



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
SISTEMÁTICA

**Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones
taxonómicas y ecológicas**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Miguel Angel Flores Barragan

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María Patricia Velasco de León
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dra. Elena Centeno García, Instituto de Geología, UNAM.
Dra. Julieta Alejandra Rosell García, Instituto de Ecología, UNAM.

CD. MX. Enero 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
SISTEMÁTICA

**Las Ginkgophytas de la Formación Matzitzi, implicaciones
taxonómicas y ecológicas**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Miguel Angel Flores Barragan

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Doctora, María Patricia Velasco de León
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Doctora Elena Centeno García, Instituto de Geología, UNAM.
Doctora Julieta Alejandra Rosell García, Instituto de Ecología, UNAM.

MÉXICO, CD. MX. Enero 2019

OFICIO CPCB/1166/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 24 de septiembre del 2018, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** del alumno, **FLORES BARRAGAN MIGUEL ANGEL** con número de cuenta **305294591** con la tesis titulada **"Las Ginkgophytas de la Formación Matzitz, implicaciones taxonómicas y ecológicas."**, realizada bajo la dirección de la Tutora Principal **DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN:**

Presidente: DRA. BLANCA ESTELA MARGARITA BUITRÓN SÁNCHEZ
Vocal: DR. FRANCISCO SOUR TOVAR
Secretario: DRA. ELENA CENTENO GARCÍA
Suplente: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL
Suplente: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 03 de diciembre de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

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

Al **consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por la beca otorgada para poder realizar este estudio. No. CVU (777802).

Al **Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT)** Por el apoyo económico brindado al proyecto (IN15417-2) y del cual esta tesis forma parte.

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

Al comité tutor integrado por la **Dra. Elena Centeno García** y **Dra. Julieta Alejandra Rosell García** por su paciencia, apoyo y acertadas observaciones durante este estudio.

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

A mi mamá Antonia y a mi papa Francisco por todo su apoyo y cariño brindado durante todo este tiempo; ustedes han sido la guía y el camino para poder llegar a este punto de mi carrera.

A mis hermanos Victoria, Verónica, Francisco y Juan, los quiero, gracias por todo el apoyo que me han brindado y al igual que mis padres, séntanse orgullosos de este gran logro que hemos conseguido juntos.

Al demás núcleo familiar formado por sobrinos (Giovana, Matis, Fani, Naty, Gosu, Andres, Fatima, Panchito, Bolo, Elena y sobrinos nietos) y cuñados (Mine y Andres) que también han formado parte de este logro y que son mi motivación para seguir esforzándome.

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

A la Dra. Erika Ortiz Martínez por sus grandes aportaciones a esta tesis, porque siempre tuvo el tiempo de resolver mis dudas. Gracias por todo.

Al Maestro en ciencias Lozano Carmona Diego Enrique por sus aportes y apoyo en la realización de esta tesis, además de su sincera amistad.

A la bióloga Diana Silvia Guzmán Madrid por sus aportes en las técnicas de extracción de cutícula.

Al demás equipo de laboratorio de paleontología: Enrique, Pedro, Leonardo, Linette y Karina por su apoyo en la recolecta del material aquí estudiado.

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

A mis amigos de ayer hoy y siempre que sin ellos no sería lo que soy hoy, Anita te quiero como no tienes idea, Pamela espero nunca nos alejemos, Arce nunca olvidaré todos los momentos pasados en la carrera, Daniel mi amigo incondicional, Alex (el wero) te di unas clases y ahora somos buenos amiguitos; y no acabaría nunca de agradecer a esas personas que fueron tan importantes para mí Jhon, Pepe, Lupe, Leo e Irán en serio gracias por todo.

A mis amigos de la 184 Alejandra, Berenice y Christian, gracias por siempre brindarme su amistad, su ayuda, consejos y buenos momentos que pasamos juntos, no saben cuánto los aprecio, los quiero mil.

A mis nuevos mejores amigos, llevo menos de un año conociéndolos y significan ya demasiado para mí, no solo por las fiestas, si no, porque sé que puedo confiar en ustedes en cualquier momento, Jovana te quiero y espero conocer más a esa chica tierna y encantadora que sé que existe dentro de ti; Jorge aunque sé que te cuesta expresar tus emociones, también sé, que podré contar siempre contigo y que tu amistad es verdadera; Pablo gracias por todo, no sabes cuánto te estimo amigo, tus consejos y enseñanzas me hacen ser mejor persona día a día. Espero de todo corazón que esto sea el inicio de una muy larga amistad.

Dedicada:
En memoria de mi padre
Francisco Flores Crispín
(1945-2017)

ÍNDICE	NUMERO DE PAGINA
1. Resumen	1
2. Abstract	2
3. Introducción	3
3.1 La flora de finales del Paleozoico	4
3.2 Ginkgophyta, un grupo de origen incierto	6
3.3 Caracteres morfológicos, la cutícula como carácter taxonómico	7
3.4 La taxonomía numérica como herramienta para examinar la afinidad de plantas fósiles	8
3.5 Características morfológicas de las plantas fósiles y su aplicación para inferir climas pretéritos	9
3.6 Importancia de la tafonomía para inferir el rango de transporte de las plantas	11
3.7 La Estratigrafía como fuente de información de ambientes pretéritos	12
4. Antecedentes	13
5. Justificación	14
6. Objetivos	15
7. Área de estudio	16
8. Metodología	17
9. Resultados y Análisis	
9.1 Estratigrafía de la zona de recolecta	21
9.2 Abundancia por niveles de recolecta	24
9.3 Sistemática de la paleoflora de la Formación Matzitz	32
9.4 Ginkgophytas	
9.4.1 Análisis estadístico del grupo Ginkgophyta	46
9.4.2 Análisis de caracteres cuticulares	54
9.4.3 Sistemática del Grupo del estudio	55
9.5 Edad de la zona de estudio	65
9.6 Tafonomía	68
9.7 Inferencias Paleoclimáticas	69
10. Conclusiones	72
11. Bibliografía citada	73

Índice de figuras

Figura	Descripción	Pagina
1	Cambios en la flora mundial a finales del Paleozoico y principios del Mesozoico.	4
2	Mapa de Zonas fitogeográficas propuestas por Krassilov para el Pérmico.	5
3	Mapa de la Zona de estudio. A) Mapa de la República mexicana mostrando la ubicación de las localidades dentro del estado de Puebla. B) Municipio de Caltepec donde se ubican las localidades de este estudio; C) mapa geológico de las zonas de estudio en la parte inferior derecha.	16
4	Tipo de venaciones más comunes encontradas en las gimnospermas. A) Venación paralela. B) venación dicotómica.	17
5	Caracteres a considerar durante la identificación de hojas, como son el largo, ancho de la hoja, además del tipo de base y ápice de la misma.	18
6	Caracteres considerados en la identificación de helechos.	18
7	Corteza de <i>Lepidodendron</i> . A) Forma del escudete foliar (en este caso romboidal) B) Morfología general del escudete foliar. 1, lígula; 2, cicatriz foliar; 3, paricneos.	19
8	Sección estratigráfica del poblado de Coatepec, Puebla.	22
9	Columna estratigráfica de los primeros 28 mts, donde se observan con más detalle los tres niveles de recolecta, con flecha verde nivel Ginkgophyta, flecha azul nivel <i>Pecopteris</i> y flecha roja nivel Marattiales.	23
10	Gráfica de abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel denominado Ginkgophyta.	24
11	Gráfica de abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en el nivel denominado Ginkgophyta.	25
12	Gráfica de abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Pecopteris.	27
13	Gráfica de abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en nivel de recolecta denominado Pecopteris.	28
14	Gráfica de abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Marattiales.	30
15	Gráfica Abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en en el nivel de recolecta denominado Marattiales.	30
16	Ejemplares de <i>Stigmara rugulosa</i> (CFZ MTZ-592) de Mexico y Austria.	33
17	Ejemplares de <i>Schizoneura gondwanensis</i> (CFZ MTZ-493) de México e India.	35
18	Ejemplares de <i>Taeniopteris cf. jejunata</i> (CFZ MTZ-234) de México y República Checa.	37
19	Ejemplares de <i>Taeniopteris crassinervis</i> (CFZ MTZ-713) de México y Argentina.	38
20	Ejemplar de <i>Bjuvia</i> fosilitaxón 1, además de caracteres cuticulares (CFZ MTZ-583).	41
21	Ejemplares de <i>Glossopteris sp.</i> (CFZ MTZ-248) de México y de la Antártida.	43
22	Ejemplares de <i>Gangamopteris sp.</i> (CFZ MTZ-218) de México y de la Antártida.	44
23	Ejemplares de <i>Plumsteadia sp.</i> (CFZ MTZ-504) de México y de la Antártida.	45
24	Ejemplares del grupo Ginkgophyta y estructuras cuticulares de los mismos. A. Ejemplar CFZ-Mtz208 se caracteriza por su tamaño reducido, B. Ejemplar CFZ-Mtz553 con las mismas características morfológicas de los ejemplares de mayor tamaño, C. ejemplar CFZ-Mtz543 (4) único ejemplar con caracteres morfológicas distintas y que corresponde al denominado sp1, D. Ejemplar CFZ-Mtz543 (3) ejemplar casi completo del tipo sp2 las flechas indican el recorrido	53

del peciolo y la abertura de la lámina, de este mismo ejemplar se extrajo cutícula, E. Aparato estomático simple (técnica de cutícula dispersa), F. Preparación #1 de tallo teñida con safranina, se observan probables traqueidas, G, preparación #2 (técnica acetato de celulosa) donde se observa la forma y tipo de pared de las células epidérmicas. Escala: barra un 1 cm para A, B, C, y D. para E, 30 micras, F, 18 micras y G, 30 micras.

25	Caracteres utilizados para la realización de la matriz básica de datos, se ejemplifica con una imagen de <i>Sphenobaiera sp.</i>	49
26	Fenograma que muestra el acomodo de las OTUs, correspondiente a los diferentes ejemplares de la Formación Matzitzi.	50
27	Aparato estomático observado en microscopio de barrido.	64
28	Fenograma que muestra el acomodo de las OTUs, Correspondiente a los diferentes ejemplares de la Formación Matzitzi	60
29	Ejemplar CFZ-Mtz 542 corresponde a uno de los ejemplares más grandes y mejor conservados, a la izquierda un dibujo del contorno del ejemplar. Escala 5 cm.	62

1. RESUMEN

En México se ha estudiado la flora perteneciente al Pérmico desde mediados del siglo pasado, representada en las formaciones Matzitzi, Patlanoaya, Paso Hondo y Tuzancoa. La más importante debido a su abundancia corresponde a la Formación Matzitzi.

Sin embargo, en fechas recientes se ha recolectado material diferente al ya registrado; por lo cual, el objetivo de este trabajo es realizar una revisión taxonómica de la flora fósil de tres localidades de la Formación Matzitzi, con especial énfasis en hojas con morfología similar a Ginkgophyta, así como proponer una posible edad y condiciones climáticas en la que se depositaron los organismos.

El material estudiado se recolectó en las proximidades del poblado de Coatepec, Puebla, donde se ubicaron tres diferentes niveles estratigráficos portadores de fósiles, nombrados: Ginkgophyta, *Pecopteris* y Marattiales; se determinaron un total de 10 órdenes, 17 géneros y 12 especies. Se destacan los nuevos reportes para México de los géneros, *Bjuvia*, *Gangamopteris*, *Plumstedia*, *Schizoneura* y *Syringodendron*. Además de dos especies, *Stigmaria rugulosa*, y *Taeniopteris crassinervis*, además de una afinidad, *Taeniopteris* cf. *T. jejunata*; lo que amplía sustancialmente la diversidad de la formación así como la distribución de los taxa a nivel mundial.

En el caso particular de las Ginkgophyta, a partir de caracteres morfológicos analizados con taxonomía numérica se concluye la presencia de un nuevo género para el orden de las Ginkgoales. Por otra parte, a partir del conjunto paleoflorístico de la zona se propone una edad no mayor al Pérmico superior (Lopingiano) para los estratos que afloran alrededor del poblado de Coatepec, Puebla. Además, se infiere un clima tropical con alta humedad, con ciertos periodos de estrés hídrico para las zonas de colecta.

Todos estos nuevos aportes ayudan a comprender mejor las causas y las consecuencias de la transición entre las diferentes comunidades florísticas, que ocurre en esta época a nivel mundial y que coincide con la extinción y aparición de nuevos grupos de plantas.

2. ABSTRACT

The Permian flora from Mexico has been studied since the middle of the last century, represented by the Matzizi, Patlanoaya, Paso Hondo, and Tyzancoa formations. The most important because its abundance corresponds to the Matzizi Formation.

However, in recent dates, different materials has been collected from the already known; the goal of this work is to perform a taxonomic review of the fossil flora from three localities of the Matzitzi Formation, with a special attention on leaves morphologically similar to Ginkophyta, as well to propose a posible age and the climatic conditions in which the remains were deposited.

The studied material was collected in the proximities of the town of Coatepec, Puebla, where three distict stratigraphic levels were identified as fossiliferous, named Ginkophyta, Pecopteris and Marattiales; a total of 10 orders, 17 genus and 12 species were determinated. Stand out new reports in Mexico for the following genus: *Bjuvia*, *Gangamopteris*, *Plumstedia*, *Schizoneura* and *Syringodendron*, in addition the species: *Stigmara rugulosa*, and *Taenioteris crassinervis*, and an affinitie *Taenipteris cf. T. jejunata*, sustantially extending the formation diversity and taxa distribution in a global level.

In the case of Ginkophyta, we conclude the presence of a new genus of the Gynkgoales order from morphological characters analyzed by numerical taxonomy. From the fossil flora, on the other hand, we propose for the strata exposed in Coatepec, Puebla an age not older than Upper Permian (Lopingian). Also, a tropical climate with high humidity, plus water stress is inferred for the collecting site.

All these contributions help to better understand the causes and consequences of the transition between different plant communities occurring during this epoch at a global level, coinciding with the extinction and apparition of new groups of plants.

3. INTRODUCCIÓN

México es un país con un amplio registro de plantas fósiles, que abarca desde el Paleozoico al Cenozoico (Silva, 1970, 1984; Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010); sin duda, la que menor interés y estudios ha recibido hasta el momento es la flora del Paleozoico, por lo cual este trabajo realiza nuevas aportaciones en la comprensión de la paleoflora de finales de esta era.

El análisis taxonómico de la vegetación de la Formación Matzitzi es de suma importancia para comprender las causas y las consecuencias de la transición entre las diferentes comunidades florísticas que sucede durante el Pérmico a nivel mundial; estos cambios en la composición florística coinciden también con la aparición de ciertos grupos de plantas en México que serán de suma importancia para los ecosistemas del Mesozoico-Cenozoico (Cicadales, Ginkgoales y Coniferales); de ahí la justificación de su estudio. Además, un análisis más detallado de esta flora ayudará a comprender las relaciones fitogeográficas que tuvo el territorio Mexicano durante esta etapa de su historia geológica.

En México se cuenta con registro paleobotánico del Paleozoico Superior en cuatro diferentes formaciones, Patlanoaya, Paso Hondo, Tuzancoa y Matzitzi (Silva, 2003). Si bien en las tres primeras el registro es escaso, en la cuarta se tiene una gran variedad de fósiles. Por lo cual, el objetivo de este trabajo es el estudio taxonómico de la macroflora de la Formación Matzitzi, con énfasis en hojas con morfología similar a Ginkgophyta. Además, con base en su composición paleontológica y estratigráfica se propone un fechamiento indirecto para el área de estudio, así como la interpretación de las condiciones paleoambientales de la zona.

3.1 La flora de finales del Paleozoico

A nivel mundial, la transición Carbonífero-Pérmico es una etapa muy importante para la flora. Durante este lapso de tiempo las plantas típicas del Carbonífero (Lycophyta y Monilophyta) declinan para dar paso al auge de las gimnospermas (Figura 1) (Willis y McElwain, 2002). Entre las causas de este cambio en la vegetación mundial destaca una constante disminución en la precipitación (Srivastava y Agnihotri, 2010).

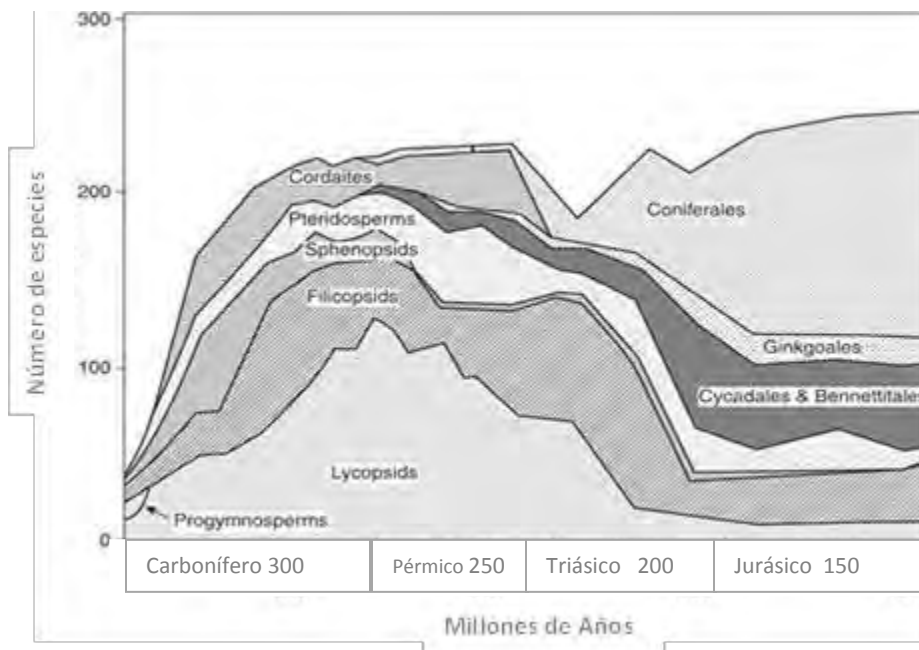


Figura 1. Cambios en la flora mundial a finales del Paleozoico y principios del Mesozoico. Tomado de Willis y McElwain 2002.

También durante este periodo, la flora tiene un proceso continuo de provincialización para quedar distribuida generalmente en cuatro provincias florísticas: **Angara**, que se caracteriza por la presencia de los órdenes Cordaitales y Equisetales junto con *Angridium* Zalessky, que se distribuyó en lo que hoy es Rusia; **Cathaysia**, que se distingue por el registro de *Gigantopteris* Schenk, y abarca lo que hoy es China, Japón y países del sudeste Asiático; Europa y América del Norte formaron la provincia de **Euro-América** que se distingue por la abundancia de Pteridospermas; y **Gondwana**, que hace referencia a lo que actualmente

se conoce como India, Australia, África, América del Sur y Antártida, donde existió una gran diversidad de Glossopteridales (Srivastava y Agnihotri, 2010).

México se ubicó durante este periodo en los límites sureños de Norteamérica (muy cerca del Ecuador) (Centeno-García, 2005) (Figura 2). Además, a partir de estudios fitogeográficos, se ha conjeturado que México perteneció a la provincia de Tethys, que se caracterizaba por una mezcla de diferentes elementos florísticos de las provincias antes mencionadas y en la cual predominaba un clima tropical (Krassilov, 2010).

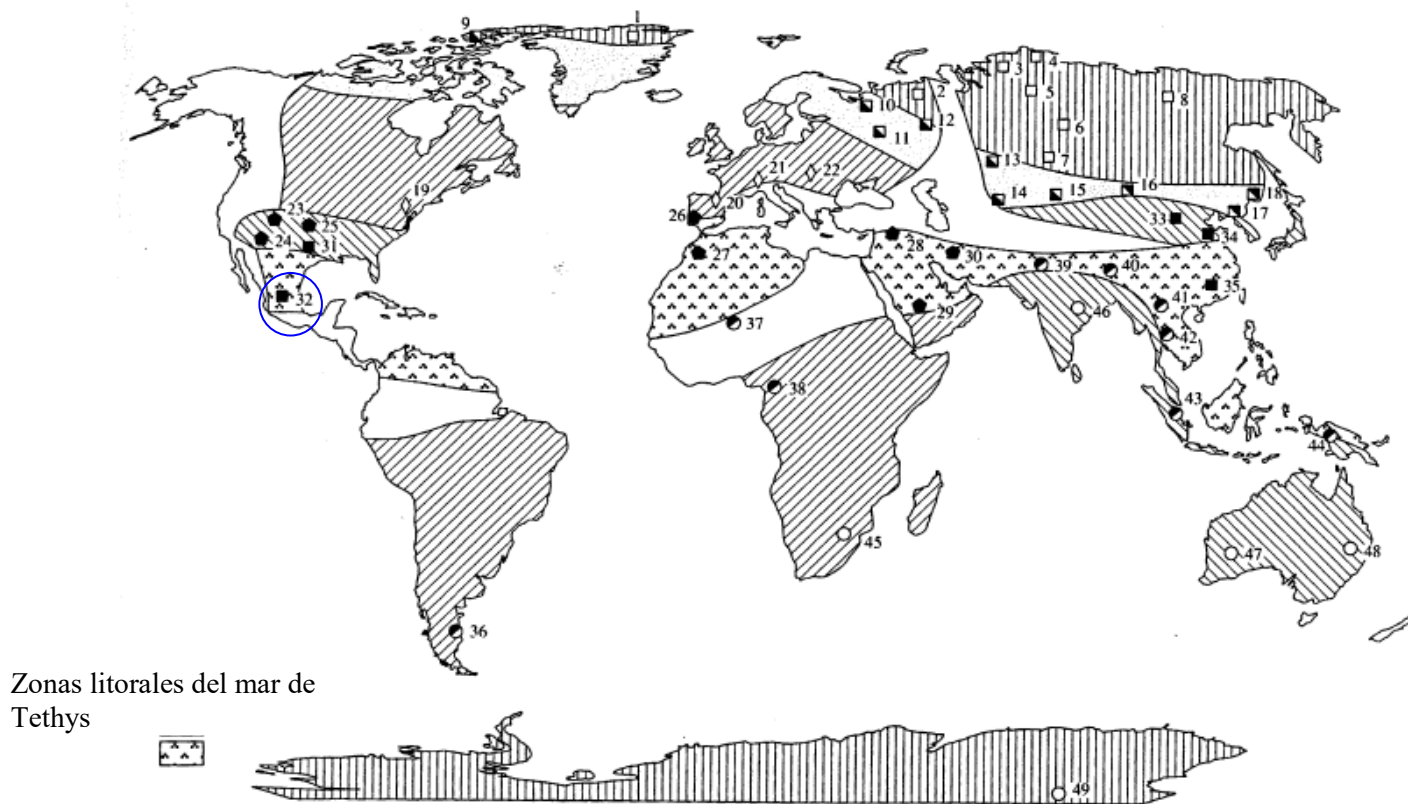


Figura 2. Zonas fitogeográficas propuestas para el Pérmico. México se ubicó en la zona litoral del mar de Tethys que se caracterizó por asociaciones florísticas de tipo mixtas (círculo azul). Tomado de Krassilov, 2010.

Dentro de los grupos de plantas que son propios de cada provincia, existen algunos taxa que actualmente siguen teniendo una afinidad taxonómica incierta, como es el caso de Ginkgophyta. Este es un término informal que describe a todos los miembros del orden de las Ginkgoales y algunos taxones relacionados (Naugolnykh, 2007).

3.2 Ginkgophyta, un grupo de origen incierto

Como se mencionó anteriormente, Ginkgophyta es un término informal que describe a todos los miembros del orden Ginkgoales y algunos taxa relacionados que tienen morfología similar a este orden, pero que, al carecer de caracteres cuticulares y estructuras reproductoras, hacen que su afinidad taxonómica sea discutible (Naugolnykh, 2007). Si bien no existe consenso general sobre las relaciones que existen entre Ginkgoales y otros grupos de plantas, su semejanza foliar y su madera son similares a Cordaitales y Coniferales primitivas de finales del Paleozoico (Zhi-Yan, 2009).

Las Ginkgoales y grupos afines se caracterizan por tener una hoja peciolada, en forma de abanico abierto y venación paralela dividida dicotómicamente (Taylor *et al.*, 2009), frecuentemente la lámina presenta incisiones ligeras o profundas, formando un limbo foliar lobulado o dividido (Gnaidinger y Herbst, 1999).

Con este conjunto de características, determinar el lugar y tiempo exacto del origen de las Ginkgoales es un tema controversial y sin un consenso generalizado (Zhi-Yan, 2009). Los primeros registros de hojas similares a Ginkgoales se ubican en el límite Carbonífero-Pérmico. Para la flora de Angara se tienen hasta diez fósilitaxones distintos de hojas. En la flora de Gondwana se tienen cuatro más y para Euro-América y Cathaysia 15. Sin embargo, en la mayoría de los casos no se cuenta con datos cuticulares ni estructuras reproductoras que respalden su asignación taxonómica (Zhi-Yan, 2009).

La última clasificación realizada por Zhi-Yan (2009) considera seis familias y nueve géneros para la clasificación general de las Ginkgoales. Sin embargo, esta clasificación sólo se puede aplicar si se cuenta con estructuras reproductoras. Al mismo tiempo, existen siete fósilitaxones de láminas bien establecidas que son útiles para la clasificación de Ginkgoales fósiles, los cuales corresponden a *Baiera* Braun; *Eretmophyllum* Thomas; *Ginkgodium* Yokoyama; *Ginkgoites* Seward; *Glossophyllum* Kräuse; *Sphenobaiera* Florin; y *Pseudotorellia* Florin (Zhi-Yan, 2009), siempre y cuando se puedan observar caracteres morfológicos diagnósticos de las mismas.

3.3 Caracteres morfológicos, la cutícula como carácter taxonómico

La cutícula es una capa cerosa que aísla a los órganos aéreos de las plantas contra algunos de los efectos de la atmósfera (Heredia *et al.*, 2008). Esta capa está compuesta en su mayoría por cutina y es sintetizada por las células epidérmicas (Jeffree, 2006). Además de proteger a la planta, es una estructura relevante para el funcionamiento de la misma, por ejemplo, es importante para el manejo del intercambio gaseoso (Jeffree, 2006).

