

ISSN 0185-5530

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

DIRECTOR: *DR. GUSTAVO TOLSON JONES*

BOLETÍN 115

PLANTAS TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE MÉXICO

Editado por

REINHARD WEBER



MÉXICO, D.F.

2008

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

RECTOR

Dr. José Narro Robles

SECRETARIO GENERAL

Dr. Sergio M. Alcocer Martínez de Castro

SECRETARIO ADMINISTRATIVO

Mtro. Juan José Pérez Castañeda

SECRETARIA DE DESARROLLO INSTITUCIONAL

Dra. Rosaura Ruiz Gutiérrez

SECRETARIO DE SERVICIOS A LA COMUNIDAD

M.C. Ramiro Jesús Sandoval

ABOGADO GENERAL

Luis Raúl González Pérez

COORDINADOR DE LA INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA

Dr. Carlos Arámburu de la Hoz

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
Ciudad Universitaria
Delegación Coyoacán
04510 D.F.

DIRECTOR

Dr. Gustavo Tolson Jones

EDITORES

Dr. Mariano Elías Herrera

Dra. Socorro Lozano García

Dr. Sergey Sedov

EDITORA TÉCNICA

Magdalena Alcayde

DISTRIBUIDOR

Oficina de Publicaciones del Instituto de Geología

El procesamiento editorial se realizó en la Unidad Académica de Apoyo Editorial del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México por *Magdalena Alcayde, Esteban Monroy-Soto, Ruth Moreno-Chávez y Gabriela Pantoja-Irys.*

Los interesados en adquirir las publicaciones del Instituto de Geología de la UNAM podrán dirigirse a:
(*The publications of the Instituto de Geología, UNAM, can be acquired in:*)

Oficina de Publicaciones del Instituto de Geología de la UNAM
Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria
Delegación Coyoacán, 04510 D.F.
México
Tels.: (55)56224272 y 56224297
Fax: (55)56224318
Dirección electrónica: (*e-mail address*): publigl@geologia.unam.mx

La obra presente, Boletín 115 del Instituto de Geología de la UNAM, fue editada en la Unidad Académica de Apoyo Editorial y fue impresa en los talleres del Grupo A y R, con domicilio en Calzada de las Águilas 1030-1, Col. Las Águilas, Del. Álvaro Obregón, C.P. 01710, D.F., terminándose en el mes de abril de 2008. El tiraje fue de 500 ejemplares. El papel utilizado es couché Munken Polar mate de 115 g/m² en los interiores y brillante de 300 g/m² en los forros.

PLANTAS TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE MÉXICO

Editado por *Reinhard Weber*

CONTENIDO

PREFACIO <i>REINHARD WEBER</i>	VI
HOMOMORFISMO EN EQUISETACEAE DEL TRIÁSICO: <i>ASINSETUM</i> GEN. NOV., <i>EQUISETITES AEQUECALIGINOSUS</i> WEBER Y CONOS ASOCIADOS DE SONORA, MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	1
<i>PHLEBOPTERIS</i> (MATONIACEAE) EN EL TRIÁSICO Y JURÁSICO DE MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	85
<i>DICTYOTRICHIA</i> GEN. NOV., <i>HAIINGERIA</i> KRASSER, Y OTROS ÓRGANOS REPRODUCTIVOS O APENDICULARES DE CICADOFITAS, TRIÁSICO TARDÍO, SONORA, MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	117

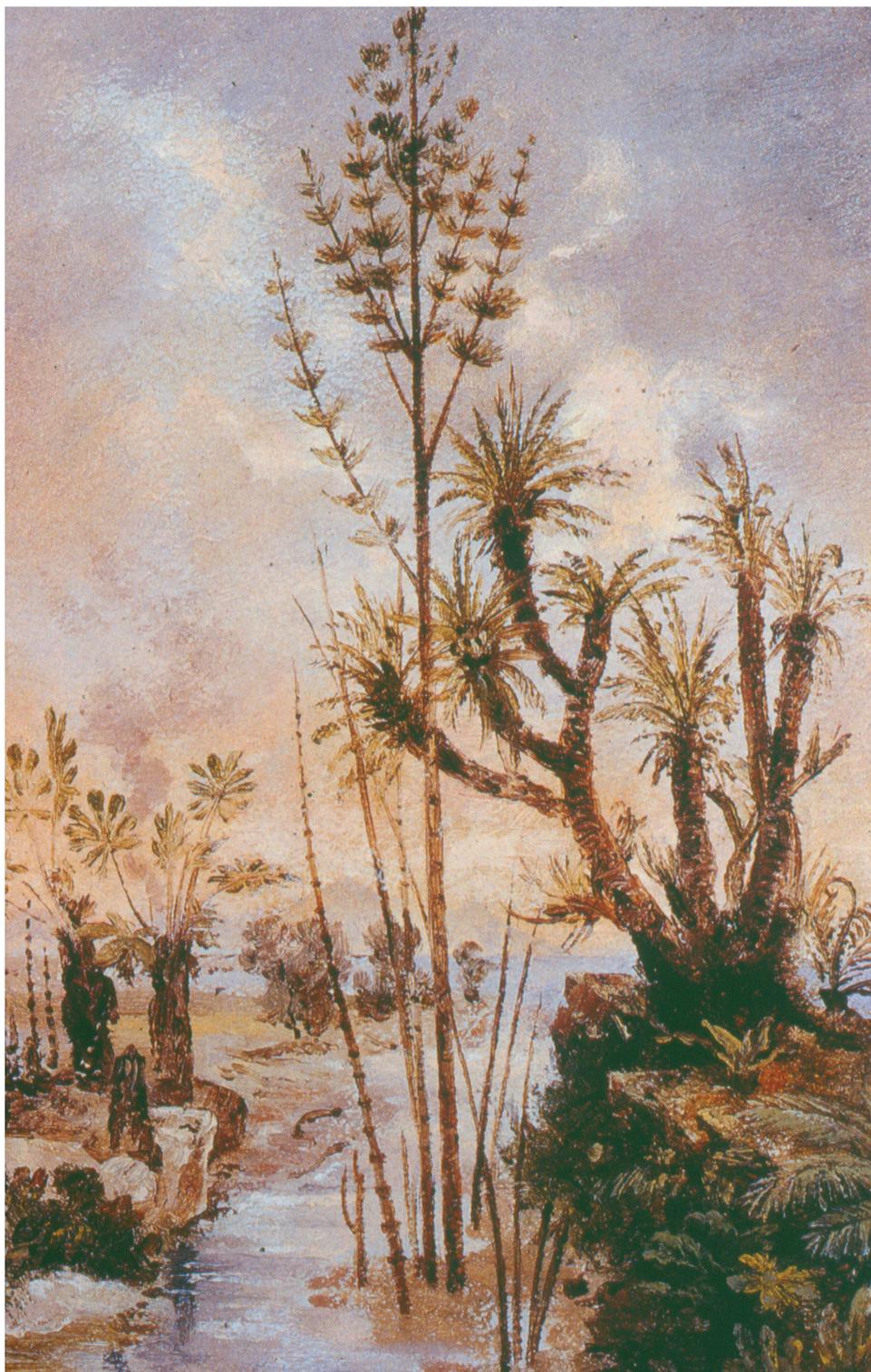
ISSN 0185-5530



BOLETÍN 115

PLANTAS TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE MÉXICO

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM (2008)



Pintura al óleo de José María Velasco (1840-1912) en el Museo Nacional de Arte de la Ciudad de México, esbozo de la versión definitiva en el Museo de Geología, UNAM, México, DF. En ella, se aprecia la concepción naturalista particular de la época. En el Triásico de Sonora hay hojas muy similares a aquéllas de los árboles del lado izquierdo del cuadro. Ambas se parecen a su vez a un fósil del Triásico de Raibl, Austria, que el autor observó hace medio siglo en el Museo de Historia Natural de Viena. Se ataron cabos: Este fósil, identificado en el siglo XIX por Dionys Stur, sirvió como modelo para el cuadro de Velasco en forma indirecta: Algunos de los cuadros de Velasco en el Museo de Geología de México fueron inspirados por tarjetas postales de fines del siglo XIX, y que reproducen cuadros pintados por Hoffmann, mismos que se encuentran en el Museo de Viena. Lo anterior fue verificado por el autor por medio de correspondencia con y una visita al Museo de Viena. RW

ISSN 0185-5530

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

DIRECTOR: *DR. GUSTAVO TOLSON JONES*

BOLETÍN 115

PLANTAS TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE MÉXICO

Editado por

*REINHARD WEBER**

**Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología*

Dirección electrónica: weber@servidor.unam.mx



MÉXICO, D.F.

2008

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

DR©2008 Universidad Nacional Autónoma de México
Av. Universidad 3000, Colonia Copilco Universidad
Delegación Coyoacán, 04510 D. F., México
ISSN 0185-5530
Impreso y hecho en México

PLANTAS TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE MÉXICO

Editado por *Reinhard Weber*

CONTENIDO

PREFACIO <i>REINHARD WEBER</i>	VI
HOMOMORFISMO EN EQUISETACEAE DEL TRIÁSICO: <i>ASINSETUM</i> GEN. NOV., <i>EQUISETITES AEQUECALIGINOSUS</i> WEBER Y CONOS ASOCIADOS DE SONORA, MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	1
<i>PHLEBOPTERIS</i> (MATONIACEAE) EN EL TRIÁSICO Y JURÁSICO DE MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	85
<i>DICTYOTRICHIA</i> GEN. NOV., <i>HAITINGERIA</i> KRASSER, Y OTROS ÓRGANOS REPRODUCTIVOS O APENDICULARES DE CICADOFITAS, TRIÁSICO TARDÍO, SONORA, MÉXICO <i>REINHARD WEBER</i>	117

PREFACIO

En el Estado de Sonora, México noroccidental, existen conjuntos fósiles de plantas y microorganismos autótrofos, con la máxima diversidad en todo el país, cuya edad varía entre precámbrica tardía y terciaria. Los yacimientos con estos organismos, en su mayoría, son únicos para el país, ya sea por su edad o por el tipo y estado de preservación de los fósiles. La flora triásica a la cual pertenecen las plantas descritas en los siguientes artículos, ocupa una posición muy importante, no sólo por ser uno de los conjuntos paleobotánicos más ricos en especies del Triásico de América, sino también por su gran número de géneros y especies desconocidos hasta años recién pasados, y por las relaciones fitogeográficas peculiares de algunos de ellos.

Del número total estimado de especies se ha publicado aproximadamente un 40 %, es decir, la minoría. Sin embargo, éstas, con pocas excepciones, se han revisado y reestudiado a fondo, dentro de las limitaciones que impone la preservación sin cutículas, y en su mayoría se reconocieron como previamente desconocidas, ya sea de Sonora, de América del Norte, de América o del mundo entero. Los cambios en la asignación de muchas especies conocidas con anterioridad se deben a que casi todos los estudios antiguos sobre la flora triásica de Sonora estaban basados en materiales y documentación insuficientes. La mayoría de las que hoy quedan sin publicar, están representadas por pocos y con frecuencia tan pobres especímenes, que su descripción en un contexto taxonómico no es razonable, aunque sean evidentemente diferentes entre sí y distintas de otras especies ya mejor conocidas. Con ello, automáticamente quedan excluidas de las consideraciones fitogeográficas, bioestratigráficas o evolutivas.

La paleobotánica, como las demás disciplinas de las ciencias, no sólo se ocupa de objetos y procesos concretos, propios de la naturaleza sino, sustancialmente, se dedica a la construcción y revisión permanentes de un mundo abstracto. Fuera de éste y sus estructuras conceptuales, que significan los objetos de la naturaleza, no existe la ciencia. Uno de los artículos siguientes considera expresamente este punto. Además, nuestro trabajo implica el estudio y análisis de las publicaciones pertinentes con procedimientos muchas veces filológicos y el investigador debe entender su ciencia como componente de un flujo de expresión cultural, que es una historia aparte, y que moldea hoy como impregnaba en el pasado a cada espíritu y cada publicación. No se trata simplemente de un enfrentamiento de los investigadores armados con equipos técnicos versus las plantas fósiles, sino de un trabajo multifacético gratificante, atado a contextos naturales como integrando contextos culturales. Obviar lo anterior llega fácilmente a ser sinónimo de olvidarlo.

No todo lo que se ha ofrecido como conocimiento paleobotánico tiene este carácter. La información científica válida y duradera, pretende ajustarse a la realidad como los guantes a las manos; pero ésta se encuentra en una literatura cada vez más exuberante, junto con una escritura oportunista y efímera voluminosa. En esta categoría, abundan los trabajos preliminares, hechos aprisa, o con tolerancia tácita frente a márgenes de error amplios.

Los errores, involuntarios, y las falsedades son estorbosos, a veces difíciles de detectar y más difícilmente erradicados. En los artículos siguientes, se ha puesto particular atención a este aspecto. No obstante, aun cuando el investigador logra o cree que sus conceptos son correctos y coherentes, mucha literatura pasa a ser obsoleta con el tiempo porque los contextos, los materiales, los instrumentos o las exigencias en cuanto al rigor del ajuste a la realidad cambian con el tiempo. La agudeza colectiva de discernimiento y crítica de los investigadores, aunada a su capacidad e inclusive astucia innovadoras, son el principal motor en el avance de la ciencia, y las técnicas y equipo de laboratorio tan solo ofrecen apoyos más o menos poderosos, e impotentes en el caso de la presente investigación. En este proyecto, no ha sido posible aplicar técnicas ni siquiera simples rutinarias, más allá de la preparación y la fotografía.

Los fósiles necesarios o deseados para enfocar algún problema geológico o biológico abierto, en muchos casos no están al alcance. En el campo rara vez se encuentra el fósil que se buscaba sino, de manera azarosa, se recolectan otros, acaso más importantes de los que se pretendía hallar. Este sesgo no se supera ni con técnica ni con tecnología. No obstante, el esfuerzo que exige el trabajo de campo queda remunerado por una visión de los fósiles en su contexto natural, que son la roca y las formaciones geológicas.

El proyecto general que culmina aquí, se basa en casi un medio año de trabajo de campo, apoyado económicamente por el Instituto de Geología, como proyecto interno, por la Facultad de Ciencias de la misma universidad en apoyo de un curso de Biología de Campo, luego muy generosamente por la dependencia federal desaparecida, Uranio Mexicano, por la Dirección de Minas, Geología y Energéticos estatal de Sonora, y en algunas etapas posteriores por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional (DGAPA). Comenzó con un “grupo” de una persona, llegó a la mano de obra máxima en 1979, con unos 15 estudiantes de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, y posteriormente, trabajaron grupos de entre dos y siete recolectores. Además, tanto la mencionada Dirección de Minas, Geología y Energéticos como la Comisión Federal de Electricidad, apoyaron el proyecto, proporcionando acompañantes y vehículos. En los años dos mil, ya no se realizaron campañas, ya que, como dijo Thomas Maxwell Harris en uno de sus libros sobre la flora jurásica de Yorkshire: “No están agotados los yacimientos, sino más bien el investigador”. Inagotable, sin embargo, ha sido la paciencia con la cual las autoridades cambiantes del Instituto de Geología observaron el desarrollo del proyecto. Finalmente, el Dr. Gustavo Tolson Jones, actual director de este instituto, dio luz verde para que las investigaciones del autor se publicaran por el mismo instituto. A él, a la Dra. Socorro Lozano García, editora de las publicaciones paleontológicas del Instituto de Geología, y a la editora técnica del mismo instituto, Magdalena Alcayde, se dan las gracias más sinceras por su apoyo y trabajo.

Reinhard Weber
Abril, 2008

**HOMOMORPHISM IN TRIASSIC EQUISETACEAE: *Asinisetum* GEN. NOV.,
equisetites aequicaliginosus WEBER AND ACCOMPANYING
CONES FROM SONORA, MEXICO**

REINHARD WEBER

ABSTRACT

Asinisetum and *Equisetites* cf. *arenaceus* (Santa Clara Formation, Late Triassic, Carnian and, perhaps, Norian, Sonora, Mexico) are revealed as morphological doubles of other taxa, when linkage with the associated cones is considered. The leafy shoots of *Asinisetum* resemble some Permian Tchernoviaceae, i.e. *Phyllothea* or closely related genera from Russia, but the cones suggest equisetaceous relationships. The axes were found at six localities in close association with cones not formally named, and the cones occur only together with the axes. *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, sp., is more rare and associated with *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK. The reconstructed plant based on these auxiliary morphotaxa is *Equisetites aequicaliginosus* WEBER. Regarding this reconstruction, the methodical background of proving and naming in paleobotany is discussed in detail. Morphological concepts and evolutionary understanding derived by GRAUVOGEL-STAMM & ASH from their description of *Equicalastrobus* are reviewed.

Following to a variation analysis carried out in 202 shoot fragments, *Asinisetum* includes three micro-species, *A. formosum*, *A. breviarticulatum* and *A. dissimile*. Two vegetative fragments of *Equisetites*, *E.* sp. 1 and sp. 2, differ from *Equisetites aequicaliginosus*.

Key words: Fossil, Equisetaceae, new genus, *Asinisetum*, *Equisetites*, fertile, reconstruction, biometry, Triassic, Carnian, Mexico.

**HOMOMORPHIE BEI TRIASSISCHEN EQUISETACEAE: *Asinisetum* GEN. NOV.,
Equisetites aequicaliginosus WEBER UND ZUGEHÖRIGE
SPORANGIENSTÄNDE AUS SONORA, MEXIKO**

REINHARD WEBER

ZUSAMMENFASSUNG

Asinisetum gen. nov. und *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK (Equisetaceae, Formation Santa Clara, Spättrias, Karn und vielleicht Nor, Sonora, Mexiko) sind als paläobotanische Doppelgänger anderer Taxa zu erkennen, wenn ihre Zusammengehörigkeit mit begleitenden Sporangienähren (Zapfen) in Betracht gezogen wird. *Asinisetum* ähnelt Arten von *Phyllothea* oder anderer Gattungen der Tchernoviaceae des russischen Perms, aber die Zapfen deuten auf Zugehörigkeit zu den Equisetaceae. Diese nicht eigens benannten Zapfen sind an sechs Fundstellen mit *Asinisetum*-Achsen eng vergesellschaftet, und kommen nirgends ohne solche Achsen vor. Der andere Zapfen, *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH, sp., ist selten und mit dem ebenso seltenen *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK vergesellschaftet. Die von diesen Behelfs- oder Morphotaxa ausgehend rekonstruierte Gesamtpflanze wird *Equisetites aequicaliginosus* WEBER genannt. Im Hinblick auf diese Rekonstruktion werden die Methoden der Beweisführung und Benennung in der Paläobotanik besprochen. Die von GRAUVOGEL-STAMM & ASH an die Beschreibung von *Equicalastrobus* geknüpften morphologischen und evolutiven Vorstellungen werden unter die Lupe genommen.

Nach einer variationsstatistischen Analyse von 202 zufriedenstellend erhaltenen Achsenstücken hat *Asinisetum* drei Kleinarten, *A. formosum*, *A. breviarticulatum* und *A. dissimile*. Zwei vegetative Fragmente von *Equisetites*, *E.* sp. 1 und sp. 2, sind möglicherweise von *Equisetites aequicaliginosus* verschieden.

Schlüsselworte: Fossil, Equisetaceae, neue Gattung, *Asinisetum*, *Equisetites*, fertil, Biometrie, Rekonstruktion, Trias, Karn, Mexiko.

INTRODUCCIÓN

Los morfotaxa paleobotánicos son grupos de componentes de plantas, semejantes fenéticamente, es decir en forma y función, y que se describen sin la pretensión de enfocar el parentesco filético de los organismos completos. Mientras que se desconozcan las plantas íntegras, el homomorfismo de órganos en linajes filéticos distintos permanece oculto. La tendencia científica de erradicar imprecisiones biológicas, implícitas y toleradas en la parataxonomía, junto con la otra, psicológica, de percibir los objetos completos en vez de sus partes o sus aspectos aislados, conducen a imaginarse plantas íntegras, donde no se ven, aunque sea de manera intuitiva.

En paleobotánica abundan ejemplos de homomorfismo de órganos homólogos en taxa que difieren en otros. El autor encontró *Podozamites* (BRONGNIART) C.F.W. BRAUN en el Jurásico Temprano de Franconia, Alemania, asociado con *Swedenborgia* NATHORST (WEBER, 1968), y otros autores lo hallaron junto con *Cycadocarpidium* NATHORST (p. ej. STANISLAVSKII, 1976). *Tranquilia whitneyi* (NEWBERRY) HERBST, del Triásico de Sonora, tiene hojas estériles preservadas como impresiones que apenas si difieren de "*Thinnfeldia* ETTINGSHAUSEN"; pero los especímenes fértiles revelan que es un helecho (WEBER, 2000). El conjunto de tales observaciones llevó a una quasi-prohibición de las reconstrucciones basadas en evidencias circunstanciales, y resulta más difícil documentar nuevos casos de homomorfismo.

Consciente del estado fragmentario de los fósiles descritos aquí, de la Formación Santa Clara del Triásico Tardío de México, y en busca de reconstrucciones, el autor propone y defiende la integridad biológica de *Asinisetum* gen. nov. (Lám. I-V) y de *Equisetites aequicaliginosus* WEBER (Lám. VI-XI; WEBER, 2005). *Asinisetum* y *Equisetites* vegetativos se observaron siempre por separado, en diferentes yacimientos de la Formación Santa Clara, excepto un caso dudoso. Cada uno de estos géneros está recurrente y exclusivamente asociado con uno de dos diferentes tipos de conos equisetáceos que, a su vez, nunca se encontraron juntos, y tampoco sin acompañar los restos vegetativos correspondientes, también muy diferentes. A través

de límites de géneros y familias, no hay diferencia diagnóstica en lo vegetativo entre *Asinisetum* y ciertas especies de *Phyllothea* u otros géneros de las Tchernoviaceae pérmicas. El *Equisetites* sonorensis es indistinto de *Equisetites arenaceus*, en lo vegetativo. En ambos casos, hay argumentos plausibles que favorecen las reconstrucciones.

'Reconstrucción' se define implícitamente con los ejemplos de *Schizoneura-Echinostachys paradoxa* (SCHIMPER & MOUGEOT) GRAUVOGEL-STAMM, del Triásico Temprano de Francia y *Equisetites arenaceus* (JAEGER) SCHENK.

GRAUVOGEL-STAMM (1978) dibujó un fósil con tallos y conos en conexión orgánica, es decir, no reconstruyó, pero corrigió así una reconstrucción anterior, propuesta con base en la literatura (MÄGDEFRAU, 1942; véase también STEWART & ROTHWELL, 1993). A pesar de la equivocación y del uso de órganos sin conexión, MÄGDEFRAU había dibujado el resultado de una reconstrucción. La historia de la reconstrucción exitosa de *Equisetites arenaceus* ha sido más importante para este proyecto. JAEGER (1827) lo describió del Triásico Tardío de Alemania como "*Calamites arenaceus*", con dos sub-unidades, "*Calamites arenaceus major*" (tallos principales) y "*minor*" (sobre todo ramas). Hasta el siglo XX, los tallos parecían anisomórficos. Más de cien años después de JAEGER (1827), FRENTZEN (1934) vio partes vegetativas junto con conos, y agregó a la reconstrucción un tipo de ramas fértiles, delgadas. Así, implícitamente, mostró que la planta era heteromórfica. KELBER (1990, 1992; en KELBER & HANSCH, 1995) perfeccionó esta reconstrucción aportando caracteres de las hojas, las ramas fértiles, los conos y la manera de su inserción, sin dibujar la planta entera (KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1998).

