

WEBER, Reinhard, 2008, *Dictyotrichia* gen. nov., *Haitingeria* KRASSER, y otros órganos reproductivos o apendiculares de cicadofitas, Triásico Tardío, Sonora, México, in WEBER, Reinhard, ed., Plantas triásicas y jurásicas de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 3, p. 117-149, 5 láms.

**DICTYOTRICHIA GEN. NOV., HAITINGERIA KRASSER, Y OTROS ÓRGANOS
REPRODUCTIVOS O APENDICULARES DE CICADOFITAS,
TRIÁSICO TARDÍO, SONORA, MÉXICO**

REINHARD WEBER*

RESUMEN

La flora de la Formación Santa Clara de Sonora (Cárnico ¿y, quizás, Nórico?) contiene órganos (o estructuras) reproductivos de cicadofitas, asignados a morfogéneros. Se describen tres *Williamsonia* spp. *W. newberryi* sp. nov. (tres localidades), y *W. sp. A* (un espécimen) que, al parecer, corresponden a *Laurozamites fragilis* y a *L. pima*, respectivamente. ¿*Williamsonia? opilionoides* sp. nov., una especie fuera de lo usual, se encontró en asociación estrecha con fragmentos reproductores supuestamente masculinos y junto con hojas de *Laurozamites tarahumara* (dos especímenes). Las especies sonorenses de *Williamsonia* no presentan conos masivos. Las dos especies de *Dictyotrichia* gen. nov., *D. johnstrongii* sp. nov. (cinco localidades) y *D. major* sp. nov. (un espécimen) están, como las mencionadas *Williamsonia newberryi* y *W. sp. A*, asociadas con y pertenecientes probablemente a *Laurozamites fragilis* y *L. pima*, respectivamente. *Haitingeria* se refiere por primera vez en América: *H. cf. krasseri* (un espécimen). Además, se describe una estructura masculina, como *Bennettistemon sonorensis* sp. nov. (dos localidades). *Cycadolepis auris-leporis* sp. nov. es tan constante en la flora como la especie ubicuista *Macrotaeniopteris* sp. A, a la cual posiblemente pertenece, lo que no puede ser comprobado.

Palabras clave: Plantas fósiles, Bennettitales, reproductivo, taxa nuevos, Triásico, México.

*Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.
e-mail: weber@servidor.unam.mx

***DICTYOTRICHIA* GEN. NOV., *HAITINGERIA* KRASSER AND OTHER REPRODUCTIVE OR
APPENDICULAR ORGANS OF UPPER TRIASSIC CYCADOPHYTES
FROM SONORA, MEXICO**

REINHARD WEBER

ABSTRACT

The reproductive organs (or structures) of cycadophytes from the Santa Clara Formation, Sonora, Mexico (Carnian —and, perhaps, Norian?), still placed here in morphogenera, include three *Williamsonia* spp. *W. newberryi*, sp. nov. (three localities), and *W.* sp. A (one specimen), that seem to correspond to *Laurozamites fragilis* and *L. pima*, respectively. The unusual *Williamsonia?* *opilionoides* sp. nov. (one locality, two specimens) is closely associated with appendicular structures that might be male reproductive fragments and, less closely, with leaves of *Laurozamites tarahumara*. The Sonoran *Williamsonia* spp. do not show massive cones. Two new species of bennettitalean male organs are described as *Dictyotrichia* gen. nov., *D. john-strongii* sp. nov. (five localities) and *D. major* sp. nov. (one specimen). They are found closely associated with and belong most probably to *Laurozamites fragilis* and *L. pima*. *Haitingeria* cf. *krasseri* is the first report of the genus from America (one specimen). An additional male bennettitalean organ, is described as *Bennettistemon sonorensis* sp. nov. (two localities). Finally, *Cycadolepis auris-leporis* sp. nov. is included here although its bennettitalean and reproductive (bract) nature is not proven. It is as constant in the flora as the ubiquitous *Macrotaeniopteris* sp. A and may belong to that plant, although there is no statistical proof.

Key words: Fossil plants, Bennettitales, reproductive, new taxa, Triassic, Mexico.

**DICTYOTRICHIA GEN. NOV., HAITINGERIA KRASSER UND ANDERE REPRODUKTIVE
ODER APPENDIKULÄRE CYCADOPHYTENORGANE DER
SPÄTTRIAS VON SONORA, MEXIKO**

REINHARD WEBER

ZUSAMMENFASSUNG

Die Flora der Formation Santa Clara, Sonora, Mexiko (Spättrias; Karn, vielleicht bis ins Nor gehend?) enthält mehrere, teils neue Morphogenera reproduktiver Organe (Strukturen) von Cycadophyten. *Williamsonia* ist durch *W. newberryi* sp. nov. (drei Fundpunkte) und *W. sp. A* (ein Beleg), die zu *Laurozamites fragilis* und *L. pima* gehören dürften, vertreten. Die ungewöhnliche *Williamsonia? opilionoides* sp. nov. ist an einem Fundpunkt mit Fragmenten möglicherweise männlicher Reproduktionsstrukturen und Blättern von *Laurozamites tarahumara* vergesellschaftet (zwei Belege). Grosse, massive Zapfen wurden an den *Williamsonia* spp. aus Sonora nicht beobachtet. Die zwei Arten männlicher Bennettiteenorgane der neuen Gattung *Dictyotrichia* gen. nov., *D. johnstrongii* sp. nov. (fünf Fundpunkte) und *D. major* sp. nov. (ein Specimen), sind wie *Williamsonia newberryi* und *W. sp. A*. ebenfalls mit *Laurozamites fragilis* und *L. pima* vergesellschaftet. *Haitingeria* cf. *krasseri* (ein Specimen) ist der Erstnachweis der Gattung in Amerika. Ein weiteres als männlich interpretiertes Bennettiteenorgan wird als *Bennettistemon sonorensis* sp. nov. beschrieben (zwei Fundorte). Schliesslich wird *Cycadolepis auris-leporis* sp. nov. behandelt, bei der Bennettiteenverwandtschaft und Stellung im reproduktiven Bereich der Pflanze nicht nachgewiesen sind. Dies Schuppenblatt ist in der Flora ebenso häufig wie der Ubiquist *Macrotaeniopteris* sp. A und könnte zu dieser Pflanze gehören, was sich aber statistisch nicht sichern lässt.

Schlüsselworte: Fossile Pflanzen, Bennettitales, Reproduktion, neue Taxa, Trias, Mexiko.

INTRODUCCIÓN

Las floras del Jurásico Medio de México ameritan atención por su riqueza en órganos reproductivos de Bennettiales, géneros *Williamsonia* CARRUTHERS y *Weltrichia* C.F.W. BRAUN (WIELAND, 1914, 1916; DELEVORYAS & GOULD, 1973; PERSON & DELEVORYAS, 1982; DELEVORYAS, 1991). En el Triásico Tardío de la Formación Santa Clara (Cárnico y, quizás, Nórico) éstos no son tan frecuentes, pero sus caracteres los hacen resaltar por encima de los jurásicos (WEBER, 1985). En América al norte de México, sobre todo en la Formación Chinle, tales órganos se han referido rara vez, y en las demás floras del Supergrupo Newark también escasean (ASH, 1989).

La interpretación de los fósiles descritos aquí como órganos de Bennettiales se cimienta en comparaciones morfológicas y se sostiene, aunque se desconocen los estomas, cuyos caracteres son tanto menos diagnósticos, cuanto menos remota es la época de separación de Bennettiales y Cycadales. En los yacimientos sonorenses, estos órganos reproductivos están siempre asociados con numerosas hojas de Bennettiales. *Cycadolepis auris-leporis* se incluye en este artículo, aunque es inseguro si pertenece a la región reproductiva de la planta madre y si corresponde a las Bennettiales. El género *Cycadolepis* se considera en general como morfogénero de Bennettiales, pero en varias especies esta asignación queda sin comprobar. Por ello, *Cycadolepis* no se incluye aquí en las Bennettiales.

La geología de la Formación Santa Clara ha sido discutida y reinterpretada por STEWART & ROLDÁN (1991), donde se encuentran referencias de las publicaciones anteriores. El estado de la investigación sobre la flora de hace unos veinte años, se encuentra en WEBER (1985).

PROBLEMAS

Con miras a la filogenia de las Cycadophyta, el trabajo descriptivo tiene como meta la reconstrucción de las plantas íntegras, tal y como eran en vida. *Williamsonia* spp. y *Dictyotrichia* gen. nov. se asocian con las hojas de *Laurozamites* WEBER & ZAMUDIO-VARELA, que es un

género muy frecuente, casi ubicuista en la Formación Santa Clara y, al parecer, integran juntos un género biológico. Sin embargo, en el aspecto taxonómico, los órganos aislados se tratan como morfogéneros separados. Las circunstancias del muestreo no ofrecen evidencia suficiente para comprobar la reconstrucción de las plantas enteras, ya que *Laurozamites* es tan frecuente y abundante en Sonora, y también en los Estados Unidos de América, que los índices de correlación no pueden ser significativos. Debido a la preservación pobre de los órganos como impresiones, la evidencia morfológica es también inadecuada, y el entendimiento funcional de los mismos se dificulta porque rara vez se reconoce su construcción tridimensional.

Las asociaciones de los órganos de reproducción desprendidos con especies foliares en Sonora se consideran como indicios de homogeneidad en varios casos, lo cual se expresa de manera alusiva en algunos epítetos específicos. *Williamsonia newberryi* sp. nov. y *W.* sp. A se encontraron en asociación con dos especies distintas de *Laurozamites*, pero difieren sólo en las dimensiones. Las hojas sugieren que se trata de hecho de dos especies de *Williamsonia*. Lo mismo se observa en el género *Dictyotrichia*. En consecuencia, *Williamsonia newberryi* y *Dictyotrichia john-strongii* están dedicadas al mismo personaje, en el supuesto de que los fósiles representen partes de una sola planta.

En primer plano, este estudio es florístico y morfológico, pero la peculiaridad de los fósiles permite ver un poco más allá, hacia la fitogeografía.

ESTADO DE PRESERVACIÓN Y PREPARACIÓN DE LOS FÓSILES

Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara están preservadas como impresiones en limolita o cuarcita mal clasificadas, y en muchos lugares, están alteradas por metamorfismo de contacto. Las impresiones en roca fresca, no intemperizada, ocasionalmente muestran una película de materia orgánica, antracita o grafito. La observación y comparación de detalles anatómicos, por ejemplo tricomas, es imposible, excepto quizás el caso de *Cycadolepis auris-leporis*, sin que esto afecte la validez del estudio ya que, en términos un poco obsoletos, los tricomas son estructuras de la "más baja dignidad".

Muchos fragmentos están, también a profundidad en el subsuelo, sustituidos por minerales secundarios, debido al intemperismo. Los remanentes de las plantas pasaron por carbonificación y, con frecuencia, estos minerales rellenaron sistemas de fracturas finas del carbón en proceso de degradación, las cuales a su vez pueden estar complicadas por fracturas de desecación. Las crestas resultantes no deben confundirse con estructuras vegetales, lo cual se refiere sobre todo a los fósiles de *Williamsonia*, descritos más adelante.

La preparación de los fósiles en la arenisca, frecuentemente muy silicificada, se realizó con un aparato de percusión para grabar, Air Scribe (Chicago Pneumatic). La punta de este aparato deja trazas claras sobre todo en superficies de arenisca oscura, que se mencionan en el texto cuando pueden ser malinterpretadas. Las trazas en especímenes de grano muy fino, ricos en arcillita, resaltan poco en las ilustraciones.

La mayoría de los fósiles proviene de muestreos realizados por el autor y sus estudiantes entre 1973 y 1981. Los sitios de muestreo, mencionados abajo, cuando es necesario, se ubican en las áreas de trabajo 2 (La Cuesta/Buenavista), 3 (San Javier), 4 (La Barranca/Santa Clara), y 5 (Los Pilares/El Encinal) (cf. WEBER, 1985, fig. 2-5, tab.1). Los especímenes están depositados en su totalidad en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México.