Si bien en el registro fósil de plantas generalmente se trabaja únicamente con impresiones de los diferentes órganos, la cutícula es una estructura capaz de conservarse por millones de años (Archalgelsky, 1991). En cutículas conservadas es posible observar caracteres tales como la forma de células epidérmicas, aparato estomático y tricomas, características que tienen un importante valor taxonómico para la identificación de las especies (Johnson *et al.*, 1983). En México, los registros de cutícula en gimnospermas se han registrado únicamente para el Jurásico de Puebla en los taxa *Zamites* Brongniart (Silva, 1969) y *Brachyphyllum* Brongniart (Ángeles – Favila, 2009) y en el Jurásico de Oaxaca en los géneros *Zamites*, *Otozamites* Braun (Ortiz-Martínez, 2013), y *Mexiglossa* Delevoryas y Pearson (Guzmán, 2016).

Sin embargo, como ya se mencionó, la cutícula no siempre se puede preservar en los especímenes, pues depende del proceso de fosilización. Es por ello que se recurre al análisis de datos morfológicos para la identificación y clasificación de los mismos. Dentro de los caracteres importantes para la identificación de Ginkgoales destaca la importancia del tamaño de la hoja, arreglo y número de venas, tipo de hojas e incisiones (Artabe, 1985. Gnaidinger y Herbst, 1999) y son los que se emplearon en este trabajo. Una herramienta útil para conocer la similitud entre los fósiles a partir de un número determinado de características es la taxonomía numérica.

3.4 La taxonomía numérica como herramienta para examinar la afinidad de plantas fósiles

La taxonomía numérica permite examinar la similitud entre unidades taxonómicas con base en el estado de sus caracteres (Crisci y López, 1983). El análisis *cluster* o de conglomerados es un ejemplo de las técnicas estadísticas multivariadas aplicadas en la taxonomía numérica, que permite clasificar en grupos más o menos homogéneos un conjunto de individuos que están definidos por diferentes variables. El objetivo principal del análisis de conglomerados consiste en conseguir una o más agrupaciones de un conjunto de individuos con base en la similitud entre los mismos (Mariel, 2008). Partiendo de lo que se desea realizar, se pueden utilizar coeficientes de similitud o disimilitud entre las unidades de análisis o taxa que en esta área se denominan Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs).

Se da el nombre de índice distancia o disimilaridad a aquellos índices que miden el grado de disimilitud entre ambos objetos o individuos, con relación a un cierto número de caracteres cuantitativos y/o cualitativos multi-estado (Crisci y López, 1983).

Dichos índices toman sus valores máximos para dos objetos que son completamente diferentes, y 0 para dos objetos que son idénticos (Prieto, 2006). Para calcular este tipo de índices se aplican variables tanto cualitativas como cuantitativas. Algunos de los coeficientes más utilizados son los de distancia euclidiana, distancia taxonómica y distancia de Manhattan o absoluta (Sneath y Sokal, 1973).

Cuando se emplea taxonomía numérica es aconsejable usar más de una técnica, con el objetivo de minimizar los sesgos metodológicos. Por lo anterior, es común emplear análisis de componentes principales, además de análisis de agrupamiento, aplicado a la misma base de datos. Este análisis permite reducir el número de variables así como la correlación que existe entre ellas.

3.5 Características morfológicas de las plantas fósiles y su aplicación para inferir climas pretéritos

Los caracteres morfológicos de las plantas fósiles permiten inferir algunos parámetros del clima predominante de las zonas en las que se establecieron (Silva, 1984). Un concepto básico de lo que se entiende por clima es el propuesto por Gibbs (1987), quien lo define como “la probabilidad estadística de ocurrencia de los distintos estados de la atmósfera sobre una localidad o región dada, durante un periodo cronológico determinado.”

Sin embargo, hay que resaltar que hablar de paleoclima es complicado, ya que lo único que se logra a partir del análisis de fósiles de plantas, son datos de algunos elementos del clima y no de un todo unificado. Se define como elementos del clima al conjunto de componentes que caracterizan el tiempo atmosférico y que interactúan entre sí en las capas inferiores de la atmósfera (Monkhouse, 1978).

Para el estudio de climas actuales, se analiza la relación de las características morfológicas de las plantas con el clima donde se desarrollaron, y a partir de esto se infieren las adaptaciones de los organismos. Posteriormente al encontrar estas adaptaciones en plantas fósiles se puede proponer las posibles condiciones climáticas pretéritas. Desde 1932 se han desarrollado diferentes enfoques para realizar estas inferencias climáticas. Las deducciones que se puedan obtener van a variar teniendo en cuenta los diferentes órganos que pueden fosilizar de una planta. (Zeuner, 1932).

Un método utilizado tanto en gimnospermas como angiospermas es la inferencia de patrones climáticos con ayuda de los anillos de crecimiento en maderas. Existen estudios de este tipo con árboles que datan del Pérmico (Crisafulli, 2004); la presencia de anillos bien marcados en la madera indica que estos taxa vivieron en periodos de estacionalidad climática muy marcada, es decir, periodos con abundante precipitación y otros con un marcado estrés hídrico (Crisafulli, 2004).

Por otra parte, el tamaño de la hoja es uno de los caracteres mejor estudiados relacionados con el clima, pues controla la temperatura en la superficie de la lámina (Givinish, 1979; Brodribb *et al.*, 2010). Hojas grandes o con amplias áreas foliares se localizan en ambientes de climas templados y húmedos; hojas de áreas foliares reducidas tienden a presentarse en

ambientes secos o soleados (Givinish, 1979). Por su parte, estudios más recientes reconocen mecanismos constantes que han utilizado las hojas a lo largo de su historia evolutiva para cubrir sus requerimientos fotosintéticos limitando la pérdida de agua; hojas aciculares con una sola vena, hojas grandes con aumento en el número de venas y hojas grandes con desarrollo de células conductoras de agua en el mesófilo (Brodribb *et al.*, 2010). Estas relaciones han sido estudiadas ampliamente en las angiospermas y relativamente poco en las gimnospermas tanto actuales como fósiles. Uno de los pocos esfuerzos en el ámbito paleobotánico es el de Ortiz-Martínez *et al.* (2013), quienes plantean siete categorías foliares para las gimnospermas del Jurásico de México. Estas categorías permiten proponer a grandes rasgos el grado de precipitación dominante durante el tiempo que existieron estas plantas. Se infiere que mientras más grande sea el área foliar obtenida, mayor fue el grado de humedad al que estuvieron expuestas.

Otro carácter en el estudio de la morfología de las hojas como indicador de elementos climáticos es la densidad de venación. Desde el siglo pasado varios autores han demostrado la asociación entre los patrones de venación en plantas y diferentes parámetros ambientales. En un estudio que incluyó 93 especies, principalmente hierbas y algunos árboles caducifolios, Zalenski (1902) observó que la densidad de venación es mayor en plantas de hábitats secos que en plantas de hábitats húmedos. Este estudio demostró también que la densidad de venación en plantas no relacionadas filogenéticamente difiere menos entre sí, cuando están adaptadas al mismo medio, que la densidad de venación entre especies de un mismo género adaptadas a diferentes condiciones climáticas. Sin embargo, este tipo de estudios se han realizado generalmente en plantas actuales. Zeuner (1932) y Manze (1968) han elaborado trabajos con plantas fósiles del Cenozoico enfocándose en la densidad de venación para tratar de conocer las tasas de transpiración y su relación con el clima. Por otra parte, Uhl y Mosbrugger (1999) realizaron un estudio en Cycadophytas y Coniferales del Pérmico, donde se mostró que también en estos grupos de gimnospermas hay una tendencia al aumento de densidad de venación cuando se aumenta la aridez en la zona de distribución de las mismas.

Otros autores (Chaloner y Creber, 1990) utilizan el método del pariente vivo más cercano para extrapolar las condiciones climáticas donde vivió la planta fósil. Esta aproximación se

basa en la premisa de que los requisitos ambientales de los taxa fósiles son similares a los de sus parientes vivos más cercanos. Si bien este método puede tener problemas al extrapolar a fósiles muy antiguos, es una forma válida como primer acercamiento para conocer el paleoclima de una zona, más cuando no se cuenta con la capacidad de realizar otro análisis, dado la naturaleza del material fósil.

Los análisis paleoclimáticos se pueden realizar a diferentes escalas (Rees y Ziegler, 1999), dependiendo de la distribución de las áreas de estudio. Debido a que en este trabajo las zonas de colecta no sobrepasan los 10 km de distancia entre ellas, se hablará del clima a una escala local. Cuando se trabaja a este nivel es importante tener en cuenta el transporte de las plantas (autóctonos y alóctonos), que se puede evaluar por medio de la tafonomía.

3.6 Importancia de la tafonomía para inferir el rango de transporte de las plantas.

Si bien la tafonomía fue definida desde 1940 como la ciencia que estudia las leyes del enterramiento, autores posteriores robustecieron esta definición. En este trabajo se entiende a la tafonomía como el conjunto de procesos a los que está expuesta la materia orgánica desde su origen (biosfera) hasta su depósito en los sedimentos, litosfera (Olson, 1980).

En la tafonomía se considera el posible transporte de los organismos antes de su fosilización, a partir de esta característica se puede dividir a los organismos en dos grupos, autóctonos y alóctonos. El primer grupo hace referencia a organismos que no sufrieron un transporte (o éste fue mínimo) entre la zona en que vivió y la zona de depósito, mientras que el segundo agrupa a organismos que fueron transportados (Fernández-López, 1990; Guerrero, 2014). Es de suma importancia tomar en cuenta el posible transporte, ya que las inferencias climáticas únicamente deben estar basadas en organismos autóctonos. Las características que ayudaron a proponer la autoctonía del material son la abundancia de los taxa, grado de fragmentación y tamaño de la hoja (Greenwood, 1991).

Para que las propuestas de reconstrucción paleoclimática tengan mayor sustento, además de la información dada por los fósiles, es importante la información que proporciona la litología de la zona. Esta información permite conocer las condiciones ambientales en las que fueron depositados estos sedimentos.

3.7 La Estratigrafía como fuente de información de ambientes pretéritos

La estratigrafía es la rama de la geología que se encarga del estudio del origen y de la formación de las rocas sedimentarias que contienen el registro fósil (Tarbuck y Lutgens, 2005); se basa en el análisis de la composición de la roca, la naturaleza de la estratificación y las estructuras primarias, que a lo largo del tiempo geológico pueden formar paquetes de rocas con ciertas particularidades que los distinguen de otros. En este trabajo se utilizó la forma básica en que se pueden agrupar un conjunto de rocas, bajo el concepto de unidades litoestratigráficas y bioestratigráficas. Las unidades litoestratigráficas corresponden a un conjunto de estratos (capa de rocas o sedimentos) que se asemejan entre sí dada su composición litológica y las unidades bioestratigrafías se refieren a un conjunto de estratos que se diferencia de otras por su contenido fosilífero (Oyarzún, 2009; Barragán *et al.*, 2010).

A su vez, una “formación” es una unidad de extensión cartografiable de estratos que, dada sus características litológicas (o contenido fósil), se diferencia de otros conjuntos de estratos adyacentes (Oyarzún, 2009). Dentro de los datos que se tomaron en cuenta para el análisis geológico de este trabajo, se encontraron: estructuras sedimentarias primarias, gradación, granulometría, color de la roca y espesor de los estratos; estos datos permitieron conocer las condiciones de depósito de estas rocas.

4. ANTECEDENTES

La Formación Matzitzi aflora principalmente en la región de Tehuacán, Puebla. De manera particular Calderón-García (1956) la registra en los ríos Xochiltepec-Tilapa, Caltepec, del Castillo y San Luís-Coatepec, en el Cerro del Corral de Piedra y en las cercanías de Xochiltepec, Caltepec, San Luís Atolotitlán y Santiago Coatepec, Puebla.

El primer trabajo con implicaciones paleobotánicas de esta formación fue realizado de forma somera por Wieland en 1916. Su estudio es retomado hasta 1970 por Silva, quien identifica y describe 25 especies de plantas. Más tarde, Weber (1987, 1997) estudió la flora de la Formación Matzitzi. Entre sus mayores aportaciones destaca la descripción del nuevo género del orden Gigantopteridales, *Lonesomia* Weber (Weber, 1997).

Por su parte Magallón-Puebla (1991), realizó un análisis morfológico de helechos Marattiales y describió la presencia del género *Fasciopsis* Gu & Zhi. En el año 2000, Galván-Mendoza efectuó un estudio paleobotánico de la zona de los Reyes Mezontla y Santiago Coatepec, Puebla, donde registró un total de nueve géneros y 13 especies. Resaltan los nuevos registros de *Sphenophyllum* Brongniart y *Annularia* Sternberg.

Desde el punto de vista geológico, Hernández-Lascars (2000), realizó dos columnas estratigráficas para las localidades que afloran alrededor de los poblados de San Luis Atolotitlan y Santiago Coatepec, Puebla. Siguiendo esta línea de trabajo, Centeno *et al.* (2009) desarrollaron un estudio para datar la Toba Atolotitlán, además del análisis sedimentológico de la formación. Como parte de este trabajo se caracterizaron seis asociaciones de facies principales, y propusieron un modelo de facies fluvial anastomosado para la sedimentación de la Formación Matzitzi. Finalmente, Ortiz *et al.* (2016) y Valdéz *et al.* (2016) reportaron dos nuevos géneros de plantas fósiles para la Formación Matzitzi.

Con respecto a las hojas similares a Ginkgoales, Weber (1997) mencionó la presencia de este tipo de hojas para la Formación Matzitzi. Sin embargo, no realizó un estudio formal y no llegó a estar seguro de la taxonomía de las mismas, ya que únicamente las mencionó como posible *Ginkgoites* o *Rhipidopsis* Schmalhausen. En el 2015, Velasco *et al.* retoman el estudio de estas hojas, sin embargo, el enfoque de su investigación es ecológico.

Al mismo tiempo, esta flora ha sido utilizada para datar de forma indirecta la formación Matzitzi. Wieland en 1916, conjeturó que se trataba de un equivalente de la flora jurásica de la Mixteca Alta. Silva (1970) mencionó que la flora descrita por ella tiene mayor afinidad al Carbonífero superior de Europa. Sin embargo, tiempo después Weber *et al.* (1987) discrepan en la edad asignada a la formación dado el bajo número de Licofitas y Calamitales.

Con el descubrimiento del género *Fascipteris* por Magallón–Puebla (1991) la edad propuesta para la formación es Pérmico; Weber (1997), afina esta datación con base en el género nuevo *Lonesomia*, concluyendo que la edad de la flora es Pérmico inferior. Por su parte, Hernández-Lascareo (2000) propone que las localidades que afloran cerca del poblado de Coatepec Puebla pertenecen al Pensilvánico, mientras que las localidades de los Reyes Mezontla son de edad pérmica, esto a partir del contenido florístico de las mismas.

5. JUSTIFICACIÓN

El reducido número de estudios paleobotánicos del Paleozoico de México, además de análisis poco detallados que han recibido algunos elementos florísticos, aunado a las discrepancias que han surgido para la datación indirecta de la formación Matzitzi, hacen necesario un nuevo estudio taxonómico de la paleoflora que ayude a comprender mejor las condiciones espaciales (ambientales) y temporales en que se depositó esta formación.

6 OBJETIVO GENERAL

Realizar la revisión taxonómica de la flora fósil de tres niveles estratigráficos portadores de fósiles de la Formación Matzitzi, con especial énfasis en hojas con morfología similar a Ginkgophyta, así como el fechamiento indirecto de las zona de estudio a partir del alcance estratigráfico de los géneros aquí descritos. Por último, se realizó la inferencia de las condiciones paleoambientales a partir de la litología y morfología de los taxa dominantes.

6.1 Objetivos particulares

- * Describir e identificar la vegetación (Ginkgophyta y flora acompañante) de tres localidades de la Formación Matzitzi.
- * Realizar la columna estratigráfica de las tres zonas de recolecta.
- * Determinación del material similar a Ginkgophyta.
- * Realizar un fechamiento indirecto de las zonas de estudio a partir del conjunto paleoflorístico.
- * Analizar las características morfológicas de las plantas para inferir algunos elementos del clima en el que se desarrollaron.

7. ÁREA DE ESTUDIO

Las tres zonas de estudio se localizan en el sur del estado de Puebla, en las afueras del poblado de Coatepec (Figura 3).

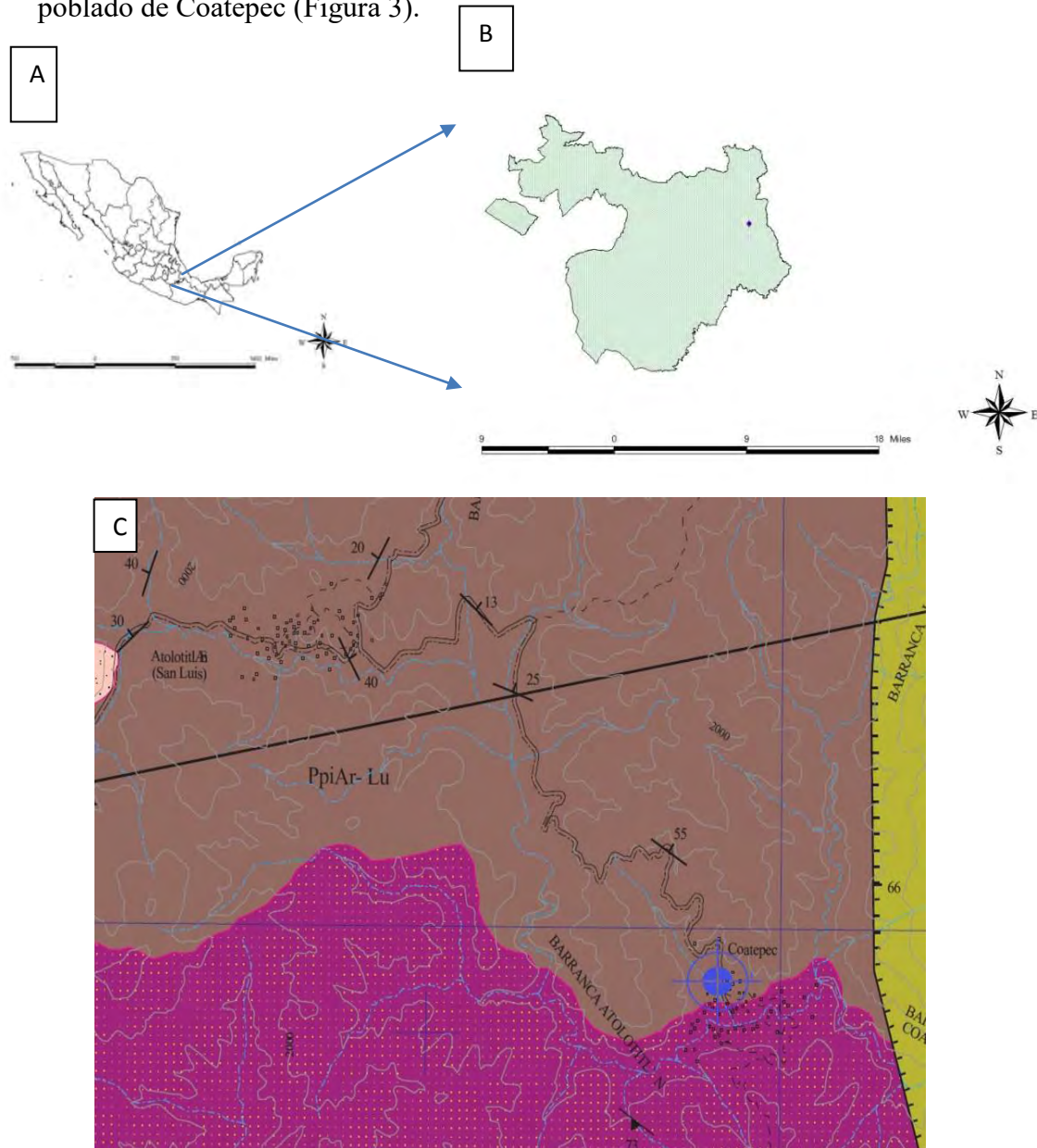


Figura 3. Zona de estudio. A) Mapa de la República Mexicana mostrando la ubicación de las localidades dentro del estado de Puebla. B) Municipio de Caltepec donde se ubica la zona de estudio; C) mapa geológico de las zonas de estudio; en la parte inferior derecha (marca morada) se observa el poblado de Coatepec, Puebla. En color café se muestran los afloramientos de la Formación Matzitzi y en rosa el complejo metamórfico. Modificado de Castillo y Martínez, 2012.

8. METODOLOGÍA:

Se trabajó con un total de 333 adpresiones de ejemplares recolectados en cinco salidas de campo a la Formación Matzitzi. En la recolecta del material fósil se documentó el nivel estratigráfico de la extracción. Posteriormente se trasladaron los ejemplares a la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Ya en la colección se realizaron técnicas curatoriales al material fósil como son la limpieza, restauración, consolidación etc. Posteriormente, se asignó a cada uno de los fósiles un número consecutivo y las iniciales de la formación (CFZ-Mtz).

Para la determinación de los especímenes se emplearon fotos de los tipos y bibliografía especializada (Silva, 1970; Magallón-Puebla, 1991; Weber, 1997).

Los caracteres recabados para la identificación de los ejemplares se diferenciaron dependiendo del tipo de órgano y de los diferentes grupos de plantas que se encontraron en la formación. En las hojas (que son el tipo de órgano más abundante) se observaron y describieron los siguientes caracteres: tipo de hoja, venación (Figura 4), ápice, base, margen así como el tamaño de la misma (Figura 5).

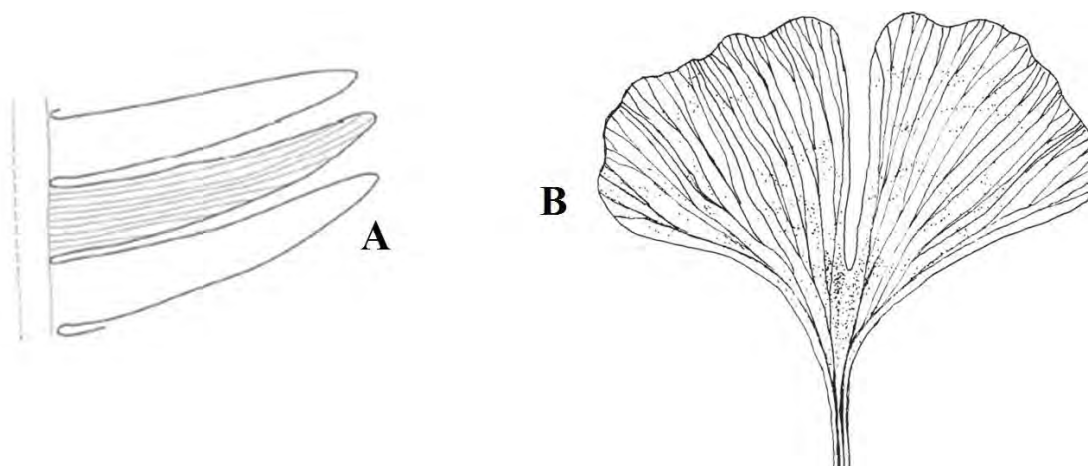


Figura 4. Tipo de venaciones más comunes encontradas en las gimnospermas. A) Venación paralela. B) venación dicotómica. Modificado de Willis y McElwin, 2002.

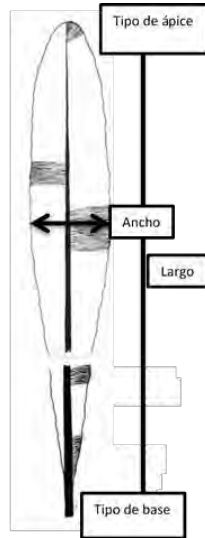


Figura 5. Caracteres a considerar durante la identificación de hojas, como son el largo, ancho de la hoja, además del tipo de base y ápice de la misma. Modificado de Castro-Martínez, 2005.

Para obtener la densidad de venación en las hojas, se contabilizaron el número de venas por centímetro. Se realizaron cinco mediciones teniendo en cuenta su posición en la lámina (parte proximal o distal) y a partir de las mediciones se obtuvo un promedio; para una medición más exacta se creó un registro fotográfico de las hojas para su conteo con ayuda del software “imageJ”

En el caso específico de los helechos, los caracteres más importantes para su identificación son el tipo de fronda (pinnada, bipinnada, tripinnada), forma de las pínulas, tamaño de fronda y pínulas, forma y acomodo de los esporangios, arreglo y número de venas. (Figura 6).

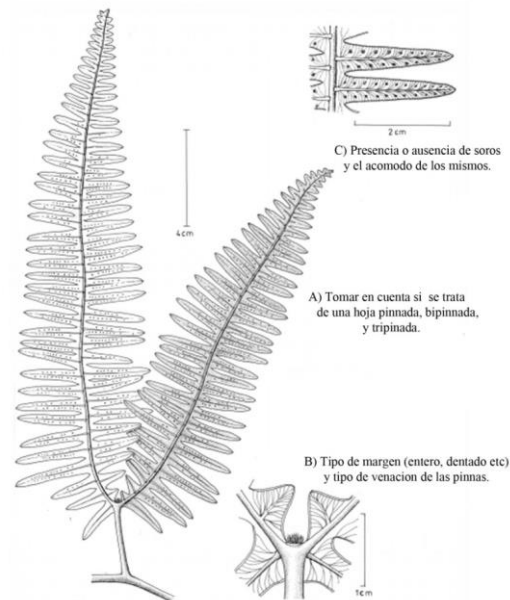


Figura 6. Caracteres considerados en la identificación de helechos. A) tipo de fronda. B) tipos de margen. C) presencia, acomodo y forma de los soros. Modificada de Montes, 2009.

En el caso de las cortezas o raíces se tomó en cuenta, la forma, tamaño y disposición del escudete foliar, lígula y paricnos (Figura 7).