La reconstrucción de *Equisetites aequicaliginosus* propuesta aquí y la descripción de *Asinisetum* tienen importancia paleobiológica, ya que en pocas Equisetaceae mesozoicas se ha logrado reensamblar los órganos de las plantas íntegras. Depauperadas en diversidad, éstas se investigan en condiciones desfavorables, pues predominan impresiones, moldes o réplicas que rara vez muestran caracteres anatómicos (cf. RICOUR, 1968). La preservación con estructura es aún más escasa (cf. ARTABE & ZAMUNER, 1986; WATSON

& BATTEN, 1990; KELBER, 1990; OSBORN, PHIPPS, TAYLOR & TAYLOR, 2000).

Análisis y sinopsis en lo conceptual, así como los fósiles y la literatura que son los objetos de estudio, tienen el mismo peso en esta investigación. Se entretreje la presentación de fósiles significativos con comentarios críticos y razonados sobre la literatura paleobotánica consultada y algunas aportaciones de otros investigadores. Un trabajo amplio sobre *Equisetites aequicaliginosus* fue publicado previamente (WEBER, 2005).

MARCO DE REFERENCIA

EQUISETALES TRIÁSICAS Y JURÁSICAS DE AMÉRICA DEL NORTE

Con miras a la taxonomía, se revisó críticamente el conocimiento actual de las Equisetales triásicas de América del Norte, sin proponer cambios de asignación taxonómica de especies no descritas en este trabajo. La Tabla 1 es una lista de las Sphenophyta del Triásico Tardío de América del Norte.

Triásico de México

Rocas continentales y floras triásicas son escasas en México. Las pocas Equisetales descritas antes por otros autores fueron presentadas como géneros y especies conocidos de otras partes del mundo mesozoico. Primero se mencionó "*Equisetum* aff. *münsteri* (STERNBERG)" de Sonora, en una lista de plantas de la Fm. Santa Clara (AGUILERA & ORDÓÑEZ, 1893, 1896; AGUILERA, 1907). En recopilaciones más recientes volvió como "*Equisetites* aff. *E. muensteri* (STERNBERG) BRONGNIART" (*sic*: MALDONADO-KOERDELL, 1950; SILVA-PINEDA, 1979). *E. muensteri* no se encuentra en los más de 5,000 especímenes de plantas del Triásico sonoreño recolectados por el autor y estudiantes (WEBER, 1985a), y la identificación por AGUILERA & ORDÓÑEZ (1893, 1896) queda sin confirmar, ya que se desconoce el paradero del material original. *E. muensteri* STERNBERG, especie tipo del género, se conoce principalmente de las floras de transición Tr/J de Laurasia, y es muy distinto de *Asinisetum*.

HUMPHREYS (1916) fue el primero en ilustrar y describir una equisetel del Triásico de Sonora, como *Neocalamites carrerei* (ZEILLER) HALLE, descartado por WEBER et al. (1980 [1982] a), quienes sospechan que se trata de una confusión con *Asinisetum*, ya que *Neocalamites carrerei* no se ha registrado en el resto de América del Norte. Posteriormente, WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA (1980 [1982] a) publicaron de manera preliminar sobre ¿Phyllotheceae o Equisetaceae, gen. nov., sp. nov.?, aquí *Asinisetum*, gen. nov., e ilustraron una vaina foliar de *Equisetites* sp. Las partes vegetativas de esta planta se asignan ahora como morfoespecie a *Equisetites* cf. *arenaceus* (JAEGER) SCHENK que, como especie biológica, es *Equisetites aequicaliginosus*. Las Equisetales nuevas abundan en la Formación Santa Clara de Sonora y desmienten que el grupo haya sido de poca importancia en el Mesozoico mexicano.

Triásico de América al Norte de México

El paleobotánico pionero, 50 años anterior a AGUILERA & ORDÓÑEZ (1893), fue ROGERS (1843). Varias especies descritas por él y otros se descubrieron en diferentes formaciones del Supergrupo Newark, tierra adentro a lo largo de la costa oriental del continente (ROGERS, 1843; BUNBURY, 1847; EMMONS, 1856, 1857; FONTAINE, 1883; NEWBERRY, 1888; BOCK, 1969; etc.). Especies de otras regiones de los Estados Unidos, del mismo supergrupo, se encuentran en DAUGHERTY (1941) y ASH (1978, 1985). Los registros anteriores a FONTAINE (1883) y posteriores a DAUGHERTY (1941) se basan, con pocas excepciones (ASH, 1975, 1985; GRAUVOGEL-STAMM & ASH, 1999), en especímenes pobres, mal ilustrados y cuestionables, ya que se desconoce el paradero del material de Equisetales de EMMONS (1856) y de BOCK (1969) (cf. SPAMER, 1995; WEBER, 1999 [2000]). Eliminados los sinónimos e identificaciones dudosas de la parte derecha de la Tabla 1, se obtiene la cantidad aproximada de las especies reales, enumeradas en la primera columna.

Jurásico de México

Especies gigantes de *Equisetites* y otras, similares en lo cualitativo, se conocen del Triásico y del Jurásico.

Tabla 1a. Equisetales del Triásico Continental de América del Norte.

5 H J L V W U R V Q R P E U H V F D F W X D O P H		F R Q ¿ U P O y G Q R L V P R R V 6 R U U H F F W X R H V V W L R Q D E O H V Q W H L G H Q W L ¿ F D F L R Q H V		Q R 4 F R
	16	Q	<i>Calamites planicostatus</i> ROGERS*	1
		Q	<i>Schizoneura planicostata</i> (ROGERS) FONTAINE	5, 7
<i>Schizoneura harrisii</i> ASH				
		O,Q	<i>Schizoneura spec. ?*</i>	5
		O,Q	<i>Schizoneura sp.</i>	11
		O	<i>Neocalamites sp.</i> : DAUGHERTY	10
<i>Neocalamites knowltoni</i> BERRY	8			
<i>Neocalamites virginiensis</i> (FONTAINE) BERRY	8	S	<i>Schizoneura virginiensis</i> FONTAINE	5
<i>Neocalamites delawarensis</i> BOCK	11			
		O	<i>Neocalamites sp.</i> : BOCK	11
		O,Q	<i>Neocalamites sp.</i> : ASH *	13
		F	<i>Neocalamites carrerei</i> ZEILLER	9
		O,F	<i>Calamites</i>	1
		Q	<i>Calamites arenaceus</i> JAEGER*	1,2,3
		Q	<i>Equisetum columnare</i> BRONGNIART	1,2,3
		Q	<i>Equisetum columnaroides</i> EMMONS	3
		S,Q	<i>Calamites disjunctus</i> EMMONS*	3
<i>Equisetites rogersi</i> (BUNBURY) BOCK	11	S	<i>Calamites rogersii</i> BUNBURY 1851**	
		S	<i>Equisetum rogersii</i> (BUNBURY) SCHIMPER	4,5,7
		Q	<i>Equisetites aff. rogersii</i> (BUNBURY)	11
		Q	<i>Equisetites abiquiense</i> FONTAINE & KNOWLTON*	6
		Q	<i>Equisetum knowltoni</i> FONTAINE*	6
		Q	<i>Equisetum merianii</i> BRONGNIART	5
		Q	<i>Equisetum arundiniforme</i> ROGERS*	1,4
<i>Equisetites bradyi</i> DAUGHERTY	10			
<i>Equisetites placervillensis</i> BOCK	11			
<i>Equisetites richmondensis</i> BOCK	11			
		Q	<i>Equisetites milleri</i> BOCK	11
		O,S	<i>Equisetites sp.</i>	10
		O	<i>Equisetites sp. A</i>	13
		O	<i>Equisetites sp.</i>	14
		O	<i>Equisetites sp. aff. rogersii</i>	15
		O	<i>Equisetites cf. arenaceus</i> (JAEGER) SCHENK	18
		O	<i>Equicalastrobus sp.</i>	18
<i>Equicalastrobus chinleanus</i> (DAUGHERTY) GRAUVOGEL-STAMM & ASH	17			
		F	<i>Calamites punctatus</i> EMMONS	3

* Moldes no identificables, sin hojas y ornamentación de superficie del tallo.

** Citado por BOCK (1969) mas no en su bibliografía. BUNBURY (1851) no visto.

Tabla 1b. Equisetales referidas de la Bahía de Scoresby, Groenlandia.

5 H J L V W U R V Q R P E U H V F D F W X D O P H Q W		F R Q ¿ Ø IP Ø y G Q R L V P R R V 6 R U U H F FW XR HV V W L R Q D E O H V H Y i Ø G Ø R W L Ø F D L Q LY Ri Ø H Ø V R V R	
<i>Neocalamites lehmannianus</i> (GÖPP.) WEBER (WEBER, 1968)		S	<i>Neocalamites hoerensis</i> HALLE 21
<i>Equisetites grospodon</i> HARRIS	21		
<i>Equisetites laevis</i> HARRIS	20		
<i>Equisetites muensteri</i> v. STERNBERG	20,21		<i>Equisetum muensteri</i> (v. STERNBERG) S SCHIMPER 19

Tabla 1 a, b. Recopilación de las especies de Sphenophyta triásicas, referidas de América del Norte, inclusive Groenlandia, antes del presente estudio, de acuerdo con la literatura. Los autores están citados en las columnas 2 y 4 con los siguientes números: 1. ROGERS, 1843; 2. BUNBURY, 1847; 3. EMMONS, 1856, 1857; 4. FONTAINE, 1883; 5. NEWBERRY, 1888; 6. FONTAINE and KNOWLTON, 1890; 7. FONTAINE, 1900; 8. BERRY, 1912; 9. HUMPHREYS, 1916. 10. DAUGHERTY, 1941; 11. BOCK, 1969; 12. HOPE & PATTERSON, 1969; 13. ASH, 1978; 14. WEBER et al., 1980 (1982a); 15. WEBER, 1985; 16. ASH, 1985; 17. GRAUVOGEL-STAMM & ASH, 1999; 18. WEBER, 2005. Hallazgos en Groenlandia: 19. HARTZ, 1896; 20. HARRIS, 1926; 21. HARRIS, 1931.

La única equisetal denominada en forma e ilustrada del Jurásico mexicano, “*Equisetum rajmahalense* OLDHAM & MORRIS”, de las Formaciones Rosario y Zorrillo, Jurásico Medio de Oaxaca (PERSON & DELEVORYAS, 1982; SILVA-PINEDA, 1978, 1984), se considera aquí y se explica a manera de preludeo de la crítica de *Eqicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH.

WIELAND (1914) describió “*Equisetites (Calamites) Gümbeli* (SCHENK)”, del Jurásico de Oaxaca, mencionando también especímenes de Atolotitlán, cerca de Tehuacán, Puebla, y comparó: “The resemblance to the European type is so close, that figures confirming their characters are deemed superfluous”. Además de recomendar la consulta de trabajos de OLDHAM & MORRIS y de FEISTMANTEL sobre *Equisetites rajmahalensis*, WIELAND cambió el nombre de la especie mexicana sobre la marcha: “It is evident, that the *E. rajmahalensis* is ... a dominant form in India, and as well in Central Europe and Oaxaca”.

Este epíteto corresponde a un “*Equisetum*” jurásico de la India (OLDHAM & MORRIS (1863; fide JONGMANS, 1922), y “*gümbeli*” a una especie jurásica de Alemania, primero asignada a *Calamites* por SCHENK (1865: 10; cf. JONGMANS, 1915). Más intrigante es que el material de Atolotitlán, Puebla, mencionado por WIELAND, debe corresponder a la Fm. Matzitzi, correlacionada hasta 1968 con el Jurásico continental

de Oaxaca. Posteriormente fue reasignada al Pérmico Inferior (WEBER, 1997); mientras que la equisetal había sido identificada con varias especies de *Calamites* del Pensilvánico (SILVA-PINEDA, 1970). WIELAND no mencionó diferencias entre los fósiles de Atolotitlán y sus “*Equisetites (Calamites)*” de Oaxaca, mismos que quedaron sin describir e ilustrar. El material de WIELAND, hoy algo incompleto, no contiene especímenes de Equisetales (Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Ciudad de México).

Como antecedente, SCHENK concluyó en 1867 su obra sobre la flora del límite Tr/J de Franconia, Alemania. En 1865, se había distribuido una entrega del mismo libro con la descripción de “*Calamites guembeli*” SCHENK. En otra, posterior, rectificó y lo reasignó a “*Calamites lehmannianus* GOEPPERT 1844” (SCHENK, 1867: 133). “*Calamites guembeli*” cayó en sinonimia. HALLE (1908) se opuso a este cambio, mas KILPPER (1964) lo confirmó. WEBER (1968) trabajó, como SCHENK, sobre material de Franconia y, a diferencia de KILPPER, propuso la combinación nueva *Neocalamites lehmannianus* (GOEPPERT). SCHMIDT (1928) ya había aceptado el epíteto de GOEPPERT, pero escondió la especie en *Equisetites*.

Enel *Fossilium Catalogus*, DIJKSTRA & VANAMEROM (1982-1988) acreditaron todas las especies registradas por WEBER (1968) a Bruno v. FREYBERG, quien fuera

editor de las 'Erlanger Geologische Abhandlungen'. La combinación entonces propuesta por WEBER no es *Neocalamites lehmannianus* (GOEPPERT) v. FREYBERG.

En contraste con lo que parecen indicar HUMPHREYS (1916) con "*Neocalamites carrerei*" y WIELAND (1914, 1916) con su 'identificación' de "*Calamites Guembeli*", el género *Neocalamites* no se conoce del Triásico y Jurásico de México.

LOS PROBLEMAS

Asinisetum

El género presenta vainas foliares adpresas, como las de *Equisetum* L., y láminas foliares libres muy largas y angostas, semejantes a las hojas de *Neocalamites*. Las plantas más similares en lo vegetativo son especies de *Phyllothea*, sensu MEYEN, del Pérmico ruso (cf. MEYEN, 1971). El incoherente morfogénero *Phyllothea* abarca, sobre todo, tallos y hojas de dos familias diferentes en los órganos reproductivos, Gondwanostachyaceae y Tchernoviaceae (MEYEN, 1969 in MEYEN, 1971) que juntas, también se habían llamado Phyllothecaceae (cf. BOUREAU, 1964). Estas familias, juntas o separadas, no son Equisetaceae, a las cuales corresponden los estróbilos asociados con *Asinisetum* en varios sitios (Tabla 4). De ahí se deriva el objetivo de contestar las preguntas: (1) ¿Se resuelve esta contradicción con estricto apego al Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN)? y (2) ¿Hay un método más eficiente de comprender estas plantas, utilizando el conocimiento biológico?

Aparte de lo anterior, las diferencias, sutiles a primera vista, entre 'poblaciones' de algunos yacimientos sugirieron una investigación biométrica en el material, con el objetivo de contestar las preguntas: (1) ¿Hay una o varias especies de *Asinisetum* en Sonora? y (2): ¿Permiten las variables morfométricas la ubicación de los fragmentos en la planta completa?

Equisetites

Tallos prácticamente indistintos de *Equisetites arenaceus* y conos de *Equicalastrobus* GRAUVOGEL-STAMM & ASH (1999) se encontraron en asociación

significativa en Sonora. Un año antes de GRAUVOGEL-STAMM & ASH, KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) habían descrito conos de *Equisetites arenaceus* del Triásico de Alemania que, en su forma, construcción y tamaño, asemejan los de Sonora. No reemplazaron el nombre genérico, aunque acorde con los reglamentos entonces vigentes, hubieran podido describir la planta entera como un género nuevo o como una especie de *Equisetum*. La especie tipo de *Equicalastrobus* y los conos sonorenses difieren de los europeos en que presentan procesos foliiformes del umbo ("leaf-like tips") que no se habían observado en *Equisetites* o Equisetaceae y que, actualmente, sólo se conocen de América. Por ello, la posibilidad de que *Equicalastrobus* y *Equisetites* integren una sola planta fue ignorada por GRAUVOGEL-STAMM & ASH.

Los especímenes de *Equisetites* cf. *arenaceus* de Sonora no alcanzan para un estudio cuantitativo de los tallos, pero se analiza la problemática muy compleja, tripartita, de la reconstrucción: En el primer plano, se encuentra una cuestión de nomenclatura; en el segundo, está la incompatibilidad de la reglamentación, que pretende dar estabilidad a la nomenclatura, y el no reglamentable proceso cognoscitivo, con su dinamismo que lleva a la reconstrucción. Más en el fondo está la referencia simultánea a modelos morfológicos opuestos que se refleja en dificultades semánticas en la interpretación de los estróbilos (conos). GRAUVOGEL-STAMM & ASH se apoyaron en una morfología comparada moderadamente tipológica y propusieron, sin presentar evidencia fósil y sin conocer la anatomía y ontogenia de *Equicalastrobus*, un cambio abrupto de la construcción del cono a partir de *Calamites*. *Equicalastrobus* es considerado como un eslabón perdido, relacionado a su vez con *Equisetites* y *Equisetum*. Estas hipótesis que abajo se discuten de manera más detallada, son a todas luces inverosímiles, porque no se conocen etapas intermedias, y obstruyen la percepción de que *Equicalastrobus* y *Equisetites* pueden representar una sola planta.

Antes de la asignación taxonómica de los fósiles de *Equisetites*, fue necesario sopesar el valor diagnóstico de los caracteres de *Equisetites arenaceus* y sus parientes más cercanos, con el objetivo de contestar las preguntas: (1) ¿Existe una diagnosis

de *Equisetites arenaceus* eficiente en cuanto a su aspecto vegetativo? (2) ¿Cuáles son las relaciones de parentesco entre el material sonoreño de *Equisetites* y *Equisetites arenaceus*? (3) ¿Cuáles son las relaciones entre *E. arenaceus*, los restos vegetativos de *Equisetites* de Sonora y *Equicalastrobus*? (4) ¿Se ubica *Equicalastrobus* realmente en la posición aislada que GRAUVOGEL-STAMM & ASH vislumbran?

ASPECTOS GEOLÓGICOS DE LA FORMACIÓN SANTA CLARA

Condiciones de sedimentación

La Formación Santa Clara se compone de rocas cíclicas, esencialmente continentales, fluviales y de planicie de inundación, de una gama de colores desde casi blanco, todos tonos de gris y hasta negro. En el terreno, resaltan por su coloración parda. Predominan limolitas, lodolitas y areniscas cuarcíticas de grano muy variable mientras que las arcillitas, las brechas y los conglomerados son raros. Además, VASSALLO (1985) refirió caliza marmorizada en los horizontes más altos de la formación. La intrusión de diques, dique-estratos y otros intrusivos causó metamorfismo de contacto de intensidad muy variable. Los numerosos mantos de antracita y grafito, en cuya cercanía se encuentran las arcillas negras, carbonosas, son indicios de una paleovegetación con producción de turba, en ambientes de baja energía. Las areniscas de color claro y de grano medio o grueso atestiguan la acción de ríos con elevada energía de transporte.

COJAN & POTTER (1991), con base en estratigrafía, sedimentología y petrografía, propusieron que la Formación Santa Clara se depositó bajo un clima tropical en una cuenca tranquila, de inclinación suave y con ríos menores que, formando meandros, corrían en dirección predominante norte-sur, lo cual parece contraponerse a la interpretación de STEWART & ROLDÁN-QUINTANA (1991), de que la formación se depositó en un sistema de fosa/semifosa de rift orientado este-oeste similar a los equivalentes del Supergrupo Newark de los Estados Unidos. Entre otros indicios, mencionaron la presencia de ciclos deltaicos completos sin flora.

En el régimen de sedimentación y el marco tectónico propuestos por STEWART & ROLDÁN-QUINTANA

(1991), se espera la presencia de depósitos lacustres en proporción alta. Sin embargo, el predominio de los paquetes fluviales a lo ancho y lo alto de la formación y la presencia de carbón y de grafito indican que, por etapas prolongadas, el ambiente de sedimentación era diferente.

El presente autor observó e interpretó en toda el área explorada sólo un paquete de roca lacustre, debajo y encima de secuencias plantíferas carentes de carbón. Está expuesto a unos 300 m al sur del contacto tectónico de la Fm. Sta. Clara con la Fm. Coyotes, suprayacente, sobre la carretera local entre la estatal Sonora 16 (Hermosillo-Chihuahua) y San Javier. La roca contrasta drásticamente con el resto de la formación. Rectificando a WEBER (1985), el paquete mide varios metros de espesor, es de grano fino, se desmorona al intemperismo con fractura concoidal irregular, sin formar lascas, y muestra una estratificación fina rítmica, a grosso modo comparable con varvas. Esto indica sedimentación a muy baja energía en un cuerpo aislado de agua tranquila. Cada ciclo, de unos 5 cm de espesor, tiene un nivel rojizo delgado y otro verduzco más grueso, que son ligeramente diferentes en dureza, y parecen ser estacionales. Este paquete contiene detritus vegetal abundante con algunos fragmentos mayores, en nada semejantes a las Equisetales. Además hay conchas de invertebrados de aspecto juvenil que quizás indican afluencia de agua marina.

En otros lugares, las rocas con Equisetaceae son predominantemente claras o de color gris medio en muestras frescas, y rara vez oscuras o negras, como en el punto de muestreo 528 (CLP-IGM-UNAM). En estas rocas no hay evidencia inequívoca de sedimentación lacustre, como tampoco en las secuencias sub- o suprayacentes inmediatas. A diferencia de los *Calamites* paleozoicos, parece que estas plantas no eran productoras de turba; más bien vivieron en suelos o cuerpos de agua bien oxigenada.

Edad

La Fm. Santa Clara tiene edad cárnica, y hay indicios un tanto dudosos de un posible alcance local al Nórico (MARTÍNEZ-JIMÉNEZ, 1984; WEBER, 1985, 1997). El molde de un amonite, encontrado por MARTÍNEZ-JIMÉNEZ

en sedimentos con grafito cerca de Álamos, SW-Sonora, fue identificado por ALENCÁSTER como *Acanthinites MOJISISOVICS*, sp., y asignado al Nórico (ALENCÁSTER in MARTÍNEZ-JIMÉNEZ, 1984). Una hoja de *Laurozamites* ex gr. *fragilis* (NEWBERRY) WEBER & ZAMUDIO-VARELA de la misma unidad, sugiere que ésta equivale a la Fm. Santa Clara. Mapas e información adicional sobre el Grupo Barranca se encuentran en WILSON & ROCHA (1946), ALENCÁSTER (1961 a, b), POTTER & COJAN (1985), STEWART & ROLDÁN-QUINTANA (1991) y WEBER (1997).