TAXONOMÍA

Orden: Bennettitales

Familia: Williamsoniaceae

Género: *Williamsonia*

CARRUTHERS 1870, emend. HARRIS 1969

Especie tipo: *Williamsonia gigas* CARRUTHERS 1870: 693, pro parte

Nomenclatura: El nombre genérico *Williamsonia* fue creado por CARRUTHERS (1870) para todo tipo de órganos de ciertas Bennettitales, SAPORTA ([1886-] 1891) restringió su uso a los órganos de reproducción

(“flores”) y, finalmente, HARRIS (1969) excluyó los órganos masculinos, para los cuales retomó el nombre *Weltrichia* C.F.W. BRAUN. Según la diagnosis de *Williamsonia* enmendada por HARRIS, la parte distal del receptáculo debe poseer “numerosas escamas interseminales y semillas pequeñas”, pero no se mencionan conos. El presente autor prefiere evitar el término “gineceo” para los conos, mismos que se presentan tanto en la especie tipo del género, *Williamsonia gigas* CARRUTHERS, como en numerosas especies de *Williamsonia* del Jurásico Medio de Oaxaca, como *W. nathorstii*, *W. netzahualcoyotli*, *W. ipalneomani* (WIELAND, 1914, 1916). Los conos de estas especies son voluminosos y endurecidos, mientras que no se han observado tales conos en otras especies de la misma flora. En las especies sonorenses en general, no se han visto conos ni primordios de semillas.

La ausencia de los conos no se debe necesariamente a su desintegración en la madurez o a factores tafonómicos. ASH (1968) describió en la Memoria para T. M. HARRIS la especie *Williamsonia nizhonia* ASH, de la flora de la Formación Chinle que carece de un cono como las especies sonorenses. Todas estas especies corresponden muy probablemente a *Laurozamites* WEBER & ZAMUDIO-VARELA, como se discute adelante. ASH pudo observar en el centro plano de su *Williamsonia nizhonia* partes de las escamas interseminales, que probablemente no fueron numerosas. Tales detalles no están preservados en el material de Sonora. Por tanto, no ha llegado el tiempo para preguntar si es posible usar la presencia/ausencia de conos para aislar grupos o quizás géneros menores dentro de las Bennettitales, ni para establecer un género nuevo.

Williamsonia newberryi sp. nov.

Lám. I, fig. 1-4

Previous records:

1982. *Williamsonia* CARRUTHERS, sp. - WEBER, ZAMBRANO & AMOZURRUTIA: 130, 134, tab. 2, fig. 4 e.
1985. *Williamsonia* CARRUTHERS, sp. A. - WEBER: tab. 3 (only name)
1995. *Williamsonia*: - WEBER & ZAMUDIO-VARELA, 1995: p. 75, pl. 1, fig. 1.

Diagnosis: Perianth-like rosette of scale leaves (or bracts), mostly up to 45 mm in diameter, with up to 12 bracts; bracts sessile, lanceolate, acuminate or acute, bract margin entire, bract widest at about 1/3 of total length, up to 4 mm wide and 22 mm long.

Holotype: Specimen IGM-PB-509 a/b, Lám. (Pl.) I, fig. 1, 2.

Type locality: Roadside, dirt road from Rancho La Cuesta to Buenavista, about 40 m south of the crossing with Chamina creek (Sampling point 1001A CLP-IGM-UNAM, sampling area 2 in WEBER, 1985, fig. 2; 28°33'25"N/ 110°12'10"W, Sonora, Mexico).

Type stratum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, and perhaps grading into the Norian?).

Derivation of name: Dedicated to John Strong NEWBERRY (1822-1892), the pioneering worker on Triassic plants of Sonora, in memoriam. "Dr. NEWBERRY was in every sense the soul of honor, ..." (James HALL in STEVENSON, 1893).

Descripción: Los especímenes de la localidad tipo están en su mayoría pobremente preservados. Otro ejemplar bueno proviene del sitio de muestreo 515 (La Barranca, Sección 1).

Estos órganos (estructuras) se componen de hojas escamiformes o brácteas libres lanceoladas cuyas bases se traslapan. A partir de una filotaxia dispersa original forman verticilos aparentes. El holotipo (Lám. I, fig. 1, 2) es el ejemplar más grande de todos. Sepultado en orientación inclinada, este fósil muestra que las brácteas formaban en vida un ángulo axial de unos 90°, que estaban algo curvas hacia el ápice en su porción central y de nuevo horizontalmente expandidas en la parte apical. La distancia máxima entre dos ápices de brácteas opuestas, aproximadamente igual al diámetro del órgano, es de 45 mm. Las brácteas más largas alcanzan 22 mm de longitud y, cerca de la base, hasta 4 mm de anchura. Las diferencias en anchura observadas resultan de la posición de las brácteas en la hélice y de la inclinación en el sedimento. El espécimen mues-

tra siete brácteas completas, una adicional incompleta a mano derecha, y probablemente se desprendió otra, arriba a la derecha. Abajo, a mano derecha, se observa otro fragmento vegetal parcialmente cubierto por la roca y redondeado, que puede pertenecer a las brácteas, unas 10 en total.

El espécimen de la Lám. I, fig. 3, 4 muestra 11 ó 12 brácteas, y la máxima distancia entre ápices opuestos es de 32 mm. A diferencia del holotipo, en este ejemplar se observan rugosidades transversales, que son comunes en los raquis de las hojas de Bennettitales. Las brácteas eran coriáceas y no se observan haces vasculares. En el centro de los pseudoverticilos de las especies de *Williamsonia* sonorenses no se observan conos. En su lugar se encuentra únicamente un disco central mal delimitado de unos 5 mm de diámetro. Posiblemente, *Williamsonia newberryi*, como las especies siguientes, producía pocas semillas y carecía de un cono. La división de este disco en áreas angulares irregulares en el espécimen de la Lám. I, fig. 1, 2 se debe a fracturación durante el proceso de degradación.

Plantas fósiles acompañantes: La localidad tipo aportó, además de *Williamsonia newberryi*, numerosas hojas de Bennettitales, sobre todo *Laurozamites fragilis* WEBER & ZAMUDIO-VARELA. Esta especie está presente en más del 50% de las lajas del muestreo, y no tiene codominante. Por ello, este punto de muestreo se ha escogido como localidad epitipo de *L. fragilis* (WEBER & ZAMUDIO-VARELA, 1996). *Macrotaenopteris* sp. A (*Nilsoniopteris*?) es la segunda especie más abundante. *Macropterygium truncatum* (ZEILLER) WEBER y *Asterotheca santaclarae* WEBER (cf. WEBER, 1985) son acompañantes mucho más raros. La asociación de las hojas sumamente abundantes de *Laurozamites fragilis* con *Williamsonia newberryi* y *Dictyotrichia john-strongii* descrita más adelante, sugiere que los tres tipos de órganos pertenecieron a una sola planta. En el sitio de muestreo 515, La Barranca, Sección 1, se encontraron ejemplares únicos de *W. newberryi* y *D. john-strongii*. Sin embargo, este sitio aportó tantas especies que un listado no puede corroborar la suposición anterior.

Comparaciones: ASH (1968) describió *Williamsonia nizhonia* como el primer órgano reproductivo de

Bennettiales de la Formación Chinle identificado con certeza, y discutió la posible relación con “*Otozamites powellii*”, antes y después llamado “*Zamites powellii*” (FONTAINE in FONTAINE & KNOWLTON, 1890; ASH 1975), que finalmente fue asignado a *Laurozamites* por WEBER & ZAMUDIO-VARELA (1995). La asociación de *W. nizhonia* con “*Zamites powellii*” en un solo lugar de muestreo no tiene peso suficiente para proponer una reconstrucción, pero quizás ofrece más evidencia en favor, que las diferencias anatómicas mencionadas por ASH, en contra. Las trofófilas y los órganos reproductivos de la misma planta no tienen que coincidir forzosamente en sus rasgos anatómicos. La *Williamsonia* de la Formación Chinle asemeja *Williamsonia newberryi* en sus dimensiones, pero el cociente largo/ancho de las brácteas es mucho menor en la especie de ASH (2.5/1) que en la sonorensis (5/1), por lo cual esta última tiene aspecto mucho menos compacto.

Muy importante parece que ASH (1968) pudo describir la base y restos laterales de “gineceo”, lo cual confirma no sólo la interpretación como órganos femeninos, sino también corrobora la percepción de que hayan existido especies de *Williamsonia* sin conos grandes.

Sin duda, *Williamsonia newberryi* de Sonora es diferente de *Will. nizhonia*, y es probable que *Will. newberryi* y *Laurozamites fragilis* formaran parte de una sola planta. *Laurozamites fragilis* y *L. powelli* son seguramente especies diferentes. Por eso es válido suponer que *Williamsonia nizhonia* y *Laurozamites powelli* también correspondan a una especie del mismo género, lo cual sugirió ASH.

***Williamsonia* sp. A**

Lám. I, fig. 5.

Sitio de muestreo: La Barranca, Sección 2, medida por POTTER et al. (1980), al suroriente del poblado La Barranca, a lo largo de la carretera estatal Sonora 16 Hermosillo-Chihuahua a 157.5 km aproximadamente, unidad estratigráfica 26 (LB 5) (Loc. 523A CLP-IG-UNAM), área de trabajo 4 in WEBER, 1985, fig. 4), 28°34'40"N/109°40'06"W, Sonora, México.

Descripción: El único espécimen (IGM-PB-1193) proviene del punto de muestreo 523A, una capa

expuesta en el corte de la carretera, a diferencia de *Dictyotrichia major* que se encontró en el escombros de carretera en el mismo sitio 523. La *Williamsonia* ilustrada en la Lám. I, fig. 5 está mal preservada, y no se describe como especie nueva, sino como unidad propia con denominación abierta. Casi todos los ápices de las nueve brácteas lanceoladas están rotos. La longitud máxima aparente de la bráctea es de unos 25 mm, y 30 mm son un valor estimado aceptable para la bráctea intacta. Dos brácteas opuestas tienen ápices casi completos. Sin embargo, ya que son curvas, la distancia de 48 mm entre sus ápices no es un valor relevante. Midiendo con la ayuda de un hilo, la distancia es de 59 mm y en vida debe haber medido más de 60 mm. Las brácteas son estriadas longitudinalmente, y muestran rugosidad transversal marcada que al parecer pertenece a la superficie adaxial. Las estrias se presentan en número menor a 10, son iguales en grosor, y pueden corresponder a tejido de conducción, canales de resina o a esclerénquima.

Especies acompañantes: La breve lista de especies del sitio de muestreo 523 en ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER (1985: tab. 1) contiene sólo las especies del estrato expuesto 523A. La mayor parte del material de la orilla de la carretera se recolectó después de 1985. La lista de especies completa es similar a la del punto de muestreo 1001A, donde *Laurozamites fragilis* es dominante. Esta especie está representada en el muestreo 523 por sólo dos ejemplares encontrados en el escombros, mientras que *L. pima* WEBER & ZAMUDIO-VARELA y *Macrotaeniopteris* son codominantes, lo cual sugiere que *L. pima* y *Williamsonia* sp. A pertenecieron a la misma planta íntegra.

Comparaciones: El espécimen asemeja *Williamsonia newberryi*, pero supera el ejemplar más grande, el holotipo de aquella especie, en tamaño (+25%). *Williamsonia newberryi* varía en un margen similar o, posiblemente, mayor. No hay argumento morfológico para describir en forma una especie nueva. Sin embargo, el presente espécimen se describe aparte, porque se asocia con una especie diferente de *Laurozamites*.

***Williamsonia? opilionoides* sp. nov.**

Lám. I, fig. 7-8

Previous record: *Williamsonia* CARRUTHERS?, sp. B: WEBER, R., 1985 A, tab. 3 (only name).

Diagnosis: Rosette of scale-leaves (or bracts) with much over 10 bracts, bracts oblong triangular, geniculate to incurved, up to or over about 6 cm long, about 5 mm wide close to the base, much tapering toward the tips; basal half with vascular tissue and/or fibers and transversely wrinkled in 1/2 of its width, the very narrow distal half markedly less striate.

Holotype: Specimen IGM-PB-1195, 1196 (Plate I, fig. 7, 8).

Type locality: Drill hole CRM San Enrique 71 (locality 517 CLP-IG-UNAM, Working area 5 in WEBER, 1985, fig. 5); 28°33'22"N/109°20'40"W; Sonora, Mexico.

Type stratum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, perhaps ranging locally into the Norian).