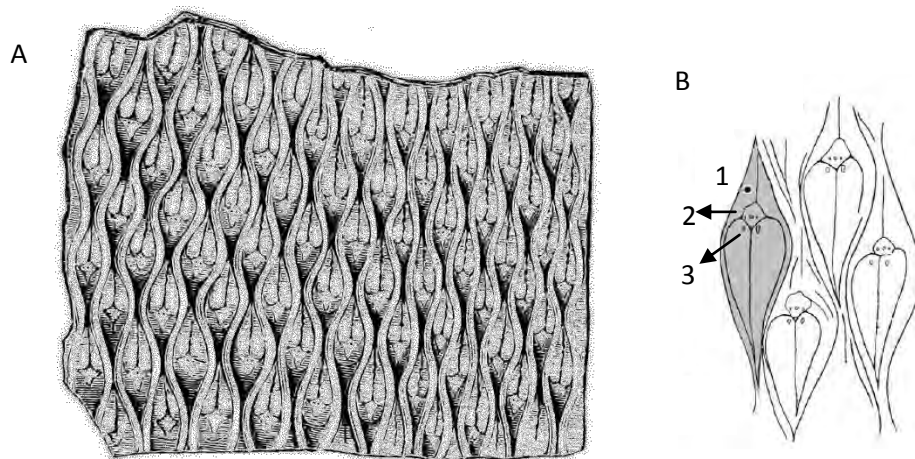


Figura 7. Corteza de *Lepidodendron*. A) Forma del escudete foliar (en este caso romboidal) con un acomodo en forma de panal entre ellos. B) Morfología general del escudete foliar. 1, lígula; 2, cicatriz foliar; 3, paricneos. Modificado de Thomas y Meyen, 1984.

En el caso específico de algunos ejemplares (Cicadales), se realizó la técnica de extracción de cutícula por el método de acetato de celulosa (Archangelsky, 1962) para su posterior montaje y observación en un microscopio óptico de luz.

Debido a que el análisis del grupo Ginkgophyta fue el punto central de este trabajo es importante mencionar la metodología propia para el estudio de este taxón. Para examinar los ejemplares se realizaron técnicas extensivas de limpieza a los ejemplares similares a Ginkgophyta con la ayuda de martillos, agujas de disección y percutor. También se hicieron técnicas de consolidación (jackets) para proteger a lo roca del deterioro propio de su manejo.

Con ayuda de un vernier digital se midieron los diferentes caracteres morfológicos de este tipo de hojas, que pudieran ayudar a la determinación taxonómica de las mismas. Con la finalidad de obtener más datos que permitieran la asignación taxonómica de estos ejemplares, se realizó la técnica de extracción de cutícula por los métodos de cutícula dispersa y por el método de acetato de celulosa (Knowenber *et al.*, 2007).

Para analizar la similitud entre los ejemplares de la Formación Matzitzi y su posterior comparación con los géneros del grupo Ginkgophyta, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando el coeficiente de disimilitud (distancia taxonómica promedio), comparando 10 caracteres y con el programa NTSYS versión 2.1. Este índice permite conocer las diferencias entre las OTUs. En caso de desconocer algún carácter 99 es el código que reconoce el programa para caracteres no disponibles.

Por otra parte, a partir de datos geológicos tomados en campo y con ayuda del programa digital Sedlog se reconstruyó la columna estratigráfica de las áreas de recolecta. También, se realizó una tabla con los alcances estratigráficos de cada uno de los géneros encontrados en la zona, para inferir una posible edad para estas localidades. Por último, se analizaron las características litológicas de la zona, así como la morfología de las plantas para proponer algunos parámetros del clima en el cual habitaron estos organismos.

9. RESULTADOS Y ANÁLISIS DE RESULTADOS

9.1 Estratigrafía de la zona de recolecta

Se midió una columna estratigráfica de 150 m desde la base del río “Hondo” que se ubica a las afueras del poblado de Coatepec, hasta los estratos de conglomerado que se localizan sobre el camino de terracería que lleva al mismo poblado (Figura 8). En los primeros 28 m aflora una secuencia alternada de arenisca y lutita. Por encima de estos estratos se hallan estratos de arenisca de grano fino a grueso que llegan a medir 52 m en su conjunto. Por encima se ubican estratos masivos de conglomerados soportados por matriz, de clastos redondeados y medianamente clasificados los cuales miden unos 70 m de espesor.

En la figura 9 se observan el detalle de los primeros 28 m de la columna, que es donde se ubican los tres niveles de recolecta. Esta sucesión corresponde a una intercalación de arenisca con limolita y lutita café rojiza. Los estratos de arenisca pueden llegar a medir hasta 6.55 m de espesor. Esta arenisca presenta una textura de fina a gruesa. Los estratos de limolita y lutita son mas delgados (30 cm). En los niveles de recolecta denominado Ginkgophyta y *Pecopteris*, los estratos limolita llegan a formar un paquete de hasta 3.20 m de espesor. En estos estratos, también es posible observar presencia de estratificación flaser. Cabe mencionar que por arriba de estos estratos se encuentra el siguiente nivel de recolecta nombrada Marattiales, en arenisca de grano fino a medio; como se muestra en la columna (Figura 9), existen otros seis niveles con fósiles, pero estos son poco abundantes. Los ejemplares de *Calamites* Brongniart se ubican en estratos de arenisca. Las Filicales y el género *Taeniopteris* Brongniart se encuentran conservados en estratos de lutita (presentan estratificación cruzada, laminación horizontal, ondulada y convoluta) que permite observar a detalle su morfología, aunque la mayoría de este material es fragmentario y en muchas ocasiones indeterminable.

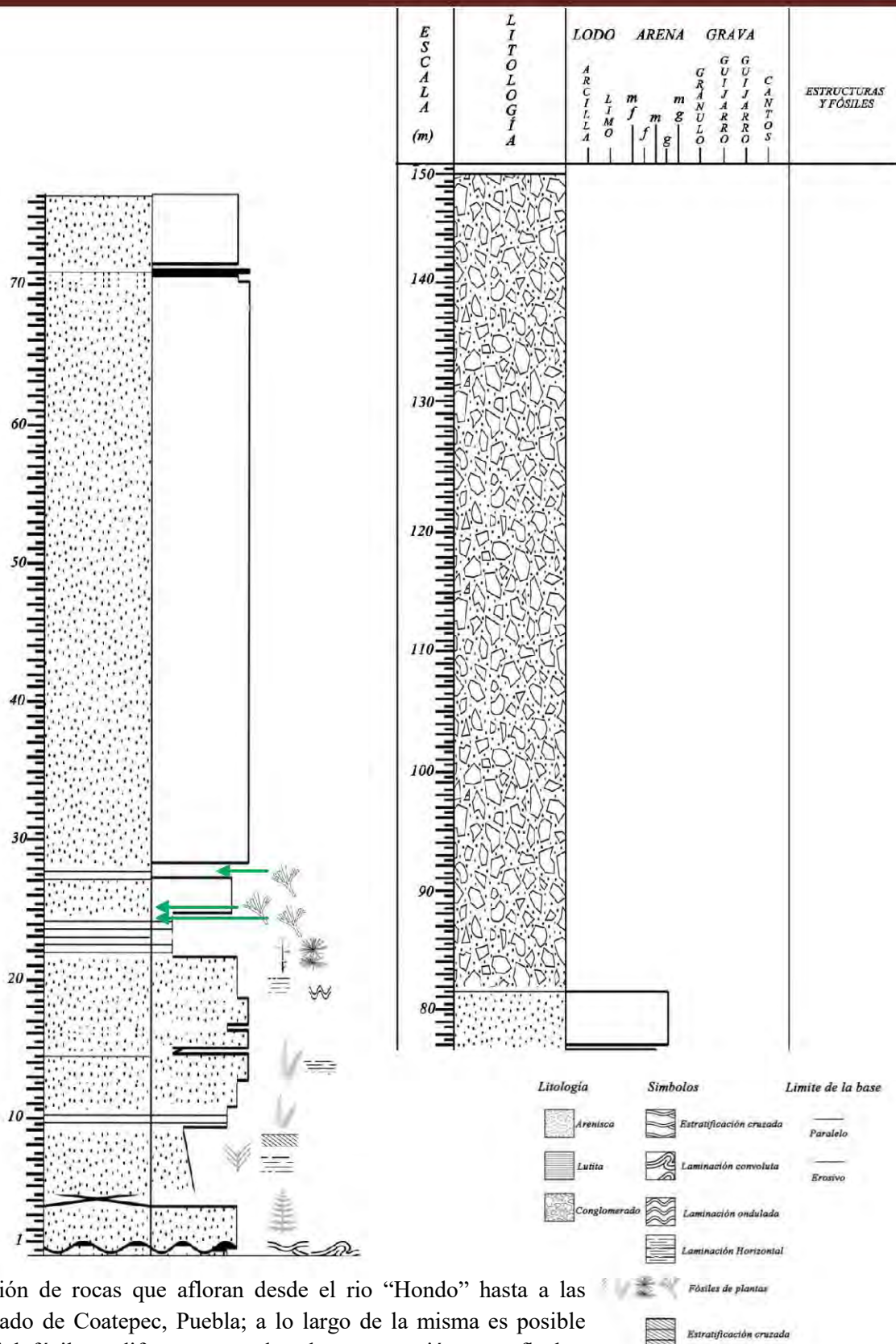


Figura 8. Sucesión de rocas que afloran desde el río “Hondo” hasta a las afueras del poblado de Coatepec, Puebla; a lo largo de la misma es posible encontrar material fósil en diferentes estados de preservación, con flechas verdes se ubican los tres niveles estratigráficos portadores de fósiles.

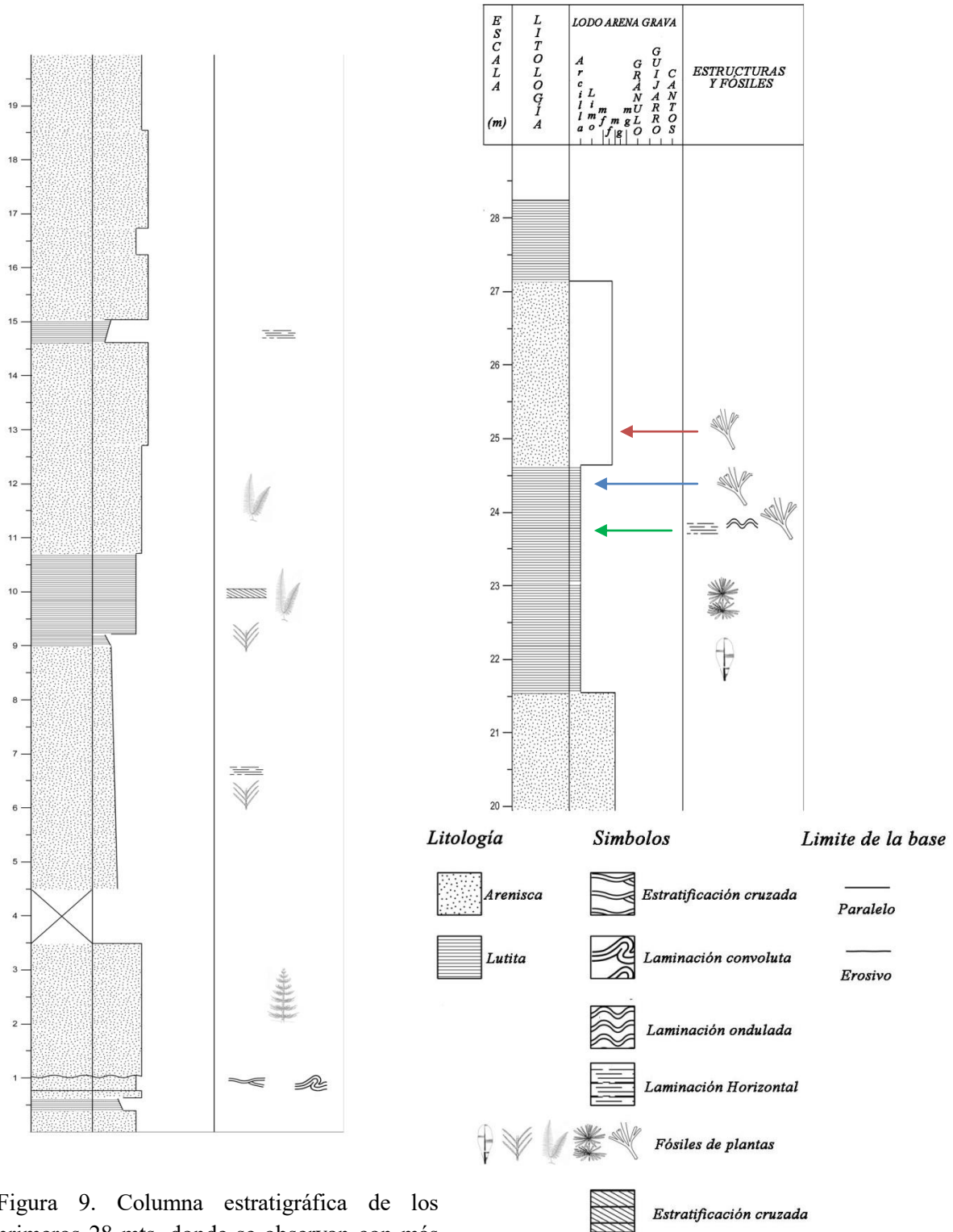


Figura 9. Columna estratigráfica de los primeros 28 mts, donde se observan con más detalle las tres niveles de recolecta, con flecha verde nivel Ginkgophyta, flecha azul nivel *Pecopteris* y flecha roja nivel Marattiales.

9.2 Abundancia por niveles de recolecta

Lincoln *et al.*, (1983) definen a la abundancia como “el número total de ejemplares de un taxón o taxa en un área”. En este caso serán las zonas de recolecta, las cuales fueron nombradas a partir del grupo de plantas más abundantes en cada una de ellas.

Nivel de Recolecta Estratigráfico: Ginkgophyta

En el primer nivel de recolecta (a 23.8 m de la base de la columna) se tienen un total de 213 fósiles, los cuales se asignaron a nueve órdenes, además del grupo Ginkgophyta. El tipo de hojas correspondiente a Ginkgophyta (hoja en forma de abanico, segmentada, peciolada) es el más abundante con un total de 89 fósiles; le siguen las Marattiales con 65 ejemplares; las Equisetales (tallos con nudos y entrenudos bien diferenciados) con 26 especímenes y las Lepidodendrales con 16 fósiles, los demás órdenes son menos abundantes (Figura 10).

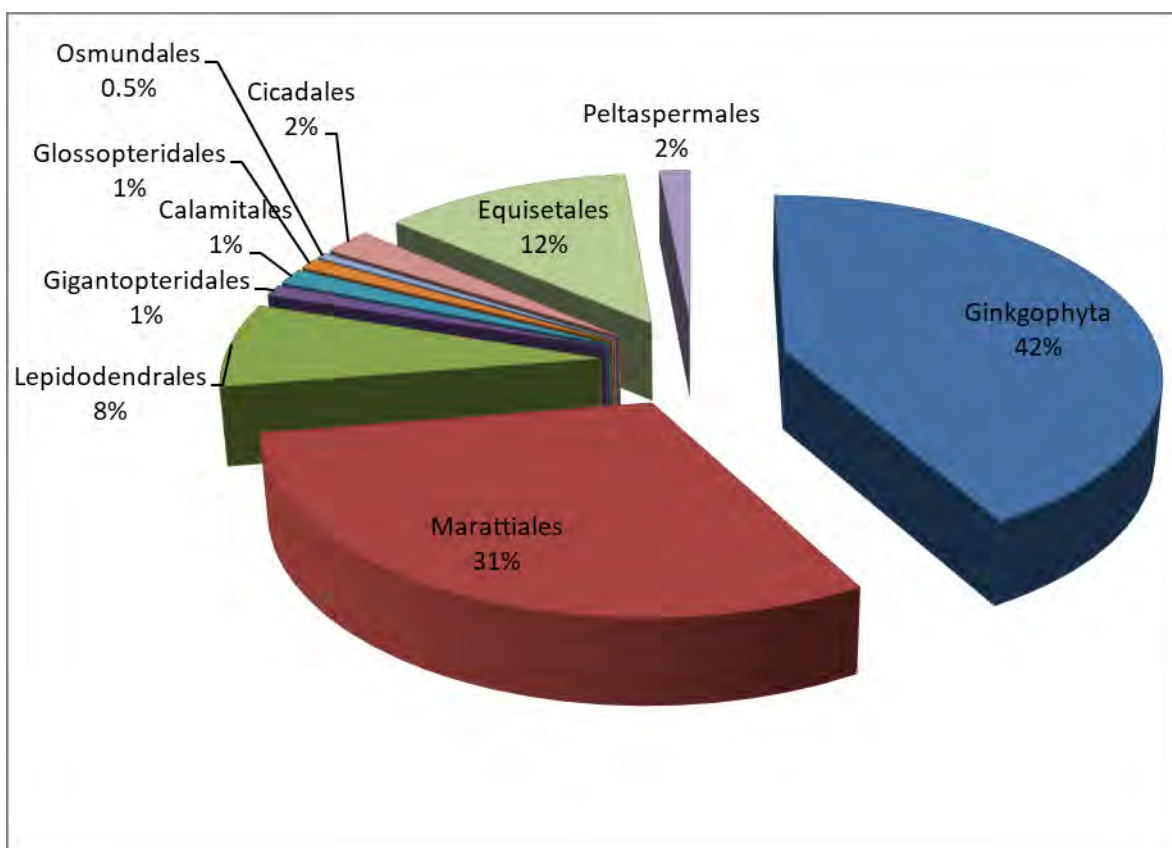


Figura 10. Abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Ginkgophyta.

Dentro de estos nueve órdenes, se identificaron un total de 15 géneros. Los más abundantes son: *Pecopteris* Brongniart (frondas bi ó tripinnadas, a veces con soros) y *Schizoneura* Schimper y Mougeot (Figura 11); también del total de géneros se identificaron 11 especies y 7 afinidades, los cuales se muestran en la tabla número 1.

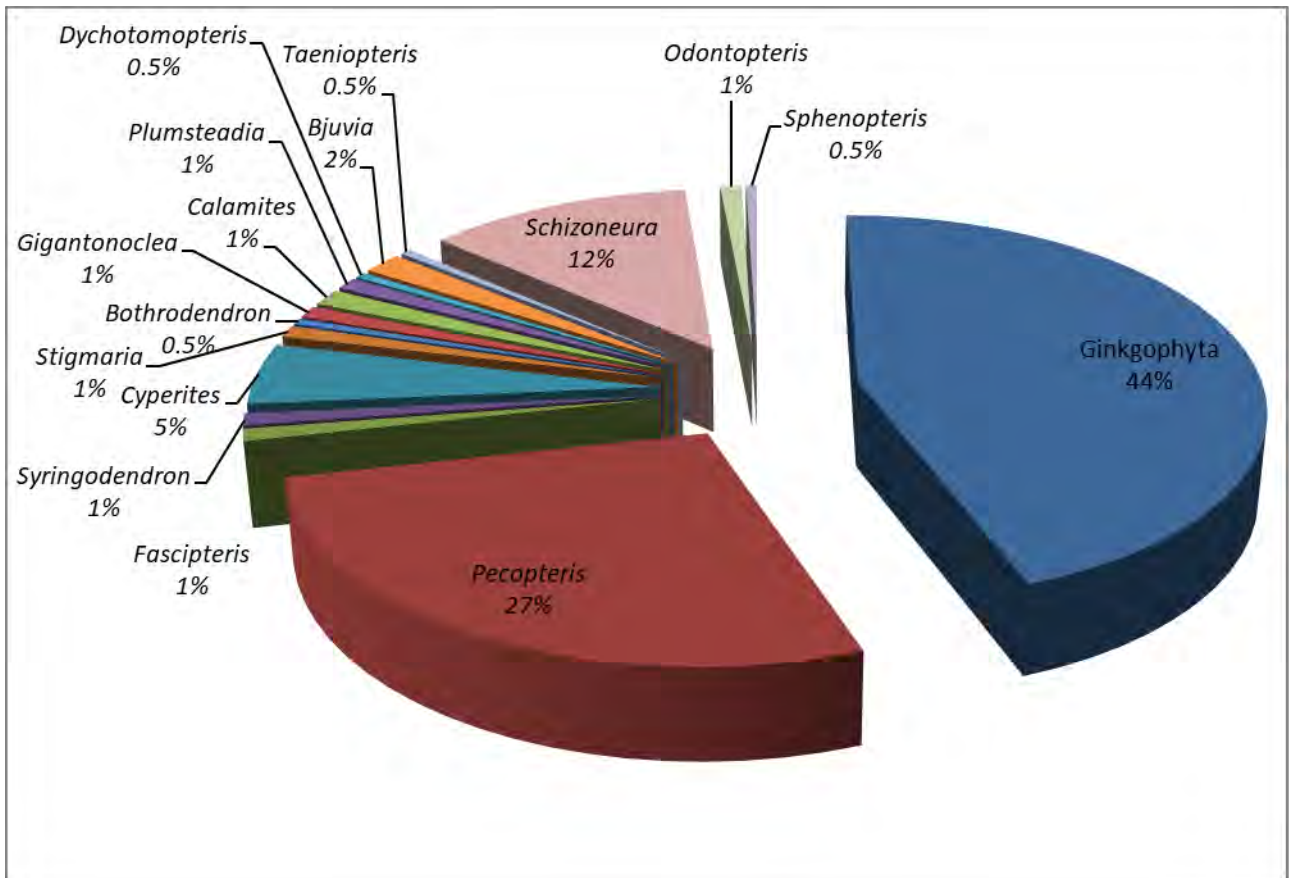


Figura 11. Abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Ginkgophyta

Tabla 1. Especies identificadas en el nivel de colecta estratigráfico denominado Ginkgophyta; también se muestran los ejemplares que solo fueron asignados a nivel de género debido al estado de conservación (sp); existen otros géneros cuyos ejemplares no corresponden a ninguna especie descrita hasta el momento (**Fosilitaxón 1**); las casillas en azul corresponden a los nuevos registros aportados en este estudio.

Orden	Género	Especie	Primera descripción para la F. Matzitzi
Calamitales	<i>Calamites</i> Brongniart	<i>Calamites approximatus</i>	Silva, 1970
Calamitales	<i>Calamites</i> Brongniart	<i>Calamites cistiiformis</i>	Silva, 1970
Calamitales	<i>Calamites</i> Brongniart	<i>Calamites varians</i>	Silva, 1970
Cicadales	<i>Bjuvia</i> Florin	<i>Bjuvia Fosilitaxón 1</i>	
Cicadales	<i>Taeniopteris</i> Brongniart	<i>Taeniopteris crassinervis</i>	
Equisetales	<i>Schizoneura</i> Schimper y Mougeot	<i>Schizoneura gondwanensis</i>	
Gigantopteridales	<i>Gigantonoclea</i> Koidzumi	<i>Gigantonoclea</i> sp.	Valdez <i>et al.</i> , 2016
Glossopteridales	<i>Plumsteadia</i> Rigby	<i>Plumsteadia</i> sp.	
Lepidodendrales	<i>Bothrodendron</i> Lindley y Hutton	<i>Bothrodendron punctatum</i>	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i> Lindley y Hutton	<i>Cyperites bicarinatus</i>	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	<i>Stigmaria rugulosa</i>	
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i> Sternberg	<i>Syringodendron</i> sp.	
Marattiales	<i>Fasciopsis</i> Gu & Zhi	<i>Fasciopsis</i> cf. <i>hallei</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>ameromi</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>densifolia</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>melendezi</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>orientalis 1</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>orientalis 2</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>unita</i>	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris cyathea</i>	Silva, 1970
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris lamuriana</i>	Silva, 1970
Osmundales	<i>Dychotomopteris</i> Maithy	<i>Dychotomopteris</i> sp.	Ortiz <i>et al.</i> , 2016
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i> Brongniart	<i>Odontopteris osmundaeformis</i>	Silva, 1970
Peltaspermales	<i>Sphenopteris?</i> Sternberg	<i>Sphenopteris</i> sp.	

Nivel de Recolecta Estratigráfico: *Pecopteris*

En este nivel se tienen un total de 64 fósiles, los cuales fueron ubicados dentro de cuatro órdenes. El orden más abundante es el de las Marattiales con un total de 43 ejemplares; le siguen en abundancia las Lepidodendrales (cortezas o raíces con escudetes foliares bien diferenciados u hojas lineares con solo una vena) y Ginkgophyta con 13 y cuatro ejemplares respectivamente (Figura 12).

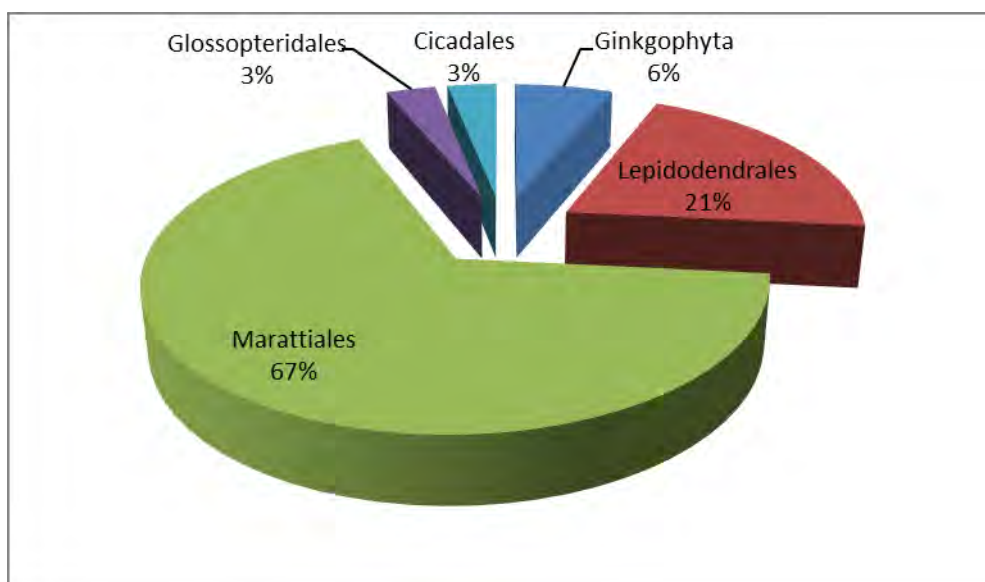


Figura 12. Abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado *Pecopteris*

En cuanto a géneros se determinaron un total de ocho (Figura 13), tres de ellos pertenecen a las Lepidodendrales (*Cyperites*, *Stigmara* y *Bothrodendron*), dos a Marattiales (*Fasciapteris* y *Pecopteris*) y Glossopteridales (*Glossopteris* Brongniart y *Plumsteadia*), y uno más en Cycadales (*Taeniopteris*). Con respecto a las especies, se identificaron un total de cuatro y una afinidad (Tabla 2).