§) / 2 5 § 0 , (1 7 2 6 Y MATERIAL

AFLORAMIENTOS Y EXPOSICIÓN

El área de la Fm. Santa Clara está fragmentada, y las secciones publicadas no alcanzan para un transecto regional ni sustentan correlaciones entre yacimientos fosilíferos. La formación está muy bien expuesta en la carretera Sonora 16, sobre todo entre los km 157.5 y 163, al suroriente de la ranchería La Barranca. POTTER et al. (1980) midieron dos secciones en este tramo. La Sección La Barranca 1, de unos 260 m de espesor, fue propuesta como sección tipo de la formación por POTTER & COJAN (1985). La Sección La Barranca 2 se localiza entre la primera y el caserío, abarca 129 m, y permitió varios muestreos importantes para este trabajo.

DENOMINACIÓN DE LOS LUGARES DE MUESTREO

Las áreas y tipos de yacimientos con plantas fósiles se llaman: (1) 'Área de trabajo': Superficie de más que 1 km², cartografiada; (2) 'localidad': Una superficie de 300 x 300 m máximo, con varios sitios y/o puntos de muestreo; (3) 'punto de muestreo': capa con espesor <30 cm, muestreada a lo largo de <5 m; o superficie reducida, normalmente de <5 m de un extremo al otro, con fósiles en escombros, o lugar de excavación o recolecta en superficie, en donde no se diferencian estratos; (4) varios puntos de muestreo en una superficie de unos 10 x 10 m pueden combinarse como 'sitio de muestreo'. El material estudiado con biometría, de un sitio o un punto de muestreo, también se llama 'muestra local'.

Los muestreos se efectuaron al ESE de Hermosillo, la capital estatal de Sonora, entre 28°/29° N y 109°/110°30' W, en las áreas de trabajo 1-5 de WEBER (1985 a, tab. 1, fig. 1-5). Pese a excavaciones intensivas y prolongadas en el área 5, no se encontró *Equisetites*, y *Asinisetum* está representado por ejemplares de identidad dudosa.

Los lugares de muestreo se citan aquí con un nombre y/o su número del 'catálogo de localidades' de la Colección Nacional de Paleontología, UNAM (CLP-IGM-UNAM). Listas de lugares de muestreo y florísticas preliminares, se publicaron en WEBER (1985 a) y ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER (1985), y mapas de localización en WEBER (1985 a) y WEBER & ZAMUDIO-VARELA (1995), donde se encuentran los números válidos y todos los nombres usados hasta la fecha. En lo sucesivo se usarán mayúsculas para las muestras locales de *Asinisetum*, estudiadas estadísticamente: A (522), B (523/24), C (530) y D (543).

Lugares de muestreo adicionales e información sobre la flora que acompaña las Equisetaceae, se proporciona más adelante.

LAS MUESTRAS LOCALES DE *ASINISETUM*

Muestras locales A y B ó 522-524

Sección La Barranca 2, a 140 km en línea recta de Hermosillo (área de trabajo 4; mapa: WEBER, 1985 a, fig. 4). El sitio de muestreo A (522) es el más joven y se ubica a unos 60 m sobre la base de la sección. Arrojó tallos y un cono. Algunos fósiles rodados se incluyeron a la muestra local. La muestra local B abarca dos yacimientos (523, 524), donde no se encontraron conos (véase abajo: método numérico). 522, 523 y 524 se ubican en la sección, de arriba para abajo, a distancias de 11 m (522/523) y 11.5 m (523/524). También 523 y 524 contienen material de escombros. El paleodemo tipo de *Asinisetum breviarticulatum* n. sp. corresponde al sitio de muestreo B (523/524) y, más precisamente, sólo al estrato con número de catálogo 524A.

Muestra local C ó 530

Carretera a San Javier, Sección 2, a 130 km en línea recta de Hermosillo (Área de trabajo 3; WEBER, 1985 a,

fig. 3). En 1981 y 1994, diferentes colectores trabajaron cerca del contacto tectónico de la Fm. Santa Clara con la suprayacente Fm. Coyotes, en el corte de la carretera. Se ha afirmado que el contacto primario de estas formaciones no está lejos (STEWART, com. verb.). Por tanto, esta muestra local puede ser la más joven. Los fósiles se encontraron en dos diferentes estratos muy poco distantes de la sección y son importantes para el estudio de *Asinisetum*, ya que los tallos y los conos asociados son acompañados por muy pocas especies adicionales.

Muestra local D ó 543

Chamina Sur, a 95 km en línea recta de Hermosillo, es un acantilado de unos 5 m de alto al lado derecho del arroyo Chamina, a unos 100 m del camino de terracería del rancho La Cuesta a Buenavista (área 2; WEBER, 1985 a, fig. 2). Muchos especímenes se recogieron al pie del acantilado. Sin duda, el escombros de talud no fue acarreado por el arroyo.

YACIMIENTOS CON *EQUISETITES*

Equisetites es escaso en la Fm. Santa Clara. En tres casos, los fósiles fueron sólo observados, tratándose de rodados en dos. Sólo tres puntos de muestreo ubicados en dos de un total de 15 localidades, aportaron especímenes bien preservados.

Punto de muestreo 509

El Tule-Chamina, cerca del cruce del camino de La Cuesta a Las Peñitas y Buenavista con el arroyo intermitente Chamina, a 95 km, aproximadamente, en línea recta de Hermosillo (área 2; WEBER, 1985 a, fig. 2). Los primeros ejemplares de *Equisetites aequecaliginosus*, un fragmento de vaina y un cono (Lám. VI, fig. 6; Lám. XI, fig. 7), se encontraron en 1973, en una capa expuesta en superficie, asociados con un conjunto moderadamente diverso, con numerosos *Macrotaeniopteris*, *Laurozamites*, otras Bennettiales y helechos que, en su totalidad, apenas si pueden reconstruirse con *Equicalastrobus* sp.

Punto de muestreo 511

En Chamina Norte, 511, cerca del punto anterior y en un nivel diferente de la secuencia se vio un estrato con superficie expuesta, con una impresión de un fragmento de tallo, mal preservada y apenas visible, de *Equisetites* cf. *arenaceus*, asociada con “*Cladophlebis*”, *Asinisetum*?, *Macrotaeniopteris*, *Macropterygium truncatum* y *Pterophyllum*? Todos estos fósiles están arrastrados. En la misma localidad, pero en otro punto de muestreo, se recolectó *Equisetites* sp. 2. Otro espécimen de *Equisetites* se observó en el escombros del camino.

Punto de muestreo 531

Sección San Javier 2, alrededor del punto de muestreo 531, unos 130 km en línea recta de Hermosillo (área 3; WEBER, 1985 a, fig. 3). En este lugar, muy cerca del punto donde se obtuvo la muestra local C de *Asinisetum*, se observó un fragmento maltratado de un molde de *Equisetites*, en escombros.

Puntos de muestreo 522 y 544

La mayoría de especímenes es de sólo una localidad en el área 4, a unos 140 km en línea recta de Hermosillo (puntos de muestreo 522 y 544; WEBER, 1985 a, fig. 4). Éstos se obtuvieron de dos cantos rodados, uno que se cayó durante la construcción de la carretera al voladero, hasta el arroyo, y el otro se quedó junto a la carretera. Por razones de método y curatoriales, estos bloques tienen diferentes números. 522 abarca fósiles del escombros de carretera junto al estrato expuesto 522A. Este bloque contiene únicamente fragmentos de ejes y conos de *Equisetites*. Fósiles de este canto se muestran en Lám. VI, fig. 5; Lám. VIII, IX y XI. El del arroyo (544) arrojó los fósiles ilustrados en Lám. VII y X.

En el punto 544, junto con *Equisetites* se encontró un fragmento mal preservado de una conífera con hojas en forma de escama, dos hojas de *Laurozamites*, una bennettital, y unos fragmentos de *Macrotaeniopteris* sp. A. *Equicalastrobus* sp. con seguridad no pertenece a estas plantas. A diferencia de 544, la roca está repleta de escudos de esporangióforo dispersos. Este bloque

no corresponde al mismo estrato que el material de *Asinisetum* antes descrito.

Sólo en un litosoma, antes mencionado como punto de muestreo 511, se encontró una impresión sumamente mal preservada de *Equisetites* cf. *arenaceus*, pero ningún cono. Además, es el único yacimiento con *Equisetites* cf. *arenaceus* acompañado por *Asinisetum* dudoso. Obviamente, el número de tres muestreos, con ejes y conos, contra uno, dudoso, con solamente un eje, apoya la reconstrucción, ya que se realizaron muestreos en más de 50 yacimientos con flora fósil.

Las únicas Sphenophyta adicionales de la Formación Santa Clara que pueden reconocer e identificarse con certeza, pertenecen a *Asinisetum*. Además, se encontraron algunos conos muy pequeños, algunos restos de ejes más grandes que *Asinisetum* y marcadamente diferentes de *Equisetites* y pequeños fragmentos foliares semejantes a hojas fusionadas de *Schizoneura*, posiblemente de Equisetales, pero todos ellos provienen de lugares de muestreo sin *Asinisetum* o *Equisetites aequicaliginosus* y se mencionan aquí a pesar de considerables dudas en la identificación, para no ocultar información.

ESTADO DE PRESERVACIÓN DE LOS FÓSILES

En general, los tallos de *Asinisetum* están aplanados. Costillas o surcos longitudinales en la superficie de un molde o su contraparte corresponden a los haces del estele. Una impresión sin molde interno muestra, en el mejor de los casos, la superficie del tallo. En impresiones de este tipo de *Asinisetum*, las vainas foliares muestran frecuentemente costillas o surcos longitudinales, y las partes expuestas de los entrenudos son lisas o sólo ligeramente estriadas. Rara vez, tanto las vainas como la superficies descubiertas del tallo presentan costillas (Lám. II, fig. 3, Lám. III, fig. 1). Estrías continuas que atraviesan entrenudos completos, no pueden interpretarse con certeza como pertenecientes al tallo o la vaina, aunque frecuentemente sugieren lo primero. En *Equisetites* se trata de impresiones aplanadas y ocasionalmente de rellenos del canal central. La mayoría de los conos asociados también está aplanada, y la construcción interior del cono se observa rara vez.

ESPECÍMENES Y CAMBIO DE NÚMEROS

El material (más de 300 ejemplares de *Asinisetum*, y unos 30 de *Equisetites aequicaliginosus* fueron recolectados por el autor y sus estudiantes entre 1973 y 1997. El material está depositado en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Los fósiles fueron reacomodados y ordenados varias veces, después de 1980, y algunos especímenes de WEBER et al. (1980 [1982] a, b) recibieron nuevos números. Los números válidos de especímenes ilustrados de nuevo aquí, se dan en las explicaciones de las láminas. Ejemplares adicionales de *Asinisetum* recibieron los siguientes números: WEBER et al., 1980 [1982] a: fig. 1 a: ahora IGM-PB-492; fig. b, c: ahora IGM-PB-492b. WEBER et al., 1980 [1982] b: fig. 9 b: ahora IGM-PB-513. Un espécimen (Lám. II, fig. 5), del sitio de muestreo D (543), no tiene número por estar extraviado. El número nuevo del espécimen de *Equisetites aequicaliginosus* en Lám. I, fig. 6 (también en WEBER et al., 1980-1982 a, fig. 1 a) es IGM-PB-491a-g.

EN BUSCA DEL MÉTODO

GENERALIDADES

A falta de una ley escrita, el ‘derecho consuetudinario’, el ‘sentido común’, los arbitrajes, favorecen en la paleobotánica que una reconstrucción está comprobada, sólo cuando se basa en fósiles con diferentes órganos de la misma planta en conexión. Las pruebas circunstanciales se desestiman y descartan, aunque pueden ser concluyentes e irrefutables, sobre todo cuando se apoyan en la morfología comparada. El rigor no implica el cierre de vías hacia el conocimiento científico, y la paleobotánica ofrece libertad para hacer uso del conocimiento botánico. En disciplinas con orientación histórica, como la paleobotánica, toda propuesta razonable de reconstrucción es importante, aunque esté comprobada mediante indicios, mientras falten pruebas mejores. La comprensión de plantas y ambientes en su integridad no depende de manera obligada de hallazgos casuales y escasos, ni de exigencias autoritarias.

‘Reconstrucción’ es reintegración mental y, como mejor resultado, conduce al conocimiento de un organismo completo. La reconstrucción de *Equisetites aequecaliginosus*, propuesta aquí, se apoya, además de las observaciones en el material descrito, en casos precedentes. Entre las Equisetaceae mesozoicas, *Equisetum burchardtii* y *E. lyellii*, preservadas parcialmente con estructura anatómica, cumplen con la diagnosis del género (WATSON & BATTEN, 1990). Para la primera, la reconstrucción se basa en material del Wealden británico y de Alemania; es decir, especímenes de diferentes regiones (o de diferentes localidades) pueden reensamblarse para proponer una reconstrucción.

Antes de la presente investigación, el autor reintegró dos plantas fósiles de México, sin contar al principio con pruebas fuertes. El helecho heteromórfico *Tranquilia whitneyi* (NEWBERRY) HERBST fue reconstruido y denominado como *Pecopteris whitneyi* (NEWBERRY) WEBER, por la asociación estrecha de las formas estéril y fértil (WEBER, 1985 b) y el dimorfismo similar de una especie de los Estados Unidos de América. Posteriormente se encontró evidencia rigurosa (WEBER, 1999). R. WEBER, Helecho Cretácico Tardío de Coahuila, se describió, con base en órganos asociados, como un género nuevo de helechos acuáticos (WEBER, 1976). *Hydropteris* ROTHWELL & STOCKEY (1994), que muestra órganos del mismo tipo en conexión, cayó en sinonimia, aun cuando en la especie mexicana no se observaron esporas, aunque el holotipo mexicano deja mucho que desear y a pesar de que el ICBN válido en el momento de la publicación de ROTHWELL & STOCKEY (1994) daba prioridad absoluta a los géneros forma de órganos reproductivos por encima de aquellos basados en órganos vegetativos. En conclusión, la asociación estrecha de órganos, recurrente en varios muestreos, también puede marcar la pauta en reconstrucciones.

TIPOS Y NOMENCLATURA

Holotipos

De acuerdo con el ICBN, se proponen holotipos para las especies nuevas. Siguiendo el ejemplo de ANDERSON & ANDERSON (1983, 1984, 1985), aquí se usan también paleodemos tipo.

ANDERSON & ANDERSON (1983, 1984, 1985) de la misma manera los propusieron, originalmente para sustituir los holotipos, o para reemplazar los holotipos antiguos, muchas veces pobremente documentados. Después sirvieron para atar los holotipos obligatorios a colecciones de referencia fósiles, con localización rigurosa en el terreno. Aquí se proponen holotipos y paleodemos tipo, sobre todo porque los conceptos de paleodemo tipo y localidad tipo no son sinónimos, y puesto que en un estudio biométrico se volatiliza el significado sustancial del holotipo.

De acuerdo con las definiciones más antiguas, un paleodemo muestra una distribución normal, a diferencia de aquéllos descritos aquí bajo *Asinisetum*; además incluye todos los componentes de una especie biológica, lo cual es posible sólo en la medida de verificación de las reconstrucciones; y tercero, incluyen sólo material recolectado y conservado en una colección, como en un conjunto de iso o sintipos. La definición modificada por el presente autor descarta la obligación de verificar distribuciones normales, al menos cuando el material es insuficiente, como en *Equisetites aequecaliginosus*, y se expande para incluir en un paleodemo todos los fósiles conespecíficos ubicados en colecciones y el yacimiento o litosoma correspondiente.

Morfogéneros

El ICBN, cuyo objetivo es el de dar estabilidad a la nomenclatura, estuvo sujeto a diversos cambios durante el desarrollo de este proyecto (Saint Louis: GREUTER, McNEILL, BARRIE et al., 2000; Viena: McNEILL, BARRIE, BURDET et al., 2006, y anteriores). Hoy permite la descripción de partes fósiles de plantas como morfogéneros (o morfotaxa de otras categorías), y su asignación a familias. Esta figura incorpora los conceptos obsoletos de órgano-género y género forma.

El caso de Asinisetum

El ICBN permite cuatro soluciones de denominación: (1) HERNÁNDEZ-CASTILLO (com. pers., 1995) consideró el material vegetativo como especie forma nueva de *Phyllothea*, y para los conos asociados creó otro género forma, “*Clarostrobis*” (noválido), una propuesta errónea

en el contexto biológico. La asignación de *Phyllothea* a las familias Tchernoviaceae y Gondwanostachyaceae (o Phyllotheaceae) es quasi-obligada, aunque convendría reservar el nombre *Phyllothea* para Gondwanostachyaceae, a las que pertenece la especie tipo. Hasta el año 2000, entre la promulgación de los ICBN de Tokyo y Saint Louis, esto era del todo ‘imposible’, i.e. contrario a las reglas, ya que los géneros forma no correspondían a familias. El nombre *Phyllothea* (u otros nombres genéricos disponibles para Tchernoviaceae) no es apropiado para los tallos de Sonora, aun cuando se pospone la reconstrucción de tallos y conos asociados. (2) Por lo anterior, con el antecedente de *Schizoneura-Echinostachys paradoxa* (SCHIMPER & MOUGEOT) GRAUVOGEL-STAMM en mente, el autor propuso a HERNÁNDEZ-CASTILLO un par de géneros forma permanentemente atados uno al otro, *Asinisetum*, para tallos, y “*Clarostrobis*”, conos (HERNÁNDEZ-CASTILLO, 1995; sin validación posterior). Así, tallos y conos se reunieron hipotéticamente como partes de una planta (o varias especies congénicas); mientras que la reconstrucción se postergó. (3) Material rico, encontrado en 1994 y 1997, elevó nuevamente la probabilidad de la unión biológica de tallos y conos. Entonces, se consolidó la descripción del único género *Asinisetum* para los tallos y conos asociados como un género ‘natural’, muy diferente de *Phyllothea*.

Sin embargo, aquí se propone: (4) La reconstrucción de los tallos y su follaje con los conos no puede proponerse en forma definitiva, pero se asume y se aplica como conocimiento hipotético válido. El procedimiento no es ortodoxo, pero permite evitar un error biológico. Los conos no se denominan y están excluidos de la diagnosis genérica de *Asinisetum*, entendido como taxon biológico. Sólo así, el doble americano, triásico, de algunas Tchernoviaceae rusas, pérmicas, se comprende debidamente; y sólo así es posible evitar que los fósiles mexicanos se pierdan en el escombros de los morfotaxa. Además, la creación de *Asinisetum* gen. nov. contrarresta la divulgación de un ‘primer registro’ mesozoico de *Phyllothea* en América del Norte que, desde el punto de vista biológico, sería poco razonable. A lo largo de su alcance cronológico, *Phyllothea* sólo ha llegado a este subcontinente como nombre inadecuado.

De modo análogo, DELEVORYAS propuso el nombre *Mexiglossa* DELEVORYAS & PERSON y *Perezlaria* DELEVORYAS & GOULD. En el Jurásico de Oaxaca, México, WIELAND (1914, 1916) había identificado “*Glossopteris* (?)”. Por la edad y proveniencia de las hojas, esta identificación parece incorrecta. DELEVORYAS & PERSON (1975) también encontraron tales hojas, y DELEVORYAS & GOULD (1971) describieron *Perezlaria*, un órgano reproductivo masculino asociado, ajeno a las Arberiales (Glossopteridales). Ante la evidencia circunstancial e insuficiente, fue correcto no incluir las hojas y los órganos reproductivos en un solo género. La posibilidad de homogeneidad, entre otros argumentos, sugirió el cambio del nombre genérico de las hojas. De la misma manera, ASH (1985) describió *Schizoneura* junto con un cono asociado, sin mencionar la posibilidad de reconstruirlos, y dejó el cono sin nombre genérico. DOBRUSKINA (1985) describió “*Neocalamites hoerensis*” y estrobilos asociados, sin denominación propia, del Triásico Tardío de Madygen, Asia Central. Posteriormente, en un trabajo traducido al inglés y publicado en Albuquerque, ella asignó los conos como especie nueva a *Neocalamostachys*, quizás intencionalmente sin designar un holotipo, y sin revocar la homogeneidad asumida anteriormente (DOBRUSKINA, 1995).

El uso del nombre *Phyllothea* para plantas con conos morfológicamente pertenecientes a Equisetaceae es incorrecto. Desde el punto de vista de la ‘taxonomía operativa’ (WEBER & ZAMUDIO-VARELA, 1995; WEBER, 1996; WEBER, Página de Internet 2004, 2005), la segregación de géneros pequeños y más ‘naturales’ del morfogénero *Phyllothea* (sensu lato) es deseable no sólo para la taxonomía misma, sino sobre todo para entender las plantas como entes vivos.

El caso de Equisetites

Desde el siglo XIX, nadie ha dudado que *Equisetites* pertenece a las Equisetaceae. A la luz del ICBN de Tokyo (GREUTER, W., F.R. BARRIE, H.M. BURDET et al., 1994), el género tenía cabeza de Jano: Como género forma, *Equisetites* abarcaba en primer lugar material estéril de Equisetaceae, a las cuales pertenecía ilegalmente, ya que los géneros forma no podían

ser asignados a una familia. Por el otro lado, fue un género ‘normal’, por lo menos en cuanto a *Equisetites arenaceus*, íntegramente conocido, que pertenecía y pertenece indiscutiblemente a este género y esta familia. Desde el año 2000 (Saint Louis), es posible hacer uso del morfogénero *Equisetites* para tallos y órganos adicionales semejantes a *Equisetum* y colocarlo en las Equisetaceae.

Los tallos de *Equisetites* cf. *arenaceus* de Sonora, en primera instancia, son prácticamente indistintos de la especie europea, en ausencia de conos asociados deberían identificarse con *E. arenaceus*. Se mencionó antes que los conos de las plantas alemana y sonorense corresponden a diferentes géneros, *Equisetites* y *Equicalastrobus*. El segundo taxón es estrictamente un morfogénero. La investigación de KELBER & KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) sobre *Equisetites arenaceus* no cambia, ni que el género abarca sobre todo tallos y otros restos vegetativos, ni que es un morfogénero, aunque lo sea en sentido poco estricto. Si la planta sonorense íntegra pudiera entenderse como morfoespecie, como *Equisetites arenaceus*, podría recibir un nombre genérico distinto de *Equisetites*, quizás *Equicalastrobus*. Antes de Saint Louis, *Equicalastrobus* como género forma para órganos reproductivos hubiese tenido prioridad nomenclatorial sobre *Equisetites*. En el ICBN de Saint Louis (GREUTER, McNEILL, BARRIE et al., 2000) esta disposición quedó derogada. Tal denominación parece incoherente e ilógica en lo conceptual y formal, pues sus tallos son *Equisetites*, sin duda alguna. Si de acuerdo con lo lógico en lo real, y con un poco de flexibilidad, el material se asigna a *Equisetites*, desaparecen estas incoherencias.

En la práctica, las especies de *Equisetites* deben diagnosticarse en primer lugar con caracteres vegetativos, y tipificarse con especímenes que muestran el aspecto vegetativo. Otros caracteres pueden agregarse con función interpretativa. Luego de un examen concienzudo de la problemática y la evidencia, se acepta la reconstrucción *Equisetites aequicaliginosus* como irrefutable. *Equicalastrobus* sobrevive como morfogénero a pesar de su nombre tendencioso.