Derivation of name: The bracts of this species are very narrow distally and resemble the extremely long legs of Opilionidae.

Descripción: Poco hay que añadir aquí a la diagnosis. Un espécimen (Lám. I, fig. 6), del punto de muestreo 537A está muy deteriorado y es dudoso que pertenezca a esta especie. El otro ejemplar (Lám. I, fig. 7, 8) está preservado en una limolita muy carbonosa, casi negra, y algunos detalles están finamente resaltados por minerales secundarios amarillentos, casi blancos. En parte y contraparte, este fósil se limpió y quedó alterado por trazas de preparación en forma de manchas redondas pequeñas con punto central claro, o por surcos, causados por movimientos verticales u horizontales del aparato usado.

En el centro de esta *Williamsonia?* se ubica una parte de un pequeño cuerpo hemisférico de aproximadamente 1 cm de diámetro (¿cono?), y junto a ella y entre sus brácteas, se observan órganos

apendiculares llamativamente ramificados o foliolos sin conexión con *Williamsonia*, que pueden ser estructuras masculinas (Lám. I, fig. 7, 8; Lám. IV, fig. 1). Tanto las brácteas de la *Williamsonia?* como los raquis (¿o ejes?) de estos órganos ramificados, son parecidos en textura y estructura anatómica. Sobre todo, se nota una franja central longitudinal estriada y provista de rugosidades transversas, acompañada por zonas marginales lisas, lo cual sugiere que se trata de partes de una sola planta íntegra. Las bases ensanchadas de los apéndices ramificados, en Lám. I, fig. 8 abajo, se orientan hacia el centro de la *Williamsonia?*, de donde parecen partir.

En el caso supuesto de que sean partes de una sola planta, la identificación de la parte descrita como *Williamsonia* debe descartarse, ya que a este morfógeno por lo normal corresponden órganos masculinos más compactos, como *Weltrichia* u otros, tales como *Dictyotrichia*, descrita abajo. Debido a la escasez del material, su preservación deficiente y la falta de una interpretación morfológica tajante, las supuestas estructuras masculinas quedan sin asignación taxonómica.

Plantas fósiles acompañantes: En el punto de muestreo 517 (no considerado en ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER, 1985) junto con pocos helechos (*Asterotheca*, *Mertensides*) y coníferas (*Elatocladus*), se encontró un número considerable de *Laurozamites tarahumara* WEBER & ZAMUDIO-VARELA. Esta especie dista de las demás especies de *Laurozamites* descritas por WEBER & ZAMUDIO-VARELA (1995), en que su venación es marcadamente menos densa. Aparte, *Macrotæniopteris* es la única cicadofita del muestreo, lo cual hace pensar que la *Williamsonia?* pertenecía a la misma planta que *Laurozamites tarahumara*.

Comparaciones: El autor no conoce especies publicadas de *Williamsonia* similares a la presente.

Género: *Dictyotrichia* gen. nov.

Type species: *Dictyotrichia john-strongii* WEBER

Diagnosis: More or less ellipsoidal male reproductive organ (structure), comparable to acrocidal capsule,

organ basally rigid, probably fenestrate, with clearly delimited, transversally rugose sporophyll midribs; midribs of 2.5 cm at interspaces of about 7.5 mm in width, united by transverse bridge-like trabeculae; organ distally divided into free teeth; teeth sessile, oblong-triangular or lanceolate. Spore containers of the trabeculae sessile, circular, umbrella-like peltate to reniform.

Derivation of name: artificial, composed of *δίκτυον* (gr.): net, and *-trichia*, the second part of the name *Weltrichia*.

¿E esporangios o sinangios? En las Bennettitales, las microesporas se desarrollan por lo normal en sinangios, lo cual no siempre es considerado como *conditio sine qua non*. SCHWEITZER & KIRCHNER (2003) describieron recientemente la especie *Weltrichia primaeva* de Zhirab, que según estos autores tiene esporangios individuales. Independientemente, más adelante en la descripción de *Dictyotrichia* se usará el término sinangios, aunque el material de Sonora no es adecuado para una afirmación tajante, debido a la preservación.

Posición sistemática: Los especímenes de *Dictyotrichia john-strongii* se habían asignado a *Weltrichia* por WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA [1980 (1982)] y por WEBER & ZAMUDIO-VARELA (1995). Hoy, *Weltrichia* BRAUN 1849, emend. HARRIS (1969) es un morfogénero que abarca órganos reproductivos masculinos (abajo: “órganos”) de Bennettitales, que en el pasado también se asignaban a ‘*Williamsonia*’. Algunos autores dan a *Weltrichia* una definición muy amplia y asignan fósiles muy diferentes al género. Un ejemplo notable es *Weltrichia primaeva* SCHWEITZER & KIRCHNER (2003), antes mencionada, donde no se demostró la existencia de una “flor”, mientras que sí se observaron esporangios sencillos en lugar de sinangios. Definida con tal amplitud, *Weltrichia* es un género más aparente que auxiliar, o más pseudogénero que morfogénero, que obstruye el entendimiento de las plantas íntegras. Desde luego hay precedentes. Por ejemplo, aún antes de la enmendación de *Weltrichia* por HARRIS (1969), KRÄUSEL & SCHAARSCHMIDT (1966) habían descrito *Williamsonianthus keuperianus*, y

hay suficientes razones para reafirmar su posición independiente de *Weltrichia*.

Las especies sonorenses descritas a continuación, asemejan en su forma general una mazorca (infrutescencia) de maíz, y se componen de cinco esporófilas, a diferencia de *Weltrichia*, donde el número de esporófilas es variable y mayor. *Dictyotrichia* posee en la parte distal cinco lóbulos o dientes libres (Lám. II, fig. 5; Lám. IV, fig. 5) que en sus bordes pueden portar sinangios. En la parte proximal del órgano, los pedicelos están fusionados de tal manera que forman trabéculas transversales. Los sinangios insertos en éstas son laterales y sésiles. En ningún espécimen sonorense hay evidencia tangible de una pared exterior continua en la porción proximal, la cual puede haber existido antes de la maduración del órgano, pero que ha sido destruida posteriormente debido a su textura delicada. En el supuesto de que haya existido una pared, en la madurez, ésta se encuentra desintegrada por procesos tafonómicos. Sin embargo, se propone aquí que la parte basal era discontinua, fenestrada, ya que en las dos especies de *Dictyotrichia* hay indicios de ello. El plan de construcción de *Weltrichia* es igual en lo esencial, pero en este género normalmente se presentan más esporófilas perfectamente fusionadas. La parte basal de *Weltrichia* no es fenestrada, sino que forma una cubierta continua, con forma de campana, sombrilla o charola, y sobre todo no tiene trabéculas entre las costillas medias de las esporófilas. La diferencia de *Weltrichia* y *Dictyotrichia* radica fundamentalmente en la presencia/ausencia de las trabéculas, lo cual es suficiente para proponer el género nuevo, aun cuando se da preferencia a definiciones amplias de los morfogéneros.

Órganos masculinos de Bennettitales de México: En México se han registrado tres especies de *Weltrichia* del Jurásico Medio de Oaxaca. “*Williamsonia mexicana*” (WIELAND, 1914, 1916; lám. XXIX, fig. 1), hoy válidamente *Weltrichia mexicana* (WIELAND) HARRIS, es mucho más grande que las formas sonorenses, tiene forma de campana y, al parecer, pertenece a la misma planta íntegra que *Zamites oaxacensis* (WIELAND) PERSON & DELEVORYAS. Esta especie foliar es un *Zamites* que concuerda con la excelente diagnosis de HARRIS (1969). La *Weltrichia* consta de una copa basal, que

marginalmente porta un mayor número de apéndices libres con microesporangios. PERSON & DELEVORYAS (1982) anularon esta especie por su preservación pobre, mas el presente autor propone conservarla. Las otras dos especies son más pequeñas, tienen forma de estrella con lóbulos agudos y fueron descritas por DELEVORYAS (1991) como conos microesporangiados, lo cual no son, y con los nombres *Weltrichia ayuquilana* y *Weltrichia microdigitata*. Ambas especies son muy diferentes de las formas sonorenses descritas aquí.

***Dictyotrichia john-strongii* sp. nov.**

Lám. I, fig. 10; Lám. II; Lám. III, fig. 1, 2

Previous records:

1982. *Weltrichia* (C.F.W. BRAUN) HARRIS emend, sp. - WEBER, ZAMBRANO & AMOZURRUTIA: 130-134, fig. 4 a-d.
 1985. *Weltrichia* (C.F.W. BRAUN) HARRIS emend., sp. - WEBER: 119.

Diagnosis: Reproductive organ (structure), pentamerous, about ellipsoidal in general form with subacute base, about 4 cm in length and up to 2 cm in diameter; basal body basket-like, hollow, formed by sporophyll midribs and trabeculae, trabeculae bridging over the interspaces of midribs more or less horizontally, non-reticulate between the ribs; basal body distally continued by five teeth; length ratio of basal and distal portion about 1:1 (not over 5:3), teeth attached with broad base, teeth three or four times longer than wide; teeth adaxially-marginally provided with stalked or, distally, sessile spore containers.

Holotype: Specimen IGM-PB-1198, 1199 (Lám. II, fig. 6; Lám. III, fig 1, 2).

Type locality: State Highway Sonora 16, Hermosillo-Tónichi (-Chihuahua), Upper limit of Barranca 1 section of POTTER et al. (1980), roadside (loc. 515 CLP-IG-UNAM, Working area 4 in WEBER, 1985, fig. 4; 28°34'08"N/109°39'35"W, Sonora, Mexico. The specimen was collected close to units 1-3 of the mentioned section, without finer stratigraphic control.

Type stratum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, and perhaps ranging into the Norian?).

Derivation of name: To John Strong NEWBERRY (1822-1892), the pioneering worker on Triassic plants of Sonora, in memoriam. "Dr. NEWBERRY was in every sense the soul of honor, ..." (James HALL in STEVENSON, 1893).

Descripción general y preservación: En cinco sitios de muestreo se encontró un número igual de especímenes de este órgano reproductivo masculino. La siguiente descripción se basa en cuatro de ellos, de los que se recolectaron partes y contrapartes. Los puntos de colecta se mencionan a continuación, excepto La Higuera A (loc. 535 A, área de trabajo 5 de WEBER, 1985), donde se encontró un ejemplar muy mal preservado (IGM-PB-1209), cuya identificación específica es dudosa.

De acuerdo con el plan de construcción de los órganos masculinos de las Bennettitales, en la presente especie se trata de una estructura análoga a una flor, con una parte proximal hueca, en forma de tulipán, en donde las esporófilas están fusionadas lateralmente, y una parte distal de cinco lóbulos o dientes libres, sésiles, oblongo-trianguulares o lanceolados y parcialmente fértiles, cuyos ápices están curvos hacia el centro, y que posiblemente eran móviles durante la "antesis". En la Lám. II, fig. 6, la base del órgano apenas si muestra una cicatriz de inserción, lo cual puede ser debido a la preservación.

Los ejemplares miden entre 3 y 4 cm de largo, y entre 1.5 y 2 cm de ancho. Las bases de dos ejemplares son incompletas y las longitudes son estimadas, lo cual no da valores muy equivocados en estos órganos. En ningún espécimen puede observarse una línea de separación claramente trazada entre las partes basal y distal, los valores de las longitudes son imprecisos, pero al parecer, son aproximadamente iguales. Lo anterior se basa sobre todo en el espécimen 1 (Lám. II, fig. 3), donde a media distancia entre la base y el ápice se nota un incremento repentino aunque pequeño de la anchura, y se asume que la longitud de la parte basal no llegó a más que 3/5 de la longitud total.

En los especímenes 1 (punto de muestreo 1001A) y 2 (punto de muestreo 508A), cuyas partes y contrapartes son muy similares y aplanadas, no se observan rellenos de sedimento. Los especímenes 3 (sitio de muestreo 515) y 4 (punto de muestreo 509), con notable relleno de sedimento, se tenían al principio como diferentes del 1 y 2, pero de acuerdo con todas las características de estos fósiles se trata de meras diferencias de preservación.