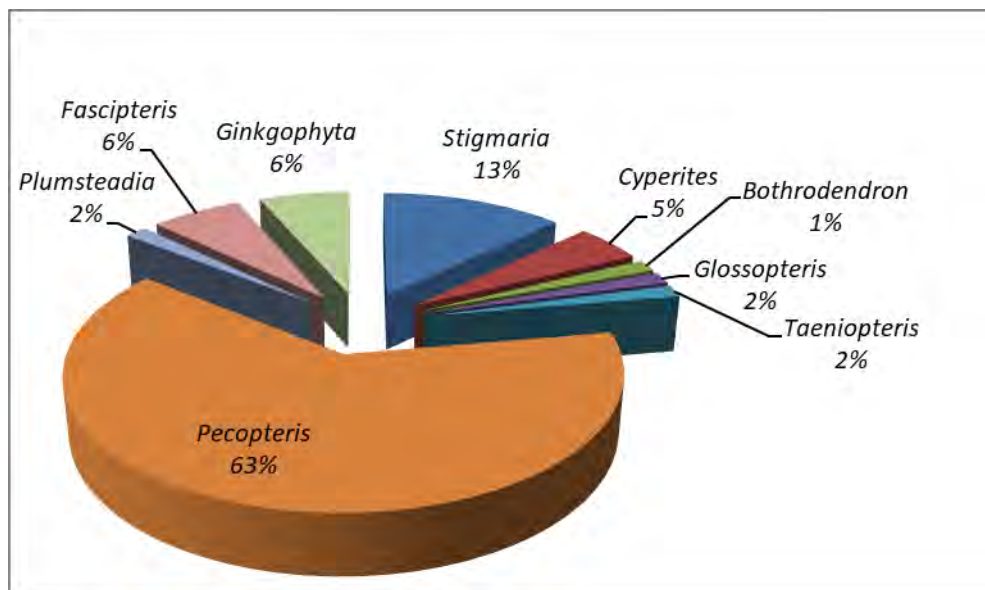


Figura 13. Abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en nivel de recolecta denominado Pecopteris

Tabla 2. Nombres de las especies identificadas en el nivel de colecta estratigráficas denominado *Pecopteris*. También se muestran los ejemplares que solo fueron asignados a nivel de género debido al estado de conservación de los mismos (sp); las casillas en azul resaltan los nuevos registros aportados en este estudio para la Formación Matzitzi.

Orden	Género	Especie	Primera descripción para la F. Matzitzi
Cicadales	<i>Taeniopteris</i> Brongniart	<i>Taeniopteris</i> sp.	Galván, 2000
Glossopteridales	<i>Glossopteris</i> Brongniart	<i>Glossopteris</i> sp.	Weber <i>et al.</i> , 1989
Glossopteridales	<i>Plumsteadia</i> Rigby	<i>Plumsteadia</i> sp.	
Lepidodendrales	<i>Bothrodendron</i> Lindley y Hutton	<i>Bothrodendron</i> sp.	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Cyperites</i> Lindley y Hutton	<i>Cyperistes bicarinatus</i>	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	<i>Stigmaria ficoides</i>	Silva, 1970

Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	<i>Stigmaria rugulosa</i>	
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>orientalis</i> 1	Magallón 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris cyathea</i>	Silva, 1970
Marattiales	<i>Fascipteris</i> Gu & Zhi	<i>Fascipteris</i> sp.	Magallón 1991

Nivel de Recolecta Estratigráfico: Marattiales

En el tercer nivel de recolecta se registraron un total de 45 fósiles, correspondiendo a seis órdenes, además del grupo Ginkgophyta. El orden más abundante es el de las Marattiales con 26 ejemplares; con siete especímenes le siguen las Lepidodendrales y Glossopteridales con siete; Cicadales y Ginkgophytas presentaron tres fósiles únicamente (Figura 14).

Con respecto a los géneros se determinaron un total de diez, tres para las Lepidodendrales (*Bothrodendron*, *Stigmaria* y *Syringodendron*); dos para las Marattiales (*Pecopteris* y *Fascipteris*); Cycadales dos (*Taeniopteris* y *Bjuvia*); y Peltaspermales (*Odontopteris*), Osmundales (*Dychotomopteris*) y Glossopteridales (*Gangamopteris* Mc Coy) con únicamente un género. Con respecto a su abundancia, esta se muestra en la siguiente gráfica (Figura 15); El número total de especies descritas en esta zona (tres especies y siete afinidades) se observan en la tabla 3.

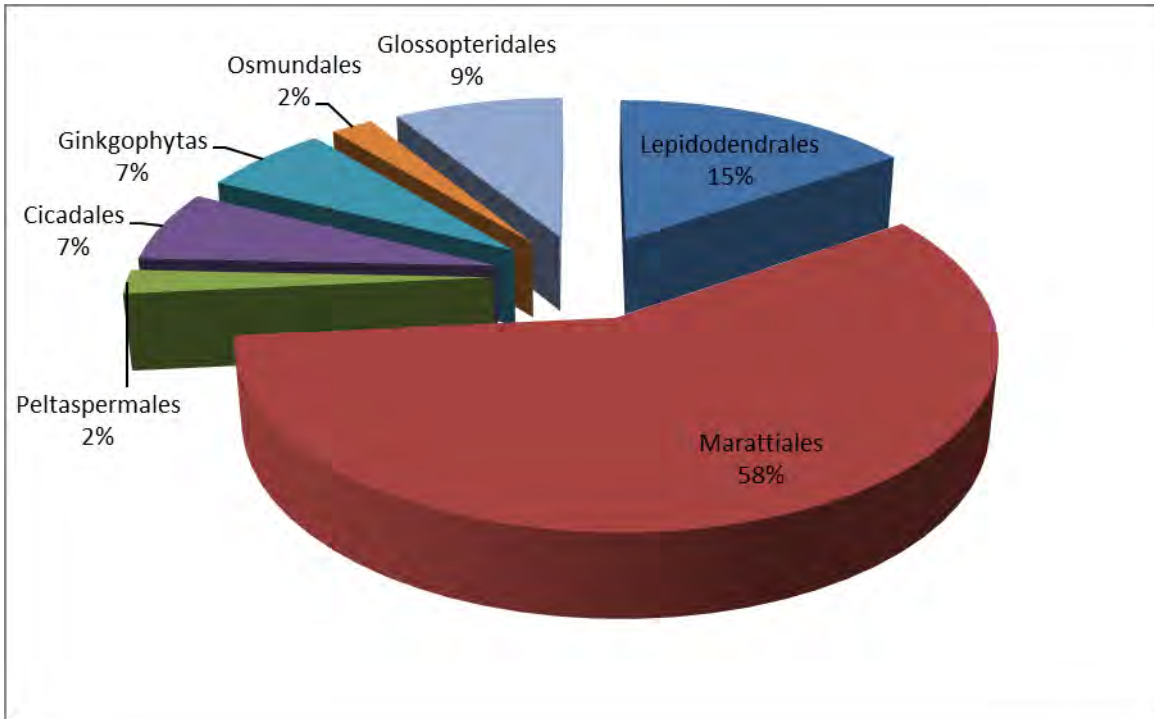


Figura 14. Abundancia a nivel de orden de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Marattiales.

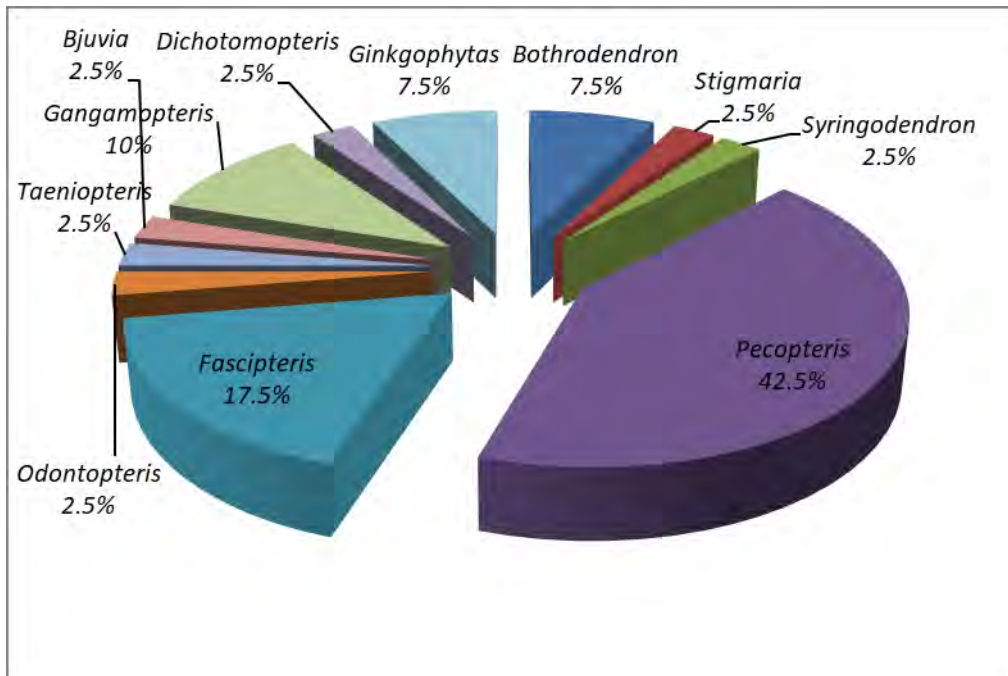


Figura 15. Abundancia a nivel de género de los fósiles encontrados en el nivel de recolecta denominado Marattiales.

Tabla 3. Nombre de las especies identificadas en el nivel de Marattiales, también se muestran los ejemplares que solo fueron asignados a nivel de género debido al estado de conservación de los mismos (sp); las casillas en azul resaltan los nuevos registros aportados en este estudio.

Orden	Género	Especie	Primera descripción para la F. Matzitzi
Cicadales	<i>Bjuvia</i> Florin <i>Taeniopteris</i> Brongniart	<i>Bjuvia</i> sp. <i>Taeniopteris</i> cf. <i>jejunata</i>	
Glossopteridales	<i>Gangamopteris</i> Mc Coy	<i>Gangamopteris</i> sp.	
Lepidodendrales	<i>Bothrodendron</i> Lindley y Hutton	<i>Bothrodendron punctatum</i>	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Stigmaria</i> Brongniart	<i>Stigmaria</i> sp.	Silva, 1970
Lepidodendrales	<i>Syringodendron</i> Sternberg	<i>Syringodendron</i> sp.	
Marattiales	<i>Fascipteris</i> Gu & Zhi	<i>Fascipteris</i> cf. <i>hallei</i>	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>densifolia</i>	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>melendezi</i>	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>orientalis</i> 1	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>orientalis</i> 2	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris</i> cf. <i>Unita</i>	Magallón, 1991
Marattiales	<i>Pecopteris</i> Brongniart	<i>Pecopteris cyathea</i>	Silva, 1970
Osmundales	<i>Dychotomopteris</i> Maithy	<i>Dychotomopteris</i> sp	Ortiz <i>et al.</i> , 2016
Peltaspermales	<i>Odontopteris</i> Brongniart	<i>Odontopteris</i> <i>osmundaeformis</i>	Silva, 1970

A partir de los datos obtenidos, se realizó la descripción taxonómica de los nuevos elementos florísticos o de aquellos que no cuentan hasta el momento con una descripción fiable (Glossopteridales) registrados para la Formación Matzitzi. Algunas de estas descripciones son a nivel de género y especie, dependiendo del nivel taxonómico al que pudieron ser asignados.

9.3 Sistemática de la paleoflora de la Formación Matzitzi

Clase Lycopsidea

Orden Lepidodendrales

Género *Stigmaria* Brongniart, 1822

Stigmaria rugulosa Gothan, 1923

(Figura 16)

Material: CFZ MTZ-238,592.

Ocurrencia: Nivel *Pecopteris*.

Descripción: Adpresión de rizoma, incompleto, de forma cilíndrica con 10.2 cm de largo por 8.2 cm de ancho; ornamentada con numerosas cicatrices de forma redondeada con un diámetro promedio de 0.2 a 0.3 cm, que se acomodan en espiral; en el centro de estas se observa una marca que corresponde a la cicatriz vascular que en promedio mide 0.1 cm; en todo el rizoma se observan fuertes arrugas verticales onduladas en una proporción de 3 a 5 cicatrices por cm cuadrado.

Observaciones: Este género corresponde al sistema de fijación de las Lepidodendrales, que se despliegan extensamente por el suelo a partir de una serie de rizomas situados alrededor del tronco (4). En su superficie se observan unas cicatrices dispuestas helicoidalmente y con forma de ombligo, en las que se insertaban las raíces absorbentes (Taylor, 2009); se tienen dos ejemplares de esta especie, registradas para el Carbonífero de Austria (Von-Henk *et al.*, 1992). La característica distintiva de esta especie corresponde a las arrugas onduladas presentes a lo largo de toda la estructura, además de la fuerte cicatriz vascular que se observa en el centro de cada hendidura. El registro de este género apoya la idea de componentes autóctonos de Lepidodendrales para esta localidad, aunque con abundancia claramente inferior comparada con otras localidades de esta formación (Silva, 1970).

Por otra parte el registro de este tipo de rizoma normalmente denota la existencia de paleosuelos, por lo cual la descripción de un nuevo registro apoya la idea de componentes autóctonos de Lepidodendrales para esta localidad aunque con abundancia claramente disminuida comparada con otras localidades de esta Formación.

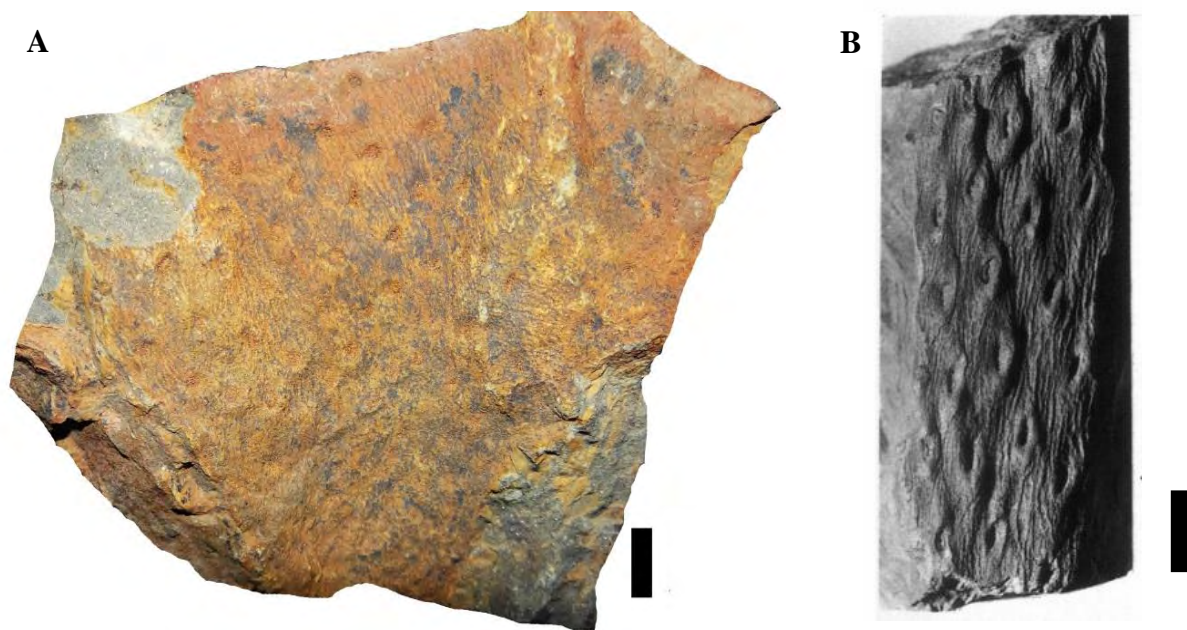


Figura 16. A) Ejemplar de *Stigmara rugulosa* (CFZ MTZ-592) donde se observan las estrías longitudinales y las cicatrices. B) Ejemplar de la misma especie descrita para el Carbonífero de Austria. Escala de 1 cm en A y B. Tomado y modificado de Von Henk *et al.*, 1992.

Division: Sphenophyta

Order: Equisetales

Family: Equisetaceae

Género: *Schizoneura* Schimper and Mougeot, 1844

Schizoneura gondwanensis Feistmantel, 1876

(Figura 17)

Material: Mtz-493-Mtz-503, MTz-557, MTz-558, MTz-559, MTz-560, MTz-562, MTz-564, Mtz-565, Mtz-596, Mtz-612.

Ocurrencia: Nivel Ginkgophyta

Descripción: Adpresión de tallos, completos, con un largo de 8 cm, los entre-nudos de hasta 0.3 cm de ancho, presenta costillas finas; en los nudos se observan hojas verticiladas, estas presentan solo una vena media y margen entero, miden hasta 4 cm de largo por 0.1 cm de ancho; estas pueden estar fusionadas o dividirse en dos o tres lóbulos a cada lado del tallo cada uno conformado a partir de tres a cinco hojas estrechamente unidas entre sí.

Observaciones: Los ejemplares de Puebla se compararon con las seis especies del género registradas para el Pérmico superior: *Schizoneura gondwanensis* distribuida en in India, Australia, Sudáfrica, Rhodesia y Brasil; *S. wardii* (India), *S. raniganjense* (India), *S. africana* (África), *S. manchuriensis* (Manchuria) y *S. striata* (Europa) (Goswami *et al.*, 2016). Se asignó a la especie *Schizoneura gondwanensis* debido al tamaño de tallos y hojas (este dato se obtuvo a partir de la media de los 11 ejemplares con los que se cuenta en la colección), distancia entre nudos, el tipo de margen y la venación de la hoja. Retomando las ideas de Bomfleur *et al.* (2013) los ejemplares de la Formación Matzitzi parecen ajustarse a sus observaciones: mientras más grande es el tallo, más propensas están las hojas a separarse las unas de las otras.

Este nuevo reporte del género *Schizoneura* en el estado de Puebla, aumenta la distribución espacial del mismo, ya que anteriormente únicamente se había reportado para el Pérmico-Jurásico de Gondwana. Por último, la presencia de *Schizoneura* indica zonas con estrés hídrico, a partir de caracteres cuticulares (Pant *et al.*, 1982).

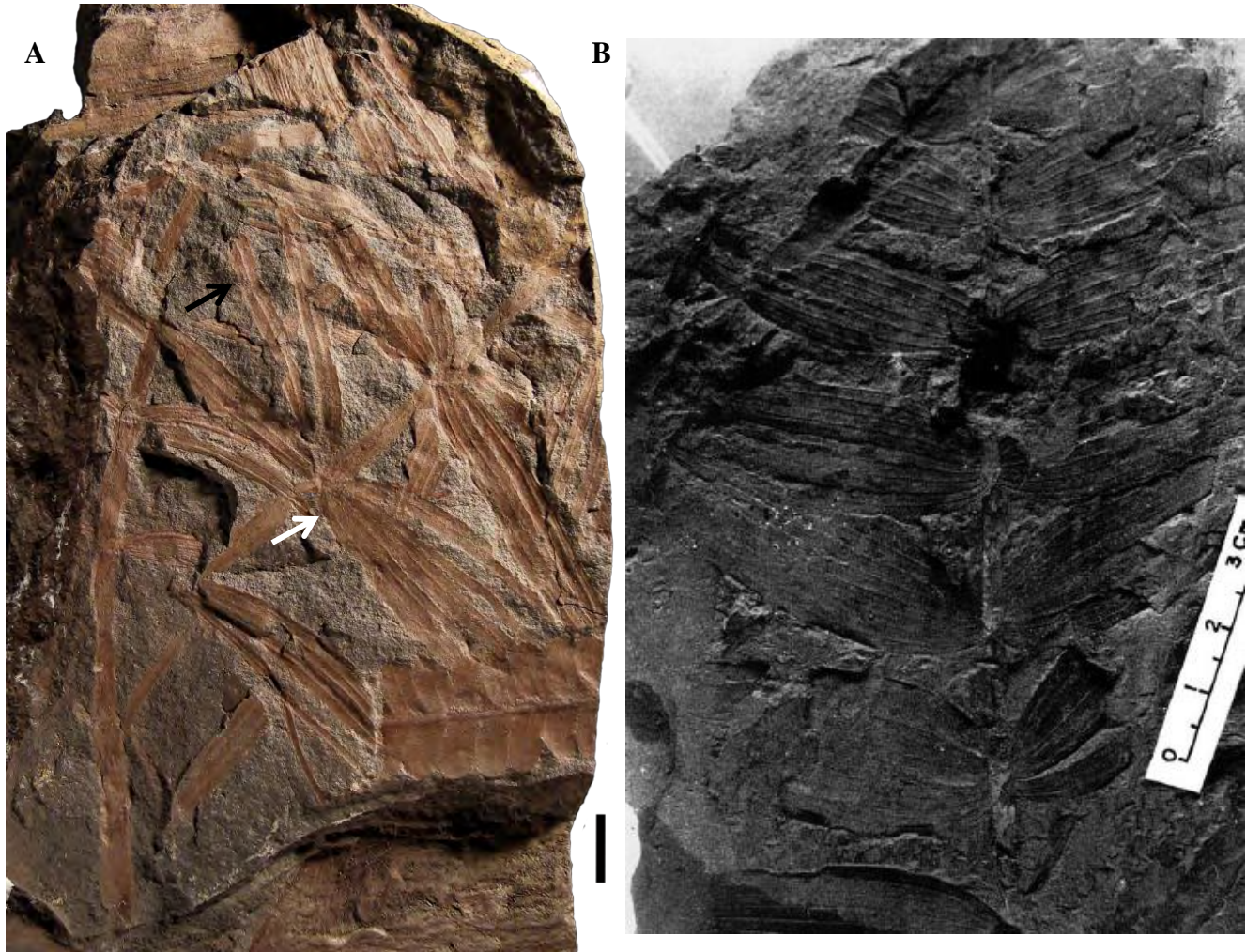


Figura 17. A) Ejemplar de *Schizoneura gondwanensis* (CFZ MTZ-493) donde se observa el tallo estriado y en la base de los nudos las hojas fusionadas (Flecha blanca) para posteriormente en algunos casos dividirse (Flecha negra). Escala 1 cm. B) Ejemplar de *Schizoneura Gondwanensis* descrito para el Pérmico de la India, se observa en este caso únicamente hojas fusionadas. Tomado y modificado de Shreerup *et al.*, 2006.

Clase: Cycadopsida

Orden: Cycadales

Familia: Cycadaceae,

Género: *Taeniopteris*, Brongniart, 1828

Taeniopteris cf. *T. jejunata* Grand Eury, 1877

(Figuras 18)

Material: CFZ Mtz-234

Ocurrencia: Nivel Marattiales

Descripción: Adpresión de Hoja simple, incompleta, con un largo conservado de 4.1 cm y un ancho estimado de 4.2 cm, margen entero; la vena media presenta estrías longitudinales y mide 0.2 cm de ancho; algunas venas secundarias se dividen muy cerca de la base para después ser paralelas a lo largo de la misma, con una densidad de 12 venas por cm en la parte proximal de la lámina, formado con respecto a la vena media ángulos de 90°.

Observaciones: Estos ejemplares se compararon con 17 especies de *Taeniopteris* reportadas para el Pérmico-Triásico de varias partes del mundo (Remy y Remy, 1975). El ejemplar es muy similar a *Taeniopteris jejunata*. Esta especie se tiene registrada en varias localidades alrededor del mundo, desde el Carbonífero de Portugal hasta el Triásico de Sudamérica (Behereismeyer y Turner, 2013). Aunque el ejemplar de Matzitzi es del doble de ancho de los parámetros establecidos para esta especie (Remy y Remy, 1975), el tamaño de la vena media y el número de venas secundarias hace posible proponer la afinidad con esta especie.

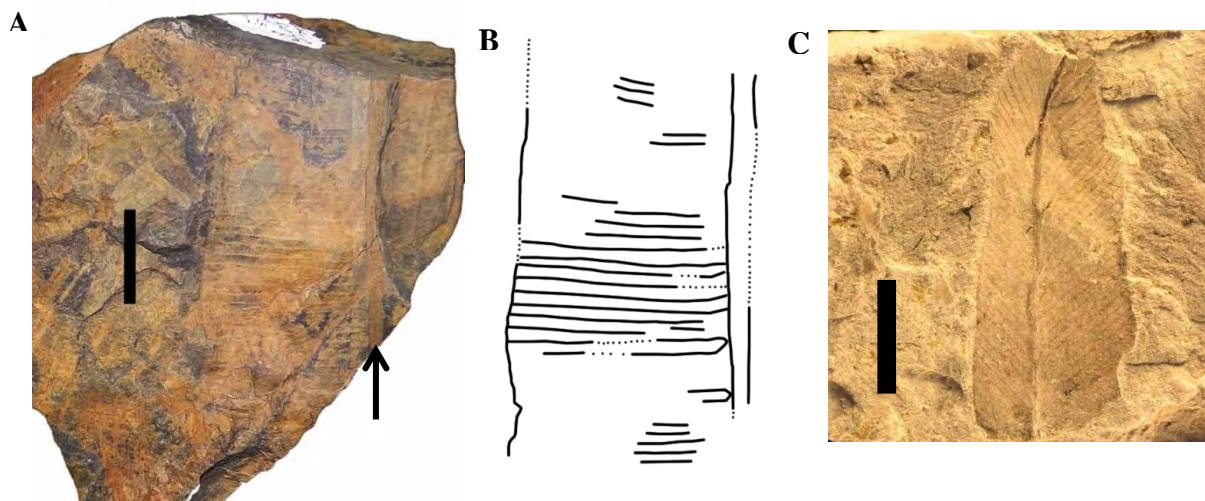


Figura 18. Ejemplar de *Taeniopteris* cf. *jejunata* (CFZ MTZ-234). A) Se observa la vena media (flecha negra) y venas secundarias de la hoja. Escala 1 cm. B) Esquema del arreglo de vena media y venas secundarias, del mismo ejemplar de Puebla. C) Ejemplar de *Taeniopteris jejunata* descrito para el Pérmico de Republica checa. Escala 1 cm. Tomado de y modificado de Schneider *et al.*, 2014.

