Eniwetok) situadas en el océano Pacífico (Solem, 1979). Del Paleoceno se registró a *Carychium* de Utah, EUA. En el Plioceno y Pleistoceno se describieron las especies *Gastrocopta pellucida hordeacella* del Altiplano y este de EUA y California, *Hawaiia minuscula minuscula*, *Zonitoides arboreus* de California, Texas y Kansas y *Gastrocopta*

pentodon de Florida (La Rocque, 1960; Taylor, 1960, 1966; Fullington y Pratt, 1974; Hubricht, 1985). Particularmente en el Pleistoceno de Arizona se ha señalado la presencia de *Hawaiiia minuscula minuscula* y *Vertigo ovata* (Taylor, 1966). En Texas se encuentra la presencia de: *Helicina orbiculata orbiculata*, *Carychium mexicanum*, *Gastrocopta contracta contracta*, *G. pellucida hordeacella*, *G. corticaria*, *G. pentodon*, *Zonitoides arboreus*, *Rabdotus alternatus alternatus*, *Polygyra texasiana texasiana*, *Praticolella berlandieriana* y también *Hawaiiia minuscula minuscula* y *Vertigo ovata* (Pilsbry, 1948, Cheatum y Fullington, 1971; Hubricht, 1985). *Gastrocopta contracta contracta* y *G. pentodon* también se conocen en el Plioceno de Texas (Bequaert y Miller, 1973), (Tabla 2).

Peake (1978) señaló que debido a su bajo nivel de diferenciación taxonómica y su limitada dispersión a Norteamérica provenientes de Mesoamérica o de zonas tropicales, la colonización de algunas familias como Spiraxidae y Urocoptidae, así como de varios prosobranquios, posiblemente ocurrió en el Plioceno y Pleistoceno. Sin embargo, debe recordarse que *Holospira* (Urocoptidae) se ha encontrado en el Eoceno en Wyoming y Nuevo México Estados Unidos de América (La Rocque, 1960). No obstante, probablemente el centro de dispersión original de *Gastrocopta pellucida hordeacella* se encuentra en México. La evidente falta de información tampoco permite, en el caso de *Glyphyalinia indentata indentata* y *Hawaiiia minuscula minuscula*, establecer los probables centros de dispersión. Por otro lado, *Zonitoides arboreus*, *Gastrocopta pentodon*, *G. contracta contracta*, *Vertigo ovata* y *Puntum minutissimum minutissimum* tienen su probable centro de dispersión, y presumiblemente de evolución, en el este de Estados Unidos de Norteamérica y de ahí han extendido su distribución a varias partes de

la región neotropical (Bequaert y Miller, 1973). Brown y Gibson (1983) definen un corredor como una banda ancha de hábitat continuo o bioma, donde los organismos, restringidos al mismo, tienen amplia distribución y pueden dispersarse a grandes distancias sin cruzar barreras ambientales importantes. Un ejemplo de corredores son las cadenas montañosas, sobre todo si se extienden en el sentido de los meridianos, al favorecer la migración y conservación de las especies cuando el clima fluctúa (Margalef, 1980). Considerando el registro fósil es probable que varias de las especies antes señaladas hayan entrado al noreste y este de México durante la influencia del período glacial (Pleistoceno). De acuerdo con Martin y Harrell (1957), las montañas ofrecieron un refugio en los bosques templados. Algunas de estas especies de gasterópodos terrestres se distribuyen en bosques templados en estas regiones de México (*Hawaiiia minuscula minuscula*, *Zonitoides arboreus*, *Gastrocopta corticaria*, entre otras). Por otra parte, es en el Neotrópico *Subulina octona* tuvo su origen (Bequaert y Miller, 1973).

5. Datos paleontológicos sobre gasterópodos terrestres presentes en el noreste de México

Entre los escasos estudios paleontológicos que indican la presencia de gasterópodos terrestres en el noreste de México o áreas cercanas, se encuentra el de Gardner (1945) que cita a *Holospira eva* para el Oligoceno Tardío, registrada a nueve kilómetros al sur de Méndez, en el norte de Tamaulipas (municipio de San Fernando). También señala la presencia de otra especie de *Holospira* para el Oligoceno Medio, recolectada a 1.8 km al sur del Rancho Miralejas en el estado de Nuevo León y a “*Helix*” sp. del Oligoceno Inferior y Medio, de General Bravo, Nuevo León. Para el Holoceno, la especie *H. kriegeri*, se ha reportado del Cañón del Diablo en la Sierra Tamaulipas, México (Drake, 1950). En el caso de *Holospira* —especies recientes son conocidas de Tamaulipas y Nuevo León— los fósiles mexicanos no amplían significativamente la distribución geográfica del género. En estos dos estados, además de San Luis Potosí y Veracruz, se conocen actualmente 17 especies (Bequaert y Miller, 1973). En Texas, EUA, se han descrito también a *Vallonia gracilicosta*, *Gastrocopta procerca*, *Pupoides albilabris*, *Vertigo milium*, *Thysanophora horni* y *Praticolella taeniata* (Hubricht, 1985).