Especímen 1 (IGM-PB-507a, b; Lám. II, fig. 2-4): En la Lám. II, fig. 3 y 4, un par estereoscópico, se resalta el relieve de este órgano reproductivo por medio de luz rasante. La parte basal apenas muestra detalles. La parte distal presenta cinco dientes apicalmente encorvados hacia el eje central, y que muestran una rugosidad marcada. El primero de la izquierda, diente A, continúa el contorno de la parte proximal. Si los dientes libres del órgano, visto de arriba hacia el ápice, se denominan contra el reloj con letras mayúsculas, el diente B se encuentra casi a equidistancia de los bordes de la impresión. El diente C está mal preservado y está recostado encima de un fragmento de un pecíolo foliar (véase contraparte, Lám. II, fig. 2), que presenta rugosidades iguales a aquéllas del órgano reproductivo. En el material del punto de muestreo, *Laurozamites fragilis* predomina totalmente y no cabe duda de que el pecíolo pertenece a esta especie. Los dientes D y E, en el lado adherido a la roca, se notan en los interespacios entre los dientes B y C. Este cuadro resulta igual a la construcción de una flor pentámera.

Especímen 2 (IGM-PB-508a, b; Lám. I, fig. 10; Lám. II, fig. 1, 5): En este ejemplar, la parte basal muestra un relieve más estructurado, aunque también falta un relleno de sedimento en su interior. También se observan cinco dientes con fuertes rugosidades transversales, indicando que el órgano se originó por medio de una fusión parcial de cinco esporófilas. En la Lám. II, fig. 5, el primer diente A se encuentra más cerca del borde izquierdo de la impresión, y corresponde al lado del órgano que se orienta hacia el observador. En la Lám. II, fig. 1, la contraparte fotografiada en baño de xilol, el mismo diente se encuentra en el borde derecho. Además muestra estructuras parecidas a lóbulos pequeños,

que aparentan un borde crenado. La punta del diente parece estar rota, lo cual se debe a que no se continuó la preparación. El diente A está cubierto parcialmente por el diente B, en el lado orientado hacia el observador. El diente C se encuentra en la mitad derecha, casi en la misma posición que el diente A del lado izquierdo. También corresponde al lado del órgano orientado hacia el observador. Su ápice está ligeramente doblado hacia la izquierda. El siguiente ápice corresponde al diente D que se ubica en el lado orientado hacia la roca, y en la Lám. II, fig. 5 están en el borde derecho de la impresión. En este diente se notan estructuras globosas de dimensiones variables, con diámetro máximo de 1.5 mm, más o menos pedunculadas, que se interpretan como sinangios. Entre los dientes B y C se ubica en la fig. 5 el diente E, que también corresponde al lado orientado hacia la roca. Su punta está ligeramente inclinada hacia la izquierda. Todos los contornos se notan más claramente en la Lám. II, fig. 1.

Especímen 3 (especímen IGM-PB-1198; Lám. II, fig. 6; Lám. III, fig. 1, 2; contraparte: especímen 1199): Esta pieza importante del sitio de colecta 515, muestra una hoja de *Laurozamites fragilis* y un órgano reproductivo que se relleno de sedimento en la sepultación, está comprimido y muestra los componentes en forma tridimensional. La contraparte, no ilustrada aquí, se encontró hace poco, quedó sin preparar y muestra todas las características del especímen en su estado original y complementa las presentes ilustraciones de una manera instructiva.

En la impresión ilustrada, todas las partes del órgano están bien preservadas, excepto los sinangios. Por lo tanto se presenta una imagen estereoscópica (Lám. III, fig. 1, 2). El núcleo interior de sedimento fue parcialmente removido durante la preparación de la izquierda a la derecha; es decir, la mayor parte del lado del fósil dirigido hacia el observador falta. El lado orientado hacia la roca está presente. Los contornos se observan con más nitidez en la fotografía de la Lám. II, fig. 6, que se tomó con iluminación menos inclinada.

El fragmento residual del núcleo muestra la impresión de una estructura longitudinal rugosa, que distalmente termina en un diente apenas visible. En la base del órgano, donde el núcleo está completamente

removido y se encuentra expuesto el lado orientado hacia la roca, originalmente no visible, se encuentran tres franjas longitudinales rugosas, y las dos franjas a mano izquierda están continuadas por dientes distales. El contorno izquierdo del órgano está marcado por el lado abaxial de una de las costillas con su diente, y debido a que el órgano es pentámero, los dos dientes orientados hacia el observador, de los cuales falta uno porque se removió en la preparación, se encontraban aproximadamente encima de aquellos del lado opuesto, lo cual se observa convincentemente en la contraparte. Por lo anterior, el borde derecho del órgano no está delineado por una costilla.

La porción basal del órgano, con sus cinco costillas parecidas a raquis, está perforada a manera de una canasta, pues entre las costillas longitudinales se extienden ramas o trabéculas ligeramente curvas y algo decurrentes inversamente, cuyas distancias disminuyen de la base del órgano hacia el ápice (espécimen 1). La costilla en el borde izquierdo, preservada en vista lateral, a diferencia de la segunda de la izquierda, no muestra ramificación propia. Es de suponerse que las bases ensanchadas de las trabéculas están cubiertas por la misma costilla. En la contraparte se notan muy bien las trabéculas y sus bases anchas del otro lado de la misma costilla.

Detalles adicionales corroboran que se trata de hecho de trabéculas y no de refuerzos de una estructura cerrada a manera de una copa. (1) En el borde derecho de la parte basal del órgano, se notan trabéculas que parecen terminar libremente o que se adentran a la roca, sin que se pueda distinguir en este lugar una pared de copa. En la contraparte se perdió esta porción. (2) Las superficies entre las costillas y las trabéculas no son lisas ni muestran algún patrón biógeno, sino que tienen la misma textura de superficie como la roca alrededor de los restos vegetales. Esta característica se observa especialmente en la contraparte no preparada a la luz del sol, mas en las ilustraciones apenas se expresa, ya que la superficie entre los dientes y a la derecha del fósil muestra una textura de preparación. En algunos puntos, estas trazas simulan la presencia de tricomas peltados. (3) Varios apéndices en la trabécula más distal de la porción derecha del órgano parecen orientarse hacia la roca.

La ausencia de una pared externa puede ser interpretada en términos tafonómicos. Sin embargo, el autor asume que la parte basal del órgano tiene paredes interrumpidas permanentemente de manera fenestrada, y está constituido por cinco raquis de esporófilas unidas solamente por trabéculas. Los sinangios de este espécimen son incompletos.

Espécimen 4 (IGM-PB-1200, 1201; Lám. II, fig. 7-10): Este fósil del punto de muestreo 509, preservado como parte y contraparte, y que se ilustra en un par estereoscópico, muestra una fractura longitudinal, más o menos central, pero de orientación irregular. La porción distal está mal preservada, y junto al fragmento mayor se encuentra un fragmento pequeño de otro ejemplar. Al buscar sin éxito los dientes libres distales, en la impresión (fig. 7, 8) se limpió una superficie arriba a mano derecha. En la contraparte (fig. 9, 10), se hizo el intento de descubrir el segundo fragmento. Resultó que en el fragmento mayor se preservó un relleno de sedimento delgado, lo cual se nota en el tercio superior de las dos ilustraciones.

El órgano se dividió preferentemente a lo largo de los sinangios, y las trabéculas apenas se notan. Sin embargo, también este ejemplar sugiere que la parte basal del órgano no tenía una pared continua, pues como plano de mayor debilidad, al lajar la roca hubiese quedado expuesta al menos localmente en la parte o la contraparte. Desde las bases de las trabéculas se insertan sinangios opuestos o subopuestos de forma muy variable, flabelados, subcirculares y, sobre todo, reniformes, cuyo arreglo no se observa claramente en este ejemplar. Los más conspicuos se ubican junto a las inserciones de las trabéculas a lo largo de una de las costillas longitudinales en el par estereoscópico (Lám. II, fig. 7, 8), donde están provistas con estrías finas, excéntricamente radiales o subparalelas, nítidamente preservadas, que parten de áreas basales sin estructura y que corroboran la interpretación de estos contenedores como sinangios. Alcanzan hasta 4.5 mm de diámetro máximo. En la Lám. II, fig. 7 y 8, se nota un surco longitudinal casi céntrico, en cuya parte distal se observa la ornamentación rugosa de la esporófila. Cerca de la base aguda del órgano, se ubica a los dos lados del surco un par de sinangios casi

circulares con estrías excéntricamente radiales. En las fig. 9 y 10 se nota arriba a la derecha el sinangio más grande, reniforme. En estas mismas figuras se observan también restos de las trabéculas. Muy cerca de la base del órgano que no presenta cicatriz de desprendimiento, la impresión muestra abultamientos pequeños, y es probable que el órgano haya estado provisto de sinangios hasta en la parte más proximal de su espacio interior que posiblemente tenía pared continua en la base.

Observaciones complementarias: El aspecto diferente de los especímenes 1 y 2 por un lado, y 3 y 4 por el otro, se debe a la ausencia de un relleno de sedimento en los primeros dos. Estos ejemplares se encuentran completamente comprimidos, aplanados, y los dos lados orientados al observador y a la roca están sobreimpresos. En estas circunstancias, se quedan ocultas las interrupciones fenestradas de los cuerpos basales. En los especímenes 1 a 3, pero sobre todo en el ejemplar de la Lám. II, fig. 6, se nota una zona central transversa cuyo aspecto está fuertemente estructurado debido a la densidad de las trabéculas y el gran tamaño de los sinangios. Éste es el único punto en donde se observa la transición de las trabéculas a los dientes libres con sinangios pedunculados. En los especímenes 1 y 4, los sinangios se presentan muy diferentes, debido a la preservación. Sólo en el espécimen 1 se encuentran los sinangios insertos en los dientes libres. Tienen contorno globoso y son sésiles o pedunculados, mientras que los sinangios del interior del cuerpo basal, cuyo tamaño se incrementa de la base hacia la parte distal del órgano, parecen aplanados, reniformes, con inserción marginal o casi peltados.

Es probable que los ejemplares presentes se desprendieran de la planta madre después de la dispersión de las esporas. Posiblemente, los dientes distales se abrían a manera de campana, y así los sinangios estarían más expuestos en el tiempo que duraba la “antesis”.

Plantas acompañantes: Ningún espécimen muestra la conexión orgánica de *Dictyotrichia john-strongii* y su planta madre. Pero en todos los lugares de muestreo, estos órganos, como también *Williamsonia newberryi*,

están asociados con *Laurozamites fragilis* (NEWBERRY) WEBER & ZAMUDIO-VARELA (véase arriba, especímenes 1 a 3) o *L. ex gr. fragilis* (véase arriba, espécimen 4), mismas que se encuentran en numerosos lugares de la Formación Santa Clara. La reconstrucción de estos órganos no se propone formalmente, ni se refleja en la nomenclatura, aunque es plausible que sería atinada. En el punto de muestreo del espécimen 3, también se encuentra un estrato con *Laurozamites yaqui* WEBER & ZAMUDIO-VARELA en abundancia, pero las dos especies de *Laurozamites* están preservadas en capas muy distantes.

Las listas florísticas de los muestreos 508 y 508A, 1001A se encuentran en ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER (1985: tab. 1). En el sitio de muestreo 515 se recolectaron tantas especies de los estratos en afloramiento y del escombros de la carretera, que un listado parece inútil en este lugar.

***Dictyotrichia major* sp. nov.**

Lám. I, fig. 9; Lám. III, fig. 3, 4

Diagnosis: Reproductive organ (structure) sub-cylindrical in general form, about 5 cm in length and 2.5 cm in diameter; basal body elongate, basket-like, hollow, formed by sporophyll midribs and trabeculae, trabeculae crossing over half way between the ribs, forming a reticulum; basal body distally continued by teeth; length ratio of basal and distal portion about 4:1, teeth attached with broad base, teeth twice as long as wide.

Holotype: Specimen IGM-PB-1197 (Lám. I, fig. 9; Lám. III, fig. 3, 4).

Type locality: Section La Barranca 2, measured by POTTER et al. (1980), SE ranch La Barranca, along state highway Sonora 16 Hermosillo-Chihuahua, at about km 157.5, stratigraphic unit 26 (LB 5) (loc. 523 CLP-IG-UNAM, working area 4 in WEBER, 1985, fig. 4) 28°34'40"N/109°40'06"W, Sonora, Mexico.