Taeniopteris crassinervis (Feistmantel) Arber, 1917

(Figura 19)

Material: CFZ Mtz-713

Ocurrencia: Nivel Ginkgophyta

Descripción: Adpresión de hoja simple, incompleta, con un largo conservado de 6.8 cm y un ancho de 5.3 cm, margen entero, la vena media mide 0.3 cm de ancho, todas las venas secundarias se dividen en la parte proximal para después ser paralelas a lo largo de la misma, con una densidad de 14 a 16 venas por cm en la parte proximal de la lámina, formado con respecto a la vena media ángulos de 90°.

Observaciones: Al igual que los ejemplares anteriores, éste se comparó con 17 especies de *Taeniopteris* (Remy y Remy, 1975); *T. crassinervis* se diferencia por su fuerte venación secundaria, densidad de las mismas y el ángulo perpendicular que forman con la vena media. Otra característica diagnóstica en esta especie, es la dicotomía de las venas secundarias en la zona de contacto con la vena media. Esta especie se tiene reportada en el Triásico de Estados Unidos de América, India, Australia, Nueva Zelanda y África (Behereismeyer y Turner, 2013).

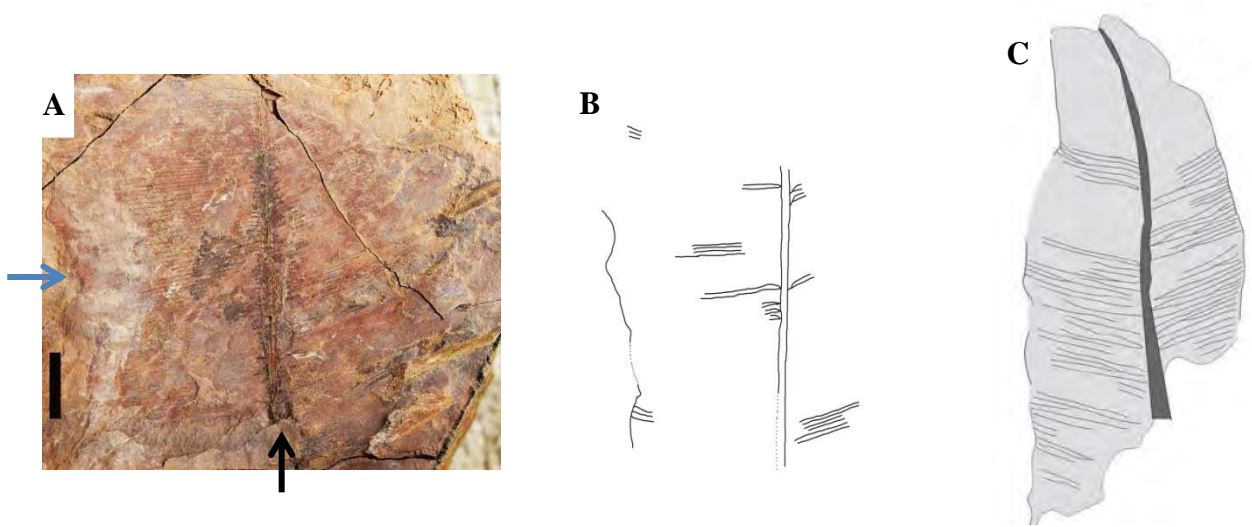


Figura 19. Ejemplar de *Taeniopteris crassinervis* (CFZ MTZ-713). A) Se observa la vena media (flecha negra) y venas secundarias, así como el margen de la hoja (flecha azul), escala 1 cm. B). Esquema de vena media y venas secundarias, del mismo ejemplar, resalta las dicotomías de las venas secundarias en la base de las mismas. C) Dibujos lineales del ejemplar más completo de la especie *Taeniopteris crassinervis* descrita para el Triásico de Argentina. Escala 1 cm. Tomado y modificado de Gnaidinger y Zavattieri, 2017.

Género: *Bjuvia* Florin, 1933

Fosilitaxón 1

(Figura 20, A, B, C y D)

Material: CFZ Mtz-551, CFZ Mtz-583, CFZ Mtz-540.

Ocurrencia: Nivel Ginkgophyta

Descripción: Adpresión de hoja simple, incompleta, con un largo de 15 cm y un ancho máximo de 18.55 cm, 9 cm de ancho a cada lado de la vena principal, la cual mide 0.55 cm a lo largo de la misma se observan varias estrías longitudinales, hacia la parte apical y basal de la hoja se nota una disminución en el ancho de la lámina, las venas secundarias salen paralelas con respecto a la principal estas son muy finas y tienen una densidad de entre 33 a 40 venas por cm en la parte media de la hoja, todas ellas sin dicotomías (Figura 20 A y B).

Por otra parte, se logran observar células epidérmicas de paredes rectas, de forma cuadrada a rectangular. En promedio miden de 50 por 100 micras (Figura 20 C); también se ven estomas distribuidos en hileras irregulares; el aparato estomático mide 10 micras de ancho (Figura 19 D). Los estomas poseen probables papilas de 2 a 3 micras de ancho, sin células acompañantes, y las células oclusivas miden 3.5 micras de ancho.

Observaciones: Los ejemplares de la Formación Matzitzi no concuerdan con ninguna de las siete especies descritas hasta el momento para este género (Tabla 4); para el Pérmico se tienen registradas dos especies, la primera *Bjuvia tridentina* correspondiente a una localidad de Italia, sin embargo, esta especie es pequeña si se compara con el ejemplar mexicano; *Bjuvia tridentina* mide 10 cm de largo y 9.2 cm de ancho (Wachtler, 2012), además cuenta con un raquis mucho más delgado de solo 0.3 cm.

Con respecto a la especie *B. wachtleri* del Pérmico Superior de Italia (Perner, 2015) muestra un tamaño muy similar al ejemplar mexicano, sin embargo, su densidad de venación es mucho menor (20 venas por cm), además de presentar dicotomías en su venación secundaria.

Entre las especies del Triásico se encuentra a la especie *Bjuvia thalensis* (Kustatscher y van Konijnenburg-van Cittert, 2010) reportada para Alemania. Esta especie mide 20 cm de largo y 15 cm de ancho con una vena media de 0.5 cm. La gran diferencia con respecto al ejemplar de Puebla es el número de venas ya que en *B. Thalensis* es de solo 25 a 30 venas por cm; otra especie es *B. simplex* que mide 20 cm de ancho pero solo cuenta de 12 a 14 venas por centímetro; *B. dolomitica* también del Triásico de Italia es de tamaño mucho mayor ya que llega a medir 100 cm de largo y 30 cm de ancho, sin embargo solo cuenta con 14 a 18 venas por centímetro (Wachthler y van Konijnenburg-van Cittert, 2000).

Otras dos especies del género *Bjuvia*, del Triásico de Italia son *B. olangensis* y *B. primitiva* (Wachtler, 2012). La primera mide hasta 40 cm de ancho y tiene una vena media muy gruesa de 2 cm de ancho, y posee de 20 a 30 venas por centímetro, la segunda especie más pequeña llega a medir solo 10 cm de ancho y tiene una densidad de venación igual que la reportada para *B. olangensis*, con lo cual se concluye que los ejemplares de este trabajo pertenecen posiblemente a otra especie.

Perner y Wachtler (2013) menciona que existen tendencias evolutivas dentro de este género. *Bjuvia tridentina* (Pérmico inferior) tiene una lámina comparablemente más pequeña y un número elevado de venas por cm (30-40) con respecto a las especies del Triásico. La especie aquí descrita presenta una lámina foliar más grande y mantiene el número elevado de venas como *B. tridentina* por lo cual muestra caracteres de transición entre la especie del Pérmico y las especies Triásicas.

Tabla 4: Caracteres morfológicos de las siete especies del genero *Bjuvia* descritas hasta el momento, resalta que la totalidad de las especies hasta el momento descritas se ubican en Europa ((Wachtler, 2012. Kustatscher y van Konijnenburg-van Cittert, 2010. Wachtler y van Konijnenburg-van Cittert, 2000. Perner y Wachtler, 2013 y Perner, 2015)

Especies	Largo	Ancho hoja	Ancho raquis	Numero de venas	Edad	País
CFZ Mtz-540, 551 y 583	14.9	18.6	0.6	33-40	Pérmico?	México
<i>B. thalensis</i>	20	15	0.5	25-30	Triásico	Alemania
<i>B. simplex</i>	20	20	-	12	Triásico	Suecia
<i>B. dolomitica</i>	100	30	0.55	14-18	Triásico	Italia
<i>B. primitiva</i>	15-20	10	0.2	20-30	Triásico	Italia
<i>B. olangensis</i>	50	40	2	20-30	Triásico	Italia
<i>B. tridentina</i>	10	9.2	0.3	30-40	Pérmico Inf.	Italia
<i>B. wachtleri</i>	14	20	0.2	20	Pérmico Sup.	Italia

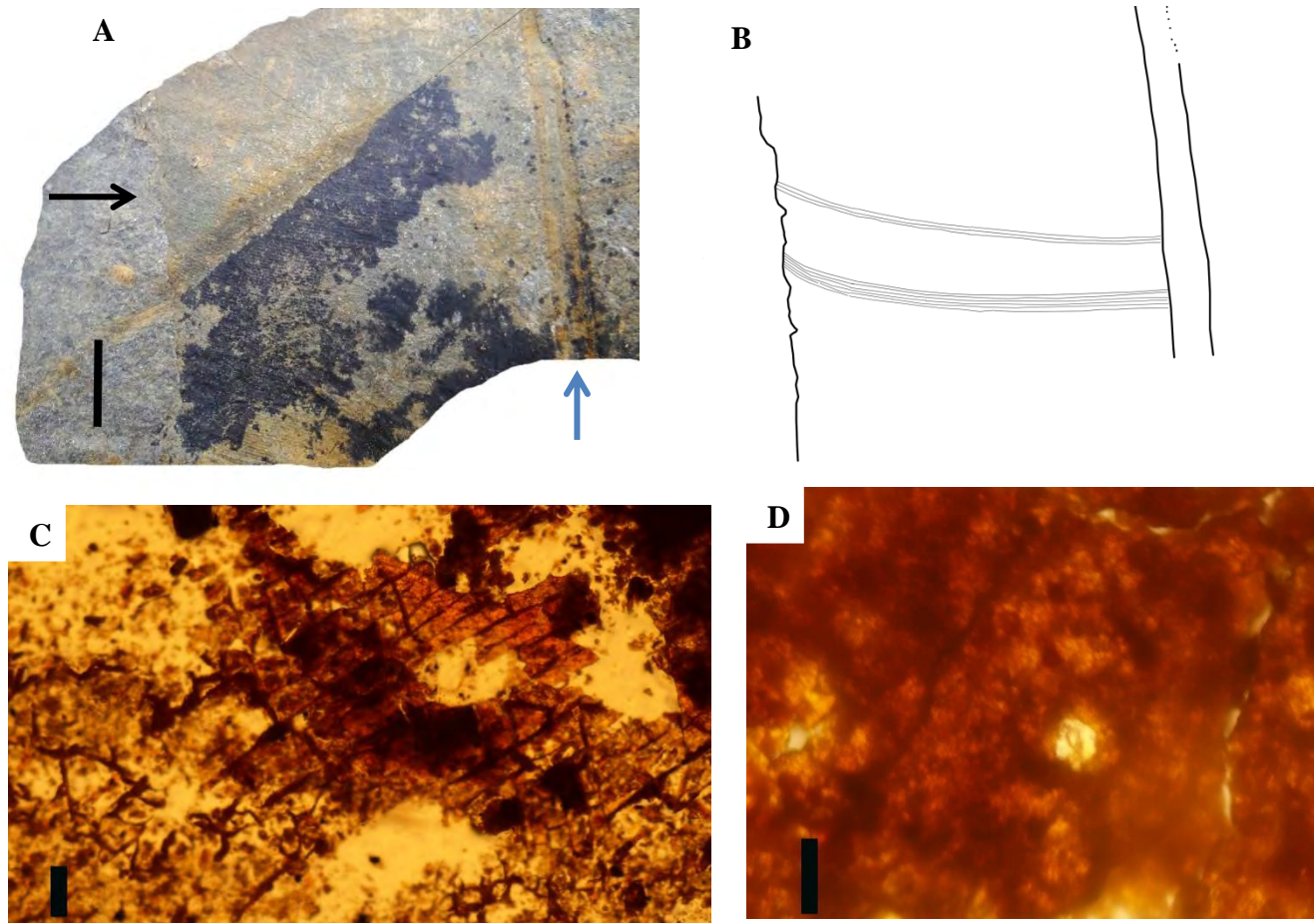


Figura 20. Ejemplar de *Bjuvia* fosilitaxón 1 (CFZ MTZ-583). A) Se observa la vena media (Flecha Azul) y venas secundarias, además del margen de uno de los lados (Flecha negra) de la hoja Escala 1 cm. B) Contorno de vena media y venas secundarias, del mismo ejemplar. C) Células epidérmicas (escala 100 micras). D) Se observa estoma sobre la lamina (CFZ MTZ-583) Escala 10 micras.

Clase: GLOSSOPTERIDOPSIDA

Orden: Glossopteridales

Familia: Glossopteridaceae

Género: *Glossopteris* Brongniart 1828

Glossopteris sp.

(Figura 21)

Material: CFZ Mtz-248.

Ocurrencia: Nivel *Pecopteris*

Descripción: Adpresión de hoja simple, incompleta, con un largo de 1.5 cm y un ancho máximo de 1.2 cm, margen entero, vena media de 0.1 cm de ancho, las venas secundarias con una densidad cerca de la base de 15 venas por cada 0.5 cm, estas forman con la vena media un ángulo de 20-22°; a la mitad de su recorrido el ángulo es recto; las venas secundarias se dicotomizan de 4 a 5 veces, y forman areolas escasas en la parte media de la hoja de forma muy alargada.

Observaciones: Aunque solo está representado por un solo ejemplar, sus caracteres hacen posible una asignación taxonómica fiable hasta el nivel de género (forma de la vena media y secundarias), sin embargo, hasta que no se encuentren más ejemplares es difícil la determinación a nivel de especie. Aun así, es de suma importancia consolidar la presencia de este género propuesto de forma muy somera por Weber y colaboradores en 1989, ya que es una planta característica del Pérmico-Triásico de toda Gondwana. *Glossopteris* fue un árbol caducifolio con tronco leñoso, hojas reticuladas, adaptado a las condiciones pantanosas de Gondwana durante los períodos interglaciares de la edad de hielo del Paleozoico Tardío (Taylor *et al.*, 2009).

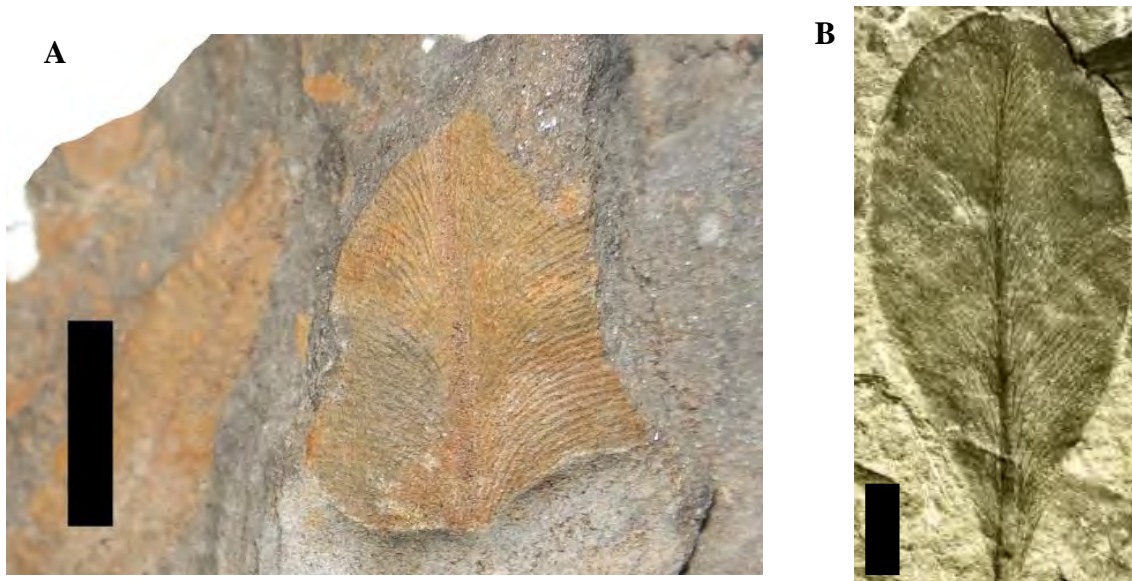


Figura 21. Ejemplar de *Glossopteris* sp. (CFZ MTZ-248). A) Hoja incompleta donde se observa venación media y secundaria, esta última formando retículos casi en el margen de la hoja. Escala 1 cm. B) ejemplar del género *Glossopteris* descrito para el Pérmico de la Antártida. Escala 1 cm. Tomado de Tewari *et al.*, 2015

Género: *Gangamopteris* McCoy 1847

Gangamopteris sp. (Figura 22 A y B)

Material: CFZ Mtz-218, CFZ Mtz-223, CFZ Mtz-225, CFZ Mtz-226.

Ocurrencia: Nivel Marattiales

Descripción: Adpresión de hoja simple, completa, con un largo de 3.3 cm y un ancho de 0.9 cm, ápice redondeado con base atenuada y de margen entero; a lo largo de la parte media de la lámina corre un haz de venas (5-7 venas), que en la base de la hoja mide 0.2 cm de ancho; este haz se va adelgazando ya que se dicotomizan distalmente; estas venas forman un ángulo de 15-20° para seguir un arco pronunciado hacia el margen; las venas se

dicotomizan de una a dos veces para formar areolas de forma muy alargada; se tiene una densidad de venación de 10 venas por cm en la parte distal de la lámina. En uno de los ejemplares las hojas se disponen de forma verticilada en un grupo de cuatro hojas.

Observaciones: Al igual que *Glossopteris*, *Gangamopteris* es un elemento típico durante el Pérmico y se distribuyó en Gondwana. Si bien estas dos hojas son muy similares, se distinguen por su mayor tamaño, en el caso de *Gangamopteris*, y por la ausencia de un nervio central bien definido que recorra toda la lámina. Si bien el carácter de la vena central es de mayor importancia, el tamaño tan reducido de los ejemplares de la Formación Matzitzi hace imposible la asignación a una especie.

Otro aspecto importante a destacar es que la presencia de *Gangamopteris* es típica del Pérmico inferior mientras que *Glossopteris* es del Pérmico Superior (Taylor *et al.*, 2009).

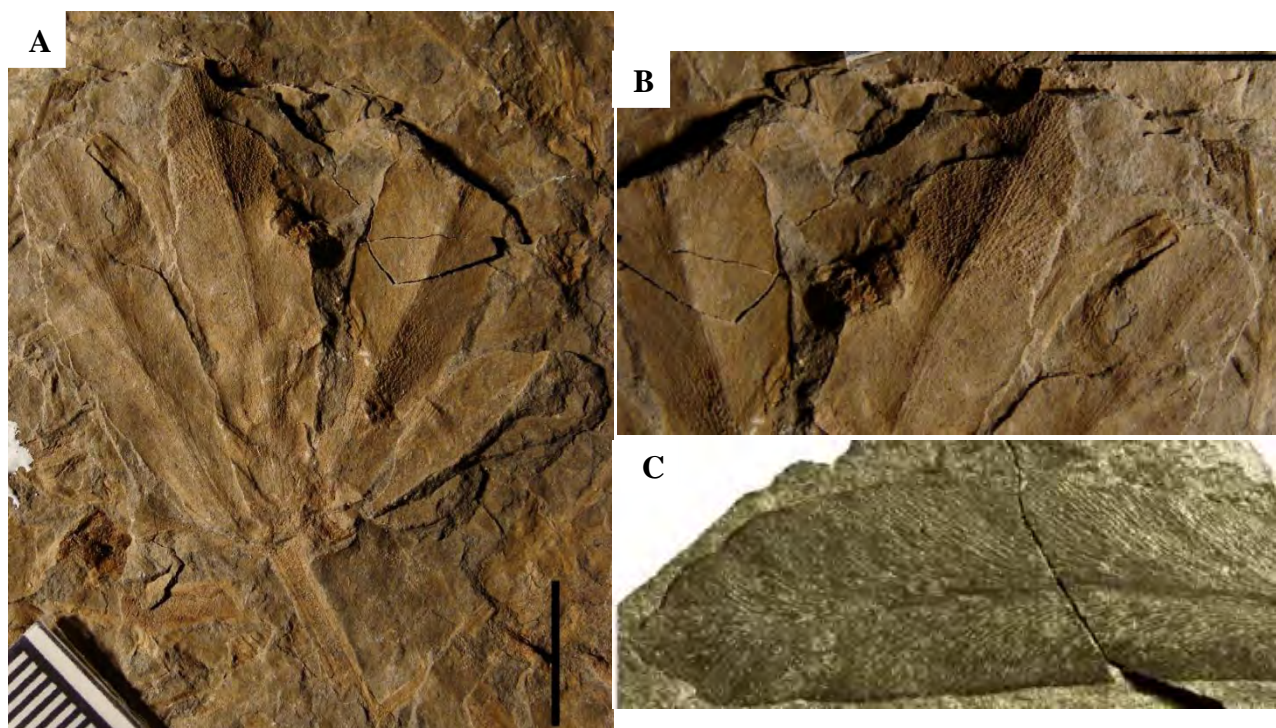


Figura 22. Ejemplar de *Gangamopteris* sp. (CFZ MTZ-218). A) Se observan cuatro Hojas verticiladas. Escala 1 cm. B) acercamiento de la venación media y secundaria. Escala 1 cm. C) ejemplar del género *Gangamopteris* descrito para el Pérmico de la Antártida. Escalas 1 cm. Tomado y modificado de Tewari *et al.*, 2015.

Familia: Dictyopteridaceae

Género: *Plumsteadia*

Rigby emend. Rigby, 1971 ex McLoughlin, 1990

Plumsteadia sp.

(Figura 23)

Material: CFZ Mtz-504, CFZ Mtz-536.

Ocurrencia: Zona Ginkgophyta y *Pecopteris*

Descripción: Adpresión de estructura ovulífera, incompleta, con un largo de 2.2 cm y un ancho de 1.5 cm, sin ala equidimensional, probablemente de forma ovalada u oblonga; la hoja se encuentra dorso-ventralmente llena de sacos (óvulos) estrechamente empaquetados entre sí, los sacos radialmente alargados. La mayoría de forma semiesférica con 0.3cm de largo por 0.2 cm de ancho; en ninguno de los ejemplares se observan protuberancias centrales que corresponderían a un carácter de sacos maduros por lo cual se propone que corresponde a una estructura reproductora inmadura.

Observaciones: Otro taxa típico del Pérmico de Gondwana se asigna a la familia Dictyopteridaceae, debido a que el ejemplar corresponder a una estructura ovulífera aplanado dorsiventral, con venas en una de las caras, y la otra cubierta por un gran número de óvulos. Por otra parte, se establece el género *Plumsteadia* al carecer de ala equidimensional y por poseer óvulos muy próximos entre sí (Cariglino *et al.*, 2009)

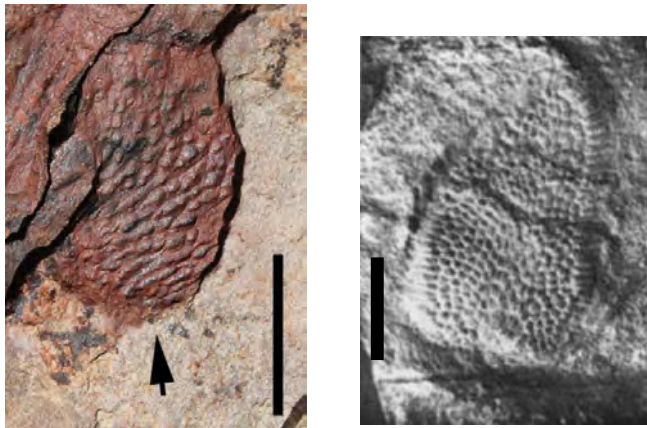


Figura 23. A) Ejemplar de *Plumsteadia* sp. (CFZ MTZ-504). Se observa la forma ovalada de la estructura, así como los óvulos muy cercanos entre ellos. Escala 1 cm. B) Fructificación asignada a la especie *Plumsteadia ovata* para el Pérmico de la Antártida. Escala 1 cm. Tomado y modificado de Kyle 1974.

9.4 GINKGOPHYTA

9.4.1 Análisis estadístico del grupo Ginkgophyta

Aunque la mayoría de los componentes florísticos han sido asignados con seguridad a un grupo taxonómico. Existen ejemplares dentro de estas localidades cuyos caracteres no delimitan fácilmente el grupo taxonómico al que pertenecen; por lo que se les aplico una metodología más exhaustiva. Este es el caso de las hojas y tallos con características similares a Ginkgoales. En la tabla número 5 se observa el número de ejemplares de Ginkgophyta con respecto a la demás flora.