La selección del holotipo de *Equisetites aequicaliginosus* (WEBER, 2005) se apoya en el ICBN

de St. Louis (GREUTER, McNEILL, BARRIE et al., 2000), artículos 8 y 9. En el ICBN de Viena (McNEILL, BARRIE, BURDET et al., 2006) no cambia este enfoque metódico. El artículo 8.2 define que, en relación con la tipificación, un ‘especimen’ puede constar de partes de varios individuos, o muchos individuos de una planta pequeña, si éstos se obtuvieron en un muestreo único. Según artículo 9.1 el holotipo de una especie debe ser un ‘especimen’ o una ilustración. Por tanto, el holotipo de una planta fósil puede incluir dos o más fragmentos o fósiles correspondientes a la misma especie, como se propone abajo. Todos los fragmentos de *Equisetites* del punto de muestreo 544 juntos, como pertenecientes a un solo bloque rodado, también podrían servir como holotipo, mas se da preferencia a tratarlo como paleodemo tipo, en deferencia a los colegas Heidi (HOLMES) y John ANDERSON. Además, el fragmento de tallo incluido en el holotipo no es ‘representativo’ de *Equisetites aequicaliginosus* ni es ‘típico’, lo cual se plasma en la identificación abierta preliminar como *E. cf. arenaceus*. Los conos de *Equicalastrobus* sp. incluidos están mal preservados y, por sí solos, no podrían servir para tipificar una especie nueva.

ESTUDIO NUMÉRICO DE *AsINisetum*

Además del reto taxonómico a nivel de géneros, se intenta reconocer especies, mediante un análisis de variación, cuyos resultados repercuten en la tipificación. Las diferencias estadísticas significativas entre poblaciones fósiles deben reflejarse en la taxonomía. Las diagnós de las especies de *Asinisetum* se basan en caracteres muy diferentes de los que se usan tradicionalmente en *Phyllothea*, lo cual es un motivo colateral para segregar *Asinisetum*. Había que equilibrar el enfoque taxonómico con la observación de los efectos morfométricos del aniso o heteromorfismo de estas plantas que, al parecer, no era fuerte. Estos planos de interpretación sobrelapados exigían análisis y resultados numéricos amplios que se refieren también a la definición original del paleodemo por ANDERSON & ANDERSON (1983): “Una población fósil ... que muestra una distribución de variación normal ...” (trad. del autor).

Trabajo biométrico previo

En un estudio precursor de esta publicación, HERNÁNDEZ-CASTILLO (1995) evaluó ocho variables de *Asinisetum*. Entre otras usó estados de preservación para un análisis de cúmulos en el cual los cuatro tipos de tallos resultaron demasiado semejantes, y en conclusión, todos se asignaron a una especie (HERNÁNDEZ-CASTILLO, 1995). Aún así, las muestras locales (ML) no parecían uniformes.

Estudio biométrico. Abreviaturas

El total de los tallos usado es la ‘muestra global’ (MG). Un punto o sitio de colecta arroja una ‘muestra local’ (ML). Los resultados están graficados en cinco tipos de diagramas: La distribución de una variable única en la MG o las ML se representan además de una curva (Gráfica 2), en ‘histogramas’ o conjuntos de histogramas (HG) (Gráfica 4-6); las distribuciones bivariadas en ‘diagramas de distribución’ (DD) (Gráfica 9, 12-18); el mismo tipo de distribuciones con líneas o curvas de regresión ‘diagramas de regresión’ (DR) (Gráfica 10, 11); y las desviaciones estándar e intervalos de TUKEY en ‘diagramas de intervalos’ (DI) (Gráfica 7, 8).

En las explicaciones de los DD e HG, las ML del sitio de muestreo A se llaman ‘distribución A’, ‘nube A’ o simplemente A. No se pudo obtener valores de todas las variables, en todos los especímenes. Al elaborar los diagramas univariados y bivariados, se eliminaron especímenes con un valor faltante. Por ello, las cantidades n de tallos en las ML de cada gráfica son diferentes, y sus distribuciones se diferencian mediante un número como subíndice, por ejemplo ‘A₁’, quiere decir, distribución para ML A en el DD 1.

Las ML no tienen un significado taxonómico per se, ya que pueden representar más que una población biológica, locual se supone por presencia de especímenes excéntricos (‘outsider’ o ‘straying individuals’) en los DD. Éstos se alejan marcadamente de la distribución correspondiente, e inclusive, pueden encontrarse cerca del centro de la distribución de otra ML. Para cada MG y ML individuales se proporcionan dos valores n; p. ej., n₁ = 170/147, no asentado en la gráfica, significa que la MG en DD 1 es de 170, con estimaciones, o de 147

sin ellas. Para identificar el número de especímenes en una ML, la mayúscula correspondiente se agrega como subíndice al número n; p. ej., n_{C3} significa número n de la ML C en el DD 3.

Estudio biométrico. Análisis

Mediante estadística se pretende detectar si *Asinisetum* tenía varias especies en Sonora, y si las variables coadyuvan para conocer el hábito de estas plantas. En especímenes mal preservados, tuvieron que aceptarse valores redondeados. La lista primaria incluye, además, ‘estimaciones a grosso modo’, caracterizadas con señas [>, <, o ?]. Los valores asentados en la lista primaria fueron en su gran mayoría cotejados una vez, y todas las posiciones de símbolos en los diagramas, dos veces. La imprecisión de algunas mediciones se toleró, pues no tiene repercusión significativa en los DD. La elaboración manual de mediciones y gráficas originales, en donde también se asentaron los números de espécimen, dio lugar a un conocimiento quizás intuitivo, no del todo matemático, sobre el papel de ciertos ejemplares en las distribuciones y sobre las relaciones entre éstas.

Se partió del agrupamiento de la MG en ML de cinco diferentes puntos o sitios de muestreo, 522 (A), 523, 524, 530 (C) y 543 (D). En el cálculo de valores estadísticos colectivos, también se incluyeron algunos especímenes de 528. La localización de los restos vegetales, o su pertenencia a las cuatro ML, se usó como una quasi-variable, pero no se incluye en la siguiente lista. Todos los valores se obtuvieron contando con variantes de preservación tafonómicas. Los especímenes que mostraban sólo una variable no fueron considerados; 202 fragmentos de tallos, es decir el 70% de la MG precursora, fueron usados para evaluar cuatro variables primarias, (a) a (d) (Gráfica 1).

LAS VARIABLES

Variables primarias

- (a) Anchura de un entrenado, medida en la impresión, redondeada en mm;

- (b) Longitud del mismo entrenudo, o de otro contiguo, redondeada en mm;
- (c) Longitud de una vaina foliar del mismo fragmento, redondeada en mm;
- (d) Densidad de los haces vasculares de la vaina foliar (o de las costillas del entrenudo del mismo fragmento), es decir, el número de haces en 1 cm de anchura del entrenudo, contado lo más cerca posible del centro del entrenudo

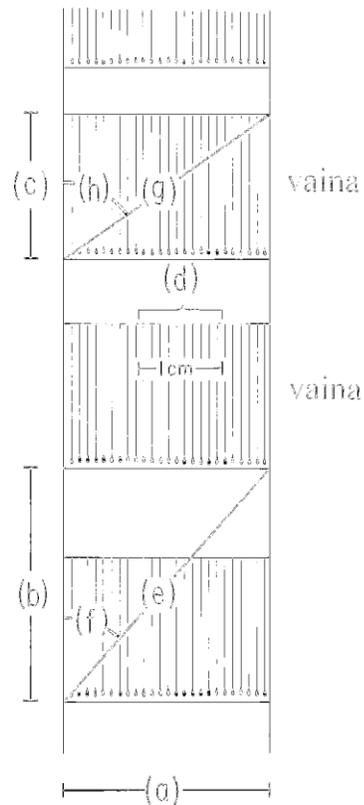
En un total de 107 fragmentos se obtuvieron valores de estas variables primarias, suficientes para un análisis estadístico. En los DD ilustrados, el número n de los fragmentos en la MG, entre 107 y 198, depende de las variables, incluyéndose los valores estimados a grosso modo. En los DD, con la variable (a) anchura del tallo, el número n de la ML C es el número de símbolos +1, ya que un espécimen de esta muestra es demasiado ancho para graficar su símbolo en su debido lugar. Los vástagos cuyas vainas son más largas que los entrenudos, es decir los más delgados y distales, están marcadamente subrepresentados, ya que es imposible medir (b) y (c). Los valores de (a) en tales ejemplares son aproximados, pues en la realidad, se midió la anchura de la vaina.

Los valores de las siguientes variables (e) - (h) se midieron en los DD 1 y 4 (Gráfica 1, 10, 14):

Variables derivadas

- (e) Longitud de la diagonal que atraviesa el entrenudo, redondeada en mm (también: ‘longitud de la diagonal internodal’)
- (f) Ángulo entre el eje geométrico longitudinal del mismo fragmento, y la diagonal del entrenudo (e), en grados (también: ‘ángulo internodal’)
- (g) Longitud de la diagonal que atraviesa la vaina del mismo fragmento, redondeada en mm (también: ‘longitud de la diagonal de vaina’)
- (h) Ángulo entre el eje geométrico longitudinal del mismo fragmento, y la diagonal de la vaina (g) (también: ‘ángulo de vaina’)

Éstas, y variables adicionales calculadas con base en (a) - (h), se usaron para dibujar diagramas que incorporan



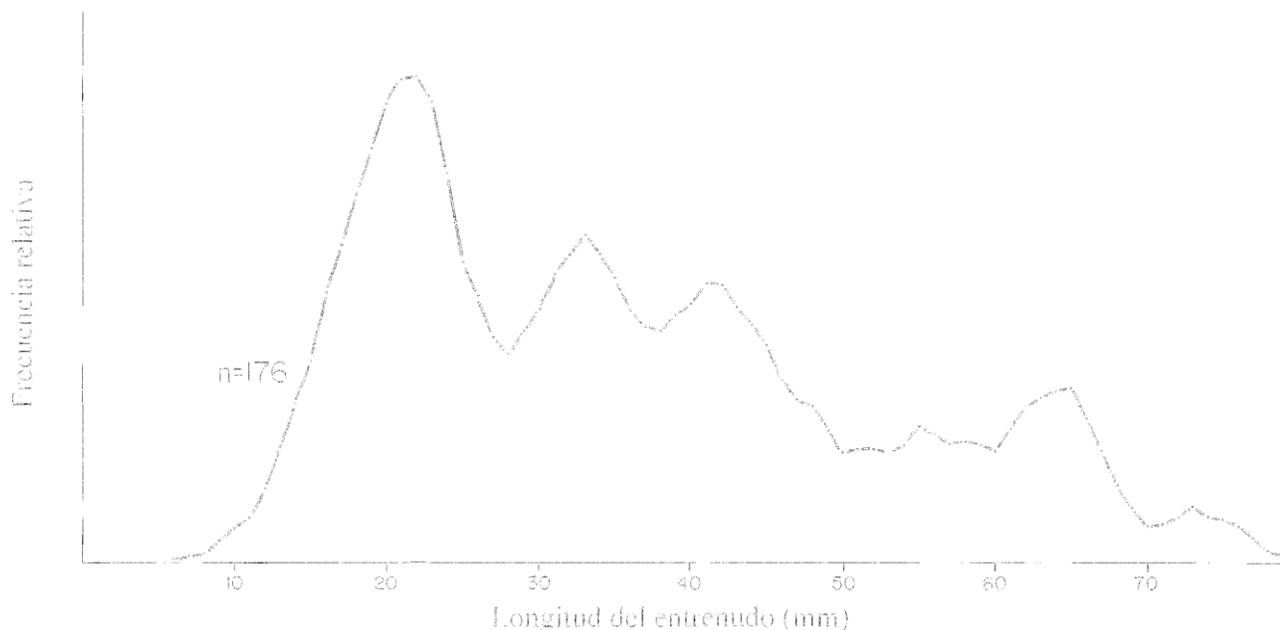
* U i Asjnise Fund Gen. nov. Representación esquemática de las variables utilizadas en el estudio numérico que son (a) anchura de entrenudo; (b) longitud de entrenudo; (c) longitud de vaina foliar; (d) densidad de haces vasculares en vaina foliar o número de haces en 1 cm del perímetro de entrenudo; (e) longitud de diagonal de entrenudo; (f) ángulo entre eje longitudinal de entrenudo y diagonal de entrenudo; (g) longitud de diagonal de vaina foliar; (h) ángulo entre eje longitudinal de entrenudo y diagonal de vaina foliar.

más que dos variables primarias. La variable más derivada, usada para el DD 8, es:

- (i) Raíz cuadrada de (c) x (d)

PROCEDIMIENTO

En un DD preliminar, (a) contra (b), los puntos de muestreo 523 y 524 estaban aún separados, pero sus distribuciones resultaron casi idénticas. Se unieron después como una sola ML B. Además, se esbozaron polígonos de frecuencia para las mismas variables, y



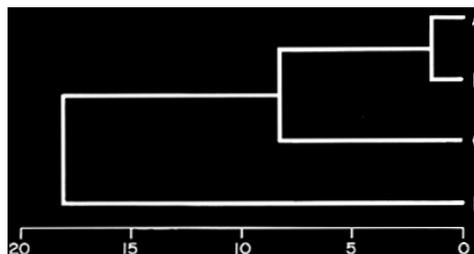
* U i *AgñisEtuD* gen. nov. Frecuencias de longitud de entrenado (b) en mm en la muestra global (MG). La curva se generalizó con un procedimiento descrito en el texto y muestra solamente frecuencias relativas.

una curva promediada para (b) (Gráfica 2) que muestra sólo frecuencias relativas, construida con base en cinco histogramas consecutivos, con grupos de longitud de 5 en 5 mm, con los límites entre los grupos desplazados de 1 en 1 mm. Así, para cada paso de 1 mm de longitud se obtuvieron cinco valores diferentes, que se promediaron. Los cuatro picos importantes de la curva parecían reflejar el número de ML. Los resultados indican que esto no es totalmente erróneo ni tampoco correcto.

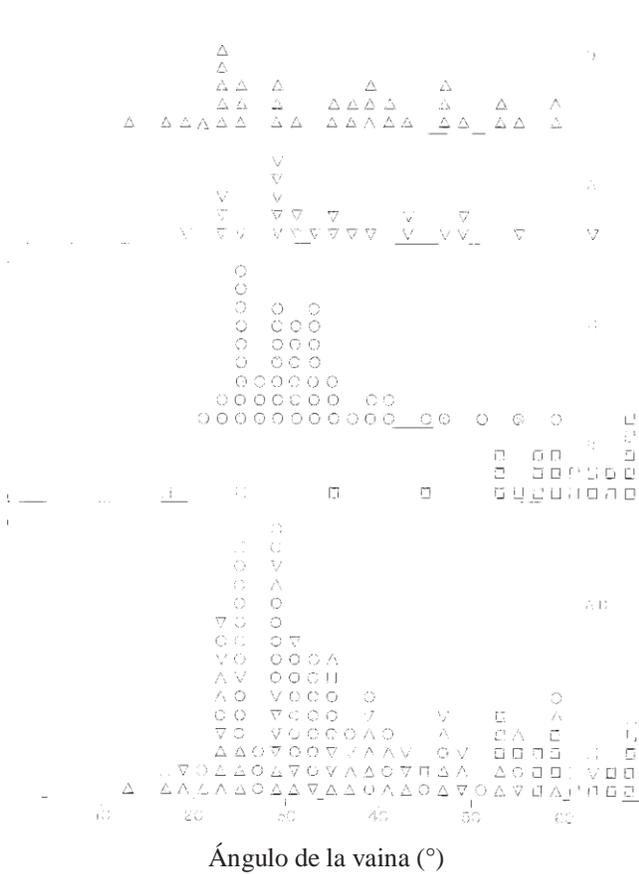
Antes de proseguir con un análisis numérico detallado, se realizó con el programa MVSP + 2.1i un análisis de cúmulos WPGMA de las ML A - D, usando las variables (a) - (h), de n =198 especímenes, y donde se tuvieron en cuenta los valores estimados a grosso modo. De acuerdo con el dendrograma (Gráfica 3), las ML A y D son muy similares, mientras que B y C son notablemente diferentes. B es la más distante de las otras tres ML.

Para cada variable se dibujaron HG de la MG y las ML (cf. Gráfica 4-6). Un HG para (h) se ilustra aquí como ejemplo de un potencial de diferenciación fuerte (Gráfica 4). Con el programa Sigma Plot en

versión anterior a 2001, de Jandel Scientific, se trazaron algunos DR con líneas de regresión de 2° orden y 95% de confianza (Gráfica 10, 11). Luego se realizó un análisis de variación, con el programa Statgraphics +5.2. Los valores de probabilidad son lo suficientemente exactos; y salieron a luz numerosas diferencias entre las ML. La investigación cuantitativa se concluyó con comparaciones de los valores colectivos, medios y de dispersión, usando el método de TUKEY (HSD-Tests, 95% confianza). Estos valores se obtuvieron para la MG y las ML con los programas

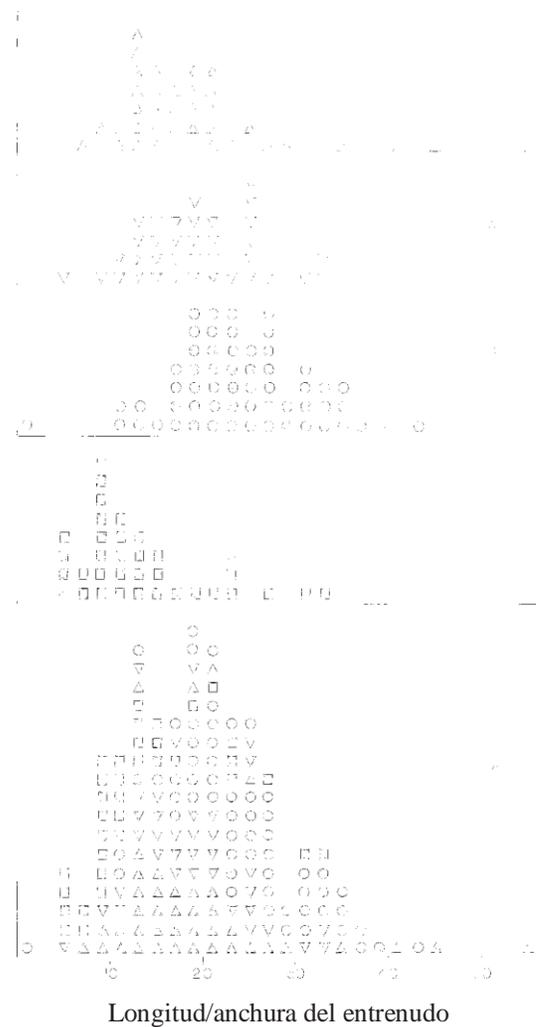


* U i *AgñisEtuD* gen. nov. Dendrograma que representa las diferencias entre las muestras locales A-D. Explicación en el texto.



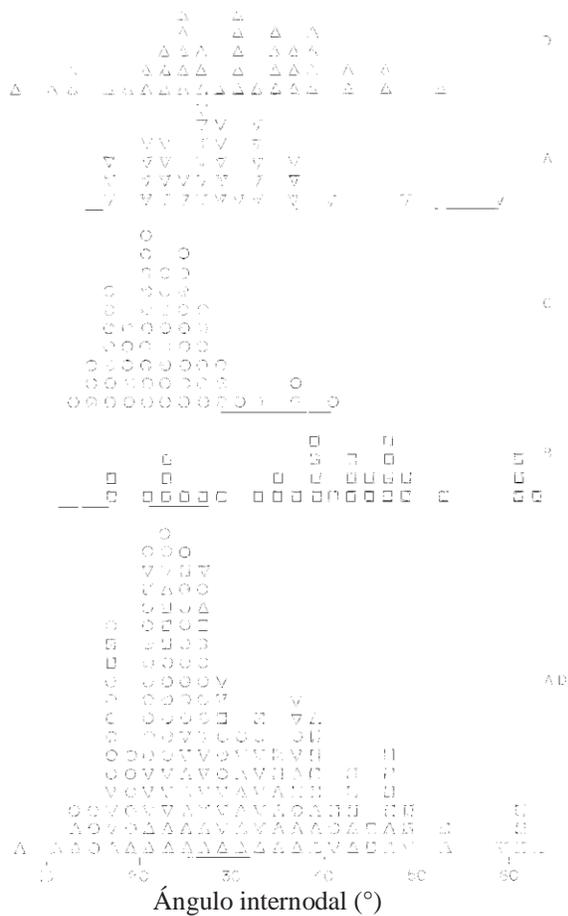
* **U i Serie de Histogramas 1 (HG 1):** *Asinisetum* gen. nov. Ángulo entre el eje longitudinal del entrenudo y la diagonal de vaina (h) en grados (véase Gráfica 1). Los símbolos de las muestras locales son: **T** para A (522); **o** para B (523/524); **z** para C (530); **S** para D (543). Cada símbolo representa un espécimen individual. Los símbolos negros representan especímenes con mediciones precisas, los blancos tienen al menos un valor estimado de grosso modo. De arriba hacia abajo: Frecuencias en las muestras locales D, A, C, B. Primer diagrama de abajo: Frecuencias en la muestra global. Nótese la distribución muy poco usual en el sitio de muestreo B. Los histogramas evidencian la gran diferencia entre las muestras B y C y la similitud de A y D.

Excel (Office, Windows 95) y Statgraphics. Los intervalos de todas las variables (a) - (h) se calcularon con y sin los valores estimados a grosso modo. Sólo estos últimos se usaron para preparación una serie de DI bivariados. Los intervalos se representan en el DI



* **U i Serie de Histogramas 2 (HG 2):** *Asinisetum* gen. nov. Variable (b)/(a) de especímenes de cuatro muestras locales mencionados en la explicación del HG 1 (Véase el pie de la Gráfica 4).

(Gráfica 7, 8) con cruces de líneas continuas, y para comparación también se asentaron las desviaciones estándar, con líneas interrumpidas. Las variables (b) y (f), que son un poco redundantes, caracterizan las tres diferentes poblaciones con claridad y son adecuadas para fines diagnósticos. El otro DI (Gráfica 8) muestra las variables (a) y (b) y se reproduce junto a la DD 1, con las mismas variables.



* U i Serie de Histogramas 3 (HG 3): *Asinisetum* gen. nov. Ángulo entre el eje longitudinal del entrenudo y la diagonal internodal (f) en grados. Nótese la baja variabilidad en la muestra local C, tercer histograma de arriba, que corresponde a la orientación paralela al eje X de la nube C en el diagrama de distribución 7 (Gráfica 17 b). Explicación adicional en el pie del HG 1 (Gráfica 4).