Type stratum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, and perhaps ranging into the Norian?).

Derivation of name: major (lat.): larger.

Descripción: Sólo un espécimen fue recolectado en el terraplén de la carretera. Además del órgano de reproducción, la misma laja muestra un fragmento de *Laurozamites pima*, que es particularmente frecuente y abundante en este tramo de la carretera (La Barranca, Sección 2). Sin embargo, junto con él también se ha encontrado *L. fragilis*.

El fósil es parecido a la especie *Dictyotrichia john-strongii*, e igual en el plan de construcción. La base del órgano no está preservada. A partir del lugar de mayor anchura del espécimen, que dada la mala preservación del órgano no se puede detectar con claridad, pero que supuestamente se ubicaba en la zona de transición de las partes basal y distal, la última con dientes libres, la anchura decrece muy poco hacia la base. El cuerpo basal rígido era casi cilíndrico, y se asume que se perdió una parte mayor en la base. El fragmento tiene aún 4.5 cm de longitud; es decir, alcanzaba indudablemente más de 5 cm, de manera que el cociente parte basal/distal es mayor que 3/1.

La porción distal con dientes libres es relativamente corta, a diferencia de *Dictyotrichia john-strongii*. El único diente casi completo se encuentra en posición aproximadamente central y corresponde al lado del fragmento orientado hacia la roca, no al observador. Partiendo de la base del otro diente muy incompleto, más a la izquierda, se llega a medir 1.2 cm de longitud, y un poco más que 7 mm de anchura. En la Lám. I, fig. 9, en este punto hay una sombra fuerte que simula la presencia de otro diente.

En la impresión de la parte basal rígida resaltan dos costillas longitudinales con rugosidad transversal, el curso casi paralelo de éstas hacia la base nuevamente indica la pérdida de una porción basal mayor. Como ya se ha dicho antes, esta rugosidad asemeja aquella de los pecíolos y costas medias de las hojas de otras Bennettiales y, desde luego, a las de *Dictyotrichia john-strongii*. La costilla mejor preservada, en la mitad izquierda del fósil, encuentra su continuación en el diente casi completo, que está doblado longitudinalmente a manera de un surco, y se ve el lado adaxial, orientado hacia el observador. Una tercera costilla se ubica en el borde izquierdo del fragmento, en vista lateral, sin

mostrar rugosidad. Toda la mitad del fósil orientada hacia el observador falta, pero en el espacio disponible caben dos costillas adicionales.

Entre las costillas resaltan protuberancias un poco irregulares, separadas por surcos cuyos contornos generalmente no están claramente trazados, y que forman hileras longitudinales. La impresión tiene cierta semejanza con una mazorca de maíz. Comparando con la especie anterior, los surcos indican la presencia de trabéculas, pero los abultamientos, i.e. los interespacios de los surcos, no deben confundirse con sinangios. Las trabéculas forman una red considerablemente compleja a diferencia de la especie anterior. Los abultamientos o mallas formados por las trabéculas están dispuestos en dos hileras entre cada par de costillas rugosas vecinas, son redondeados al lado de las costillas y no forman puentes horizontales. A media distancia entre las costillas, tienen terminaciones agudas y se observa una reticulación por fusión lateral irregular de las trabéculas. De esta manera se originan costillas en zigzag secundarias, que obviamente no son homólogas a las costillas con rugosidades. Por tanto, las bases de las trabéculas entre dos raquis no están insertas a la misma altura, sino alternantes. La interpretación de los surcos como impresas de las trabéculas se corrobora con la presencia de pares de sinangios en algunas mallas. La pregunta de si en este órgano existía una pared continua de la parte basal, apenas se puede contestar objetivamente. Nótese, sin embargo, que en el borde izquierdo del órgano sobresalen algunos sinangios.

La observación cuidadosa permite detectar la forma de sombrilla de algunos sinangios, que están orientados hacia el observador con su lado cóncavo, y además se distingue su ombligo algo excéntrico y la estriación característica.

Plantas acompañantes: Un listado florístico breve del punto de colecta 523A, sólo para el estrato muestreado, se encuentra en ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER (1985: tab. 1, como loc. 523). Junto con el material adicional del cascajo de carretera, el sitio presenta una mayor diversidad florística. El espécimen descrito se encontró después de 1985 en el escombro. El conjunto florístico asemeja aquel del sitio de muestreo 1001A. En el

escombro se encontraron sólo dos ejemplares de *Laurozamites fragilis*, mientras que *L. pima* WEBER & ZAMUDIO-VARELA es codominante en todo el material de 523, junto con *Macrotaeniopteris*.

Género: *Haitingeria* KRASSER 1916

Especie tipo: *Haitingeria krasseri* (SCHUSTER)
KRASSER 1916: 336

***Haitingeria* cf. *krasseri* (SCHUSTER) KRASSER**
Lám. IV, fig. 1-3

Punto de muestreo: Sección La Barranca 2, medida por POTTER et al. (1980), al suroriente del poblado del mismo nombre, aproximadamente en el km 157.5 de la carretera estatal Sonora 16 Hermosillo-Chihuahua, unidad estratigráfica 30 (LB-4) (loc. 522 CLP-IG-UNAM, área de trabajo 4 in WEBER, 1985, fig. 4) 28°34'40"N/109°40'06"W, Sonora, México. Formación Santa Clara, Triásico Tardío (Cárnico, ¿también Nórico?).

Descripción: Este género se registra por primera vez en América, documentado sólo por un espécimen que se recolectó del estrato expuesto en afloramiento. Esta hoja escamiforme, abovedada, está preservada en una arenisca de grano fino, y los detalles aparte del contorno, están muy mal preservados. En varios puntos, el fósil se limpió con un aparato de percusión, que dejó algunas trazas.

En el fósil, la hoja se ve aparentemente del lado adaxial; la mitad distal es plana, triangular y profundamente pinatífida, con tres o cuatro lóbulos en cada lado, formando un ángulo de unos 45° con respecto al eje de simetría de la lámina. La base de la hoja está dañada, pero al parecer era ancha y cuneiforme, y la hoja sésil. El extremo distal tampoco está bien preservado lo cual impidió su preparación. La hoja mide 3.5 cm de anchura y más que 5, posiblemente 6 cm de largo, del que se conservan 4 cm.

Los lóbulos son sésiles, más anchos en su base y rectos, con bordes enteros, y se angostan hacia el ápice. La longitud de los lóbulos no se midió ya que sus ápices, aparentemente truncados, están enroscados

hacia el lado adaxial de manera circinada. Se desconoce la forma del lóbulo apical por la pobre preservación. En un par estereoscópico de fotografías (Lám. IV, fig. 1 y 2; al tamaño) se nota el ápice circinado en uno de los lóbulos orientados hacia arriba. Para lograr el mejor efecto estereoscópico, el fósil no se muestra en orientación morfológica.

Lo anterior confirma la interpretación original de los lóbulos por KRASSER (1917), mas no la opuesta de KRÄUSEL (1949).

Plantas fósiles acompañantes: A los incisos correspondientes sobre *Williamsonia*, sp. A y *Dictyotrichia major*, poco puede agregarse: Ningún tipo de hojas de Bennettiales está asociado con el espécimen descrito, de tal manera que pueda visualizarse una reconstrucción. La *Haitingeria* sonorensis no pertenece a *Laurozamites pima*, que es abundante en la muestra. *Macrotaeniopteris* es mucho menos abundante, pero no se encuentra tal forma en Lunz, donde *Haitingeria krasseri* abunda. La especie foliar más similar a *Macrotaeniopteris* sp. A de Sonora, en la flora de Lunz, es *Taeniopteris haitingeri* (GOEPPERT) STUR (cf. KRÄUSEL, 1949, lám. XVI, fig. 5). Además, el punto de muestreo presenta *Asinisetum* WEBER.

Comparaciones: KRASSER (1919) y también KRÄUSEL (1949) publicaron numerosas ilustraciones de *Haitingeria krasseri* de Lunz (Cárnico, Austria). El material tipo es poco distinto del ejemplar sonorensis. Debido a que éste es un espécimen único, no es sorprendente que la especie austriaca tenga una longitud máxima mayor y presente hasta nueve lóbulos en cada mitad de la lámina. Sin embargo, la identidad específica del material de las dos floras no es probable.

En relación con lo anterior, Krasser asignó a este género un espécimen pobremente preservado de la India, *H. rajmahalensis* (Feistmantel, 1877; Krasser, 1919; Kräusel, 1949), lo cual con base en la ilustración de Krasser (1919, lám. I, fig. 10), parece poco convincente. Otra especie originalmente registrada por Zeiller (1902/1903) sin denominación formal, luego denominada como *Haitingeria zeilleri* por Krasser (1919, lám. I, fig. 11 a, b), es al mismo grado dudosa. En estas dos especies, falta una lámina foliar.

Género: *Bennettistemon* HARRIS 1932

Especie tipo: *Bennettistemon amblum* HARRIS 1932:
1932 b: 98

Bennettistemon fue propuesto por HARRIS (1932) como morfogénero para órganos masculinos mal preservados de Bennettitales, sobre todo “microesporófilas”. Este mismo autor erigió *Bennetticarpus* para “gineceos” de la misma orden. La denominación previa de la especie sonorense como *Bennetticarpus* (WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA, 1980 [1982]) cambia, pues según nuevas observaciones, se trata de un órgano masculino de estructura compuesta. HARRIS (1932), quien mencionó *Haitingeria* en el contexto de su protólogo de *Bennettistemon*, no se expresó sobre las relaciones entre estos géneros.

***Bennettistemon sonorense* sp. nov.**

Lám. III, fig. 5-11

Previous records:

- 1980 (1982). *Bennetticarpus* HARRIS?, sp. WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA, fig. 4 f (without description).
1985. *Bennetticarpus* HARRIS?, sp. - WEBER, tab. 3 (only name in list).

Diagnosis: Compound male reproductive organ (structure), more or less elliptical or rounded-rhomboidal in outline, 2.7 to probably above 7 cm long, up to 4.5 cm broad; externally covered by continuous longitudinal components (sporophylls?) with thickened central-longitudinal zone, internally containing numerous pinnae; pinnae often oriented to distal end of the organ close to its surface, and to base in the center.

Holotype: Specimen IGM-PB-515 (Lám. III, fig. 8-11).

Locus typicus: Close to the crossing of dirt road Chamina-Buenavista with Chamina creek (Sampling point 548 CLP-IGM-UNAM), Working area 2 in WEBER (1985, fig. 2); 28°33'27"N/110°12'05"W, Sonora, Mexico.

Stratum typicum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, and perhaps ranging into Norian?).

Derivatio nominis: *sonorense*: First found in Sonora State (Mexico).

Descripción: Unos cinco especímenes de este órgano supuestamente masculino se recolectaron en dos lugares. Excepto en el caso del holotipo del sitio de colecta Cerrito (548) y de otro ejemplar del punto de colecta cerca de San Javier (532A), no se localizaron las contrapartes. Debido a la preservación, casi siempre bastante pobre, la siguiente interpretación morfológica es incompleta y algo tentativa.

En primera instancia, el órgano fue interpretado como cono de *Williamsonia* peculiar (Weber, Zambrano-García & Amozurrutia-Silva (1980 [1982])). Ahora se asigna como especie nueva a *Bennettistemon* Harris, pues varios especímenes permiten la observación de que, partiendo de elementos similares a hojas, se dirigen ramificaciones en arreglo pinado hacia el interior del órgano, lo cual correspondería a una estructura masculina, en el caso de las Bennettitales.

La suposición inicial de que se tratase de un cono de *Williamsonia*, se apoyaba en las siguientes observaciones: (1) El órgano es aproximadamente ovalado (IGM-PB-1203; Lám. III, fig. 6), (2) parece tener un pedúnculo ancho y muy corto y una cicatriz de desprendimiento; además de que, (3) en su interior parece distinguirse el contorno de una estructura más pequeña, de forma similar al órgano total, quizás un receptáculo o eje del supuesto cono; y (4) se presentan costillas aproximadamente radiales, algo curvas, quizás escamas interseminales y semillas. Sin embargo, no es posible diferenciar tales escamas; y no se han visto semillas. Además, en la superficie del cono duro de *Williamsonia*, las escamas estériles forman, desde antes de la madurez, un patrón de áreas más o menos isométricas (cf. DELEVORYAS & GOULD, 1973), mismo que falta por completo en los especímenes de Sonora. Debido a que no se comprobó que se tratase de *Williamsonia* y sin verdadero progreso en la comprensión, este órgano posteriormente se llamó *¿Bennetticarpus* HARRIS? sp.