Hacia fines del Cretácico, con el descenso de los mares, los continentes empezaron a tomar la configuración actual en América del Norte (Weihaupt, 1984). Durante el Paleógeno Temprano, parte del noreste de México fue tierra firme y la franja costera del Golfo de México se encontraba bajo el agua (West, 1964, citado por Contreras, 1983). Para el Mioceno–Plioceno continúa la retirada de las aguas del Golfo de México. Tomando como base el estudio de Correa (2003), sólo se poseen datos paleontológicos del 6.9% de las especies. De las especies de gasterópodos terrestres

Tabla 2. Distribución por estados (Nuevo León (A), Tamaulipas (B), San Luis Potosí (C), región norte de Veracruz (D) de las especies de gasterópodos terrestres del noreste de México cuya antigüedad del registro fósil es conocido).

ESPECIES	A	B	C	D	REGISTRO
CARYCHIIDAE					
<i>Carychium mexicanum</i> (Pilsbry)	X	X	X		Pleistoceno
PUPILLIDAE					
<i>Gastrocopta contracta contracta</i> (Say)	X	X	X		Pleistoceno
<i>G. corticaria</i> (Say)	X	X	X		Pleistoceno
<i>G. pellucida hordeacella</i> (Pfeiffer)	X	X	X		Plioceno
<i>G. pentodon</i> (Say)	X	X	X		Plioceno
<i>Vertigo ovata</i> Say				X	Pleistoceno
ZONITIDAE					
<i>Hawaiiia minuscula minuscula</i> (Binney)	X	X	X		Plioceno
<i>Zonitoides arboreus</i> (Say)	X		X		Plioceno
UROCOPTIDAE					
<i>H. eva</i> Gardner		X			Oligoceno Superior
<i>H. kriegeri</i> Drake		X			Holoceno
BULIMULIDAE					
<i>Rabdotus alternatus alternatus</i> (Say)	X	X	X	X	Pleistoceno
POLYGYRIDAE					
<i>Polygyra texasiana texasiana</i> (Moricand)		X	X		Pleistoceno
<i>Praticolella berlandieriana</i> (Moricand)	X	X	X	X	Pleistoceno
HELICIDAE					
“ <i>Helix</i> ” sp	X				Oligoceno Inferior y Medio



Figura 2. *Praticolella berlandieriana*.

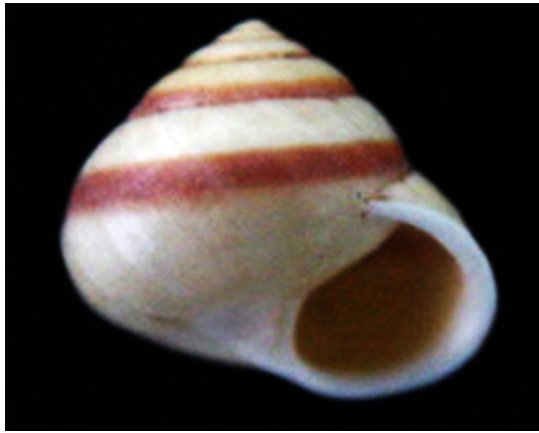


Figura 3. *Helicina chrysocheila chrysocheila*.

recientes, se tienen registros de *Praticolella berlandieriana* (Fig. 2) y *Helicina chrysocheila chrysocheila* (Fig. 3), las cuales presentan la mayor distribución geográfica conocida en el noreste de México (Correa *et al.*, 1998; Correa y Rodríguez, 2002); sin embargo, no se cuenta con datos paleontológicos detallados para el noreste de México.

En esta región del país, la escasez de registros fósiles de gasterópodos terrestres se debe a que los afloramientos corresponden en su mayor parte a periodos en los que la región se encontraba bajo el mar. Además, es necesario realizar una mayor cantidad de estudios paleontológicos sobre gasterópodos terrestres. Lo anterior, contribuiría a conocer el tiempo que llevan presentes algunas familias, géneros o especies en esta región oriental de México, sus orígenes y condiciones bajo las cuales han existido o se han dispersado. En función de los hallazgos de Gardner (1945), debe revisarse la región desde el Oligoceno al Holoceno.