TAXONOMÍA

TÉRMINOS Y ABREVIATURAS

En este trabajo, con excepción de las diagnós, se usan con frecuencia términos un tanto informales: (1) El eje o tallo con follaje se llama a veces ‘vástago’; (2) un eje o tallo de orden mayor: ‘rama’; (3) el cuello formado por las bases foliares fusionadas: vaina; la parte de cada hoja que pertenece a la vaina: ‘base foliar’; (5) la parte libre, distal, de la hoja: ‘lámina’ o ‘diente’; (6) el estróbilo: ‘cono’; (7) El pie del esporangióforo:

pedicelo; (8) la parte peltada distal del esporangióforo: ‘escudo’ o ‘cabeza’; (9) una punta o emergencia de forma de espina o púa, en el centro externo del escudo: ‘proceso’ o ‘punta espiniforme’; (10) una prolongación con aspecto de hoja en el centro externo del escudo: ‘punta foliiforme del umbo’ o ‘proceso foliiforme’. Estos términos no implican reinterpretaciones morfológicas.

) D P L O L D (T X
 * *Asinisetum* gen. nov.

Type species: *Asinisetum formosum* sp. nov.

3 U H Y L R X V The ‘shonyms’ are listed here because the genus was previously considered as monotypic.

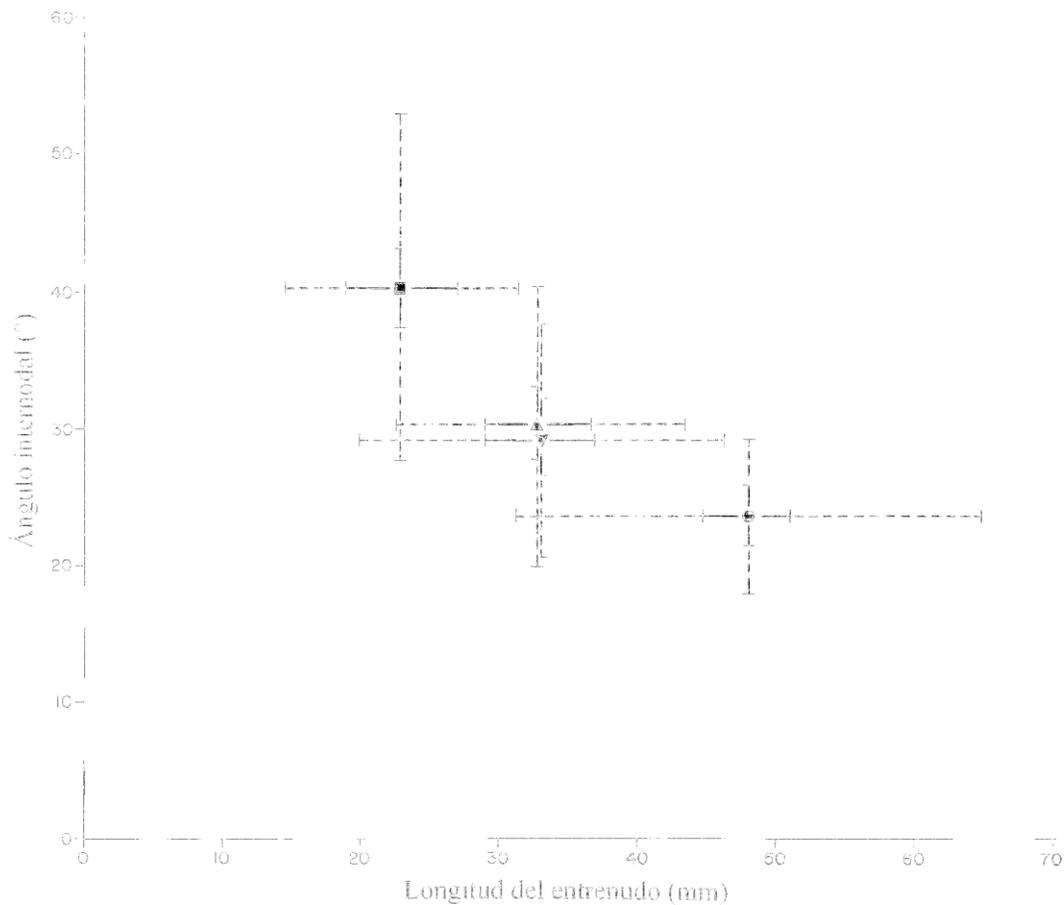
?1916 *Neocalamites carrerei* (ZEILLER) HALLE.- HUMPHREYS, E. W.: 77, pl. 5 (discarded; wrong identification of *Asinisetum*?).

1982 Phyllotheceae o Equisetaceae gen. nov., sp. nov.? - WEBER, R. et al., 1980 [1982] a: 146-147, fig. 9 a, b. WEBER, R. et al., 1980 [1982] b.: 127-128, fig. 1, b-e.

1982 *Phyllothea* BRONGNIART?, sp. A. - WEBER, R.: 120, tab. 3 (only name).

Diagnosis: Shoot tall, herbaceous, scarcely branched; axes mostly between 2 and 40 mm wide in imprint, average width about 18 mm; internodes up to 75 mm long, average length 36 mm, internode surface smooth, partially or, in slender stems and branches, often completely covered by strongly ridged, cylindrical, adpressed leaf sheaths; number of conductive bundles in sheath and basally following internode equal or nearly so. Sheath up to over 45 mm long, average about 23 mm, with 8 to 15 veins/cm of width in wide shoots, to over 20 veins/cm in slender shoots, average about 13; sheaths distally divided into flat, entire, linear, often fasciculate leaf blades extending radially away from the axis, leaves provided with one midvein each and much longer than the sheaths, almost always less than 1 mm in width and up to over 10 cm in length.

' H U L Y D *Asinisetum*, formed Rkel Q
Equisetum. Asinus (lat.): donkey (asno o burro).



* U i Diagrama de intervalos 1 (DI 1): *Asinisetum* gen. nov. Representación de las desviaciones estándar (líneas interrumpidas) e intervalos HSD de TUKEY (95% de confianza: líneas continuas), para longitud del entrenudo (b) en mm, a lo largo del eje X, contra ángulo internodal (f) en grados, a lo largo del eje Y. Los símbolos de los lugares de muestreo en las intersecciones de las líneas son: $\bar{\tau}$ para A (522); ρ para B (523/524); \mathbf{z} para C (530); \mathbf{s} para D (543). El diagrama evidencia el efecto combinado de dos variables de valor diagnóstico considerable. Nótese el aislamiento de las muestras locales B y C y la ubicación casi igual de las muestras locales A y D.

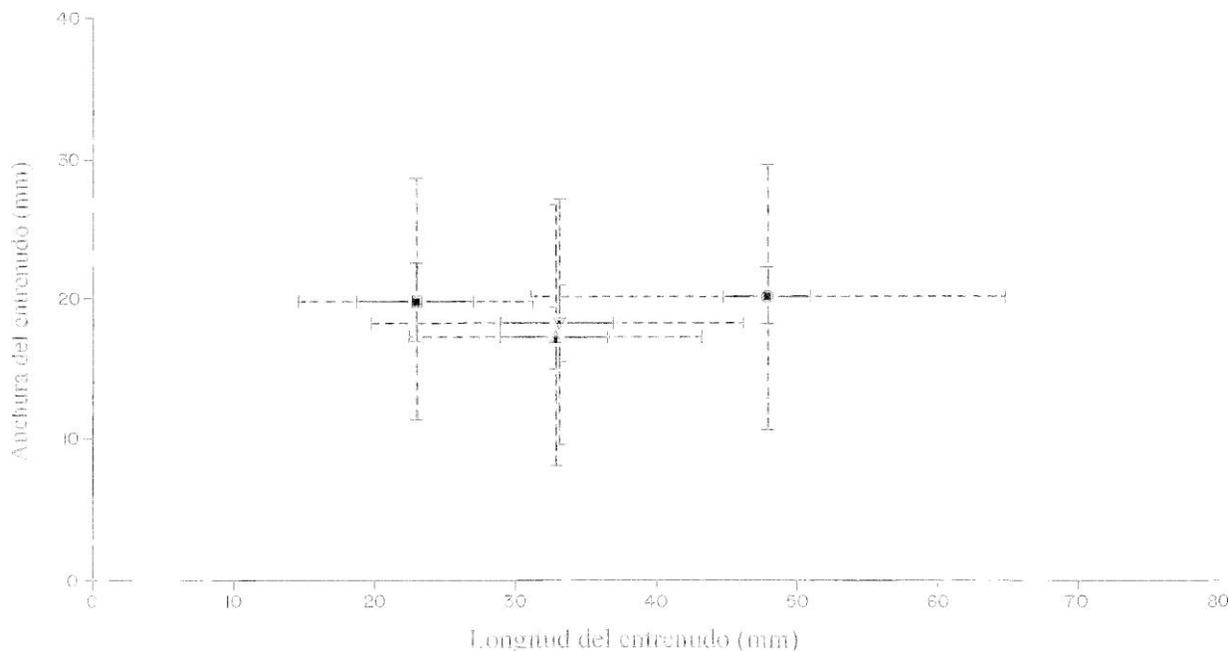
RESULTADOS DEL ESTUDIO NUMÉRICO

Antes de describir las especies se analizan algunos caracteres morfométricos o variables de los n =198 tallos de *Asinisetum* en la MG (ML A-D). DD 1 y 2 se describen detalladamente para facilitar la lectura de las demás. Cualquier valor de las variables puede ser inexacto. En repetidos casos, especímenes en que el valor de una variable fue estimado ‘a grosso modo’ se han omitido, lo cual se menciona oportunamente sin repetir las palabras ‘a grosso modo’. Los valores estadísticos colectivos que caracterizan las ML, se encuentran en la Tabla 2. El término ‘eje’ se refiere en estas explica-

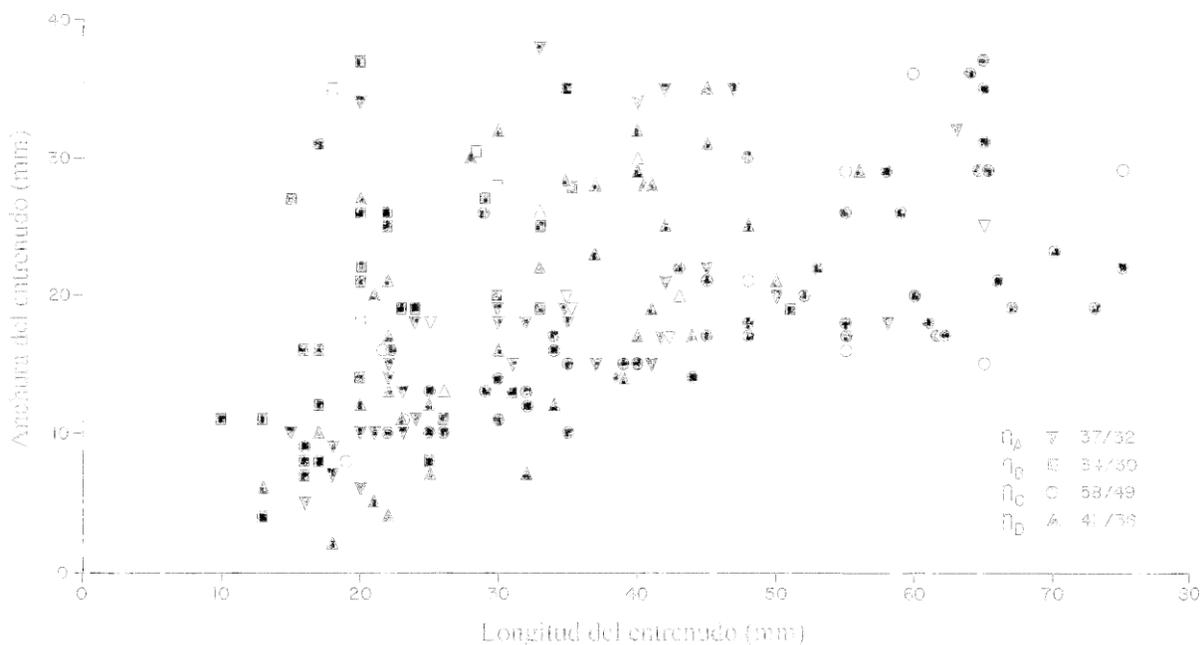
ciones siempre a los ejes X y Y de los diagramas. Los ‘ejes’ morfológicos, por lo general se llaman ‘tallos’. Las abreviaturas han sido explicadas más arriba (ver: Método numérico para *Asinisetum*).

’ L D J U D P D G L longitud de L V W entrenudo (b), y anchura del entrenudo (a), en mm, a lo largo de los ejes X y Y (n₁ =170/147). El tallo más ancho no está marcado en el diagrama por ser muy excéntrico, pero está considerado en n. Los valores de (b) tienden a ser inexactos, cuando los nudos están mal preservados.

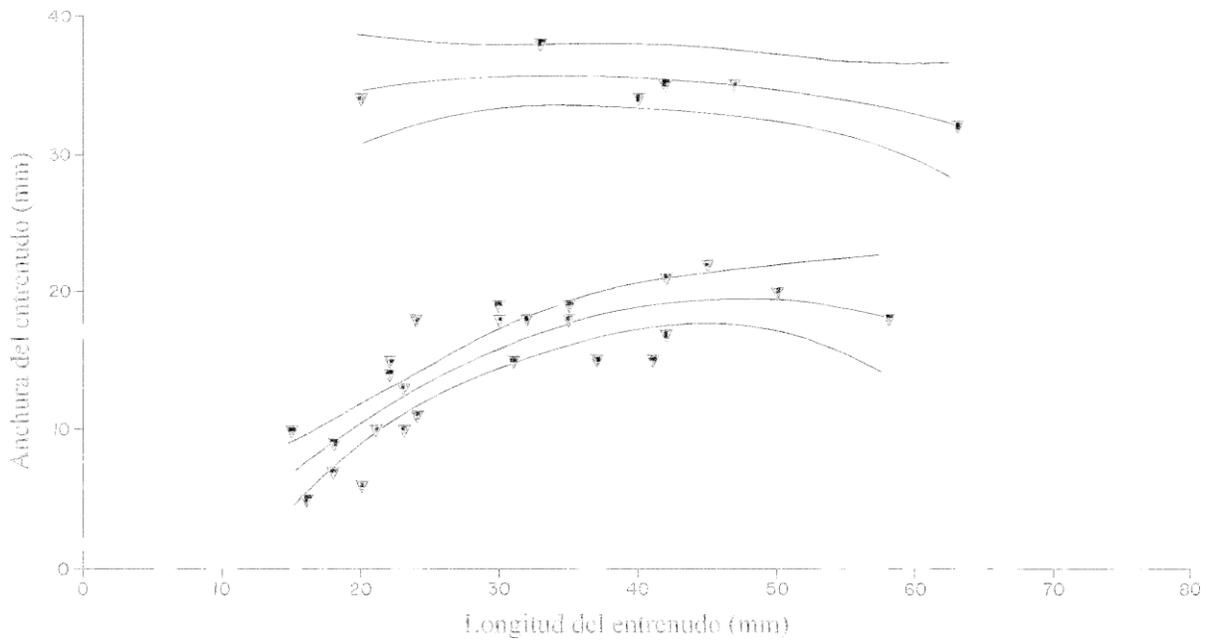
A₁ parece bipartida (Gráfica 10). Los tallos de la nube parcial superior con (a) >32 mm representan más



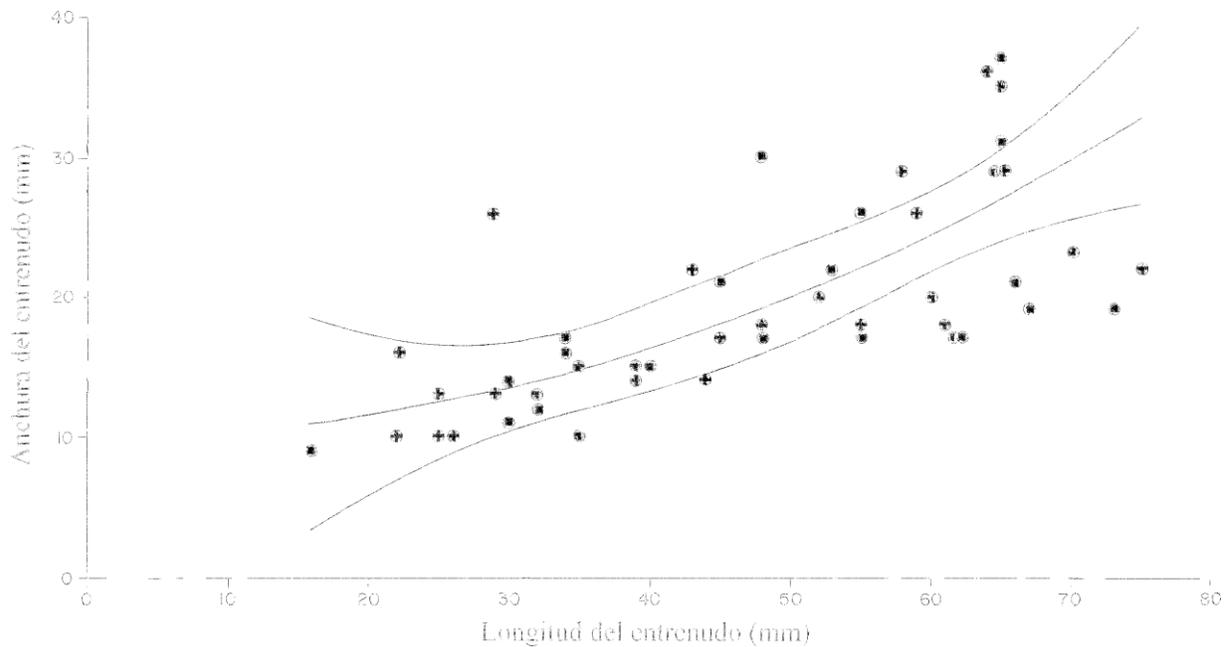
* U **Diagrama de intervalos 2 (DI 2):** *Asinisetum* gen. nov. Desviaciones estándar (línea interrumpida) e intervalos HSD de Tukey (95% de confianza: líneas continuas) para longitud del entrenudo (b), eje X, y anchura del entrenudo (a), eje Y. El diagrama evidencia una variable de valor diagnóstico bajo (a) frente a otra (b) con mayor importancia. Compárese el pie de la Gráfica 7.



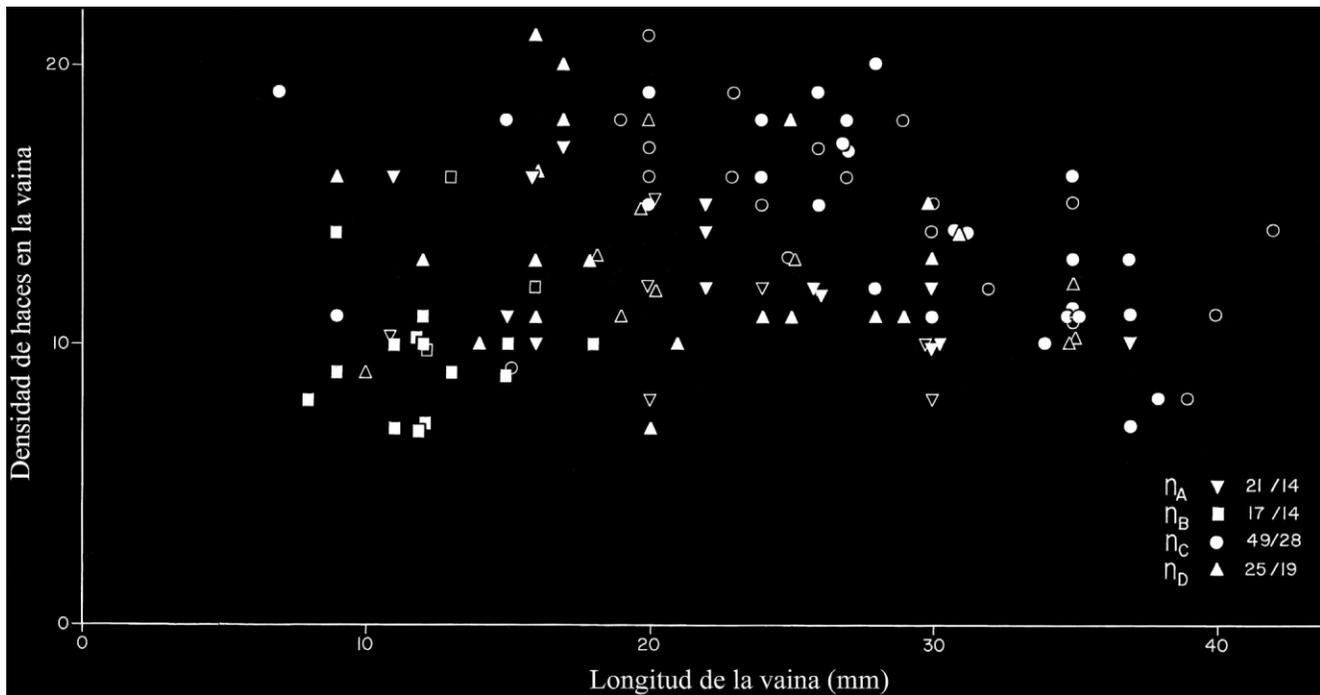
* U **Diagrama de distribución 1 (DD 1):** *Asinisetum* gen. nov. Longitud del entrenudo (b) en mm, eje X, contra anchura del entrenudo (a) en mm, eje Y, para las muestras locales A-D. Los símbolos son: ▽ para A (522); □ para B (523/524); ○ para C (530); △ para D (543). Cada símbolo representa un fragmento de tallo individual. Símbolos negros representan especímenes con mediciones precisas, los blancos tienen al menos un valor estimado a grosso modo. En una tabla se dan los números n de las muestras locales. El primer valor en cada renglón de la tabla corresponde a la muestra local completa; el segundo, después de una diagonal, a especímenes sin valores estimados a grosso modo. En el número n se considera un espécimen muy ancho que en la gráfica no se marcó con su símbolo.



* U i Diagrama de regresión 1 (DR 1): *Asinisetum* gen. nov. La distribución de la muestra local A es bipartida, como se observó en el DD 1 (Gráfica 9). Para cada una de las dos partes se muestra una línea de regresión de 2º orden (95% de confianza). Los especímenes con variables estimadas a grosso modo están excluidos. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.



* U i Diagrama de regresión 2 (DR 2): *Asinisetum* gen. nov. Distribución de la muestra local C representada en el diagrama de distribución 1 (Gráfica 9) con línea de regresión de 2º orden (95% de confianza). Los especímenes con variables estimadas a grosso modo están excluidos. En el área de longitudes mayores a 50 mm, la distribución parece ser bifurcada. Compárese DD 1 (Gráfica 9), donde se encuentran explicaciones adicionales. En el número no se considera un espécimen extremadamente ancho que en la gráfica no se marcó con su símbolo.



* U i Diagrama de distribución 2 (DD 2): *Asinisetum* gen. nov. Longitud de la vaina foliar (c) en mm, a lo largo del eje X, contra densidad de haces vasculares en la vaina foliar o densidad en 1 cm del perímetro del entrenudo (d), a lo largo del eje Y. Al representar estas distribuciones en en DI, éstas pierden su significado casi por completo. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.

del 20% de $n_{A1}=32$ (sin considerar un individuo con un valor estimado), y la inferior, con (a) <23 mm, casi un 80% de los especímenes. La ausencia de tallos con (a) entre 22 y 32 mm no se debe a muestreo subjetivo o colapso selectivo de los tallos anchos. La orientación inclinada de la 'parte inferior' indica interdependencia de las variables, variabilidad baja de (b)/(a) e incremento paulatino del cociente hacia los entrenudos largos. La distribución sugiere ramificación de los tallos (ver abajo: Ramificación).