La interpretación y la asignación a *Bennettistemon* nuevas se basan en lo siguiente: (1) La impresión en Lám. III, fig. 6, muestra en el borde izquierdo una zona marginal con contorno exterior muy marcado, que corresponde a una estructura engrosada superficial. (2) En el mismo fósil se observa que las costillas aproximadamente radiales que resaltan sobre todo en el interior del órgano, continúan encima de la zona marginal e, inclusive, pueden sobresalir un poco, lo cual no es posible en *Williamsonia*. Por ende, se interpretan como pinas de esporófilas. El borde del mismo fósil orientado hacia la derecha, abajo, no tiene tal zona marginal, sino que en su lugar se notan triángulos y que, al parecer cada uno corresponde a la proyección del ‘corte’ transversal de una pina o su cicatriz de inserción en un raquis que no está expuesto. (3) Otro ejemplar de la misma especie, de dimensiones mayores, presenta un aspecto diferente (Lám. III, fig. 5). No es peciolado o provisto de un pedúnculo, como el holotipo (fig. 8-11). En cambio, a lo largo de la mitad basal del espécimen, se distingue una franja central longitudinal ancha y claramente delimitada. En cuanto a la mitad distal, se pierden los contornos del órgano y su extremo está ausente. El espécimen asemeja más bien una hoja que un cuerpo compacto. En el lado derecho del órgano se nota un contorno continuo, y distalmente su borde muestra “dientecillos” triangulares sobresalientes que representan el mismo tipo de pinas mencionadas anteriormente. También el espécimen en la fig. 6 carece de un pedúnculo pero muestra una franja longitudinal central que apenas resalta. Dichas franjas, como las mencionadas zonas marginales, pueden corresponder a las costas medias de hojas, aunque no se ha observado algún raquis típico. (4) En todos los ejemplares ilustrados, las pinas parecen estar insertas en las estructuras de envoltura, de donde se extienden hacia el interior del órgano. (5) El pequeño “cuerpo” en el interior, que resalta sobre todo en las fig. 6 y 9-10, no se ha podido interpretar con certeza, pero puede deberse a que las pinas están geniculadas. Al parecer, las esporófilas que constituyen este órgano, no estaban fusionadas y presentaban una parte abaxial semejante a una lámina, en cuyo lado adaxial, o marginalmente, estaban insertas las pinas. Se desconoce el número y la filotaxia de las esporófilas. En términos generales, y

de acuerdo con su aspecto, el órgano corresponde más a una estructura masculina compuesta que a un cono. No hay indicios de hermafroditismo.

Discusión: WATSON & ASH (2006) describieron lo que presuntamente es una “microesporófila bipinada rara ... asignable a las Cycadales” (trad. del autor), *Androcycas santuccii* que, sin embargo, apoya la presente interpretación de *Bennettistemon sonorensis*. En su construcción general, las microesporófilas de estas dos formas son iguales, siempre y cuando se acepta la interpretación antes expuesta del material de Sonora. La esporófila de la Fm. Chinle difiere de aquéllas que están agrupadas en los fósiles sonorenses, en que su base es menos ancha que la base foliar de *Bennettistemon sonorensis* (Lám. III, fig. 5; Lám. IV, fig. 2). Este último órgano, sugiere una hoja casi completa con lámina entera, cuyo contorno no se observa con claridad. En *Androcycas santuccii*, la parte basal del órgano es bipinada y la distal es pinada, sin transición entre estos patrones. Las pinas de primer orden de la porción basal y la porción distal están dobladas o geniculadas a alguna distancia de los ápices. Esta característica, en apego a las ideas de WATSON & ASH, no puede entenderse como indicio de inmadurez sino, en la opinión del presente autor, es consecuencia del acomodo de estos elementos en vida y en la madurez, que era muy semejante a lo que se dedujo arriba, con base en el material sonorensis.

WATSON & ASH señalaron que la comprobación de su interpretación es cuestionable (p. 104): (1) “... , estamos conscientes de que no hemos comprobado sin lugar a duda que esto es una parte de una esporófila masculina en vez de una megaesporófila del tipo de *Cycas* ...” (Trad. del autor). Por ende, ellos no observaron microesporangios claramente insertos en la esporófila. (2) Las esporas monosulcadas pueden pertenecer a Cycadales o Bennettitales, además de que Watson & Ash no las encontraron in situ, en los microesporangios (p. 104): “Debido a que no fue posible producir evidencia indiscutible de sacos polínicos y su contenido...”. (Trad. del autor). (3) Resta para la asignación a las Cycadales la forma de los estomas, a lo cual se refirieron los autores citados: “No se logró obtener preparaciones satisfactorias de cutículas lo

cual fue el aspecto más problemático de este estudio”. Y: ... la “posición original de estos pedazos en las esporófilas sigue siendo conjetural”. (Trad. del autor). (4) Valga añadir que la estructura de los estomas no es un carácter inequívoco para diferenciar Cycadales y Bennettitales. (5) Las Cycadales, en el sexo masculino, presentan conos.

WATSON & ASH quedaron impresionados por la semejanza de la esporófila femenina en *Cycas revoluta* y la supuestamente masculina en *Androcycas santuccii* de la cual se deriva toda su argumentación. El nombre del fósil de la Formación Chinle enfatiza, contra el espíritu del preámbulo del ICBN, la hipótesis de que se trata de un órgano masculino de Cycadales.

WATSON & ASH (p. 103) escribieron: “En ausencia de escamas de cono fósiles” previamente conocidas y “con caracteres morfológicos similares a *Androcycas* hemos indicado los rasgos más estrechamente similares que pueden encontrarse en las cícadas modernas”. (Trad. del autor). Por todo lo anterior, y en vista de que esos autores evitaron toda comparación en morfología general y anatomía, con las Bennettitales, se cuestiona la asignación de *Androcycas* a las Cycadales, y se propone que se trata de una microesporófila primitiva de Bennettitales, de la cual pueden haberse derivado, en un proceso de concrecencia progresiva, el género *Dictyotrichia*, antes descrito, y finalmente *Weltrichia*.

Cycadophyta Incertae sedis

Genus: *Cycadolepis* SAPORTA 1874

Cycadolepis auris-leporis sp. nov.

Lám. IV, fig. 4-8

Previous record:

1980 (1982). *Cycadolepis* aff. *wettsteinii* KRÄUSEL. WEBER, TREJO-CRUZ, TORRES-ROMO & GARCÍA PADILLA: fig. 11 d.

Diagnosis: Large elliptical or oblong-elliptical, sessile scale leaf, margin entire, leaf attaining far over 10 cm in length. Venation lacking midrib, made up by numerous subparallel veins, parallel close to symmetry axis, spreading up and out towards the margin; venation

density about 8-12/cm; veins (or interspaces?) marked by rows of dots; dots usually broader than long, umbilicate, umbrella or star-like in shape; up to 1 mm in maximum diameter.

Holotype: Specimen IGM-PB-1208 (Lám. IV, fig. 6). Specimen donated to the Instituto de Geología, UNAM, by Dr. George D. STANLEY, Jr., Missoula, during a field trip.

Type locality: State Highway Sonora 16, Hermosillo-Tónichi (-Chihuahua), upper limit of section Barranca 1 of POTTER et al. (1980), roadside (loc. 515 CLP-IG-UNAM, Working area 4 in WEBER, 1985, fig. 4; 28°34'08"N/109°39'35"W, Sonora, Mexico).

Type stratum and age: Santa Clara Formation, Late Triassic (Carnian, and perhaps ranging into Norian?).

Derivation of name: auris-leporis (lat.) hare-ear (oreja de liebre). In Sonora lives a species of hare with extremely long and broad ears.

Descripción: *Cycadolepis auris-leporis*, que corresponde al subgénero *Eury-Cycadolepis* SEWARD 1895, es muy variable en sus dimensiones y en el cociente longitud/anchura. El holotipo (Lám. IV, fig. 6) es el espécimen más completo, pero seguramente no es la hoja más grande. El ejemplar ilustrado en la fig. 4, por otra parte, tampoco es el más pequeño. Algunos fragmentos muy grandes sugieren que estas hojas alcanzaban quizás el doble de la longitud del holotipo. Las hojas no eran gruesas, pero algo rígidas. En general son subelípticas, sésiles, de borde entero, planas o combas, y la venación carece de una costa media. No se pueden observar las venas, pero es probable que siguieran el mismo curso que las líneas granuladas, que destacan en los especímenes y las ilustraciones, y en donde a cada vena corresponde una hilera de gránulos. Todas las venas son de una sola categoría. Como muestra la figura aumentada de otro ejemplar (Lám. IV, fig. 7), estos gránulos eran más anchos que largos, con un diámetro mayor de 1 mm, aproximadamente. Cada una de estas estructuras tiene un centro en forma de ombligo, rodeado por un borde plano oscuro, claramente delimitado,

anguloso a manera de una sombrilla o similar a una estrella. Estas estructuras pueden interpretarse como tricomas peltados, o quizás, como glándulas o nidos de esclerénquima, lo cual parece menos plausible, ya que las hileras se encontraban probablemente encima de las venas. El material consiste exclusivamente en impresiones, y en los bordes foliares revolutos no se han observado estas estructuras, lo cual impide una decisión.

Por otra parte, seguramente no se trata de esporangios. La especie fue descrita por primera vez por NEWBERRY (1876) quien la interpretó en palabras extremadamente escasas como posible *Taeniopteris* fértil. En cambio, los órganos escuamiformes del género *Cycadolepis* tienen a menudo superficies y bordes velludos, rugosos o granulados, mas nunca esporangios. Posteriormente, el espécimen de NEWBERRY fue asignado también a *Macropterygium* (*Glandulozamites*) lo cual es a todas luces improcedente (BOCK, 1969).

En el campo, *Cycadolepis auris-leporis* fue encontrada prácticamente en todos los muestreos, y con mucha frecuencia junto con la especie ubicuista *Macrotaeniopteris* sp. A, misma que no coincide con *Macrotaeniopteris magnifolia* (ROGERS) SCHIMPER. Aunque las especies ubicuistas en la flora de la Formación Santa Clara son muy pocas, se ofrece la suposición de que estas dos especies formaban parte de una sola planta íntegra. Sin embargo, las dos especies son tan frecuentes, que un razonamiento estadístico prohíbe afirmarlo.

Comparaciones: En la flora de Richmond, Virginia (EUA), *Macrotaeniopteris magnifolia* es muy frecuente (FONTAINE, 1883), pero nada similar a *Cycadolepis auris-leporis* se encuentra. En contraste, en la flora también cárnica de Lunz (Austria), donde no existe *Taeniopteris* con hoja simple, entera, como *Macrotaeniopteris*, se encuentra la forma relativamente pequeña *Cycadolepis wettsteinii* KRÄUSEL, semejante a *Cycadolepis auris-leporis*. La especie foliar más similar a *Macrotaeniopteris* sp. A de Sonora, en la flora de Lunz, es *Taeniopteris haitingeri* (GOEPPERT) STUR cuya lámina es transicional entre la forma entera y la compuesta (cf. KRÄUSEL, 1949, lám. XVI, fig. 5). *Cycadolepis harrisii* (HARRIS) HARRIS asemeja la forma sonorensis en dimensiones, pero difiere en la zona

central longitudinal engrosada y el contorno espatulado (HARRIS, 1969).

En la literatura se encuentran pocas especies subelípticas de *Cycadolepis* semejantes en dimensiones a la sonorensis. Algunas especies del Berriasiano (Wealden) de Inglaterra, sobre todo *Cycadolepis cedricii* WATSON & SINCOCK, asemejan la especie sonorensis. *C. crawleyana* tiene dimensiones similares a la especie sonorensis, pero en los demás caracteres es distinta. Como detalle interesante, muestra un patrón de superficie, un retículo según los autores citados. Esta ornamentación es moldeada por la superficie de un cono adyacente. En *Cycadolepis auris-leporis* y *C. cedricii* la granulación es una característica anatómica de la hoja misma.