6. Conclusiones

A nivel de familias de los gasterópodos terrestres recientes se tienen datos del 48.1% y solamente se conocen registros paleontológicos del 6.9% de las especies

de gasterópodos terrestres del noreste de México. La distribución de los gasterópodos del Pleistoceno–Holoceno, incluye siete familias con catorce especies procedentes de los estados de Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz. Las especies *Praticolella berlandieriana* y *Helicina chrysocheila chrysocheila* tienen la mayor distribución geográfica conocida para el noreste de México. De las familias que se registran en los estados mencionados, Spiraxidae se ha citado también para el Paleoceno de Europa y para el Holoceno del Caribe y Centroamérica. Además, se tiene registro de trece familias de gasterópodos fósiles del Paleozoico Superior al Mioceno.

Agradecimientos

Se agradece al Dr. Fred G. Thompson por permitir la revisión de la Colección de Moluscos Terrestres del Museo de Historia Natural de Florida, Universidad de Florida, por la literatura proporcionada y la revisión del trabajo. Al Dr. Pedro Almaguer por la literatura proporcionada y los comentarios al estudio. También se agradece a Rubén Rodríguez y María del Carmen Salazar por su participación en el trabajo de laboratorio y a Carlos Jiménez López por la revisión final del manuscrito.

El primer autor (A. Correa-Sandoval) agradece a los Consejos Nacional y Tamaulipeco de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado, sin el cual no hubiese sido posible realizar esta investigación. Se reconoce al Dr. Gerardo Rivas Lechuga de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México y a un investigador anónimo, la revisión final del manuscrito y sus acertadas sugerencias para la publicación del mismo.

Referencias

- Abbott, R.T., 1989, Compendium of land shells: American Malacologist, Florida, 240 pp.
- Barker, G.M., 2001, Gastropods on Land: Phylogeny, Diversity and Adaptive Morphology, *en* Barker, G.M. (ed.), The Biology of Terrestrial Molluscs, CABI Publishing, Oxon, 1–146.
- Barnes, R.D., 1985, Zoología de los invertebrados, Tercera Edición: México, D.F., Nueva Editorial Interamericana, 1157 pp.
- Bequaert, J.C., Miller, W.B., 1973, The Mollusks of the Arid Southwest: Arizona, University of Arizona Press, 271 pp.
- Brown, J.H., Gibson A.C., 1983, Biogeography: Missouri, C.V. Mosby Company, 643 pp.
- Contreras, S., 1983, Atlas de Evolución: Escuela de Graduados, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, 91 pp.
- Correa, S.A., 1992, Diversidad, distribución y especies aprovechables como alimento de la malacofauna terrestre del centro y sur de Tamaulipas, México: Informe de Proyecto, Consejo Tamaulipeco de Ciencia y Tecnología, Ciudad Victoria, Tamaulipas, 81 pp.
- Correa, S.A., 1993, Caracoles terrestres (Mollusca: Gastropoda) de Santiago, Nuevo León, México: Revista de Biología Tropical, 41, 683–687.
- Correa, S.A., 1996–1997, Caracoles terrestres (Mollusca: Gastropoda) de Iturbide, Nuevo León, México: Revista de Biología Tropical, 44/45, 137–142.