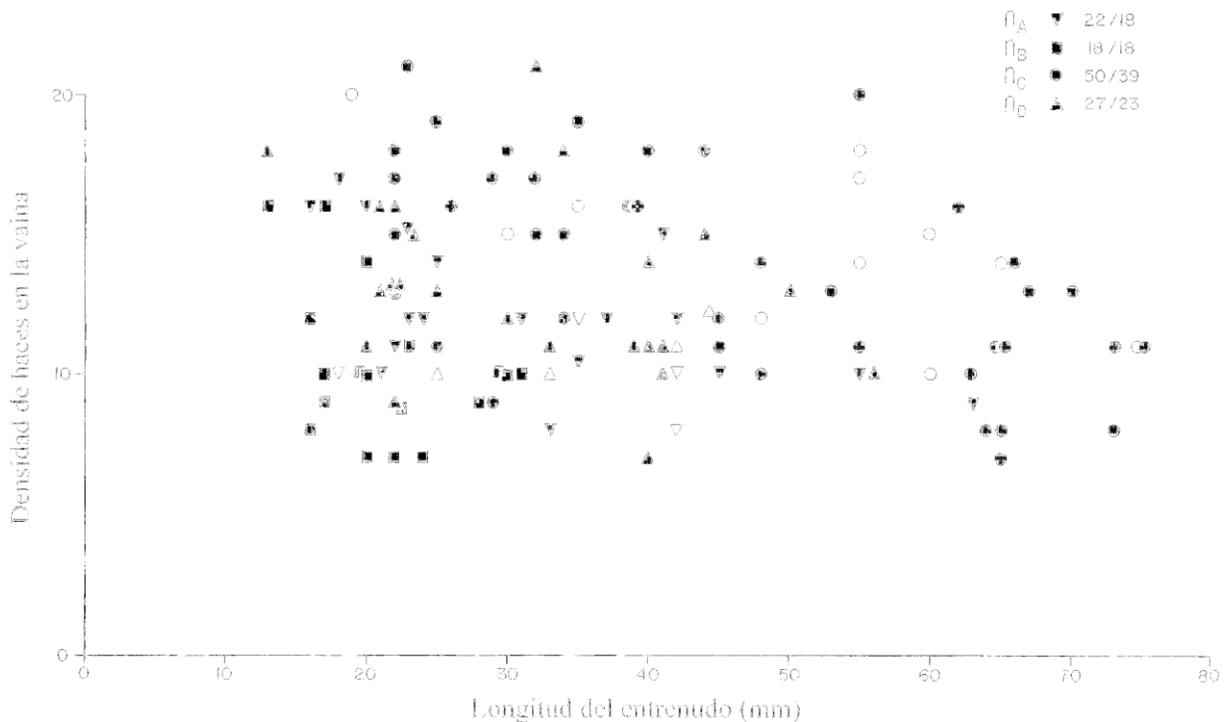
La nube B_1 es más alta que ancha, y (b) <35 mm (un tallo muy excéntrico desconsiderado). El margen de variación de (a) asemeja el de las demás nubes. El entrenudo del tallo más ancho mide sólo 20 mm de longitud. La interdependencia entre (a) y (b) es baja o nula.

C_1 es larga y angosta y aporta casi todos los ejemplares del DD 1 con (b) >50 mm. Más del 50% tiene (b) >35 mm, y en aquellos con (b) <40 mm, se encuentra (a) <18 mm, excepto un espécimen excéntrico. El pico

de (b) entre 60-70 mm en la curva de Gráfica 2 corresponde a la ML C, a diferencia de los otros tres. C_1 incluye los entrenudos más largos, y el más ancho de la MG (Lám. IV, fig. 7). La nube es angosta para los entrenudos con (b) <50 mm, si se omiten unos ejemplares muy excéntricos. Además, se nota un incremento lento y poca variabilidad de (b)/(a), hacia los entrenudos más largos, y una interdependencia marcada de (a) y (b). C_1 tiene forma de corneta, es decir, desde (b) 5# mm y más es bifurcada. Gráfica 11 muestra sólo esta distribución, con curva de regresión cuadrada (95% de confianza). La mayoría de los tallos con entrenudos de <50 mm de longitud se ubica en la zona de confianza, en contraste con los más largos, que con pocas excepciones están fuera de ella. Esta dicotomía muestra un carácter real de las plantas.

D_1 coincide con las demás nubes, pero carece de (b) >50 mm.

A_1 y C_1 son similares. La 'parte inferior' de A_1 (tallos angostos), asemeja C_1 sobre todo en anchura,



* U i Diagrama de distribución 3 (DD 3): *Asinisetum* gen. nov. Longitud del entrenudo (b) en mm, a lo largo del eje X, contra densidad de haces vasculares en la vaina foliar o densidad en 1 cm del perímetro del entrenudo (d), a lo largo del eje Y. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.

pero en C_1 , no hay nada semejante a la 'parte superior' de A_1 (tallos más anchos). La interdependencia de (a) y (b) es similar en la 'parte inferior', pero decrece de repente en tallos con (b) >40 de C_1 . Las nubes B_1 y C_1 son muy diferentes. En las longitudes entre 10-35 mm, más que el 50% de los especímenes de B_1 son más anchos que los de C_1 , y para (a) >17 mm, B_1 y C_1 tienen longitudes excluyentes, excepto un espécimen de C.

El promedio del cociente (b)/(a) de B_1 se ubica entre 1 y 1,5; mientras que en C_1 es >2. Esta variable se mostró ya en el HG 2 (Gráfica 5). Para comparación se agrega el HG 3 (Gráfica 6), que representa la variabilidad del ángulo internodal (f), con las variables (a) y (b) en relación diferente. La distribución muy estrecha de frecuencias de C contrasta mucho con las demás ML, y parece ser una de las pocas distribuciones normales de este análisis, es decir, la variable (b)/(a) es importante.

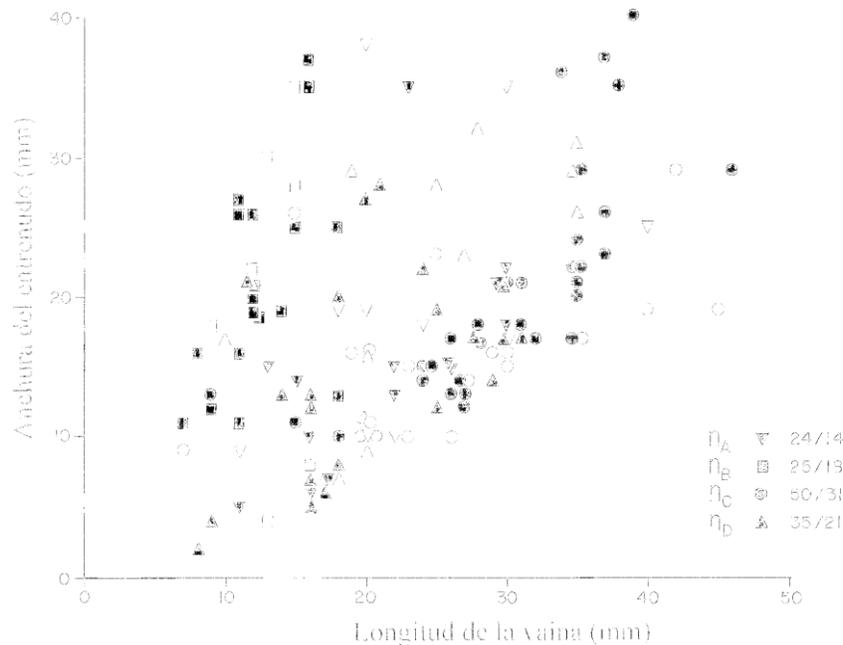
Como se esperaba, B es muy distinto de C en el HG 3 (Gráfica 6). Observaciones similares son posibles

en el HG 1 (Gráfica 4). La distribución para ML B es muy extraña.

En B_1 y C_1 se encuentran individuos excéntricos o 'outsiders' (ver abajo: *Asinisetum* ex gr. *formosum*). C_1 incluye un tallo con 66 mm de ancho, es decir, tiene 25 mm más que el segundo más ancho (Lám. IV, fig. 7; no asentado en el DD 1). Tres ejemplares de C_1 (o cuatro, con estimaciones incluidas) se ubican muy cerca del eje de simetría de la nube B_1 . Un ejemplar excéntrico de B_1 muestra un entrenudo de 50 mm de longitud; en los demás, la longitud alcanza sólo 35 mm. Este espécimen cae indudablemente en el área de C_1 . Tales ejemplares apenas si pertenecen a las poblaciones biológicas predominantes en las ML correspondientes.

B_1 asemeja D_1 en la forma, mas no en la ubicación. Las dos son anchas, cortas, no bipartidas, y si se excluye un ejemplar excéntrico de B_1 , más del 50% de D_1 se localiza fuera del área de la nube B_1 .

El incremento en las longitudes máximas de los entrenudos permite el ordenamiento de las cuatro ML



* U i **Diag. Fam. D** de distribución 4 (DD 4): *Asinisetum* gen. nov. Longitud de la vaina foliar (c) en mm, a lo largo del eje X, contra anchura del entrenudo (a) en mm, a lo largo del eje Y. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9. En el número n se considera un espécimen extremadamente ancho que en la gráfica no se marcó con su símbolo.

en la siguiente secuencia: B₁, D₁, A₁ y C₁. En el análisis de variación no se encontraron diferencias significativas en (a), entre las cuatro ML. Pero en lo tocante a (b), las ML B y C son claramente diferentes del par A/D (DI 2, Gráfica 8). Al parecer, sólo la variable (B) puede servir en una diagnosis. Para comparación, se muestra el DI 1 con (b) en el eje X y (f) en eje Y (Gráfica 7), que separa tres poblaciones de manera significativa. Las dos variables son de interés diagnóstico.

' L D J U D P D G : Longitud de la vaina (c) en mm y densidad de los haces vasculares en la vaina (d), a lo largo de los ejes X y Y (n₂ = 112/75). Se excluyen los valores estimados a grosso modo, quedando 75 ejemplares, o aproximadamente 1/2 n₁. Los valores de las variables del DD 2 tienden a ser menos exactos que en el DD 1.

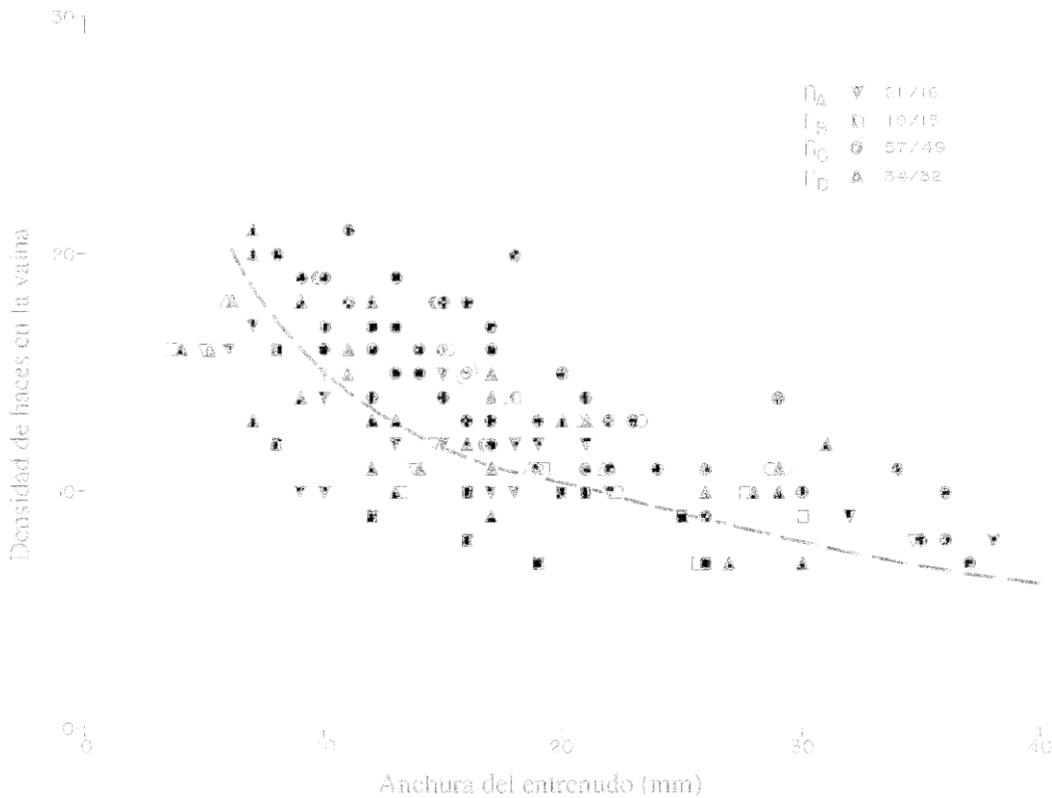
A₂ es angosta y larga y toca C₂. Dos individuos de A₂ están en el centro del área de B₂. A diferencia de DD 1, A₂ no aparece bipartida.

B₂ es pequeña, casi isodiamétrica, y aparece como protuberancia de MG₂. Faltan ejemplares excéntricos.

Sólo cuatro de los 61 ejemplares de las demás nubes se ubican en el área de B₂. En B₂, las variables muestran baja variabilidad, (c_{B2}) entre 8 y 18 mm [sólo un valor más bajo de (c) = 7 mm existe en la MG] y (d_{B2}) entre 7 y 14. B₂ se distingue de las demás nubes en que no disminuye el promedio de (c)/(d) hacia las vainas largas.

La nube C₂ es angosta y larga. Dos especímenes, en la Tabla 3 con los números 29 y 98, con (c) < 10 mm son excéntricos. Uno de ellos está en la orilla del área de B₂. El área bipartida de C₂ contiene más del 50% de C₂.

Las nubes C en DD 1 y DD 2 se comparan para entender el área bipartida de la ML. Sólo cuatro especímenes se ubican entre (c) > 28 mm y < 35 mm. Los ejemplares con (c) < 28 mm tienen un (d_{min}) = 15 mm, drásticamente bajo, sin tener en cuenta un ejemplar excéntrico en B₂, mientras que aquéllos con vainas más largas tienen en promedio (d) 1#, en tanto que los de vainas más largas tienen en promedio (d) 1#. C₂ no es interrumpida, pero sí doblada o quizás compuesta de dos partes desplazadas una contra la otra. De acuerdo



* U i D₂igrFamaDde distribución 5 (DD 5): *Asinisetum* gen. nov. Anchura del entrenudo; (a) en mm, a lo largo del eje X, y densidad de haces vasculares en la vaina foliar o densidad en 1 cm del perímetro del entrenudo (d), a lo largo del eje Y. El límite entre las distribuciones de las muestras locales B y C está marcado con una línea interrumpida. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9. En el número n se considera un espécimen extremadamente ancho que en la gráfica no se marcó con su símbolo.

con los números de espécimen de la lista primaria que no se incluyen aquí, casi todos los individuos C₂ con (c) >33 mm corresponden al extremo bipartido de C₁ con (b) >50 cm. Por lo tanto, los tallos de C con los entrenudos más anchos y largos, tienen densidades de haces llamativamente bajas. Sin embargo, en el DD 2 no se confirma que C es bipartida.

D₂ es difusa, cubre un área extensa y, por tanto, sobrelapa las nubes A₂ y C₂ considerablemente, y B₂ en menor medida.

B₂ y C₂ ocupan áreas casi completamente separadas y guardan la mayor distancia.

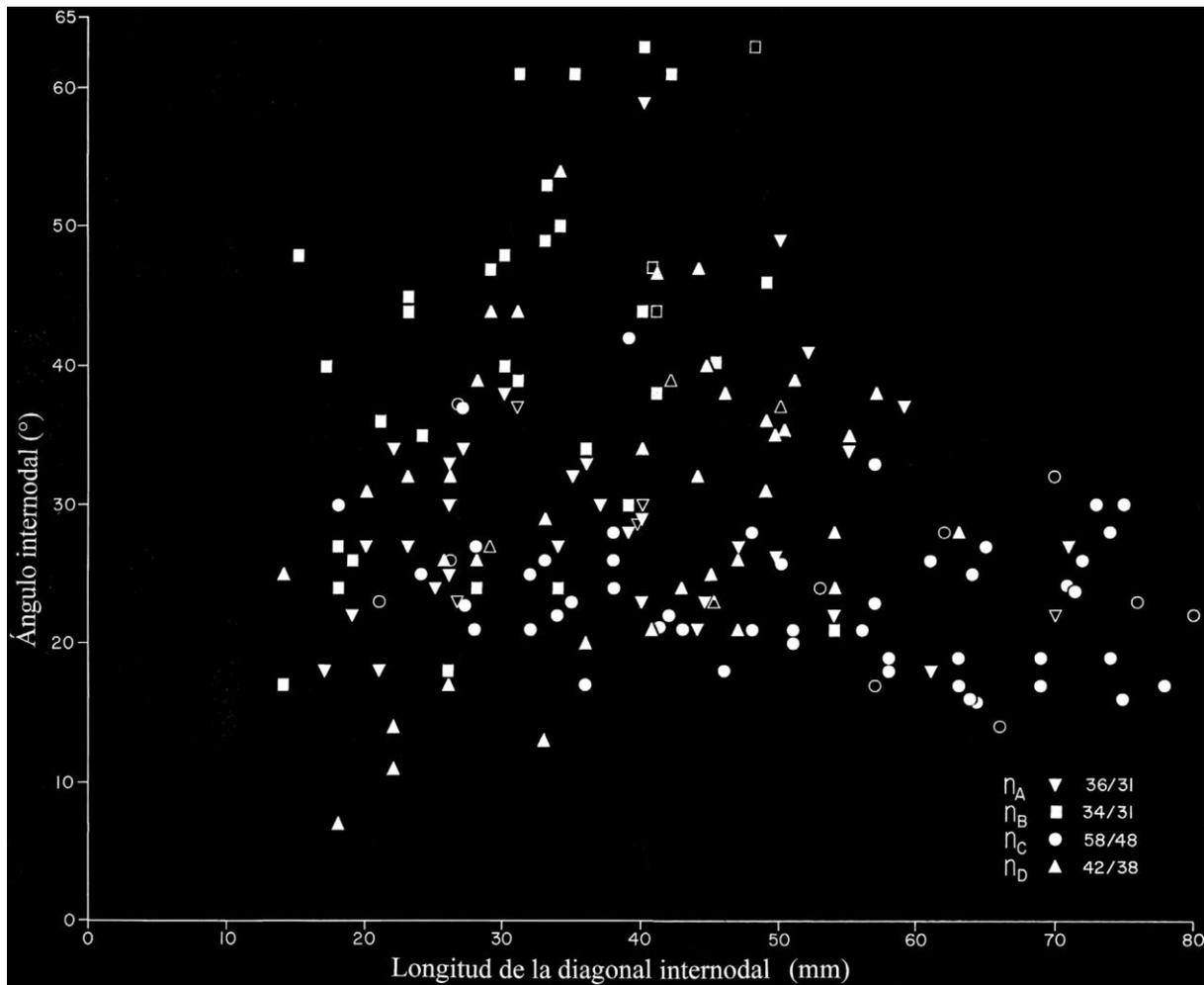
Las distribuciones A₂ a D₂ pueden ponerse en la secuencia B, A/D, C, de acuerdo con las semejanzas. B₂ y C₂ son las más diferentes, y A₂ y D₂ son estadísticamente iguales. Salvo B₂, las nubes de la MG en DD 2 parecen orientarse de manera paralela y oblicua de izquierda arriba a la derecha abajo, lo cual indica un marcado

decremento general de la densidad de haces conforme aumenta la longitud de la vaina.

Por tanto, en la MG el número total de haces por individuo varía mucho menos que el perímetro del tallo o de la vaina. Valores colectivos estadísticos solos, no permiten ver tal situación.

' L D J U D P D *GUHLongitud DL V V del entrenudo (b) contra densidad de haces en la vaina (d), a lo largo de los ejes X y Y, con n₃ =117/98. Los valores de las variables en DD 3 son confiables; mientras que en DD 1 y 2, (a) y (c) son relativamente imprecisos.

La nube de la MG es compacta. B₃ se sitúa en su extremo derecho inferior, y C₃ arriba a la izquierda. B₃ y C₃ están casi perfectamente separadas. Tres individuos de n_{C3} =39 (estimaciones excluidas), se ubican marginalmente en la nube B₃. Sólo dos de ellos, con



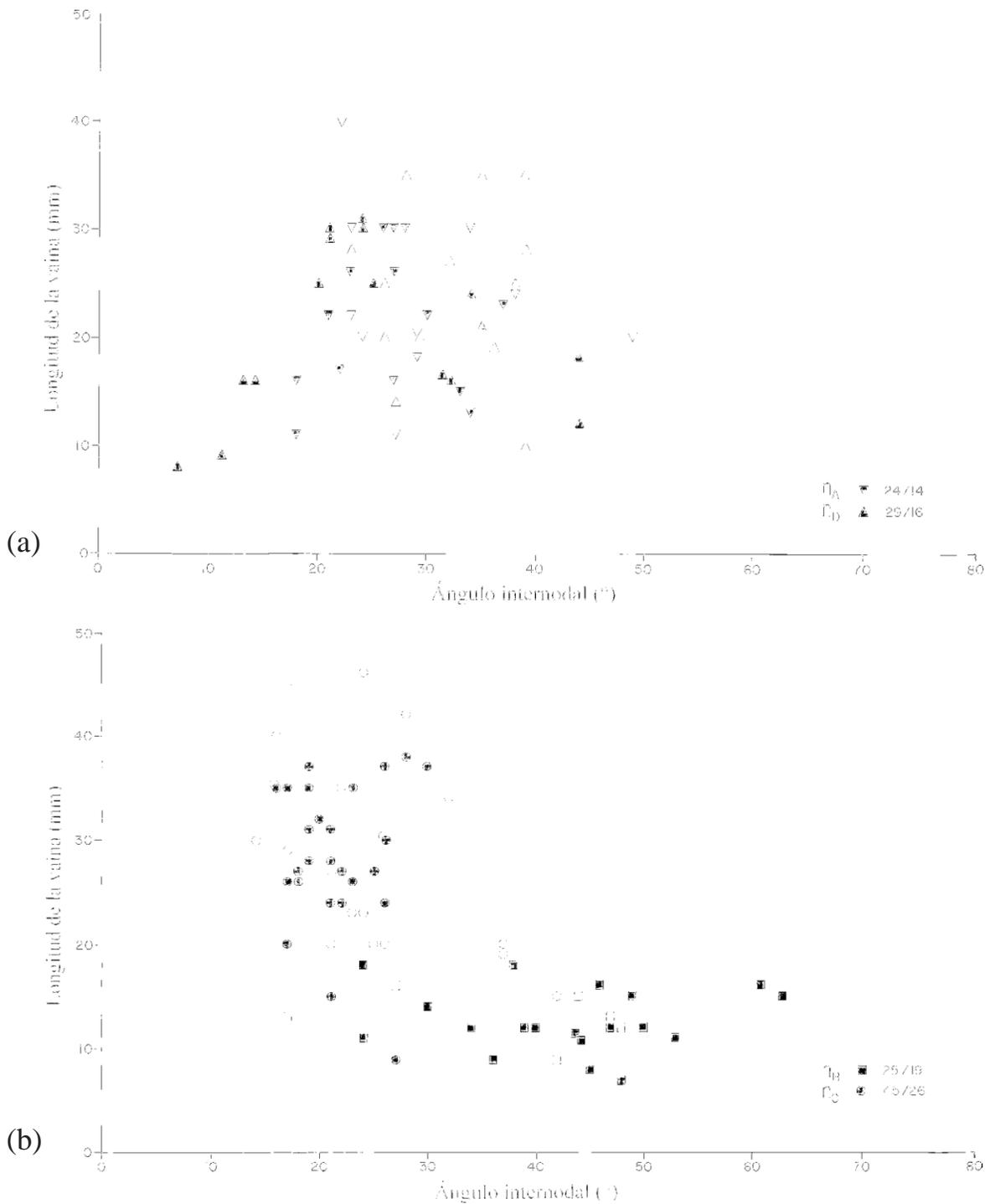
* U i D j a g F a m D de distribución 6 (DD 6): *Asinisetum* gen. nov. Longitud de la diagonal internodal (e) en mm, a lo largo del eje X, contra ángulo entre el eje longitudinal del entrenudo y la diagonal del entrenudo (f) en grados a lo largo del eje Y. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.