OBSERVACIONES FITOGEOGRÁFICAS

En el contexto fitogeográfico, los órganos reproductivos de Bennettitales revelan relaciones adicionales entre las floras del Supergrupo Newark y las floras coetáneas de Europa Central, muy evidentes en el caso de la flora de Lunz, Austria (STUR, 1885, 1888; KRASSER, 1909, etc.). El presente artículo contiene la primera referencia de *Haitingeria* KRASSER en Norte América, mientras que ASH & LITWIN (1996) describieron dos especies de *Pramelreuthia* KRASSER en la Formación Chinle de los Estados Unidos de América. La posición taxonómica de este último género está todavía en controversia (KRASSER, 1917; KRÄUSEL, 1949; KLAUS, 1966). Las especies tipo de ambos géneros pertenecen a la flora de Lunz (KRASSER, 1917). BOCK (1969) describió del Triásico Tardío/Jurásico Temprano del Supergrupo Newark del este de los Estados Unidos una serie de órganos reproductivos de Cycadophyta, pero pocas Bennettitales. Su revisión es imposible, ya que se desconoce el paradero del material original (SPAMER, 1995). Con respecto a Lunz, se hace notar que "*Triassiflorites grandiflora*" (BOCK, 1969, fig. 442), dolorosamente asignada a "Macrotaeniopteridae, n. fam." y mal denominada por no ser una flor, se parece mucho a *Lunzia austriaca* (KRASSER, 1917, sobre todo lám. I, fig. 2). La Formación Santa Clara ofrece la flora triásica más sobresaliente de América, en cuanto a las Bennettitales.

CONCLUSIÓN

La flora de la Formación Santa Clara es sorprendentemente rica en órganos reproductivos con rasgos morfológicos peculiares. Sobre todo, la construcción de *Dictyotrichia* gen. nov. muestra una combinación llamativa de caracteres primitivos y ‘modernos’, pues la parte basal, comparable a una canasta, es una reminiscencia de esporófilas anteriormente separadas y pinadas, mientras que la pentamería del mismo órgano, comprobada sólo en *Dictyotrichia john-strongii*, parece estar derivada. La presencia de *Haitingeria* cf. *krasseri*, referida por primera vez de Norte América, corrobora la relación fitogeográfica estrecha entre las floras triásicas de América del Norte y Europa.

AGRADECIMIENTOS

Muchos amigos y conocidos ayudaron a realizar esta investigación. ¡Gracias! Para las fotografías, elaboradas siempre a cuatro manos con el autor, se debe un agradecimiento especial a Armando ALTAMIRA y Héctor HERNÁNDEZ-CAMPOS. El autor responde por sus conceptos y errores. La DGAPA (UNAM) apoyó este estudio temporalmente con el financiamiento generoso a través de los proyectos IN-205392 e IN-2211

LITERATURA CITADA

- ASH, S. R. (1968) - A new species of *Williamsonia* from the Upper Triassic Chinle Formation of New Mexico. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, 61 (384): 113-120, 2 fig. txt., 1 lám.
- ASH, S. R. (1975) - *Zamites powelli* and its distribution in the Upper Triassic of North America. *Palaeontographica Abteilung B*, 149B (5-6): 139-152.
- ASH, S. R. (1989) - A catalogue of Upper Triassic plant Megafossils of the western United States through 1988. In: S.G. LUCAS & A.P. HUNT (Eds) - *Dawn of the Age of Dinosaurs in the American Southwest*. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque: 199-222.
- ASH, S. R. & R. J. LITWIN (1996) - Two new species of the pinnate microsporophyll *Pramelreuthia* from the Upper Triassic of the Southwestern United States. *American Journal of Botany*, 83 (8): 1091-1099.
- BOCK, W. (1969) - The American Triassic Flora and Global Distribution. *Geological Center Research Series*, 3-4: 1-406.
- CARRUTHERS, W. (1870) - On fossil cycadean stems from the Secondary rocks of Britain. *Trans. Linn. Soc. London*, 26: 675-708.
- DELEVORYAS, T. (1991) - Investigations of North American cycadeoids: *Weltrichia* and *Williamsonia* from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 78(2): 177-182.
- DELEVORYAS, T. & R. E. GOULD (1973) - Investigations of North American cycadeoids: Williamsonian cones from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology*, 15: 17-42.
- FEISTMANTEL, O. (1877) - Jurassic (Liassic) flora of the Rajmahal Group in the Rajmahal Hills. *Palaeontologia Indica, Ser. II*, 2.
- FONTAINE, W. M. (1883) - Contributions to the knowledge of the Older Mesozoic flora of Virginia. *United States Geological Survey Monographs*, 6: 1-144.
- FONTAINE, W. M. & F. H. KNOWLTON (1890) - Notes on Triassic plants from New Mexico. *Proceed. U.S. Nat. Mus.*, 13: 281-285, lám. 22-26.
- HARRIS, T. M. (1932) - The fossil Flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 3. Caytoniales and Bennettitales. *Meddelelser om Grønland. Kopenhagen*, 85 (5): 1-133.
- HARRIS, T. M. (1969) - *The Yorkshire Jurassic Flora. III, Bennettitales*. British Museum (Natural History), London: 1-186, 7 pl.
- KLAUS, W. (1966) - Zwei Pflanzenreste der alpinen Trias mit ihren Sporen (*Lueckisporites* und *Decussatisporites*). *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, Wien*, 1966 (1/2): 172-177.
- KRASSER, F. (1909) - Die Diagnosen der von Dionysius STUR in der Lunzer Flora als Marattiaceen betrachteten Farne. *Sitzungs-Berichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaft, Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 118: 13-43.
- KRASSER, F. (1917) - Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten: Mikrosporophylle und männliche Zapfen. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft, Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 94: 489-566, 4 lám.
- KRASSER, F. (1919) - Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer Schichten: Makrosporophylle. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft, Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 97: 1-32 (mit Jahr 1921 bei ANDREWS, 1970).

- KRÄUSEL, R. (1949) - Koniferen und andere Gymnospermen aus der Trias von Lunz in Nieder-Österreich. *Palaeontographica, Abteilung B*, 89B: 35-82.
- KRÄUSEL, R. & F. SCHAARSCHMIDT (1966) - Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel. VI. Pterophyllen und Traeniopteriden. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 84: 3-64.
- NEWBERRY, J. S. (1876) - Descriptions of fossils. In: J. N. MACCOMB (1859). *Report of the exploring expedition from Santa Fe, New Mexico, to the junction of the Grand and Green Rivers*. Washington, D.C.: 137-148.
- PERSON, C. P. & T. DELEVORYAS (1982) - The Middle Jurassic flora of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica, Abt. B*, 180B: 82-119.
- SAPORTA, G. DE (1886-1891) - *Paléontologie française ou description des fossiles de la France (2. Végétaux). Plantes Jurassiques, IV*: 1-548. Paris (1891: pp. 355-548).
- SEWARD, A. C. (1895) - The Wealden flora. II. Gymnospermae. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of Geology, British Museum (Natural History), 2 xii, 259 p., 20 lám.
- SPAMER, E. E. (1995) - The Surviving Component of the Wilhelm Bock Collection of Fossils (Invertebrates, Vertebrates and Plants) Held at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. *Notulae Naturae. Philadelphia*, 473: 1-16.
- STEVENSON, J. J. (1893) - John Strong NEWBERRY. *American Geologist*, 12: 1-15.
- STEWART, J. H. & J. ROLDÁN-QUINTANA (1991) - Upper Triassic Barranca Group Nonmarine and shallow-marine rift-basin deposits of Northwestern Mexico. *Geological Society of America, Special Paper* 254: 19-36.
- STUR, D. (1885) - Die obertriadisache Flora de Lunzer-Schichten und des bituminösen Schiefers von Raibl: *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften Wien, Sitzungsberichte*, 91, T. 1: 93-103.
- STUR, D. (1888) - Die Lunzer (Lettenkohlen-) Flora in den "older Mesozoic beds of the Coal-Field of Eastern Virginia". *Verhandlungen der Kaiserlichen und Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, 1888 (10): 203-217.
- WATSON, J. & S.R. ASH (2006) - A rare bipinnate microsporophyll attributable to the Cycadales, from the Late Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona, in *A Century of Research at Petrified Forest National Park: Geology and Paleontology*. Museum of Northern Arizona Bulletin, 62: 95-105.
- WATSON, J. & C. A. SINCOCK (1992) - *Bennettitales of the English Wealden*. Monograph of the Palaeontographical Society, London: 1-228.
- WEBER, R. (1985) - Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México). Estado actual de las investigaciones. In: R. WEBER (Ed.). *IIIer Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología Memoria, México*: 107-124.
- WEBER, R., R. TREJO-CRUZ, A. TORRES-ROMO & A. GARCÍA-PADILLA (1980 [1982]) - Hipótesis de trabajo acerca de la paleoecología de comunidades de la Tafoflora Santa Clara del Triásico Tardío de Sonora. In: R. WEBER (Ed.). *IIIer Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología Memoria, México*: 138-154.
- WEBER, R., ZAMBRANO-GARCÍA, Á. & AMOZURRUTIA-SILVA, F. [1980(1982)]: Nuevas contribuciones al conocimiento de la Tafoflora de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío) de Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 4 (2): 125-137.
- WEBER, R. & G. ZAMUDIO-VARELA (1995) - *Laurozamites*, a new genus and new species of bennettitalean leaves from the Late of North America. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12 (1): 68-93.
- WIELAND, G. R. (1914, 1916) - La flora liásica de la Mixteca Alta. *Secretaría de Fomento, Instituto de Geología, Boletín*, 31. Texto (1914): 165 p. Atlas (1916): 24 p, 50 lám. (I-L).
- ZAMBRANO-GARCÍA, Á. & R. WEBER (1985) - Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la tafoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). In: R. WEBER (Ed.). *IIIer Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología Memoria, México*: 153-163.
- ZEILLER, R. (1902-1903) - *Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin*. Ministère des Travaux Publics, Études sur les gîtes minéraux de la France. Colonies Françaises. Imprimerie Nationale, Paris. Atlas (1902). 56 lám. Texto (1903): 320 S., Índices.

APÉNDICE:

LÁMINAS I-V

Lámina I

- Fig. 1-4: *Williamsonia newberryi* sp. nov.
- Fig. 1, 2: Holotipo; espécimen mejor preservado del material; nótese la hoja de *Laurozamites fragilis* (NEWBERRY) WEBER & ZAMUDIO-VARELA, arriba a mano derecha en la fig. 2. Los puntos negros en tres brácteas son rastros de preparación. (IGM-PB-509a; punto de muestreo 1001; xilol; fig. 1: x 2; fig. 2: x 1).
- Fig. 3, 4: Ejemplar mal preservado, parte y contraparte. (IGM-PB-1191/1192; punto de muestreo 1001 CLP-IGM-UNAM; x 1).
- Fig. 5: *Williamsonia*, sp. A (IGM-PB-1194; La Barranca, Sección 2, punto de muestreo 523A; x 1).
- Fig. 6: ¿*Williamsonia opilionoides?* sp. nov.? Los puntos más o menos circulares arriba, hacia la derecha, son trazas de preparación (IGM-PB-1194; punto de muestreo 537A CLP-IGM-UNAM; x 2).
- Fig. 7-8: ¿*Williamsonia? opilionoides* sp. nov. Nótese las porciones ápicas muy largas de las brácteas y las ¿estructuras masculinas? arriba y debajo de la *Williamsonia*. También Lám. IV, fig. 1 (IGM-PB-1195/1196, Pozo CRM San Enrique 71, Punto de muestreo 517 CLP-IG-UNAM; x 1).
- Fig. 9: *Dictyotrichia major* gen. et sp. nov. (x 1); véase también Lám. II, fig 3, 4, Lám. IV, fig. 4 (IGM-PB-1197; La Barranca, Sección 2, punto de muestreo 523 CLP-IG-UNAM).
- Fig. 10: *Dictyotrichia john-strongii* gen. et sp. nov. (IGM-PB-507a; x 1; Río El Tule, Fundpunkt 507A CLP-IG-UNAM; véase también Lám. II, fig. 1, 5 Lám. IV, fig. 5).