Tabla 5. Comparación entre el número total de ejemplares por zonas y el número de hojas del grupo Ginkgophyta en cada una de ellas, además se observan las fechas de las diferentes recolectas.

	Zona Ginkgophytas	Zona Pecopteris	Zona Marattiales	Fechas de recolecta
Número total de fósiles	213	64	45	Mayo, 2000
Número de fósiles de Ginkgophytas	89	4	3	Abril, 2014 Noviembre, 2015
Órdenes determinados hasta el momento	9	4	6	Mayo, 2017 Agosto, 2017

Sumando las hojas similares a Ginkgophytas de las tres localidades se tiene un total de 96 ejemplares, lo cual demuestra que este tipo de taxones son abundantes con respecto al total de la flora de las localidades (29%). Por otro lado, 88 de estos ejemplares pertenecen a fragmentos (esto debido al plegamiento de los estratos y la dificultad de su extracción) y solo ocho corresponden a ejemplares que se pueden considerar completos. Cabe aclarar, que de estos ocho ejemplares, dos corresponden a ejemplares de talla muy pequeña (1.4 y 4.7, cm de ancho) (Figura 24, A y B), mientras que los demás fósiles alcanzan hasta los treinta centímetros de ancho.

Siguiendo los criterios utilizados por Gnaedinger y Herbst (1999) para el análisis de hojas del orden de las Ginkgoales se seleccionaron un total de 23 caracteres morfológicos de los cuales solo diez se utilizaron para el análisis de disimilitud, ya que son los únicos que se encuentran presentes en la mayoría de los ejemplares (Figura 25); en la Tabla 6 se muestran las OTUs y los caracteres utilizados para el análisis.

Tabla 6. Matriz básica de datos donde se observan 10 caracteres morfológicos obtenidos para seis ejemplares de la Formación Matzitzi.

	CFZ- Mtz531	Cfz- Mtz745	CFZ- Mtz142	CFZ- Mtz542	CFZ- Mtz543(1	CFZ- Mtz 543 (4)
Ancho del peciolo	99	99	2	1.9	1.9	1.6
Presencia de división de 2 orden en la lámina	1	1	1	1	1	0
Densidad de venación en la hoja antes de la división de 2 orden	6	99	6	99	8	0
Distancia entre la división de 1 y 2 orden	4	2.1	4.5	4.9	5.4	0
Ancho de la hoja antes de las divisiones	4	4	4.5	3.7	4	2
Ancho de los segmentos de la hoja después de la primera división	2	1.35	2.5	1.1	0.75	0.8
Ancho de los segmentos de la hoja antes de la segunda división	3.2	3.4	2.4	2.3	2.9	0
Ancho de los segmentos de la hoja después de la segunda división	1.2	2	1.3	1	1.6	0
Numero de segmentos producidos en la hoja después de la división de primer orden	3	3	3	3	3	14
Ángulo de los segmentos de 1 orden	15	16	11	19	15	3

El carácter número 1 (ancho del peciolo) Se refiere al ancho del Peciolo, se expresa en centímetros y se tomó el dato a la altura de la unión del peciolo con la lámina.

El carácter número 2 (presencia de división de 2 orden en la lámina) es un carácter doble estado, 1 si está presente el carácter en la hoja y 0 si está ausente.

El carácter número 3 (densidad de venación en la hoja antes de la división de 2 orden) se refiere al número de venas que existen por centímetro en la hoja antes de que se realice la división de segundo orden.

El carácter número 4 (distancia entre la división de 1 y 2 orden) es la distancia en centímetros que existe entre las divisiones de primer y segundo orden en la hoja.

El carácter número 5 (ancho de la hoja antes de las divisiones) es el ancho total que tiene la lámina antes de las divisiones.

El carácter número 6 (ancho de los segmentos de la hoja después de la primera división) es el ancho que tienen los segmentos resultantes por la división de primer orden, y se expresa en centímetros.

El carácter número 7 (ancho de los segmentos de la hoja antes de la segunda división) es el ancho que tiene el segmento antes de la división de segundo orden, y se expresa en centímetros.

El carácter número 8 (ancho de los segmentos de la hoja después de la segunda división) es el ancho total que tienen los segmentos resultantes por la división de segundo orden, y se expresa en centímetros.

El carácter número 9 (número de segmentos producidos en la hoja después de la división de primer orden) es el total de segmentos que se obtienen al final de la división de primer orden.

El carácter número 10 (ángulo de los segmentos de 1 orden) es la media de los ángulos resultantes después de la división de primer orden y se expresa en grados.

En la figura 25 se muestra un esquema donde se ejemplifican algunos de los caracteres antes mencionados.

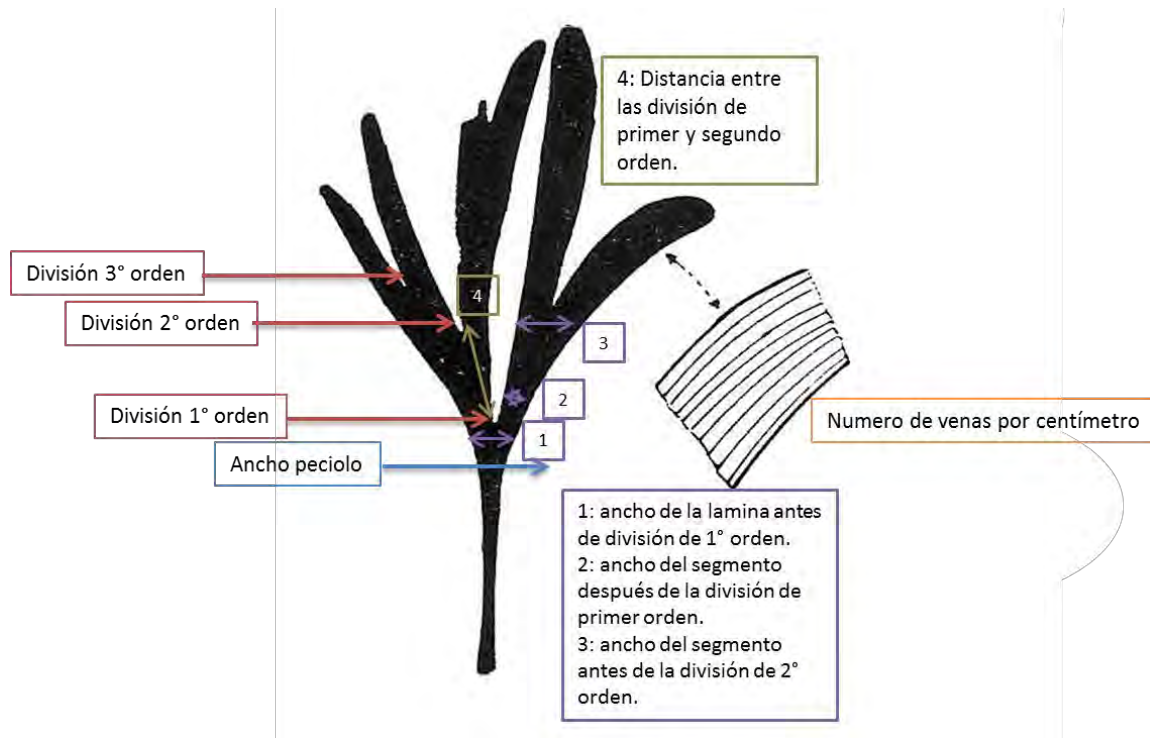


Figura 25: caracteres utilizados para la realización de la matriz básica de datos, se ejemplifica con una imagen de *Sphenobaiera sp.* (Modificado de Mohammed-Sadegh, 1977).

En este caso se utilizó un coeficiente de disimilitud (Distancia Taxonómica), para el que, mientras más cercanas están las OTUs a cero, menor es la disimilitud que existe entre ellos. Se obtuvo un solo fenograma (Figura 26) con un valor cofenético de 0.99, el cual indica que el fenograma está dado por las diferencias de los caracteres y no se trata de un acomodo azaroso (Sneath y Sokal, 1973). En el fenograma se observan dos grandes agrupamientos (A y B) el primero formado únicamente por el ejemplar CFZ-Mtz543 (4) (Figura 24, C). El agrupamiento B se subdivide en dos grupos, B1 donde se encuentran los ejemplares CFZ-Mtz531 y CFZ-Mtz142, el grupo B2 se vuelve a dividir una vez más, en el subgrupo B2.1 se ubica únicamente el OTUs CFZ-Mtz745 y en el subgrupo B2.2 se sitúan dos ejemplares más (CFZ-Mtz542 y CFZ-Mtz543 (1)).

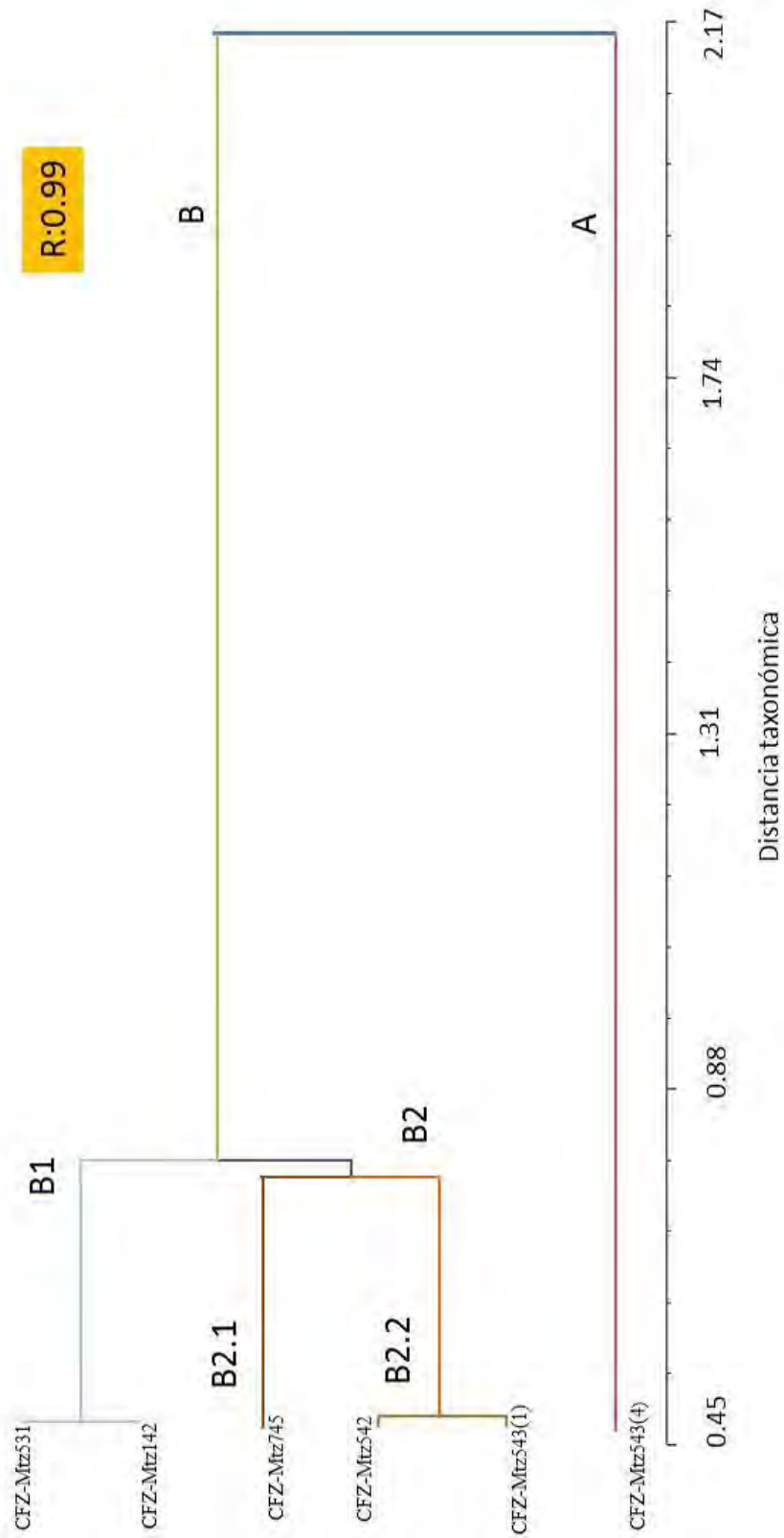


Figura 26. Fenograma que muestra el acomodo de las OTUs, correspondiente a los diferentes ejemplares de hojas fósiles de la Formación Matzitzi.

Al analizar conjuntamente el fenograma con la información adicional proporcionada por el análisis de componentes principales se observa que en el grupo A del árbol se ubica únicamente el ejemplar CFZ-Mtz543 (4). Este se aísla completamente de los otros OTUs, debido a la ausencia de divisiones de segundo orden, al ángulo mucho más cerrado en los segmentos primarios y al número de segmentos resultantes de la división de primer orden (14 segmentos contra los tres que se observan en los ejemplares del grupo B del árbol).

En el grupo B se divide en dos subgrupos B1 y B2; en el sub grupo B1 se ubican las OTUs CFZ-Mtz-531 y CFZ-Mtz-142 poseyendo entre ellos la disimilitud más baja obtenida en el fenograma (0.45). Esta disimilitud se debe a que tienen el mismo número de venas antes de la división de segundo orden, así como medidas muy similares para los anchos de los segmentos antes y después de las divisiones de primer y segundo grado.

A su vez el sub grupo B2 se vuelve a dividir otra vez, en el subgrupo B2.1 se ubica únicamente el OTUs CFZ-Mtz745, que se aleja de las demás OTUs al ser una hoja que tiene unos segmentos antes y después de la división de segundo orden más grandes con respecto a las otras cuatro. Por último, en el subgrupo B2.2 se unen los OTUs CFZ-Mtz542 y CFZ-Mtz543 (1) ya que conservan un mismo ancho para el peciolo (1.9 cm) y gran similitud en las medidas correspondientes a los segmentos que surgen antes y después de la división de primer orden. Al resumir toda esta información proporcionada por el análisis se observa que en el conjunto de fósiles similares a Ginkgophyta de la Formación Matzitzi existen dos grupos de OTUs a las cuales se asignó el nombre de sp1 (Figura 24 C) y sp2 (Figura 24 D).

Sp1 corresponde al grupo A del fenograma donde se ubica el ejemplar CFZ-Mtz543 (4). Sin embargo, al contar únicamente con un solo individuo del total de fósiles de la Formación Matzitzi se debe esperar a la recolecta de más material de este tipo para poder realizar una diagnosis fiable para su comparación con otros géneros del grupo Ginkgophyta ya establecidos alrededor del mundo.

Con respecto a sp2 (grupo B del fenograma donde se agrupan cinco ejemplares) se observó que aunque existe variabilidad en algunos de los caracteres utilizados para el análisis, los especímenes pertenecen probablemente a un mismo taxón; esto también se extrapola a los

88 ejemplares incompletos y además a las dos ejemplares (CFZ-Mtz208 y CFZ-Mtz553) completos de menor tamaño, ya que al analizarlos se observa en ellos similitudes con tres o más caracteres propios del grupo sp2, por lo cual es probable con el conjunto total de fósiles crear una diagnosis que sirva para su comparación con otros géneros de Ginkgophyta ya establecidas.

Como ya se mencionó anteriormente, también se realizó un análisis de componentes principales para observar los caracteres responsables del acomodo. En la Tabla 7 se muestra en negritas los caracteres con mayor peso para el acomodo de las OTUs y en la Tabla 8 se observa que desde el primer componente se tiene un 82% de variación acumulada otorgándole gran robustez al acomodo de las OTUs.

Tabla 7: Tabla de componentes principales. En negrita se observan los caracteres responsables del acomodo de los OTUs en el análisis de componentes principales de los ejemplares similares a Ginkgophyta de la Formación Matzitzi.

Caracteres	1 componente	2 componente	3 componente	4 componente
Ancho del peciolo	0.9855	0.2159	0.0505	0.1265
Presencia de división de 2 orden en la lámina	0.9891	-0.014	0.0099	-0.1119
Densidad de venación en la hoja antes de la división de 2 orden	1.0029	-0.2026	0.0647	0.1012
Distancia entre la división de 1 y 2 orden	0.8505	-0.0922	0.5496	0.1492
Ancho de la hoja antes de las divisiones	0.9606	0.2276	-0.0145	0.0403
Ancho de los segmentos de la hoja después de la primera división	0.4482	0.8803	0.0003	-0.1148
Ancho de los segmentos de la hoja antes de la segunda división	0.946	-0.0648	-0.2697	-0.0531
Ancho de los segmentos de la hoja después de la segunda división	0.8948	-0.1334	-0.4121	0.2263
Numero de segmentos producidos en la hoja después de la división de primer orden	-0.9891	0.014	-0.0099	0.1119
Ángulo de los segmentos de 1 orden	0.8631	-0.3893	0.0418	-0.3145

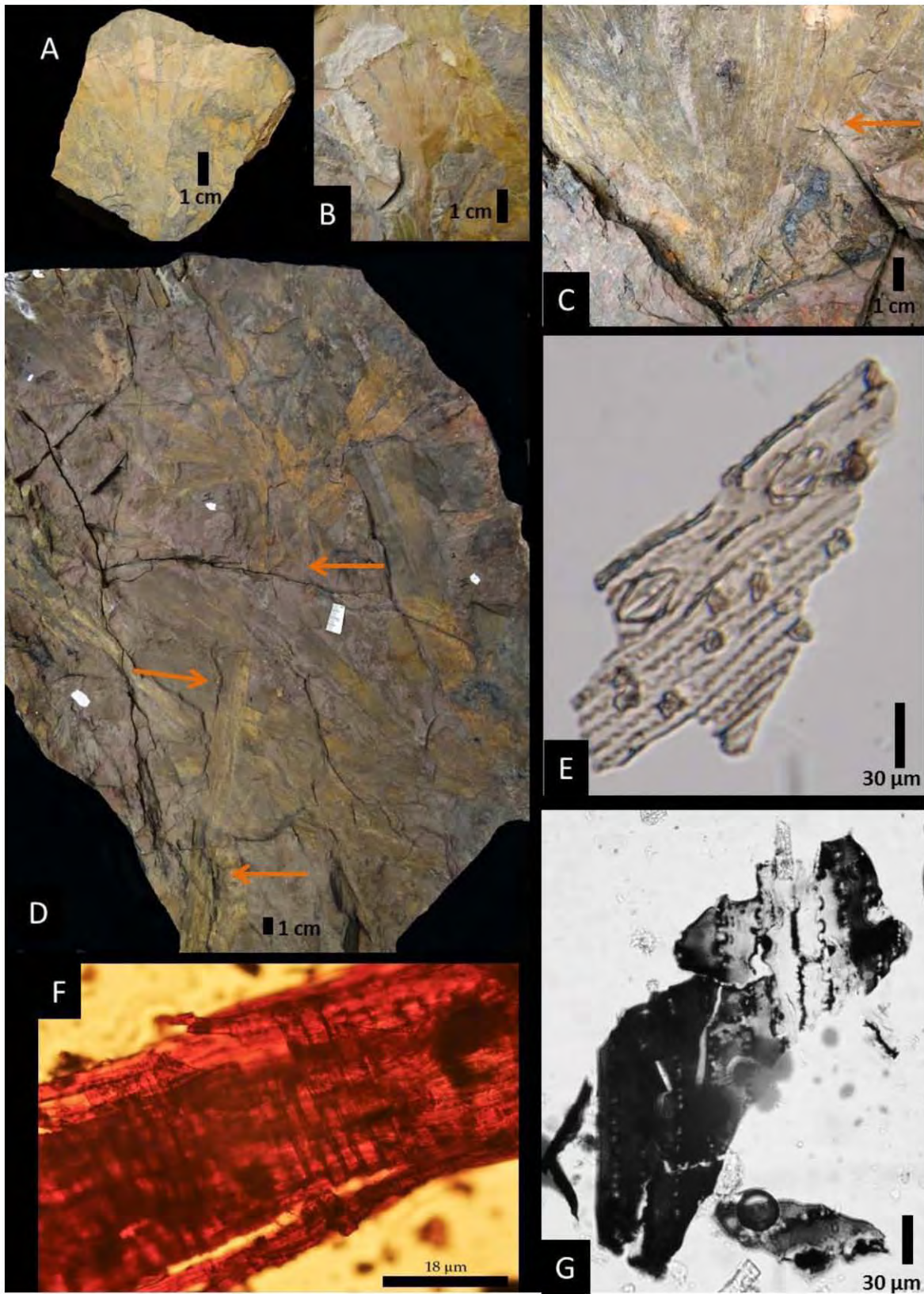


Figura 24. Ejemplares del grupo Ginkgophyta y estructuras cuticulares de los mismos. A. Ejemplar CFZ-Mtz208 se caracteriza por su tamaño reducido, B. Ejemplar CFZ-Mtz553 con las mismas características morfológicas de los ejemplares de mayor tamaño, C. ejemplar CFZ-Mtz543 (4) único ejemplar con caracteres morfológicas distintas y que corresponde al denominado sp1, D. Ejemplar CFZ-Mtz543 (3) ejemplar casi completo del tipo sp2 las flechas indican el recorrido del peciolo y la abertura de la lámina, de este mismo ejemplar se extrajo cutícula, E. Aparato estomático simple (técnica de cutícula dispersa), F. Preparación #1 de tallo teñida con safranina, se observan probables traqueidas, G, preparación #2 (técnica acetato de celulosa) donde se observa la forma y tipo de pared de las células epidérmicas. Escala: barra un 1 cm para A, B, C, y D. para E, 30 micras, F, 18 micras y G, 30 micras.

Tabla 8: Porcentaje de variación acumulada obtenida del análisis de componentes principales de los ejemplares similares a Ginkgophyta de la Formación Matzitzi.

i	Eigen Valor	Porcentaje de variación explicada	Variación acumulada explicada
1	8.2213464	82.2	82.2
2	1.0968553	10.9	93.1
3	0.5535129	5.5	98.7
4	0.2412485	2.4	> 100%
5	0.0914226	0.9	> 100%
6	0.0501038	0.5	> 100%
7	0.0108491	0.1	> 100%
8	0	0	> 100%
9	-0.012593	-0.1	> 100%
10	-0.252746	-2.5	100

9.4.2 Análisis de caracteres cuticulares

Una vez agrupado a la mayoría de los fósiles dentro del grupo sp2, se procedió a la extracción de cutícula, esto para la obtención de más caracteres morfológicos que permitieran la asignación de los mismos. 53 Muestras de impresiones de tallos y hojas de

Ginkgophyta fueron procesadas por el método de acetato de celulosa (Knowenber *et al.*, 2007). De éstas, 50 resultaron negativas (Es decir no se observó ningún resto de cutícula) y 3 positivas (Se observan caracteres cuticulares), dos en hoja (CFZ-Mtz-525 y CFZ-Mtz-543), además de una en tallo (CFZ-Mtz-543). La muestra positiva del tallo se tiñó con una solución de safranina en alcohol para una mejor observación de caracteres anatómicos.

Por otra parte 13 muestras de impresiones de hojas de Ginkgophyta fueron procesadas por el método de cutícula dispersa (Knowenber *et al.*, 2007). De éstas, 12 resultaron negativas y una positiva (CFZ-Mtz543). En esta muestra se observa el aparato estomático y posibles bases de tricomas. Las muestras se observaron con un microscopio Olympus bx41 y las muestras positivas fueron fotografiadas con una cámara Olympus E-620; la muestra donde se observaron estomas fue observada en un microscopio de barrido (Figura 27). Con todos los datos morfológicos obtenidos se procedió a la comparación de sp2 con los géneros hasta el momento propuestos para Ginkgoales y Ginkgophytas.

9.4.3 Sistemática del grupo Ginkgophyta

Como en otros grupos de plantas fósiles, no existe un consenso general en cuanto a la clasificación de Ginkgoales. Por lo cual, este análisis se basa en la clasificación de Zhi-Yhan (2009) quien propone siete géneros-forma de láminas bien establecidas y útiles para la clasificación de Ginkgoales fósiles que carecen de estructuras reproductoras, los cuales corresponden a *Baiera*, *Eretmophyllum*, *Ginkgodium*, *Ginkgoites*, *Glossophyllum*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia*.

También es importante mencionar que solo tres de estos siete géneros tienen registros para el Pérmico (*Baiera*, *Sphenobaiera* y *Ginkgoites*) los demás pertenecen al Triásico y Jurásico. Por otra parte hay registro de otros siete géneros-forma bien diferenciados de láminas (Ginkgophyta) para el Paleozoico, pero que al carecer de caracteres cuticulares es imposible estar seguros de su afinidad. Estos géneros corresponden a *Ginkgophyllum* Saporta, *Ginkgophytopsis* Høeg, *Ginkgopsis* Zalessky, *Gltophyllum* Zalessky, *Nepheropsis* Zalessky, *Psygmophyllum* Schimper y *Rhipidopsis*. Por lo cual, se tienen siete géneros

fósiles de hojas de Ginkgoales bien establecidos además de siete géneros más de Ginkgophyta, con los cuales se comparó el grupo denominado sp2 del estado de Puebla.

Se seleccionaron un total de 10 caracteres morfológicos. Estos caracteres son los que se encuentran en la mayoría de los casos presentes en los ejemplares. En la siguiente tabla (Tabla 9) se muestra las OTUs y los caracteres utilizados para el análisis de disimilitud.

Tabla 9. Matriz básica de datos donde se observan los 10 caracteres morfológicos obtenidos para la comparación de sp2 con los géneros propuestos para hojas clasificadas como Ginkgophyta (1 parte) y también de Ginkgoales (2 parte).