(d) más bajo, son excéntricos y más cerca del centro de B_3 . A diferencia de las DD anteriores, el área de C_3 es grande. Sólo un tallo de B_3 está en el centro de aquella, y en lo demás, B_3 y C_3 comparten sólo una franja angosta. Si se omite el ejemplar de C_3 en el centro de B_3 , sólo 11 de $n_{C_3}=39$ están en el área compartida. Por tanto, A_3 y C_3 son notablemente diferentes. Por otra parte, sólo 1/3, i.e., 6 de $n_{A_3}=18$ (estimaciones excluidas), están en el área de B_3 . A_3 y D_3 se asemejan y se ubican entre o claramente aparte de B_3 y C_3 .

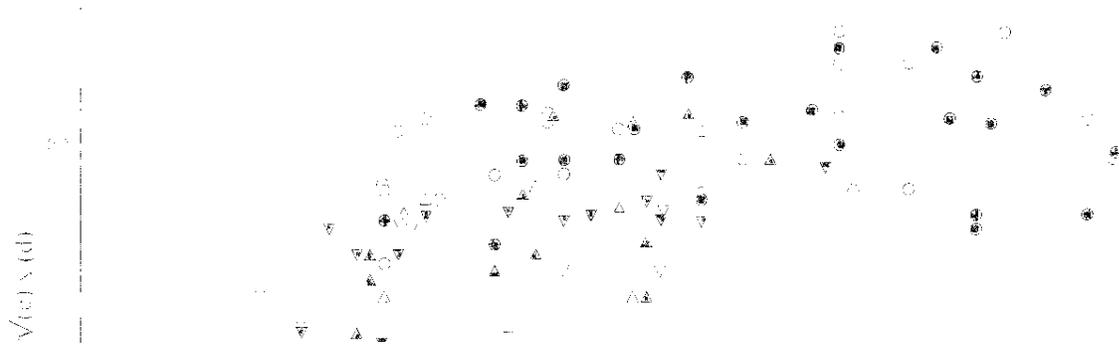
El DD 3 corrobora la interpretación anterior y, en cuanto a similitud, la secuencia de las poblaciones es $B_3, A_3/D_3, C_3$.

' L D J U D P D G : H Longitud G L V W de la vaina (c) contra anchura del entrenudo (a), a lo largo de los ejes X y Y. Las relaciones entre las ML se grafican mejor, usando variables con distribuciones paralelas a los ejes X o Y, respectivamente, y en la medida de lo posible con poca variabilidad (o baja desviación estándar). En tales pares, las variables no son interdependientes y su potencial diagnóstico es elevado. Se encontraron solamente para las ML B y C.

Las variables de este DD deben verse con cuidado, ya que la medición de las variables es a veces imprecisa, y el número de especímenes es pequeño. La nube B_4 , con $n_{B_4}=8/25$, es decir, aprox. 60% de n_{B_1} , es



* U i ç Diagrama de distribución 7 D b (DD 7 a, b): *Asinisetum* gen. nov. Ángulo internodal (f) en grados a lo largo del eje X contra longitud de la vaina foliar (c) en mm, a lo largo del eje Y. En este caso, las nubes de las muestras locales A y D (diagrama 7 a) así como B y C (diagrama 7 b) están representadas por separado. La diferencia entre las tres microespecies de *Asinisetum* resalta muy claramente. Nótese en el diagrama 7 b que las nubes de B y C son aproximadamente paralelas a uno de los ejes cada una. Los individuos de B y C que se ubican en la otra nube contienen por lo menos un valor estimado grosso modo. Las distribuciones están casi perfectamente separadas. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.



* U i D i a g r a m a de distribución 8 (DD 8): *Asinisetum* gen. nov. Longitud del entrenudo (b) en mm, a lo largo del eje X, contra las raíces cuadradas de (c)x(d) a lo largo del eje Y. Nótese la subdivisión marcada de la nube C. Explicación adicional en el pie de la Gráfica 9.

casi paralela al eje Y, porque (c) varía poco, entre 7 y 18 mm, mientras que (a) varía entre 9 y 46 mm; es decir, (c) no depende de (a). Por lo tanto, este par de caracteres tiene funciones diferentes en B₄ y C₄.

Inesperadamente, este par de variables permite una separación marcada de A₄ y D₄, mismas que comparten sus áreas parcialmente con C₄ y B₄.

' L D J U D P D * G: Ancho de tallo (a) y densidad de haces en la vaina (d), a lo largo de los ejes X y Y. Compárese este diagrama con el DD 4. Los valores de (d) se consideran como confiables. Pese a la casi nula separación de las nubes A-D, y por tanto, el bajo valor diagnóstico de (a), encontrada en el DD 1, resulta una imagen sorprendente: La distribución de la MG aparece extendida, angosta y compuesta de dos porciones unidas. A₅ y D₅ comparten la misma área, aproximadamente, pero si se eliminan estimaciones de (a), la separación de B₅ y C₅ es total. El contacto entre estas nubes está trazado con línea interrumpida en la Gráfica 15. Tales distribuciones no son casuales y, además, no se encuentran con base en valores estadísticos colectivos.

' L D J U D P D G: Longitud de la diagonal internodal (e), en mm, y ángulo internodal (f), en grados, a lo largo de los ejes X y Y. Si bien las dos variables son derivadas, en esta gráfica se logra para C₆ un resultado mejor que en DD 4. La relevancia de la MG es tan buena como en el DD 1 (n_{C6}=48). Sin embargo, las variables usadas conllevan redundancia. El DD 6 muestra que en C₆, (f) varía mucho menos que (e), que las variables no son proporcionales, sino independientes, a pesar de su redundancia. Las variables separan C₆ y B₆ limpiamente. B₆ es difusa y comparte muy poca área con C₆, sin considerar un espécimen excéntrico de B₆.

' L D J U D P D G H G: Ángulo internodal (f) en grados y longitud de la vaina (c), en mm, a lo largo de los ejes X y Y, n₇ =123/75. El número de especímenes disponibles para esta gráfica es alto, y se logró una separación muy buena de B₇ y C₇. A₇ y D₇ juntos difieren mucho de esas ML pero son casi iguales entre sí.

Nuevamente se observa que B y C son poblaciones marcadamente diferentes, y que entre ellas, se ubica otra, A+D. Juntas, las ML A+D asemejan a C más

WEBER, Reinhard, 2008, Homomorfismo en Equisetaceae del Triásico: *Asinisetum* gen. nov., *Equisetites aequecaliginosus* WEBER y conos asociados de Sonora, México, in WEBER, Reinhard, ed., Plantas triásicas y jurásicas de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 1, p. 1-83, 18 figs., 4 tablas, 11 láms.

HOMOMORFISMO EN EUISETACEAE DEL TRIÁSICO: *AsINIsEtUM* GEN. NOV., *eQuIsEtItEs AeQueCALIGINOsus* WEBER Y CONOS ASOCIADOS DE SONORA, MÉXICO

REINHARD WEBER*

RESUMEN

Asinisetum gen. nov. y *Equisetites* cf. *arenaceus* (Equisetaceae, Formación Santa Clara, Triásico Tardío, Cárnico y, quizás, Nórico, Sonora, México) pueden ser reconocidos como dobles morfológicos de otros taxa, considerando su relación con los conos asociados. *Asinisetum* vegetativo asemeja especies de *Phyllothea* u otros géneros de Tchernoviaceae pérmicas de Rusia; pero los conos asociados sugieren relaciones con *Equisetum*. Los conos se encontraron en seis yacimientos, siempre asociados con tallos de *Asinisetum*. El otro cono, *Equicalastrobus* sp., es escaso y asociado con *Equisetites* cf. *arenaceus* vegetativo, igualmente escaso en la formación. La planta reconstruida a partir de estos últimos morfotaxa es *Equisetites aequecaliginosus* WEBER. En este contexto, se examinan los métodos de comprobación y de nomenclatura en la reconstrucción paleobotánica. Las apreciaciones morfológicas y evolutivas deducidas por GRAUVOGEL-STAMM & ASH a partir de su descripción de *Equicalastrobus* se discuten detenidamente.

De acuerdo con un análisis de variación en 202 fragmentos de tallos de cuatro yacimientos distintos, escogidos por su preservación satisfactoria, *Asinisetum* incluye tres microespecies, *A. formosum*, *A. breviararticulatum* y *A. dissimile*. En cuanto a *Equisetites*, dos fragmentos vegetativos, *Equisetites* sp. 1 y sp. 2, pueden ser taxonómica o tafonómicamente distintos de *Equisetites aequecaliginosus*.

Palabras clave: Fósil, Equisetaceae, género nuevo, *Asinisetum*, *Equisetites*, fértil, reconstrucción, biometría, Triásico, Cárnico, México.

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

WEBER, Reinhard, 2008, *Phlebopteris* (Matoniaceae) en el Triásico y Jurásico de México, in WEBER, Reinhard, ed., Plantas triásicas y jurásicas de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 2, p. 85-115, 5 láms.

***PHLEBOPTERIS* (MATONIACEAE) EN EL TRIÁSICO Y JURÁSICO DE MÉXICO**

REINHARD WEBER*

RESUMEN

Las Matoniaceae más antiguas de Laurasia, género *Phlebopteris*, se remontan al Cretácico medio/tardío (Ladiniano superior/Cárnico inferior). En la Formación Santa Clara (Cárnico, ¿y, quizás, Nórico?), Estado de Sonora, México, se encontraron tres especies de *Phlebopteris*. *Phlebopteris smithii* es moderadamente frecuente. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. y *Phlebopteris angustiloba*, se recolectaron juntos en un sólo punto de muestreo. La Formación Chinle, del SW de los Estados Unidos de América, aportó dos especies, *Phlebopteris smithii* y *Phlebopteris utensis*. Juntas, las áreas vecinas de la Formación Chinle y de la Formación Santa Clara, son el más antiguo centro de diversidad del género. A continuación se describe *Phlebopteris otongensis* sp. nov. de la Formación Huayacocotla (Hetangiano, Jurásico Inferior) de Hidalgo, México oriental.

Palabras clave: Paleobotánica, Matoniaceae, nuevas especies, Triásico, Jurásico, México.

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

***PHLEBOPTERIS* (MATONIACEAE) FROM THE TRIASSIC AND JURASSIC OF MEXICO**

REINHARD WEBER

ABSTRACT

The oldest known Laurasian Matoniaceae, genus *Phlebopteris*, are Mid/Late Triassic (late Ladinian/early Carnian) in age. The Carnian (and, perhaps, Norian?) Santa Clara Formation, Central Sonora, Mexico, bears three species of *Phlebopteris*. *Ph. smithii* is moderately common. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. and *Phlebopteris angustiloba* were found together in one Sonoran site. The geographically and stratigraphically close Chinle Formation, SW USA, bears two species, *Phlebopteris smithii* and *Phlebopteris utensis*. The Chinle and Santa Clara Formations together are the oldest known center of diversity of the genus. In addition, *Phlebopteris otongensis* sp. nov. is described from the Early Jurassic (Hettangian) Huayacocotla Formation near Otongo, Hidalgo State, eastern Mexico.

Key words: Fossil, Matoniaceae, new species, Triassic, Jurassic, Mexico.

PHLEBOPTERIS (MATONIACEAE) AUS TRIAS UND JURA MEXIKOS

REINHARD WEBER

ZUSAMMENFASSUNG

Die nach mitteltriassischen Vertretern aus der Antarktis ältesten Matoniaceen sind grösstenteils laurasische Phlebopteris-Arten der Mittel-/Spättrias in der Santa-Clara-Formation von Sonora, NW-Mexiko, die ins Karn gehört (und vielleicht ins Nor reicht?), kommen drei Arten vor. *Phlebopteris smithii* ist zerstreut. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. und *Phlebopteris angustiloba* wurden gemeinsam nur an einem Fundpunkt gesammelt. Die Chinle-Formation, SW-USA hat bisher zwei *Phlebopteris*-Arten geliefert, *Phlebopteris smithii* und *Phlebopteris utensis*. Die benachbarten Gebiete der Chinle-Formation der USA und der Santa-Clara-Formation von Sonora stellen zusammengefasst das älteste Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung dar. Ausserdem wird *Phlebopteris otongensis* sp. nov. aus der Formation Huayacocotla (Hettangium) von Hidalgo (östliches Zentralmexiko) beschrieben.

Schlüsselworte: Paläobotanik, Matoniaceae, *Phlebopteris*, neue Arten, Trias, Jura, Mexiko.

INTRODUCCIÓN

La familia Matoniaceae tiene dos géneros modernos con pocas especies confinadas a algunas islas de Malasia entre Indochina y Australia, “al oriente de 90° longitud este y 10° de latitud norte y sur” (CORSIN & WATERLOT, 1977). Junto con las Gleicheniaceae e Hymenophyllaceae, la familia pertenece a los más antiguos helechos leptosporangiados sobrevivientes hasta el presente.

Las Matoniaceae se remontan al Triásico Medio. La asignación de *Tomaniopteris katonii* (KLAVINS, TAYLOR & TAYLOR, 2004), descrito con base en soros desprendidos, es menos segura que la de *Soloriopsis ruxpe* (MILLAY & TAYLOR, 1990), un fragmento de eje; ambas especies se describieron con base en fósiles permineralizados de Antártida. En lo consecutivo, la familia no tuvo gran auge en Gondwana. La edad de la secuencia con carbón de la cuenca de Ipswich, Australia, donde se registró *Phlebopteris alethopteroides* ETHERIDGE (1888), se ha considerado generalmente como triásica tardía. En Laurasia, apareció en algunas localidades del Triásico Tardío (a partir del Carníco), representada por el género *Phlebopteris* BRONGNIART y, según HIRMER & HOERHAMMER (1936), desde el Triásico más tardío (Rético) de Kulmbach (Franconia, Alemania), se encuentra *Selenocarpus* SCHENK. En el Jurásico, la familia alcanzó distribución y diversidad notables, sobre todo en Laurasia. Géneros y especies fósiles adicionales se encuentran hasta en el Cretácico (TIDWELL & ASH, 1994).

Para las investigaciones sobre Matoniaceae fósiles, los trabajos de HIRMER & HOERHAMMER (1936), sobre la morfología de la fronda y la taxonomía, de VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1993), sobre la morfología de las esporas y la taxonomía, junto con una recopilación menos completa por ANDREWS & BOUREAU (in ANDREWS *et al.*, 1970), son básicos. En su descripción de *Aninopteris* gen. nov., GIVULESCU & POPA (1998, tab. 1) resumieron los caracteres foliares y de las esporas de este género monotípico junto con 13 especies de *Phlebopteris*. Información fitogeográfica se encuentra en CORSIN & WATERLOT (1977) y SKOG (2001).

MATONIACEAE FÓSILES EN AMÉRICA DEL NORTE

México: Las primeras Matoniaceae mesozoicas de México se mencionaron en el siglo XIX. *Phlebopteris* fue dado a conocer (con el sinónimo *Laccopteris*) en una lista de especies triásicas de la Formación Santa Clara, Sonora como “*Laccopteris Emmonsi* FONTAINE” (AGUILERA & ORDÓÑEZ, 1893). En una versión modificada de esta lista, AGUILERA & ORDÓÑEZ (1896), refirieron “*Laccopteris Emmonsi*” (sic!) y “*L. af. Münsteri*”. Esta última fue registrada nuevamente por WIELAND (1926). Posteriormente, (AGUILERA, 1938, ms. no publ.) describió e ilustró “*Laccopteris muensteri*”, sin referencia a “*Laccopteris Emmonsi*”. Su material original no se encuentra en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM. La identidad de los especímenes antiguos de *Phlebopteris smithii*, descrito aquí, no puede confirmarse con base en las ilustraciones de AGUILERA (1938), que muestran fragmentos de aspecto más tosco. Esta situación sugiere que la diversidad del género en la Fm. Santa Clara puede haber superado la que está documentada con el material recolectado por el autor y sus estudiantes, descrito aquí. Por ser cuestionables, las identificaciones anteriores no figuran en las sinonimias de este artículo. La información sobre *Phlebopteris* en el inciso sobre “el Triásico continental de México” por CORSIN & WATERLOT (1977), bajo el encabezado no perfectamente atinado “América Central” (trad. del autor), ya estaba obsoleta cuando se publicó. La flora de la Mixteca Alta, citada como de edad rética, es del Jurásico Medio. Los registros jurásicos de la familia Matoniaceae se restringen a dos géneros, *Phlebopteris* (como *Laccopteris*) y *Piazopteris* LORCH. “*Laccopteris* (?) sp.” se encontró en el Jurásico Medio de la Mixteca Alta, Estado de Oaxaca (WIELAND, 1914, 1916). La identificación genérica es correcta, aunque se trata de un fragmento de una fronda estéril (véase abajo). Además, la especie nueva *Phlebopteris otongensis*, descrita aquí, se había mencionado antes en la literatura sin identificación específica, ni se describió como nueva (DELEVORYAS, 1982). En cuanto a *Piazopteris*, WIELAND (1914, 1916) describió “*Alethopteris* (?) *oaxacensis*” como especie nueva, la cual junto con “*Alethopteris*

branneri” (WHITE), “*Phlebopteris branneri* (WHITE) GOTHAN” (GOTHAN in JONGMANS & GOTHAN, 1951; W. & R. REMY et al., 1975) cayó en sinonimia con *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH 1968 (LORCH, 1967 [1968]) (SILVA-PINEDA, 1969). Este último nombre se cita usualmente como *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH, 1967. Sin embargo, el año válido de la publicación de esta combinación es 1968, según una nota al pie de la primera página de dicha publicación: “Received January, 1968”. Esta especie es frecuente en la flora del Jurásico Medio de México.

En total, se agrega a los listados en el catálogo de MALDONADO-KOERDELL (1950) y en SILVA-PINEDA cuatro especies de *Phlebopteris*, dos de ellas nuevas y dos conocidas previamente sólo de otros países.

Triásico y Jurásico de América del Norte, excepto México: Las Matoniaceae mesozoicas, precretácicas, encontradas en América continental al norte y este de México, son pocas, sobre todo porque las floras jurásicas escasean en esta área. La mayoría de las especies son del Supergrupo Newark, es decir, del Triásico Tardío (y Jurásico temprano). La especie más conocida es *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD, descrita aquí para Sonora. La especie fue referida originalmente del Grupo Chinle del suroeste de los Estados Unidos de América (DAUGHERTY, 1941), como también *Phlebopteris utensis* ARNOLD (1956), que se discute brevemente abajo. A diferencia de ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982), el autor considera que se trata de una especie válida.

Algunas especies adicionales de “*Laccopteris*” o bien *Phlebopteris* se han descrito desde el siglo XIX, del Supergrupo Newark, del este de los Estados Unidos, pero se han basado generalmente en material pobre, perdido. Se discutieron en ASH et al. (1982), en el contexto de una revisión de *Phl. smithii*, y en WEBER (1999) en el estudio taxonómico de *Tranquilia whitneyi* (NEWBERRY) HERBST.

Después de su aparición diversificada en el Triásico del noroeste de México y el suroeste de los Estados Unidos de América, *Phlebopteris* no alcanzó una diversidad similar, sino en la flora de transición TR/J del Scoresby-Sund de Groenlandia. HARRIS ([1926, 1931,] 1937: 19-22) describió *Phlebopteris angustiloba*

(antes como “*Laccopteris angustiloba*”), *Phlebopteris muensteri* (antes “*Laccopteris groenlandica*” o “*L. brauni*”) y *Phlebopteris polypodioides* (antes también “*L. affinis*”) encontradas en los niveles más bajos del Jurásico (zona de *Thaumatopteris*). De acuerdo con GIVULESCU & POPA (1998), *Phl. affinis* se acepta aquí como especie válida, mientras que HIRMER & HOERHAMMER (1936) y HARRIS (1961) la habían puesto en sinonimia con *Phl. polypodioides*.

Además, ASH (1991) describió *Phlebopteris tracyi* de la Formación Coon Hollow (Terreno Wallowa), del Jurásico Medio de Oregon e Idaho, Estados Unidos de América. Esta especie se distingue fácilmente de todas las especies mexicanas, en que las pinas tienen una venación secundaria conspicuamente reticulada, y que están insertas con interespacios marcados.

En la Formación San Cayetano de Cuba, que en sus niveles más altos alcanza el Oxfordiano, VAKHRAMEEV (1965) describió “*Phlebopteris cubensis*”, mismo que fue revisado e identificado como *Piazopteris branneri* por ARECES-MALLEA (1990). Se desconoce la edad precisa de los niveles con plantas.

LA FORMACIÓN SANTA CLARA

En varias ocasiones, el autor dio referencias de la literatura geológica especializada (WEBER, 1985 a; 1997). STEWART & ROLDÁN (1991) reinterpretaron la formación, cuyo espesor se conoce sólo tentativamente, pues es probable que fuera deformada por tectonismo sinsedimentario. Independientemente de lo anterior, parece razonable asignar la Formación Santa Clara, y el Grupo Barranca, al cual pertenece, al Supergrupo Newark y correlacionarla con los niveles cárnicos de aquél.