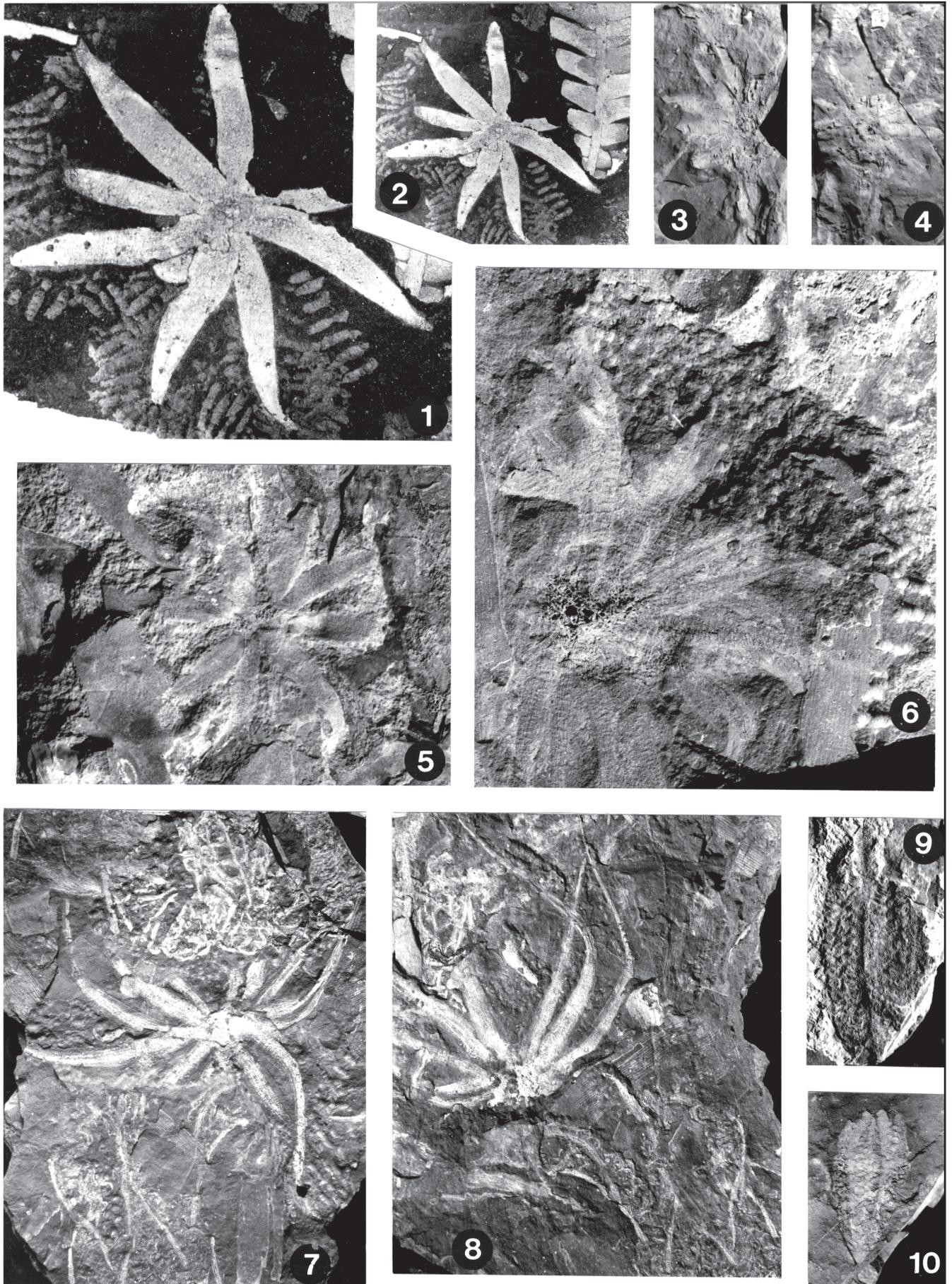


Lámina II

- Fig. 1-10: *Dictyotrichia john-strongii* gen. et sp. nov.
- Fig. 1, 5: Parte y contraparte del espécimen 2; nótese sobre todo los dientes de la parte distal del órgano; cf. texto (IGM-PB-507a, b; fig. 1; xilol: x 2; fig. 5: luz rasante, x 3; también la Lám. I, fig. 10: x 1. Sitio de muestreo: véase el pie de aquella figura).
- Fig. 2: Especimen 1; arriba a la izquierda, en orientación diagonal, un pecíolo y raquis de una hoja mal preservada de *Laurozamites fragilis* (NEWBERRY) WEBER & ZAMUDIO-VARELA (IGM-PB-508a, b; camino de terracería Rancho La Cuesta - Buenavista, punto de muestreo 1001A CLP-IGM-UNAM; x 1).
- Fig. 3-4: Par estereoscópico del espécimen, contraparte de la fig. 2; cf. texto (x 2).
- Fig. 6: Especimen 3; cf. texto; también en la Lám. III, fig. 1, 2 (x 2) (IGM-PB-1198; La Barranca, Sección 1, Sitio de muestreo 515 CLP-IGM-UNAM; x 2).
- Fig. 7-10: Pares estereoscópicos de parte y contraparte del espécimen 4, mismo que muestra con claridad algunos detalles de los sinangios (cf. texto). Las manchas claras en los bordes izquierdo y derecho de la imagen son trazas de preparación (IGM-PB-1200/1201; cerca del camino de terracería del Río El Tule al Arroyo Chamina, punto de muestreo 509; x 2).



Lámina III

- Fig. 1, 2: *Dictyotrichia john-strongii* gen. et sp. nov., par estereoscópico (x 2; núm. de espécimen y localidad véase bajo Lám. II, fig. 6).
- Fig. 3, 4: *Dictyotrichia major* gen. et sp. nov., par estereoscópico (núm. y localidad véase bajo Lám. I, fig. 9; x 2).
- Fig. 5-11: *Bennettistemon sonorensis* sp. nov.
- Fig. 5: Especimen grande con franja central ancha de la esporófila; hacia el ápice la esporófila de aspecto foliar está muy dañada y sólo abajo a la izquierda se notan las pinas portadoras de los sinangios. Véase también Lám. IV, fig. 2 (IGM-PB-1202; carretera local a San Javier, Sección 3, punto de muestreo 532A CLP-IGM-UNAM; x 1).
- Fig. 6: Especimen de dimensiones intermedias. Nótese sobre todo las “costillas”. Las franjas claras en la base y el ápice del órgano, que se parecen a tales costillas, son trazas de preparación. Véase también Lám. IV, fig. 3 (IGM-PB-1203; punto de muestreo s. fig. 5; x 1).
- Fig. 7: Especimen pequeño, holotipo, aunque mal preservado (IGM-PB-1204; punto de muestreo véase fig. 5; x 1).
- Fig. 8-11: Mismo espécimen (holotipo; cerca del camino de terracería Rancho La Cuesta - Buenavista, punto de muestreo Cerrito o 548 CLP-IGM-UNAM; x 1).
- Fig. 9-10: Par estereoscópico del espécimen. Obsérvese abajo a la derecha el aspecto pinado que de ninguna manera corresponde a la construcción de un cono de *Williamsonia* (x 2).
- Fig. 11: La hoja de *Laurozamites* arriba a la derecha no pertenece a este fósil, sino a otro que al tomar fotografía bajo xilol se utilizó para lograr la orientación horizontal del espécimen retratado. La imagen muestra dos diferentes sistemas de fisuras en la superficie de la impresión, que está cubierta por minerales secundarios.

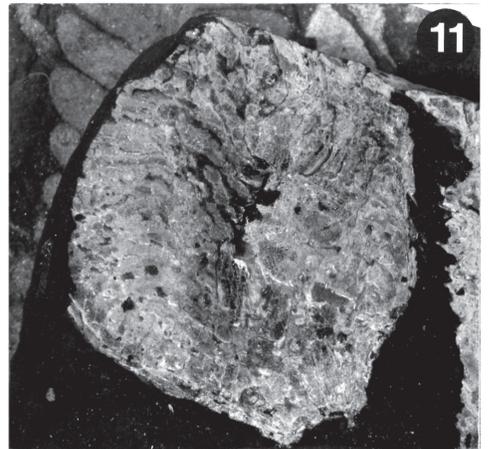
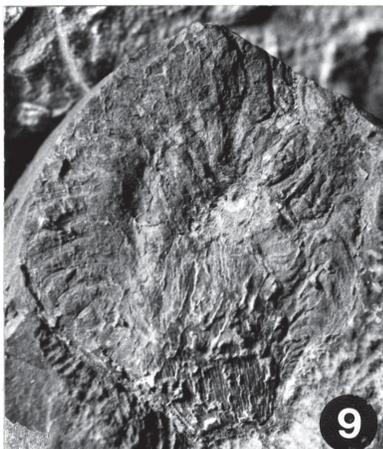
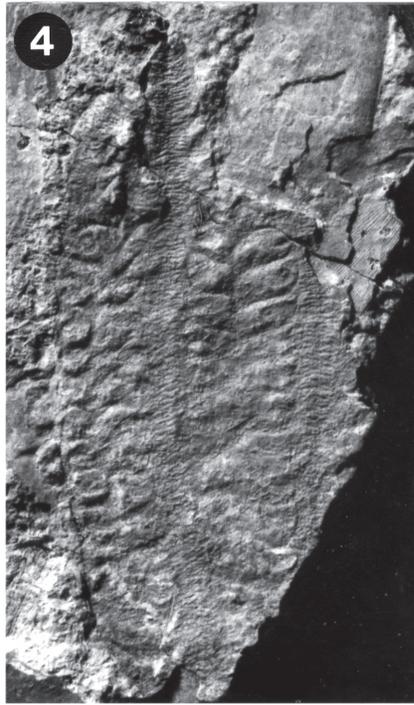


Lámina IV

- Fig. 1: *¿Williamsonia? opilionoides* sp. nov. Mismo espécimen que Lám. I, fig. 7, 8. Detalle de las estructuras ¿masculinas? (x 2).
- Fig. 2, 3: *Bennettistemon sonorensis* sp. nov.
- Fig. 2: Mismo espécimen que Lám. III, fig. 5 (x 2).
- Fig. 3: Mismo espécimen que Lám. III, fig. 6 (x 3).
- Fig. 4: *Dictyotrichia major* gen. et sp. nov. Mismo espécimen que Lám. I, fig. 9 y Lám. III, fig. 3, 4 (x 2).
- Fig. 5: *Dictyotrichia john-strongii* gen. et sp. nov. Mismo espécimen que Lám. I, fig. 10, Lám. II, fig. 1, 5 (x 2).

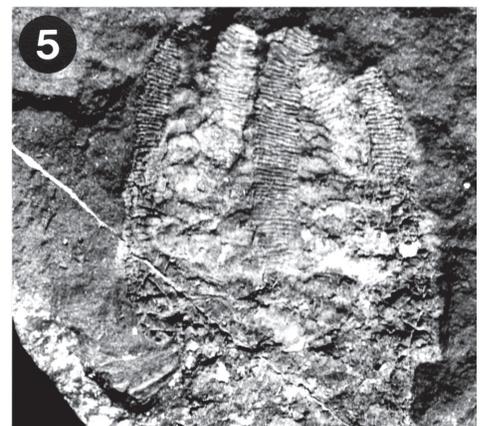


Lámina V

- Fig. 1-3: *Haitingeria cf. krasseri* sp. nov. (Especimen IGM-PB-1205; La Barranca, Sección 2, punto de muestreo 522 CLP-IGM-UNAM; fig. 1 y 2: Par estereoscópico; x 1, fig. 3: x 2).
- Fig. 4-8: *Cycadolepis auris-leporis* sp. nov.
- Fig. 4, 5: Hoja relativamente pequeña, de 3.5 cm de largo (IGM-PB-1206; fig 4: x 1; fig. 5: x 2).
- Fig. 6-8: Hojas grandes, casi completas (La Barranca, Sección 1, sitio de muestreo 515 CLP-IGM-UNAM).
- Fig. 6: Hoja de unos 10 cm de longitud (IGM-PB-1208; x 1).
- Fig. 7, 8: Hoja de unos 12 cm de largo. Sobre todo en la fig. 7 (x 2) se observa claramente la superficie foliar granulada (IGM-PB-1207).