	<i>Ginkgopsis</i>	<i>Glotophyllum</i>	<i>Nepheropsis</i>	<i>Psymgophyllum</i>	<i>Rhipidopsis</i>	<i>Ginkgophytopsis</i>	<i>Ginkgophyllum</i>
Presencia o ausencia de Pecíolo	1	1	1	0	1	0	1
Tipo de crecimiento en la unión pecíolo-hoja	2	1	2	0	1	0	2
Forma de la hoja	1	2	1	3	2	2	1
Profundidad de las divisiones	1	2	3	1	1	3	1
Tipo de margen	1	1	1	2	1	2	1
Número de órdenes de división que presenta la hoja	2	0	0	1	1	0	3
Tipo de pecíolo	2	0	99	0	2	0	1
Presencia o ausencia de raquis primario	1	0	0	1	0	0	1
Largo de la hoja	1.5	11	3	14	18	32	8.8
Ancho de la hoja	2.4	4	6.6	4.5	11	17	7.6

	<i>Baiera</i>	<i>Sphenobaiera</i>	<i>Ginkgoites</i>	<i>Pseudotorellia</i>	<i>Ginkgodium</i>	<i>Arberophyllum</i>	<i>Eretmophyllum</i>	sp 2
Presencia o ausencia de Pecíolo	1	0	1	1	1	0	1	1
Tipo de crecimiento en la unión pecíolo-hoja	1	0	2	1	1	0	0	2
Forma de la hoja	1	2	1	2	2	4	2	1
Profundidad de las divisiones	1	1	2	3	2	1	3	1
Tipo de margen	1	1	1	1	1	1	1	99
Número de órdenes de división que presenta la hoja	1	2	1	0	1	0	0	3
Tipo de pecíolo	2	0	2	1	1	0	1	2
Presencia o ausencia de raquis primario	0	0	0	0	0	0	0	0
Largo de la hoja	12.7	8.9	11.5	2.7	3.4	7.7	13	26.5
Ancho de la hoja	2.2	4	6.5	2	0.6	1.2	2.5	33.3

El carácter número 1 (presencia o ausencia de Pecíolo) se refiere si los diferentes taxa cuentan con un pecíolo: 1, sí lo presentan y 0, si está ausente.

El carácter número 2 (tipo de crecimiento en la unión pecíolo-hoja) se refiere al punto de unión del pecíolo y hoja: 1, si el crecimiento es tenue. 2, si es abrupto y 0, si no existe pecíolo.

El carácter número 3 (forma de la hoja) se refiere a la morfología general de la hoja: 1, para hoja en forma de abanico. 2, tipo oblanceolada. 3, irregular y 4 elíptica.

El carácter número 4 (profundidad de las divisiones) se refiere a que tan profunda es la división de primer orden: 1, si la división es profunda (recorre igual o más de 2/3 de la lámina). 2, si la división es leve (recorre igual o menor de 1/3 de la hoja) y 3, si la división no está presente.

El carácter número 5 (tipo de margen) es el tipo de margen que presenta la hoja: 1, entero y 2, crenulado.

El carácter número 6 (número de órdenes de división que presenta la hoja) es el número de órdenes de divisiones que presenta la hoja: 0, sin divisiones. 1, únicamente división de primer orden. 2, hasta divisiones de segundo orden. 3, presenta divisiones de tercer orden o más.

El carácter número 7 (tipo de peciolo) es el tipo de peciolo que presenta la lámina con respecto a la hoja: 0, sin peciolo. 1, peciolo corto (mide de largo menos que la lámina) y 2, peciolo largo (mide de largo igual o más que la lámina).

El carácter número 8 (presencia o ausencia de raquis primario) se refiere si existe evidencia que las hojas estuvieron unidas a un raquis primario: 1, si existe raquis y 0, no existe raquis.

El carácter número 9 (largo de la hoja) se expresa en centímetros y es el largo total de la lámina (sin contar el peciolo), para esta medida se toma de referencia la especie más antigua de cada género.

El carácter número 10 (ancho de la hoja) se expresa en centímetros y es el ancho total de la lámina, para esta medida se toma de referencia la especie más antigua de cada género.

Nuevamente se utilizó un coeficiente de disimilitud (Distancia Taxonómica), con el cual se obtuvo un solo fenograma (Figura 28) con un valor cofenético de 0.85 que indica que el fenograma está dado por las diferencias de los caracteres y no se trata de un acomodo azaroso (Sneath y Sokal, 1973).

En el fenograma se observan diferentes agrupamientos de los géneros; resulta importante destacar que, a partir de este análisis exclusivo de caracteres morfológicos, ninguno de los géneros es idéntico entre sí. Por otro lado, se observa que sp2 se aleja de los demás géneros

esto debido a la presencia del peciolo, el crecimiento abrupto de la lámina, la forma de la misma, así como su número de divisiones y el largo de la lámina; esta combinación de caracteres la hace diferente a cualquier otro género reportado hasta el momento.

También se realizó un análisis de componentes principales. En la tabla 10 se muestra en negritas los caracteres responsables del acomodo de las OTUs y en la tabla 11 se observa que desde el tercer componente se tiene un 82% de variación acumulada otorgándole gran robustez al acomodo de las OTUs.

Tabla 10. Análisis de componentes principales entre sp2 y los siete géneros de Ginkgoales y géneros de Ginkgophyta, en negrita se observan los caracteres responsables del acomodo de los OTUs.

Caracteres	1 componente	2 componente	3 componente	4 componente
Presencia o ausencia de Peciolo	0.8532	0.2304	0.2913	0.0846
Tipo de crecimiento en la unión peciolo-hoja	0.9187	-0.1054	0.0458	0.1563
Forma de la hoja	-0.8349	0.1999	-0.2445	-0.2418
Profundidad de las divisiones	-0.184	0.3633	0.6975	0.547
Tipo de margen	-0.6446	0.6617	0.0691	0.3757
Número de órdenes de división que presenta la hoja	0.8578	-0.5189	-0.5242	-0.0604
Tipo de peciolo	0.1523	-0.1114	0.1874	-0.183
Presencia o ausencia de raquis primario	-0.2959	-0.7837	-0.7821	0.5067
9. largo de la hoja	0.1199	-0.8732	0.4359	-0.1575

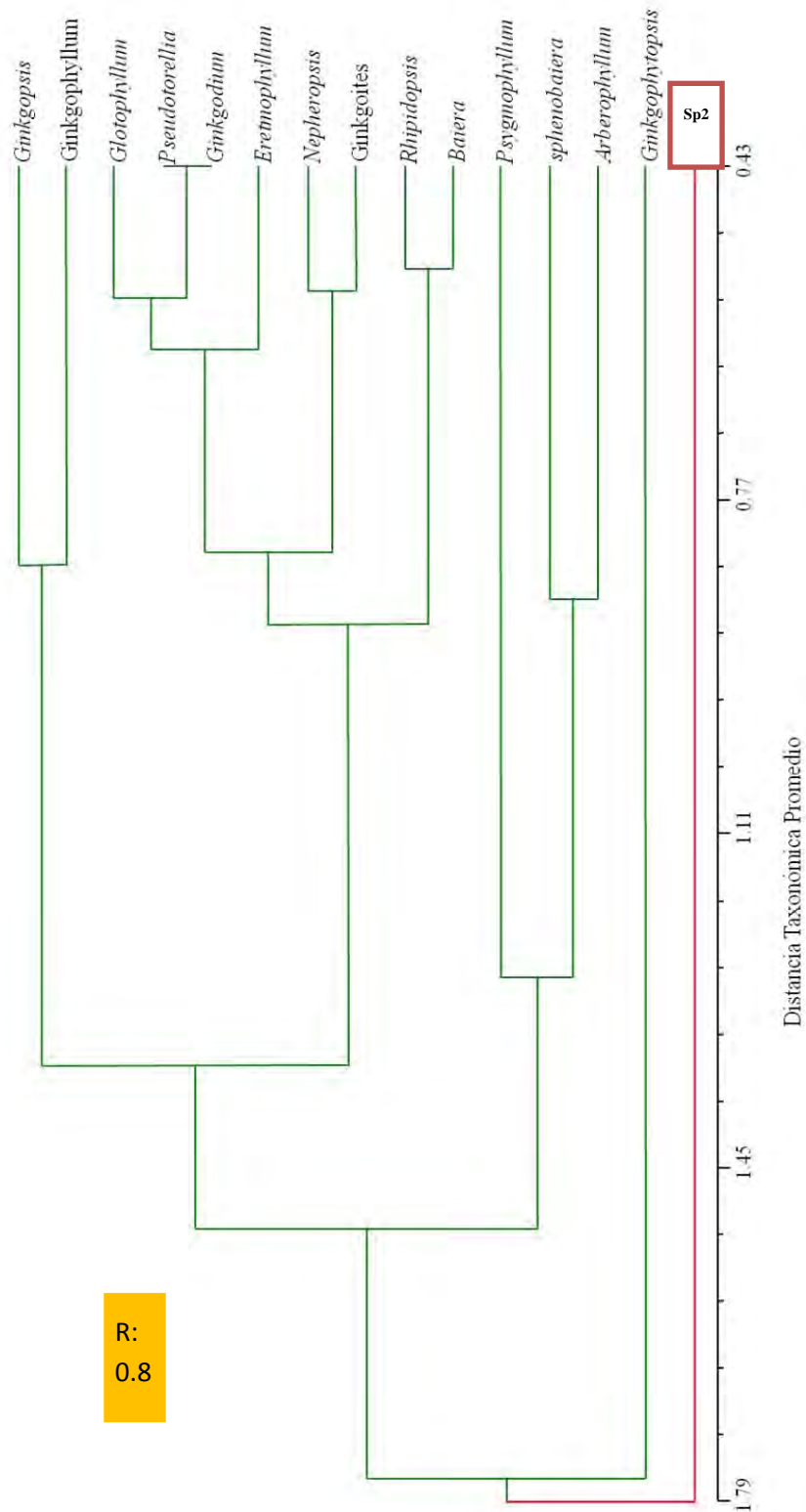


Figura 28. Fenograma que muestra el acomodo de las OTUs, Correspondiente a los diferentes ejemplares de hojas de la Formación Matzitz

Tabla 11: Porcentaje de variación acumulada obtenida del análisis de componentes principales entre sp2 y los 14 géneros de Ginkgophyta fósiles.

i	Eigen Valor	Porcentaje de variación explicada	Variación acumulada explicada
1	3.8712874	38.7	38.7
2	2.4151087	24.1	62.8
3	1.9155857	19.1	82.01
4	0.8548011	8.5	90.5
5	0.4139067	4.1	94.7
6	0.2695309	2.6	97.4
7	0.2017888	2.0	99.4
8	0.0813017	0.8	> 100%
9	0.0762572	0.7	> 100%
10	-0.099568	-0.9	100

En este análisis no se utilizaron caracteres cuticulares, dado que siete géneros carecen de estos datos y los otros siete géneros tienen diferencias significativas entre las distintas especies que agrupan. Con el propósito de no sesgar estos datos se omitieron los caracteres cuticulares. Sin embargo, la presencia de estos datos aunado a los morfológicos nos permite asegurar que el ejemplar de Puebla pertenece al orden Ginkgoales (pared y forma de células epidérmicas, orientación de los estomas, arreglo estomático) y al no pertenecer a ninguno de los géneros reportados en la literatura se realiza la propuesta de asignar el material de Puebla a un género nuevo dentro del orden de las Ginkgoales.

Clase: Ginkgoopsida

Orden: Ginkgoales

Género: gen. Nov.

Diagnosis: Hoja en forma de abanico, peciolada, segmentación profunda, venación dicotómica, de grandes dimensiones, con paredes epidérmicas crenuladas, aparato estomático simple y presencia de tricomas.

Material: CFZ Mtz-124, 131, 142, 146 (3), 147,148, 149, 208, 229, 235,237, 245(2), 245(3), 247, 492, 509, 510, 511, 514 (1), 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528(2), 529, 530(1), 530(2), 531, 532(1), 532(2), 533(2), 534(1), 534(2), 535, 538(1), 538(2), 539, 542, 543(2), 543(3), 543(4), 543(5), 550, 551(2), 553, 554, 555(2), 563, 566, 567, 578, 582, 611, 710, 711, 715, 716, 720, 722-738, 740-757, 762,817.

Descripción: Hoja de forma semicircular, peciolada, lámina con un largo máximo de 26.5 cm y un ancho preservado de 33.3 cm. El peciolo más largo preservado mide 44.5 cm y tiene un ancho constante de 2 cm, en algunos ejemplares es posible observar a lo largo del peciolo dos venas gruesas y varias estrías entre ellas.

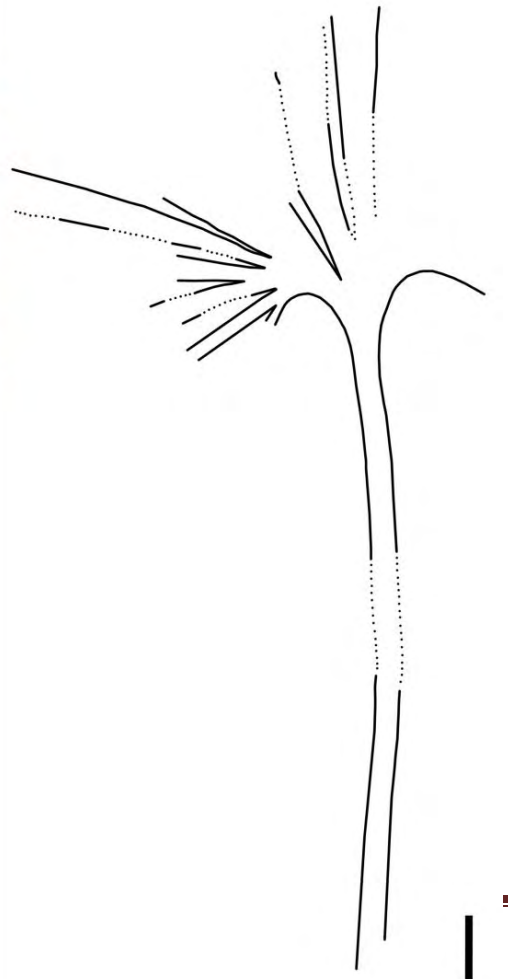


Figura 29. Ejemplar CFZ-Mtz 542 corresponde a uno de los ejemplares más grandes y mejor conservados, a la izquierda un dibujo del contorno del ejemplar. Escala 5 cm.

La lámina presenta dos divisiones profundas que se consideran de primer orden, ya que las dos se ubican a la misma altura (aproximadamente a 4 cm de la base) y forman tres segmentos lineares (0.7 cm de ancho); cada uno de estos segmentos vuelve a dividirse nuevamente (división de segundo orden). Estos segmentos miden 2.9 cm justo antes de la división. Cada uno de los segmentos resultantes tiene 1.5 de ancho y a 6.6 cm de distancia, de la segunda división vuelven a dividirse por tercera ocasión, cabe aclarar que los segmentos se vuelven a ensanchar ya que justo antes de esta división el ancho de cada uno de ellos mide 2.1 cm dando como resultado dos segmentos de 1.1 cm de ancho. Si bien no es observable una cuarta división, el ensanchamiento de los segmentos y las dicotomías de las venas indican muy probablemente esta cuarta división, aunque hasta el momento no existe evidencia directa del mismo.

Se observa venación bien marcada en la base de la lámina. Las venas del peciolo (2) se dicotomizan hasta tres veces antes de que la lámina realice la división de primer orden; en la lámina justo antes de esta división hay de 10 a 16 venas por cm, las venas de cada segmento resultante vuelven a dividirse dos veces más a lo largo de su recorrido para nuevamente tener de 10 a 16 venas justo antes de que suceda la división de segundo orden, lo mismo sigue sucediendo con las venas durante la división de tercer y la probable división de cuarto orden.

Las células epidérmicas son rectangulares y se disponen transversales a las venas, con un largo promedio de 70 micras por 30 micras de ancho, y con pared celular ondulada (Figura 24, G), el aparato estomático es simple, sin células accesorios o papilas, únicamente cuenta con células oclusivas (Figura 27 A y B), el aparato estomático mide 30 micras de largo y parecen formar hileras (Figura 24, E).

En el tallo se observan probables traqueidas las cuales miden 5 μm de ancho además de contar en sus extremos con bordes curvos, en algunas de las traqueidas se observan posibles punteaduras de las mismas (Figura 24 F).

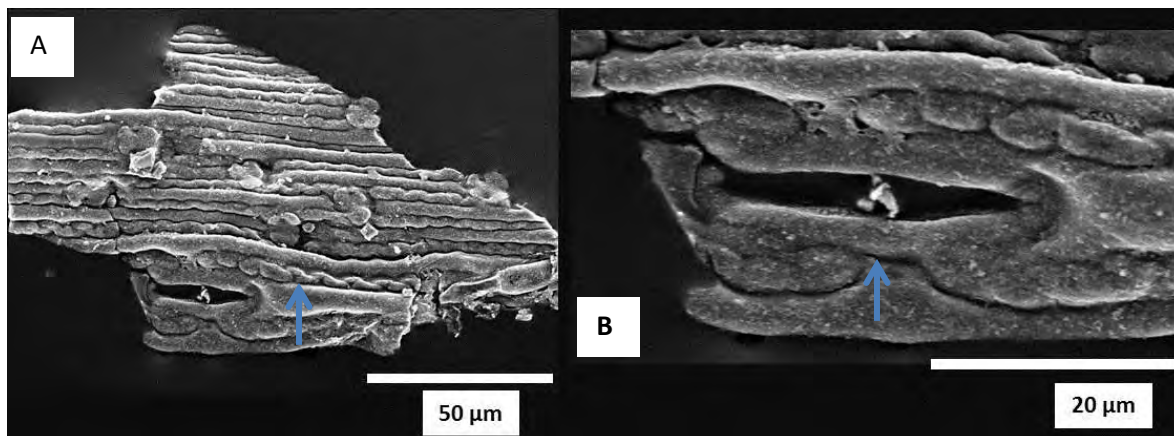


Figura 27. Aparato estomático observado en microscopio de barrido (Hitachi 2460M). A) Se observa la forma ondulada de las paredes de las células epidérmicas (Flecha azul), B) Detalle de las células oclusivas (Flecha azul) sin ningún tipo de células acompañantes Escala: barra A, 50 micras, B, 20 micras.

Comentarios: Los ejemplares del estado de Puebla no son asignables a ninguno de los géneros reportados hasta el momento (7 de Ginkgophyta y 7 de Ginkgoales), dado el conjunto de caracteres que presenta este fósilitaxón, el carácter de la forma de la lámina (abanico) lo asemeja únicamente a tres géneros *Ginkgoites*, *Nepheropsis* y *Ginkgophyllum* (Seward, 1919), Sin embargo el reducido tamaño de la lámina del genero *Ginkgoites* (Gnaedinger y Herbst, 1999) descarta su asignación al mismo; en el caso de *Nepheropsis* (Seward, 1919) la hoja no presenta divisiones, lo que difiere con los ejemplares de México; por último, *Ginkgophyllum* es un género de hojas en las cuales existe evidencias de que estas estuvieran unidos a un raquis primario (carácter no observado en los fósiles de este trabajo), por lo cual se propone este nuevo género.

9.5 Edad de la zona de estudio

Con el listado de plantas identificadas taxonómicamente en este trabajo, se tiene la información necesaria para realizar una datación indirecta de la Formación Matzitzi. Cabe mencionar que no es la primera vez que se le asigna una probable edad; el primero en proponer una edad a partir del contenido florístico fue Wieland (1916) pero será hasta 1970 cuando se realizó el análisis detallado del mismo; a continuación se muestra las diferentes edades que se le han asignado a la formación Matzitzi (Tabla 12).

Tabla 12. Se observan las diferentes edades asignadas a la Formación Matzitzi, ya sea por métodos directos o indirectos.

Autor	Edad propuesta	Localidad	Con base en:
Silva, 1970	Carbonífero Superior, 323-298 Ma	Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago y San Luis Coatepec. Puebla.	Abundancia de Lepidodendrales y Calamitales.
Weber, 1987	Carbonífero-Pérmico, 303-295 Ma	Sin datos	Poca Abundancia de Lepidodendrales y Calamitales.
Susana-Magallón, 1991	Pérmico, 298-250 Ma	Los Reyes Mezontla, San Francisco Xochiltepec, San Luis Atlotitlán. Puebla.	A partir del helecho <i>Fascipteris</i> .
Weber <i>et al.</i> , 1997	Pérmico Inferior, (Leonardiano), 280-270 Ma	Caltepec, San Francisco Xochiltepec, Los Reyes Mezontla, Santiago Coatepec, San Luis Atlotitlán. Puebla.	Presencia de dos géneros, <i>Sigillaria</i> , y <i>Lonesomia</i>
Hernández Lascars, 2000	Carbonífero-Pérmico, 303-295 Ma	San Luis Atlotitlán. Puebla.	<i>Fascipteris</i> , <i>Sphenopteris</i> , <i>Sigillaria</i>
Hernández Lascars, 2000	Carbonífero Superior, 323-298 Ma	Santiago Coatepec. Puebla.	Lepidodendrales
Centeno <i>et al.</i> , 2009	Pérmico Medio, (Capitaneano), 260 Ma	San Luis Atlotitlán. Puebla.	Datación con isotopos (Neodimio-Samarium) de Toba Atlotitlán

Como se observa en la tabla, la mayoría de estas dataciones se han realizado a partir de los componentes florísticos de más de una localidad, lo cual es un problema si se toma en cuenta la extensión total de la formación, las fallas que existen a lo largo de la misma y que a la fecha no existe un consenso general de la secuencia de los estratos de las diferentes localidades. Debido a lo antes mencionado la propuesta de edad en este trabajo se limita

únicamente al área de Coatepec, Puebla, y corresponde a los 150 metros de la columna medida. En la tabla 13 se observa el alcance estratigráfico de los 17 géneros de la zona de Coatepec, de acuerdo a Fossilworks (Behereismeyer y Turner, 2013) y literatura especializada.

Tabla 13. Alcance estratigráfico de los géneros identificados en este trabajo para el área de Coatepec, Puebla, las casillas en blanco indican la ausencia del género durante esos periodos.

Localidad	Alcance estratigráfico	Géneros																
		<i>Bjuvia</i>	<i>Bothrodendron</i>	<i>Calamites</i>	<i>Cyperites</i>	<i>Dychotomopteris</i>	<i>Fascipteris</i>	<i>Gangamopteris</i>	<i>Gigantonoclea</i>	<i>Glossopteris</i>	<i>Odontopteris</i>	<i>Pecopteris</i>	<i>Plumsteadia</i>	<i>Schizoneura</i>	<i>Sphenopteris</i>	<i>Stigmara</i>	<i>Syringodendron</i>	<i>Taeniopteris</i>
COATEPEC	Triásico Inferior 259-247 Ma.																	
	Pérmico Superior 259-251 Ma.																	
	Pérmico Medio 272-259 Ma.																	
	Pérmico Inferior 298-272 Ma.																	
	Carbonífero Superior 323-298 Ma.																	

Al observar la distribución temporal de los taxones, se observa que siete géneros tienen una distribución que va desde el Carbonífero Superior al Pérmico Superior por lo cual, no ayudan a inferir una edad más precisa, por el contrario, amplían el rango de edad de la flora. Dentro de este grupo se encuentran los géneros *Calamites* y *Stigmara*, que en estudios anteriores se utilizaban como indicadores del Carbonífero (Silva, 1970), o como indicadores de Pérmico Inferior (Hernández Lascars, 2000), sin embargo, al volver a estudiar sus rangos temporales se observa que no son únicos de esas edades.

Por otra parte, seis géneros: *Bjuvia*, *Dychotomopteris*, *Plumstedtia*, *Gangamopteris*, *Gigantonoclea* y *Glossopteris*, abarcan todo el Pérmico por lo cual se ve una tendencia hacia este periodo. Los cuatro primeros géneros se registran para la zona de Ginkgophyta con un porcentaje muy bajo (menor al 3%). En la Zona *Pecopteris* solo se encuentran *Plumstedtia* y *Glossopteris* (menor al 3%), que es lógico, pues el primer género se asocia como estructura reproductora de *Glossopteris*. Para la última zona Marattiales (parte superior de la columna, Figura 9) se registra *Bjuvia* y *Dychotomopteris* (4%), además de *Gangamopteris* con el 8%.

Otro elemento florístico importante de la zona que ayudó a afinar la edad es *Schizoneura* (12%) cuyo alcance estratigráfico es del Pérmico superior (Lopingiano) al Jurásico y se localizan en la zona de Ginkgophyta, la cual se encuentra por debajo de las otras dos zonas de recolecta. Lo mismo indica *Bjuvia*, que, si bien se ubica desde el Pérmico inferior, la morfología de los ejemplares de Puebla, tienen una similitud a las *Bjuvia* de finales del Pérmico-Triásico.

Sin embargo, la presencia de elementos del Carbonífero y Carbonífero - Pérmico (tres géneros todos del orden de las Lepidodendrales) parecen contraponerse a los patrones del resto de la flora. Es importante considerar que las Lepidodendrales, si bien son más abundantes durante el Carbonífero, es posible encontrarlos durante todo el Pérmico. Los géneros *Sigillaria* y *Syringodendron* están reportados para el Pérmico inferior de Texas, China, Corea del Norte, España y Tanzania (Beherensmeyer y Turner, 2013) y se observa que aún durante este periodo mantienen una amplia distribución. En el caso de la provincia de Cathaysia (China) siguen estando presentes hasta el cierre del Pérmico (Bercovici *et al.*, 2015). Es importante mencionar que las Lepidodendrales en la Formación Matzitzi tienen poca abundancia y su tamaño parece estar más bien reducido. Hasta el momento no se han registrado cortezas de más 15 cm de ancho en estas localidades. Por lo se propone que también en México subsistió este grupo hasta esta edad (Lopingiano).

Por lo que a partir del análisis de los componentes florísticos en esta zona y tomando en cuenta el rango estratigráfico de la paleoflora, se propone una edad máxima para los estratos portadores de fósiles que afloran alrededor del poblado de Coatepec, Puebla de

Pérmico superior (Lopingiano, 259-251 Ma.). Cabe mencionar que el fechamiento directo realizado con isótopos (Neodimio-Samarium) a la Toba Atolotitlán establece una edad de 260 Ma. (Centeno-García *et al.*, 2009), la cual es muy similar a la propuesta de este trabajo.