- Correa, S.A., 2000, Gastrópodos terrestres del norte de Veracruz, México: *Acta Zoológica Mexicana*, 79, 1–9.
- Correa, S.A., 2003, Gastrópodos terrestres del noreste de México: *Revista de Biología Tropical*, 51(3), 507–522.
- Correa, S.A., Rodríguez R.C., 2002, Gastrópodos terrestres del sur de Tamaulipas, México: *Acta Zoológica Mexicana*, 86, 225–238.
- Correa, S.A., García-Cubas, A.G., Reguero, M.R., 1998, Gastrópodos terrestres de la región oriental de San Luis Potosí: *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 1–17.
- Correa, S.A., Rodríguez, R., Buitrón, B.E.S., 1999, Zoogeografía de los gasterópodos terrestres de la región oriental de San Luis Potosí, México, *en* Memorias, IV Congreso Latinoamericano de Malacología (IV CLAMA) y III Encuentro Nacional de Investigadores en Malacología de Chile (III EIMCH), Coquimbo, Chile, 25–26.
- Cheatum, E.P., Fullington, R.W., 1971, The Aquatic and Land Mollusca of Texas, Part 1, *en* The Recent and Pleistocene Members of the Gastropod Family Polygyridae in Texas: Dallas Museum of Natural History Bulletin, 1, Part 1, 61 pp.
- Drake, R., 1950, *Holospira kriegeri*, new species from Tamaulipas: *Nautilus*, 64(2), 51–53.
- Fullington, R.W., Pratt, W.L., 1974, The Aquatic and Land Mollusca of Texas. Part 3, *en* The Heliciniidae, Carychiidae, Achatinidae, Bradybaenidae, Bulimulidae, Cionellidae, Haplotrematidae, Helicidae, Oreohelicidae, Spiraxidae, Streptaxidae, Strobilopsidae, Thysanophoridae, Valloniidae (Gastropoda) in Texas: Dallas Museum of Natural History, 1, part 3, 38 pp.
- Gardner, J., 1945, Mollusca of the Tertiary Formations of Northeastern México: Geological Society of América, Memoir 11, 300 pp.
- Groh, K., Hemmen, J., 1987, Introduction. *en* Parkinson, B., Hemmen, J., Groh, K., (eds.), Tropical land shells of the world: Wiesbaden, Western Germany, Verlag Christa Hemmen, 7–13.
- Hubricht, L., 1985, The Distribution of the Native Land Mollusks of the Eastern United States: *Fieldiana Zoology*, 24, 1–191.
- La Rocque, A., 1960, Molluscan faunas of the Flagstaff Formation of Central Utah: Geological Society of America, Memoir 78, 100 pp.
- Margalef, R., 1980, *Ecología*: Madrid, Editorial Omega, 951 pp.
- Martin, P.S., Harrell, B.E., 1957, The Pleistocene history of temperate biotas in México and Eastern United States: *Ecology*, 38, 468–480.
- Naranjo García, E., 2003, Moluscos continentales de México: Terrestres: *Revista Biología Tropical*, 51(3), 483–493.
- Naranjo García, E., 2013, Biodiversidad de moluscos terrestres en México: *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85, 431–440.
- Parodiz, J., 1982, Distribution and origin of the continental South American malacofauna: *Malacologia*, 21, 421–425.
- Peake, J., 1978, Distribution and Ecology of the Stylommatophora, *en* Fretter V., Peake J., (eds.), Pulmonates, 2A, Systematics, Evolution and Ecology: London, Academic Press, 430–495.
- Pilsbry, H.A., 1940, Land Mollusca of North America (North of México): Academy Natural Sciences Philadelphia, Monograph 3, 1(2), 575–994.
- Pilsbry, H.A., 1948, Land Mollusca of North America (North of Mexico): Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Monograph 3, 2(2), 521–113.
- Ruppert, E.E., Barnes, R.D., 1996, *Zoología de los invertebrados*: Mc Graw-Hill Interamericana, 1064 pp.
- Scotese, C.R., 1991, Jurassic and Cretaceous plate tectonics reconstructions: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87, 493–501.
- Solem, A., 1959, Zoogeography of the land and freshwater mollusca of New Hebrides: *Fieldiana*, 43, 241–359.
- Solem, A., 1979, Biogeographic significance of land snails. Paleozoic to Recent, *en* Gray, J., Boucot, A.J. (eds.), Historical biogeography, plate tectonics, and changing environment: Oregon State University Press, 277–287.
- Solem, A., 1981, Land snail biogeography: A true snail's pace of change, *en* Nelson, G., Rosen, D.E. (eds.), Vicariance biogeography. A critique: New York, Columbia University Press, 197–221.
- Solem, A., Yochelson, E.L., 1979, North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic non-marine snails: Geological Survey Professional Paper, 1072, 1–42.
- Taylor, D.W., 1960, Late Cenozoic molluscan faunas from the high plains: Geological Survey Professional Paper, 337, 1–94.
- Taylor, D.W., 1966, Summary of North American blanchan nonmarine mollusks: *Malacologia*, 4, 1–172.
- Weihaupt, J.G., 1984, Exploración de los océanos, *Introducción a la oceanografía*: México, Compañía Editorial Continental, 640 pp.
- West, R.G., 1964, Surface configuration and associated geology of Middle America: Handbook of Middle American Indians, Natural Environments and Early Cultures, Univ. Tex. Press, 1, 33–83.

Manuscrito recibido: Noviembre 15, 2017.

Manuscrito corregido recibido: Diciembre 9, 2017.

Manuscrito aceptado: Diciembre 10, 2017.