Esta edad sobrepasa las estimaciones realizadas anteriormente para esta zona utilizando la paleoflora. Es posible que estas diferencias se deban en que los autores antes mencionados unieron los fósiles de diferentes localidades y pasaron por alto que en cada una de ellas existe una abundancia única de géneros.

9.6 Tafonomía

Si bien, en este trabajo no se realizó de manera directa un análisis tafonómico, sí se utilizaron algunos parámetros para fundamentar la autoctonía del material de estudio que se utilizara para el posterior análisis paleoclimático. Los aspectos considerados son el bioestratonomico y parcialmente el diagenético.

El primer parámetro que se consideró fue el grado de fragmentación del órgano más abundante en las zonas, es decir las hojas. Los ejemplares de hojas se consideran completos si presentan al menos la mitad de la lámina y conservan base ó ápice, también se consideraron completos si la lámina y peciolo están en conexión, por ejemplo en las Ginkgoales, lo anterior indicaría poco transporte de estos órganos (Greenwood, 1991) para ser más específicos la mayoría serían paraautóctonos en el sentido de Gastaldo (1988), pues serían transportados distancias menores a medio kilómetro. Del material estudiado el 75% se halla casi completo.

Greenwood (1991) señala que mientras más grande es una hoja, menor es el tiempo de flotabilidad que tendrá ésta, por lo cual el tamaño tan grande de hojas y frondas en estas localidades no permitiría un gran desplazamiento de las mismas. En el nivel de Ginkgophyta el ejemplar más grande tiene un peciolo de 44.5 cm que avala esta propuesta, así como la presencia de lutitas, y areniscas de grano fino a medio que permite inferir poca energía de transporte. Por otra parte, Como ha sido mencionado por Spicer y Wolfe (1981) las hojas en un yacimiento son representativas de la vegetación que creció en las inmediaciones. La abundancia de ejemplares (Mancuso y Marsicano, 2008) de Equisetales

(12%), Ginkgoales (44%) y Marattiales (58%) también apoya esta propuesta de paraautoctonía.

Otro punto a destacar es la presencia de algunos géneros de plantas que por su naturaleza más delicada son fácilmente fragmentados, como son las hojas de *Schizoneura* y que al encontrarlos todavía articulados apoyan la autoctonía de éstos.

Es importante mencionar que algunos componentes florísticos de esta zona parecen haber tenido un mayor transporte (Alóctonos), debido a su poca abundancia y su estado incompleto. Este sería el caso de las Calamitales, Gigantopteridales, Osmundales y Peltaspermales

9.7 Inferencias paleoclimáticas

La morfología de las plantas así como la litología de la zona permiten realizar propuestas más detalladas del clima predominante en las zonas en que se desarrollaron estas comunidades. La sucesión de estratos de la columna estratigráfica apoya que las condiciones de energía fueron cambiantes, ya que existió una alternancia entre energía baja a media; en los primeros 28 m de la columna, se tiene una sucesión alterna de arenisca, limolita y lutita, con mayor espesor en los estratos de arenisca con una granulometría desde fina a gruesa, aunque esta última es escasa.

De acuerdo al estudio de Centeno *et al.* (2009), el espesor de los estratos de limolita, lutita y arenisca, la carencia de estratos de carbón, el registro de estratificación flaser, permite asignarla a la facie 3a, la cual la definen los autores como “alternancia de areniscas finas a medianas, limolitas y lutitas, en estratos de espesores variables, de muy delgados a medianos, aunque hay estratos masivos. Los estratos son paralelos, con base ligeramente sinuosa, a veces erosiva. En algunos hay bioturbación que hace que los contactos entre estratos se pierdan. Presenta estratificación cruzada de escala pequeña y algunas laminaciones, estratificación tipo flaser, estratificación convoluta, y algunas rizaduras”. Estos estratos se formaron en zonas aledañas a cuerpos de agua sujetas a recurrentes inundaciones, es decir planicies de inundación. Cabe mencionar que la ausencia de raicillas,

troncos *in-situ*, así como paleosuelos no concuerda con lo señalado por Centeno *et al.* (2009).

En la primera zona de recolecta (Ginkgophyta) debemos mencionar que uno de los elementos de clima que más restringen el crecimiento de las hojas es la cantidad de agua disponible (Givinish, 1979). Sin embargo, en esta zona parece no existir esta limitante, del total de géneros identificados (15) el más abundante con el 41% corresponde al género nuevo de las Ginkgoales, cuya arquitectura foliar demuestra que esta especie vivió sin estrés hídrico y la temperatura tampoco fue excesiva, pues le permitió a la planta desarrollar ese gran tamaño de lámina (26.5 cm de largo y un ancho de 33.3 cm, 577 cm de área foliar), esta tendencia al incremento de la lámina también se observa en el género *Bjuvia* (15 cm de largo y un ancho de 18.55 cm, 183.6 de área foliar), una superficie foliar que es extremadamente grande considerando el resto de los géneros. Otro punto importante es la abundancia de *Pecopteris* (27%) este género es considerado como un organismo higrófilo (Šimůnek y Martínek, 2009).

También debemos considerar que las Ginkgoales, *Bjuvia* y *Pecopteris* se desarrollaron junto a elementos arbóreos como las Lycopodiales que limitaban la exposición solar a elementos arbustivos y herbáceos; como probable respuesta a esta condición estas plantas al no tener la limitante del agua, pudieron desarrollar una gran lámina para una mayor absorción de radiación solar (Velasco *et al.*, 2015).

Estudios complementarios, de tipo fitogeográficos realizados por Krassilov (2010) ubican a la República Mexicana como parte del reino de Tethys, en el cual predominaba un clima tropical; todo esto apoya la teoría de una zona con clima cálido - húmedo con ciertos intervalos cortos de estrés hídricos. Esto último explicaría la presencia (y relativa abundancia) en esta zona del género *Schizoneura*, ya que se ha propuesto a partir de análisis cuticulares que este género tenía resistencia a los escasos de agua, por intervalos de tiempo corto (Pant *et al.*, 1982).

Conforme se asciende en la columna estratigráfica se llega al nivel denominado *Pecopteris*. La facies corresponde a un ambiente de depósito de baja energía cuyos sedimentos se transportaron en suspensión. En esta zona, la diversidad es menor con solo ocho géneros, el más abundante corresponde a *Pecopteris*, planta que también se caracteriza por un ciclo de vida corto aprovechando la temporada de lluvias o incremento de humedad. La presencia de láminas de gran tamaño es nula por lo cual se interpreta que en esta zona se fue reduciendo la presencia de agua por lapsos de tiempo más largos. El registro de tres órdenes de gimnospermas, apoya esta idea debido a que son consideradas durante el Pérmico como componentes florísticos mejor adaptados al estrés hídrico (Taylor et al., 2009).

Por último, en el nivel de Marattiales la abundancia nuevamente aumenta (10 géneros). Reaparecen géneros que tienen un área foliar mayor (Ginkgoales y *Bjuvia*). Por lo cual en su conjunto estas zonas demuestran condiciones variantes a través del tiempo, con un clima cálido - húmedo con ciertos intervalos de estrés hídricos que podrían ser desde leves hasta más pronunciados.

10. CONCLUSIONES

El análisis paleontológico y geológico de una de las formaciones continentales más importantes para el Paleozoico Superior de México, permite comprender con mayor precisión algunas de las causas y consecuencias de los cambios florísticos que se dieron durante este periodo en el Territorio Mexicano.

A partir de la determinación taxonómica de 333 ejemplares, ubicados en tres diferentes niveles de recolecta, se incrementa la abundancia hasta el momento reportada. Se dan a conocer cinco nuevos registros a nivel de género (*Bjuvia*, *Gangamopteris*, *Plumsteadia*, *Schizoneura* y *Syringodendron*). Además, de dos especies y una afinidad (*Stigmaria rugulosa*, *Taeniopteris crassinervis* y *Taeniopteris cf. jejunata*).

Asimismo, esta paleoflora contiene elementos que son poco comunes para el Paleozoico como es el caso de las Cicadales y Ginkgoales, que son aportaciones importantes para futuros estudios de distribución de estos grupos.

Por otra parte, se reporta la presencia de un género nuevo para el orden de las Ginkgoales, que amplía la distribución de este grupo. También, se propone una edad máxima de Pérmico superior para los estratos que afloran alrededor del poblado de Coatepec, Puebla, mediante una datación indirecta. Por último, se infiere un clima tropical con alta humedad, con ciertos periodos de estrés hídrico para las zonas de colecta fundamentado en la arquitectura foliar, diversidad de la flora y litología de las localidades.

Los datos aquí analizados para los estratos que afloran en las proximidades del poblado de Coatepec, Puebla, demuestran que la flora de la Formación Matzitzi fue parte de una región de alta diversidad; con un clima tropical con periodos de estrés hídrico que propicio el establecimiento de grupos de plantas poco comunes para esta edad.

11. BIBLIOGRAFÍA CITADA:

Ángeles-Favila, R. (2009). El género *Brachyphyllum*, en el Mesozoico de México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México. México. (Tesis de Pregrado).

Arber, E.A.N., (1917). The earlier Mesozoic floras of New Zealand. *New Zealand Geological Survey paleontological bulletin*. 6. 1-80.

Archangelsky, S. (1962). Conceptos y Métodos en Paleobotánica serie técnica y didáctica no 9. Facultades de ciencias naturales y museo, Universidad nacional de la Plata, Argentina.

Archangelsky, S. (1991). Aspectos fitodermatológicos comparativos con elementos de la taloflora del Cretácico Superior de la provincia de Madrid. *Coloquios de Paleontología*. 43. 115-118.

Artabe, A. E. (1985). Estudio sistemático de la Taoflora triásica de Los Menucos, Provincia de Río Negro, Argentina. Parte I, Sphenophyta, Filicophyta y Pteridospermophyta. *Ameghiniana*. 22. 3-22.

Barragán, R., Campos-Madrigal, L., Ferrusquía-Villafranca, I., López-Palomino, I., y Tolson, G. (2010). Código estratigráfico norteamericano. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 117. 1-48.

Behrensmeyer, A.K., Turner, A. (2013). *Taxonomic occurrences of Suidae recorded in the Paleobiology Database, Fossilworks*. Sidney, Australia. Recuperado en <http://fossilworks.org>.

Bercovici, A., Cui, Y., Forel, B., Yu, J., y Vajda, V. (2015). Terrestrial paleoenvironment characterization across the Permian–Triassic boundary in South China. *Journal of Asian Earth Sciences*. 98. 225–246.

Bomfleur, B., Escapa, I. H., Serbet, R., Taylor, E. L., y Taylor, T. N. (2013). A reappraisal of Neocalamites and Schizoneura (fossil Equisetales) based on material from the Triassic of East Antarctica. *Alcheringa An Australasian Journal of Palaeontology*. 37. 1-17. DOI:10.1080/03115518.2013.764693

Brodribb, T., Field, T. S., y Sack, L. (2010). Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Functional Plant Biology*. 37. 488–498.

Brongniart, A. (1822). Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sediment supérieur en particulier. *Memoires Museum de Histoire Naturelle Paris*. 8. 203–348.

Brongniart, A. (1828). Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles VIII. Paris: Histoire des végétaux fossiles, ou recherches botaniques et géologiques.

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

Cariglino, B., Gutiérrez, P., y Manassero, M. (2009). Plumsteadia pedicellata sp. nov.: A new glossopterid fructification from La Golondrina Formation (Guadalupean–Lopingian), Santa Cruz Province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 156. 329–336.

Castillo, R., y Martínez. P. (2012). Carta geológico-minera Atzumba E14-B85, Puebla y Oaxaca. 1:50,000. CDMX, México. Servicio Geológico Mexicano.

Castro-Martínez, M. P. (2005). *La flora estefaniense de la Magdalena (León, España), un referente europeo, tomo II Descripción sistemática de las Gimnospermas*. Madrid, España. Instituto geológico y minero de España.

Centeno-García, E. (2005). Review of Upper Paleozoic and Lower Mesozoic stratigraphy and depositional environments of central and west Mexico: Constraints on terrane analysis

and paleogeography. *Geological Society of America Special Paper*. (393). 233–258. Doi: 10.1130/2005. 2393(08).

Centeno-García, E., Mendoza-Rosales, C., y Silva-Romo, G. (2009). Sedimentología de la Formación Matzitzi (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes Metzontla-San Luis Atolotitlán, Estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 26. 18-36.

Chaloner, W.G., y Creber, G.T. (1990). Do fossil plants give a climatic signal? *Journal of Geological Society*. 147. 343-350.

Crisafuli, A. (2004). Inferencias paleoclimáticas a partir del estudio de maderas Pérmicas de Uruguay, Paraguay y Argentina. En Zimmerman (Presidencia), *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas*. Conferencia llevado a cabo en comunicaciones científicas y tecnológicas. 2004. Resistencia, Argentina.

Crisci, J. V., y López, M. F. (1983). Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. USA. oea.

Feismantel, O. (1876). XIX contributions towards the Knowledge of fossil flora of India I. On some fossil plants from the Damuda Series in the Raniganj Coalfield, collected by Mr J. Wood - Mason. *J. Asiatic Society of Bengal*. 45. 329–382.

Fernández-López, S. (1990). El significado de la autoctonia/aloctonia tafonomica. En Fernández-López, S. (Presidencia), *Reuniones de Tafonomia y Fosilización*. Conferencia llevada a cabo en Reuniones de Tafonomia y Fosilización: Madrid, España.

Florin, R. (1933). Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettiales. *Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar*. 12. 1-134.

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

Gastaldo, R.A. (1988) Conspectus of phytotaphonomy, *en* Dimichelle, W.A., Wing, S.L. (eds.), *Methods and applications of plant palaeoecology, Paleontological Society Special Publication*, 3, 14-28.

Grand' Eury, F.C. (1877). *Flore carbonifère du département de la Loire et du Centre de la France: Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de Paris*. Paris: Imprimerie Nationale.

Guerrero Arévalo, I. D. (2014). *Estudio tafonómico de gimnospermas fósiles del Jurásico medio, en la localidad Barranca de Mina y Jurásico inferior en la localidad Peña Colorada*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Tesis de licenciatura).

Gibbs, W. J. (1987). Definiendo el clima. *Boletín de la Organización Meteorológica Mundial*. 36 (4). 290-296.

Givinish, T. J. (1979). On the adaptive significance of leaf form. *En* Solbrig, O. T., Jain, G. B., y Raven, P. H. (Eds.), *Tropics in plant population biology* (375-407). New York, USA: Columbia University Press.

Gnaedinger, S., y Herbst, R. (1999). La flora Triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz, Patagonia. Parte VI: Ginkgoales. *Ameghiniana*. 36. 281-296.

Gnaidinger, S. y Zavattieri, a. (2017). First record of voltzialean male cone (*Lutanthus*) and podocarpacean female cone (*Rissikistrobus*) from the late Triassic of Argentina, including new plant remains from the Paso Flores Formation. *Ameghiniana*. 54. 224–246.

Gothan, W. (1923). *Leitfossilien: Karbon und Perm: Pflanzen*. Alemania: Gebrüder Borntraeger.

Goswami, S., Das, M., Bal, S., Mohanty, P. K., Das, K., Sahoo, M. y Guru, B. C. (2016). *Schizoneura*: A Plant in every Hemisphere during Permian -Triassic Interval. *Geological Research*. 14. 152-156.

Gothan, W. (1923) *Leitfossilien, Karbon und Perm. gürich*. 1-155.

Greenwood, D. R. (1991). The Taphonomy of Plant Macrofossils. *En* Donovan, S. K. (Ed.), *The Processes of Fossilization* (141-169). Londres, Inglaterra: Belhaven Press.

Guzmán, M. (2016). Estudio morfológico y cuticular de *Mexiglossa varia* del Jurásico Inferior de la formación Cuarcítica Cualac, Localidad Rosario Nuevo, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (Tesis de pregrado).

Heredia, A., Casado, C. G., Laguna, L., Reyna, J. J., Serrano, J. M., y Domínguez, E. (2008) la cutícula vegetal: estructura y funciones. *Ecología*.12. 293-305.

Hernández-Láscares, D. (2000). Contribución al conocimiento de la estratigrafía de la Formación Matzitzi, área Los Reyes Metzontla Santiago Coatepec, extremo suroriental del estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, México. (Tesis de maestría).

International Association for Plant Taxonomy. (2011). *Código internacional de nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código de Melbourne): adoptado por el decimoctavo Congreso internacional de botánica, Melbourne, Australia, julio de 2011*. Recuperado de <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>

Jeffrey, C. E. (2006). The fine structure of the plant cuticle. en Riederer, m., y Müller, C. (ed), *Biology of the Plant Cuticle* (11-110). Alemania: für Biowissenschaften Universität Würzburg.

Johnson, M.K., Woffor, H., y Pearson, H. A. (1983). *Microhistological techniques for food habits analyses*. USA: Dep. of Agric., Forest Service, Southern Forest Experimental Station.

Kyle, R. S. (1974) *Plumsteadia ovata* n.sp., a glossopterid Fructification from South Victoria Land, Antarctica (Note). *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*. 17. 719-721. DOI: 10.1080/00288306.1973.10421590

Knowenberg, L., Hines, R., y McElwain, J. (2007). A new technique to extract and process thin fragmented fossil cuticle using polyester overlays. *Review paleobotany and palynology*. 145. 243-248.

Krassilov, V., A. (2010). Permian Phytogeographic Zonality and Its Implications for Continental Positions and Climates. *Paleontological journal*. 34. 87-98.

Kustatscher, K., B., y Johanna, H. A. van Konijnenburg-van Cittert, L. (2010). Seed ferns and Cycadophytes from the Triassic Flora of Thale (Germany). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* Doi: 10.1127/0077- 7749/2010/0097.

Lincoln, R. J., Boxshall, G. A., y Clark, P. F. (1983). *A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge, Inglaterra: Press Syndicate of the University of Cambridge.

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

Mancuso, A. C., y Marsicano, C. A. (2008). Paleoenvironments and taphonomy of a triassic lacustrine system (Los Rastros formation, central-western Argentina). *Palaios*. 23. 535–547.

Manze, U. (1968). Die Nervaturdichte der Blätter als Hilfsmittel der Paläoklimatologie. *Sonderveroff*. 14. 1-103.

Mariel, N. P. (2008). Análisis cluster: una aplicación a los departamentos de la provincia de Córdoba. Argentina. Universidad Nacional de Río Cuarto. 21 pp.

McCoy, F. (1847). On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia. *The Annals and Magazine of Natural History*. 20. 145-157.

McLoughlin, S. (1990). Some Permian glossopterid fructifications and leaves from the Bowen Basin, Queensland, Australia. *Review Palaeobotany and Palynology*. 62. 11-40.

Miall, A. D. (2000). *3ra edición Principles of Sedimentary Basin Analysis*. Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Mohammed-Sadegh, F. (1977). *Contribution à l'étude de la Flore rhéto-liasique de la formation de Shemshak de l'Elbourz (Iran)*. Francia: Comité des Travaux Historiques et Scientifiques. 284 pp.

Monkhouse, F. J. (1978). *Diccionario de términos geográficos*. Barcelona, España: Oikos-tau editores.

Montes, E. V. (2009) *Flora del Valle de Tehuacan – Cuicatlán. Fascículo 67, Pteridophyta II*. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México.

Naugolnykh, S. V. (2007). Foliar seed-bearing organs of Paleozoic Ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales. *Paleontological Journal*. 41. 815-859.

Olson, E.C. (1980). Taphonomy: its history and role in community evolution. En Behrensmeier, A. K., y Hill, A. P. (eds.) *Fossils in the Making: Taphonomy and Paleoecology* (5-19). USA, Chicago: University of Chicago Press.

Oyarzún, M. J. (2009). *Léxico sobre procesos y estructuras geológicas. Geología y Yacimientos Minerales*. Chile: Universidad de La Serena.

Ortiz-Martínez, E. L., Velasco de León, M. P., Salgado-Ugarte, I., y Silva-pineda, A. (2013) Clasificación Área foliar de las gimnospermas fósiles de la zona norte de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 30.150-158.

Ortiz Martinez E. L., Flores-Barragan, M. A., y Velasco de León, M. P. (2016) El género *Dychotomopteris* en el Pérmico de México. En Castañeda (Presidencia) *Simposio de Paleontología en el Sureste de México*. Conferencia llevado a cabo en el III Simposio de paleontología en el sureste de México. Puebla.

Pant, D., Misra, L., y Nautiyal, D. (1982). On the structure of stems and leaves of *Schizoneura gondwanensis* Feismantel. *Palaeontographica B*. 183. 1–7.

Perner, T. (2015). The cycad *Bjuvia wachtleri* n. sp. from the Late Permian Wuchiapingian (Lopingian) Gröden-Formation (Dolomites -Northern Italy). *Dolomythos*. 15. 132-137.

Prieto, R. E. (2006). Técnicas estadísticas de clasificación, un ejemplo de análisis cluster. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. (Tesis de pregrado).

Rees, P.M., y Ziegler, A.M. (1999). Palaeobotanical databases and palaeoclimate signals. En Jones, T.P., y Rowe, N.P. (eds.) *Fossil plants and spores: modern techniques*. Londres, Inglaterra; Geological Society of London Special Publication.

Remy, W., y Remy, R. (1975). Beitrage zur krnntnis des morpho-genus Taeniopteris Brongniart. *Argumenta paleobotánica*. 4. 31-37.

Schimper, W.P. y Mougeot, A. (1844). *Monographie des plantes fossiles dugres bigarre de la Chaine des Vosges*. Alemania: G. Engelmann.

Schneider, G. W., Stanislav, O. y Scholze, F. (2014). Field Meeting on Carboniferous and Permian Nonmarine – Marine Correlation, Excursion Guide. *TU Bergakademie Freiberg*. 1-121.

Seward, A. C. (1919). *Fossil Plants vol. 4. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales*. Inglaterra. Cambridge University Press.

Silva, P. A. (1969). Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecomatlan, Estado de Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. *Paleontología Mexicana*. 27. 1-76.

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

Silva, P. A. (1984). Revisión Taxonómica y Tipificación de las plantas jurásicas colectadas por Wieland (1914) en la Región de El Consuelo, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. *Paleontología Mexicana*, 49. 1-102.

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

Simůnek, Z., y Martínek, K. (2009). A study of Late Carboniferous and Early Permian plant assemblages from the Boskovice Basin, Czech Republic. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 155. 275–307.

Sneath, P. H. A., y Sokal, R. R. (1973). *Numerical taxonomy, The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco, USA: Freeman.

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

Shreerup, G., Kamal, J. S. y Shaila C. (2006). Pteridophytes from Lower Gondwana formations of the Ib River Coalfield, Orissa and their diversity and distribution in the Permian of India. *Journal of Asian Earth Sciences*. 28. 234–250.

Tarbuck, E.J., y Lutgens, F.K. (2005). *Ciencias de la Tierra: Una introducción a la Geología física. 8ª ed.* Madrid, España: Pearson Prentice Hall.

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

Tewari, R., Chatterjee, S., Agnihotri, D. y Pandita, S. K. Glossopteris flora in the Permian Weller Formation of Allan Hills, South Victoria Land, Antarctica: Implications for paleogeography, paleoclimatology, and biostratigraphic correlation. *Gondwana Research* 28. 905–932.

Thomas, B. A. y Meyen, S. V. (1984). A system of form-genera for the Upper Paleozoic lepidophyte stems represented by compression-impression material. Review of paleobotany and palynology. 41. 273-281.

Uhl, D., y Mosbrugger, V. (1999). Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 149. 15–26.

Valdez, V. N., Flores-Barragan, M. A., Fernández-Barajas, M. R., Velasco de León M. P., y Gómez, P. A. (2016) Los géneros *Comia* (Peltaspermales) y *Gigantonoclea* (Gigantopteridales) en el Pérmico de México. En Castañeda (Presidencia) *Simposio de Paleontología en el Sureste de México*. Conferencia llevado a cabo en el III Simposio de paleontología en el sureste de México. Puebla.

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

Velasco-de León, M.P., Flores-Barragan, M.A., y Lozano-Carmona, D.E. (2015). An Analysis of a New Foliar Architecture of the Permian Period in Mexico and Its Ecological Interactions. *American Journal of Plant Sciences*. 6. 612-619. Doi: 10.4236/ajps.2015.65066.

Von-Henk, W. J., Van A. y Hans, P. S. (1992). Pflanzenfossilien aus dem Karbon von Nötsch und der Hochwipfel-Formation der Karnischen Alpen (Österreich). *Geologische Bundesanstalt*. 135. 195-216.

Wachthler, M., y va Konijnenburg-van Cittert, J. (2000) The Fossil flora of the Wengen Formation in the dolomites (Italy). *beiträge zur paläontologie*. 25. 105-141.

Wachtler, M. (2012). The latest Artinskian/Kungurian (Early Permian) Flora from Tregiovo-Le Fraine in the Val di Non (Trentino, Northern Italy) - Preliminary researches. *Dolomythos*. s/v. 1-56.

Perner, T., y Wachtler, M. (2013). Permian Fossil Plants from Europe and their Evolution The Niederhausen-flora. *Dolomythos*. s/v. 1-80.

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

Weber, R., Centeno-García, E., Magallón-Puebla, S.A. y Sour-Torvar, F. (1989). La flora paleozoica de Puebla. *Información científica y tecnológica*. 11 (156). 19-26.

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

Wieland, G. R. (1916). *La flora Liásica de la Mixteca Alta*. México: Instituto de Geología.

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

Zalenski, W. (1902). Ueber die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen. *Pflanzen Ber deutsch Bot Ges.* 20. 433–440.

Zeuner, F.E. (1932). Die Nervatur von Blättern oder Insektenflügeln. *Centralblatt fuer Mineralogie, Geologie, und Paleontologie.* B. 260-264.

Zhi-Yhan, Z. (2009). An overview of fossil Ginkgoales. *Palaeoworld.* 18. 1–22.