LA FORMACIÓN HUAYACOCOTLA

Phlebopteris otongensis sp. nov., la especie jurásica descrita al final, proviene de un solo afloramiento en el norte del Estado de Hidalgo. La geología de la zona está avanzada gracias a los yacimientos de manganeso cerca de Otongo, explotados por la Compañía Minera

Autlán. De acuerdo con OCHOA-CAMARILLO (1997), las capas con plantas fósiles en la localidad pertenecen a la Formación Huayacocotla, que es, en parte, continental y que corresponde al Hettangiano. El autor fue informado por Jaime RUEDA-GAXIOLA (com. oral) sobre esta localidad, que se ubica aproximadamente a 1 km del campamento minero Otongo, al lado derecho del camino de terracería hacia una estación de bombeo. Entre otros, Theodore DELEVORYAS la visitó posteriormente, mencionó *Phlebopteris* de Otongo en una publicación (DELEVORYAS, 1982) y escribió sobre la comunidad con *Phlebopteris otongensis*: “La localidad en Hidalgo es realmente memorable por la escasez de las cicadofitas, que predominan en las demás floras jurásicas de México. Al parecer, los fragmentos de los helechos fueron sepultados durante una inundación, y no fueron arrastrados” (trad. del autor). Con buena razón, DELEVORYAS también subrayó que, en su mayoría, los helechos mesozoicos pertenecían al estrato herbáceo (‘ground cover’).

MATERIAL

El material estudiado fue recolectado en una región extensa y numerosos sitios de muestreo en el Estado de Sonora. Un yacimiento con *Phlebopteris* se ubica en el Estado de Hidalgo. En los afloramientos sonorenses, los estratos o paquetes de estratos vecinos pueden mostrar diferencias litológicas marcadas, a las cuales corresponden diferencias en el contenido florístico. Por otra parte, apenas se notan tales diferencias entre las grandes áreas de estudio en Sonora (WEBER, 1985 a, fig. 1-5), y los fósiles sugieren que el patrón regional de vegetación no ha cambiado cualitativamente durante la sedimentación de la formación.

El intento de encontrar una biozonación de la flora no es prometedor, ya que la diferenciación florística regional es poca, y en la práctica es imposible debido al reducido conocimiento de la estratigrafía fina de la formación. Las diferencias florísticas a cortas distancias permitieron la descripción de algunos grupos recurrentes de especies, que se han estudiado e interpretado en un contexto paleoecológico (WEBER et al., 1980 [1982]; ZAMBRANO & WEBER 1985).

MUESTREOS, PRESERVACIÓN Y TÉCNICA

Denominación de los lugares de muestreo: Las áreas y tipos de yacimientos con plantas fósiles se llaman: (1) ‘Área de trabajo’: Superficie de más de 1 km², cartografiada; (2) ‘localidad’: Una superficie de 300 x 300 m cuanto más, con varios sitios y/o puntos de muestreo; (3) ‘punto de muestreo’: capa con espesor <30 cm, muestreada a lo largo de <5 m; o superficie reducida, normalmente de <5 m de un extremo al otro, con fósiles en escombros, o lugar de excavación o recolecta en superficie, en donde no se diferencian estratos; (4) varios puntos de muestreo en una superficie de unos 10 x 10 m pueden combinarse como ‘sitio de muestreo’. Los muestreos que arrojaron los fósiles descritos se mencionan en contexto.

Preservación: La Formación Santa Clara contiene mantos de antracita y grafito microcristalino. De acuerdo con estos grados de madurez, las impresiones investigadas muestran sólo excepcionalmente películas orgánicas amórficas y ningún rasgo anatómico de las cutículas. Los yacimientos con *Phlebopteris* se caracterizan frecuentemente por roca de grano fino que puede ser muy oscura o negra. La venación se puede observar sólo tentativamente, pero los soros y los esporangios pueden estar bien moldeados. La preparación de palinomorfos dispersos se ha intentado por varios colegas, siempre sin resultados. Por tanto, no se hicieron ensayos para encontrar esporas de *Phlebopteris* in situ.

En su mayoría, los fragmentos de *Phlebopteris angustiloba* y *Phl. smithii* corresponden a la etapa reproductiva. Los soros dificultan la observación de la venación, que se vuelve casi imposible, cuando minerales secundarios, p. ej., caliche o hidróxidos de hierro, cubren las impresiones o alteran la roca contigua (Lám. II, fig. 2, 3, 9; Lám. IV, V). Los fósiles apenas requieren de preparación. En el espécimen de Lám. I, fig. 5-7 se removió tal costra.

Los helechos de la Formación Huayacocotla se encuentran en una arcillita fina, de color gris claro. El reemplazo de la sustancia vegetal por hidróxido de hierro y la decoloración secundaria alrededor de las impresiones foliares dan a estos fósiles un atractivo estético. Sin embargo, los minerales secundarios cubren o

borran el relieve fino de las superficies foliares y de la venación.

El espécimen ilustrado en Lám. III, fig. 7 y 8 es el mejor preservado y se fotografió con un microscopio ZEISS Tessovar. Las demás fotografías se tomaron con varias cámaras de 35 mm. Los especímenes están depositados en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, México, D.F.

TAXONOMÍA

Orden: Filicales

Familia: Matoniaceae

Género: *Phlebopteris* BRONGNIART 1836

Especie tipo: *Phlebopteris polypodioides* BRONGNIART, 1836 (1828-1838): 372, lám. 83, fig. 1.

Relaciones taxonómicas de *Phlebopteris*: HIRMER & HOERHAMMER (1936), y más tarde HARRIS (1961), reunieron en *Phlebopteris polypodioides* BRONGNIART un gran número de formas que se habían distinguido anteriormente como especies diferentes, y ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982) asignaron numerosos registros norteamericanos a *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD. Así resaltan las dificultades al definir especies de las Matoniaceae. La delimitación de *Phlebopteris*, *Matonidium* y *Matonia* conlleva complicaciones adicionales en el nivel de géneros, lo cual hizo ver HARRIS (1980) con su interpretación de *Phlebopteris muensteri* y *Phlebopteris braunianus* como hojas de luz y de sombra, pertenecientes a una sola especie de *Matonia*.

Con referencia a estos géneros, HARRIS (1961) dice: “Resulta evidente que los límites entre *Phlebopteris*, *Matonidium* y *Matonia* están menos tajantemente trazados de lo que se suponía hasta la fecha y, es más, estos géneros parecen ser transicionales ...” (trad. del autor).

Delimitación de las especies: La valoración de diferencias y variabilidad en *Phlebopteris* depende más que en otros grupos del material. Al describir especies debe usarse de preferencia material rico de una sola

localidad; en cambio, conjuntos de especímenes provenientes de numerosas localidades ampliamente esparcidas pueden borrar diferencias entre especies poco distintas, como en el caso de *Phlebopteris smithii* en ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982). Pese a lo anterior, *Phlebopteris crenulata* sp. nov. se describe aquí con base en un solo espécimen, ya que posee un carácter diagnóstico diferencial incuestionable. Las descripciones de especies deben ilustrarse con especímenes de varias etapas ontogenéticas y con buena representación de ejemplares fértiles y estériles. Hay que evitar la selección para ilustración sólo de aquellas frondas que muestran la base de la lámina pediforme, lo cual se tuvo en cuenta en las presentes descripciones de *Phlebopteris smithii* y *Phl. otongensis* sp. nov.

Caracteres de importancia: *Phlebopteris* posee frondas en forma de abanico, con segmentación primaria en lóbulos primarios, por lo general laciniados. Éstos a veces se designan como ‘pinas’, lo cual parece inadecuado. El autor usa el término ‘pina’ para los segmentos de último orden (penúltimo en *Piazopteris*) que, por lo normal, son lóbulos con bases confluyentes. Las frondas fértiles poseen soros con una sola hilera circular de menos que 20 esporangios. No se percibe un receptáculo voluminoso ni un indusio, lo cual puede estar condicionado por la fosilización. Estos caracteres no respaldan inequívocamente la diagnosis genérica, la cual, no obstante, es práctica. *Phlebopteris* resulta ser un género con diagnosis parcialmente negativa: Indusios y columnas centrales no presentes, etc. Cuando en una especie se observa un indusio, ésta debe asignarse a *Matonidium* o *Matonia*, respectivamente, aun cuando estos géneros se consideren como transicionales, como se aludió anteriormente.

En las diagnosis de especies de *Phlebopteris* es de especial importancia la venación secundaria o, al menos, se ha usado con preferencia. Las venillas secundarias no se ramifican, se bifurcan o pueden formar anastomosis en una medida variable. Hay patrones de venación muy peculiares y fijos, como en *Phlebopteris angustiloba*. Por lo normal, el grado de reticulación varía mucho, y para fines diagnósticos es necesario recurrir a caracteres adicionales de la venación, como la presencia o ausencia de arcos primarios a lo largo de las venas medias, así

como su tamaño y forma, la posición y forma de las mallas secundarias o los ángulos de inserción de las venillas secundarias.

Las especies más conocidas y fundamentales para todas las comparaciones son aquéllas que HIRMER & HOERHAMMER (1936) revisaron y redescubrieron sobre todo con base en material de las areniscas de transición entre el Rético y Liásico de Franconia, Alemania, que son *Phlebopteris angustiloba* y *Phlebopteris polypodioides*, *Phlebopteris brauni*, *Phlebopteris muensteri*. Las primeras dos especies tienen venación reticulada. La venación muy característica de *Phlebopteris angustiloba* se describe más abajo. Por otra parte, en el grupo de *Phlebopteris polypodioides* la venación muestra una variabilidad tan grande que parece imposible o arbitrario separar las diferencias inter- o intraespecíficas. En casos extremos, la venación asemeja estrechamente la de *Woodwardia*. En lo demás, la taxonomía de este grupo depende de la inclinación de los autores por 'lumping' o 'splitting'. El material tipo de *Phlebopteris polypodioides* proviene del Jurásico Medio de Yorkshire, y HARRIS (1961) ofrece la mejor referencia para comparar las especies mexicanas con aquélla.

Las otras dos especies tienen venación secundaria sin anastomosis, excepto en las bases confluyentes de las pinas. Como se mencionó, HARRIS (1980) las combinó con el nombre de *Matonia braunii*, ya que le pareció haber observado indusios en *Phlebopteris braunii* y porque interpretó las dos "especies" como las hojas de sol o de sombra de la misma planta. Autores posteriores cuyo criterio se adopta aquí, insisten en que *Phlebopteris muensteri* debe permanecer en *Phlebopteris*, porque la observación de los indusios es incierta (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993; GIVULESCU & POPA, 1998). Además, no es posible comprobar la suposición de que se trate de hojas de sol y de sombra.

La ausencia de los indusios se subrayó también en el caso de *Phlebopteris smithii* (ASH, LITWIN & TRAVERSE, 1982). La venación de esta especie muestra muy pocas anastomosis y arcos primarios, respectivamente (ibidem, fig. 2 A-D en el texto).

Los soros, los esporangios y esporas ofrecen caracteres importantes adicionales, aunque en los fósiles de muchas localidades se observa preferentemente

el lado adaxial de las frondas, y los soros aparecen como abultamientos más o menos circulares con un ombligo central, que resalta sobre todo en *Phlebopteris angustiloba*, descrito abajo.

Como impresiones, las plantas triásicas de Sonora ofrecen sólo información morfológica incompleta, mas este defecto por lo normal no impide el análisis taxonómico. En el presente estudio, debido a que algunas especies de *Phlebopteris* del Triásico sobrevivieron hasta el Jurásico, y a que se describe también una especie jurásica, había que tener en cuenta también las formas jurásicas, con base en la recopilación mencionada de POPA in GIVULESCU & POPA (1998, tab. 1).

***Phlebopteris crenulata* sp. nov.**

Lám. I, fig. 1-4

Previous record:

1985. *Phlebopteris* ex gr. *polypodioides*.- WEBER 1985 a: 120, tab. 3 (only name).

Diagnosis: Pinnules sublinear, pinnule margin entire at base, crenulate more distally, lobes of crenulation about 2 mm wide, pinnules about 5 mm in width; midrib about 0.5 mm wide, slightly curved and decurrent at base, secondary venation slightly reticulate, primary arches of secondary venation along rachis spanning the whole distance between neighboring pinnule midribs, pinnule with one often interrupted row of angular primary arches along each side of midrib, arches less than 3 mm long, about 0.5 mm wide from the midrib, venation scarcely anastomosing to the margin, forming locally marginal or submarginal loops. Often one veinlet ending at the proximal extreme of crenulation notch, five or less veins per crenulation lobule touching the pinnule margin at an angle of 45 to 80°, measured along the midrib.

Holotype: Specimen IGM-PB-1211 (Lám. I, fig. 1-4).

Locus typicus: Close to the village El Encinal (and the Los Pilares hills), eastern central Sonora, Mexico. Sampling site El Crucero, bed 2 (537B CLP-IG-UNAM, working area 5 in WEBER, 1985 a, fig. 5), 28°33'02"N/109°21'10"W.

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

Derivatio nominis: *crenulata* (lat.): crenulate; margin of pinna with very small, more or less rounded lobes.

Descripción: Sólo el holotipo fue hallado en el punto de muestreo 537B, entre El Encinal y Los Pilares (véase WEBER 1985 a, fig. 5), en un nivel diferente del que contiene *Phlebopteris angustiloba*. El espécimen muestra un fragmento de un segmento primario profundamente laciniado de una fronda. Todas las pinas están incompletas. Al parecer, las pinas eran planas, ya no se tocaban lateralmente, sino que tenían interespacios de 1 a 2 mm. Las bases de las pinas vecinas confluyen y el ala del raquis que se forma de esta manera alcanza 2 mm de anchura. El borde de las pinas está diseccionado por muescas aproximadamente cada 2 mm, es decir, es crenulado. La venación de las pinas consiste en una vena primaria o costa media fina, de aproximadamente ½ mm de anchura casi constante en la porción basal. Las costas forman con el raquis un ángulo axilar de casi 90°, más agudo en la base, ya que son ligeramente decurrentes lo cual se observa difícilmente si el punto de inserción está cubierto por el raquis. La vena media está acompañada a los lados por una serie de arcos primarios de la venación secundaria, que son mucho más largos (a lo largo de la costa media) que anchos. En el ala entre las bases de las pinas se encuentran venillas paralelas al raquis y que forman arcos cuya longitud (a lo largo del raquis) casi iguala la distancia entre las pinas (Lám. I, fig. 1).

Comparaciones: El carácter diagnóstico diferencial de *Phlebopteris crenulata* es el borde que, en contraste con las demás especies del género, es crenulado. En la venación, la especie es parecida a *Phlebopteris polypodioides*, descrito por Hirmer & Hoerhammer (1936) del Jurásico basal de Alemania. La pina ilustrada en ese trabajo en la fig. 5 en el texto (Nr. 4) con su borde no perfectamente recto asemeja el ejemplar sonorense, y la venación secundaria es muy similar en ambas especies. Hirmer & Hoerhammer (1936) con buena razón no consideraron los caracteres del borde de las pinas en sus diagnosis de *Phlebopteris*, ya

que todas las especies conocidas en esa época tienen bordes enteros. En cambio, Harris (1961) constató expresamente en su diagnosis de *Phlebopteris polypodioides*, basada en el material tipo de la especie y otros especímenes del estrato tipo, que los bordes de las pinas están enteros.

Por ello, el borde crenulado, junto con la venación secundaria menos reticulada en el espécimen sonorense, son considerados aquí como suficientes para definir una especie nueva. La gran diferencia en edad entre los materiales de Sonora y de Yorkshire (Cárnico o Aaleniano/Bathoniano, respectivamente) es una razón adicional para distinguir dos especies.

Phlebopteris crenulata se distingue de las demás especies sonorenses del género en el grado de la reticulación de la venación secundaria. Los arcos primarios acompañantes de la vena media faltan casi por completo en *Phlebopteris smithii* (ASH et al., 1982, fig. 2a-d en el texto). Además, las pinas de esa especie tienen bordes enteros.

A pesar de haberse encontrado en el mismo punto de muestreo, *Phlebopteris crenulata* no puede confundirse con *Phlebopteris angustiloba*, ya que en esta última especie las venas secundarias forman un ángulo casi recto con el borde de la pina, y las demás venillas son claramente más finas, de modo que podrían llamarse venas terciarias. En *Phlebopteris angustiloba*, las pinas se tocan o se sobreponen constantemente. En *Phlebopteris otongensis*, la especie jurásica descrita al final, el grado de reticulación es similar al de *Phlebopteris crenulata*, pero el borde de la pina y el tamaño de las arcos primarios no coinciden.

***Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD 1947**

Lám. I, fig. 5-8; Lám. II; Lám. III, fig. 1-3

Basionym: *Laccopteris smithii* DAUGHERTY 1941. The Upper Triassic flora of Arizona. Carnegie Institution of Washington, Publication 526.

Synonymy and diagnosis: cf. ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982) regarding the diagnosis and LITWIN (1985) for the synonyms.

Previous records from Sonora:

1980 (1982). *Phlebopteris* cf. *smithii*. - WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA: 128, fig. 2 a-c (only name).

1985. *Phlebopteris smithii* (DAUGHERY) ARNOLD. - WEBER, 1985 a: 120, tab. 3 (only name).

Yacimiento más importante: Base de La Barranca, Sección 2 (POTTER *et al.*, 1980) (punto de muestreo 528; área de trabajo 4, WEBER, 1985 a, fig. 4; 28°34'40"N; 109°40'06"W).

Observaciones: El material tipo de *Phlebopteris smithii* de la Formación Chinle, Petrified Forest Member (DAUGHERTY, 1941), se revisó junto con especímenes de numerosas localidades norteamericanas en ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982).

En Sonora se recolectaron unos 50 ejemplares, sobre todo en el escombros de carretera a lo largo de la Sección La Barranca 2, área de trabajo 4, La Barranca/Santa Clara (WEBER, 1985 a, fig. 4). Además se observaron lajas de tamaño muy grande, repletas de fragmentos de esta especie, que no se recolectaron por la preservación pobre de las frondas. En todo el material, estas últimas están fragmentadas, y se encontraron sólo dos especímenes con la base pediforme de la lámina foliar. Por ello, no se ha podido medir la longitud y la anchura de las frondas enteras y de los segmentos primarios. La anchura de las pinas alcanza 5 mm, pero con frecuencia es menor. En algunos ejemplares, con fragmentos en arcillita encajonante negra, la preservación de los detalles es muy buena (Lám. I, fig. 5-7).

La Lám. II, fig. 6 muestra la base de una fronda pequeña. Aunque no puede medirse, la anchura del pecíolo puede haber alcanzado unos 7 mm. Distalmente se divide en dos mitades flabeladas, con nueve segmentos primarios cada una que, en parte, están muy deteriorados.

La Lám. II, fig. 4-6 y la Lám. III ilustran algunos fragmentos de frondas fértiles. Los soros están arreglados en dos hileras al lado de la costa media, y en su mayoría tocan ésta mas no el margen de la pina. El diámetro de los soros es de 1/2 a 1/3 aproximadamente, de la anchura de cada mitad de la lámina sin la vena media. Así, cada mitad de la lámina posee una franja marginal libre de soros. Estas mitades de lámina son

más o menos revolutas. Los soros se tocan o están separados por interespacios de hasta 1/2 del diámetro del soro (Lám. II, fig. 6, 7 y 9). En las frondas sepultadas horizontalmente, aparecen como estructuras circulares. Los esporangios están insertos en círculo uniseriado alrededor del receptáculo. En 30 soros se contaron entre 11 y 14 (¿15?), en promedio unos 13 esporangios, pero los números más bajos pueden corresponder a soros dañados e incompletos.

Los esporangios se reconocen por los anillos radialmente orientados en el soro. En su mayoría, los anillos están doblados, pero la dehiscencia parece haber iniciado pues se ha observado algunos expandidos. Los esporangios parecen carecer de pedicelos y están más o menos deformados por la dehiscencia y la sepultación. En estas condiciones, la medición de sus dimensiones, la longitud de 0.3 mm y la anchura casi igual, resulta algo imprecisa. La anchura del anillo es de unos 0.06 mm.

Marco ecológico: *Phlebopteris smithii* pertenece en Sonora a conjuntos fósiles de composición bastante variable. En los sitios de muestreo de la Sección 2 de La Barranca, se asocia sobre todo con la equisetácea *Asinisetum* (WEBER, en esta publicación) que, según los estudios realizados hasta la fecha, prefirió hábitats oxigenados sin producción de turba (WEBER *et al.*, 1980 [1982 a]; ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER, 1985). No se ha descubierto raíces y rizomas, por lo cual esta determinación requiere de observaciones adicionales.

Discusión: *Phlebopteris smithii* ilustra la dependencia de ciertos caracteres del estado de maduración ontogenética de cada espécimen y de la preservación. En la descripción original, DAUGHERTY (1941, lám. 7, 8) mostró tres fragmentos de frondas con la base pediforme de la lámina y un ejemplar (lám. 8, fig. 2) con la parte central de un segmento primario. Una fronda adicional, muy pequeña, aparece en su lám. 9, fig. 1. La representación de frondas con o sin la base pediforme es de 4:1. Ningún espécimen muestra el ápice de un segmento principal. ASH *et al.* (1982, 1-3) ilustraron 13 especímenes, nueve con la base pediforme. La relación entre frondas con o sin base pediforme es casi igual o igual cuando no son considerados los especímenes de DAUGHERTY reproducidos por ASH *et al.* (1982, lám. 3,

fig. 3). Sin embargo, para fines de comparaciones entre especies referidas en la literatura se requiere de un panorama equilibrado de la variabilidad de las bases de lámina y las partes centrales de las frondas. Las ilustraciones en este artículo amplían la imagen sesgada de *Phlebopteris smithii* presentada por los autores previos, en cuyas ilustraciones predominan especímenes con las bases de lámina. Los especímenes de DAUGHERTY (1941) destacan por un aspecto burdo, con pinas más cortas y anchas que lo normal. ASH et al. (1982, lám. 1, fig. 1, 5) dieron ilustraciones de frondas casi completas. Estos ejemplares, así como las figuras de algunos fragmentos adicionales de segmentos primarios más grandes, muestran que las pinas son por lo normal mucho más angostas y tupidas que en DAUGHERTY, y que tienen bordes casi paralelos. La ampliación de ASH et al. (1982, fig. 5) no es $\times 1$ como dice el pie de la lámina, pero la pieza en sí es de suprema calidad. El segmento primario central de esta fronda muestra al lado derecho varias pinas que están insertas en el raquis con ángulo casi recto, mientras que a mano izquierda, los ángulos son menores ya que el fragmento no quedó sepultado en posición horizontal. Cuanto menor es el ángulo entre las dos mitades del segmento, mayor es la deformación y más pequeño el ángulo axial de las pinas. Los segmentos primarios más planos y expandidos horizontalmente, muestran ángulos axiales de casi 90° (DAUGHERTY, 1941, lám. 8, fig. 2; ASH et al., 1982, lám. 1, fig. 6). Por ende, en las diagnósis debe usarse sólo el ángulo axilar mayor, medido en segmentos sepultados horizontalmente.

La densidad de las pinas y soros parece variar mucho en *Phlebopteris smithii*. Soros que se tocan o que están "imbricados" (Lám. I, fig. 5-7) y otros con interespacios que alcanzan $1/2$ diámetro de un soro, pueden encontrarse en la misma fronda. Esta variabilidad, en parte aparente, depende de las condiciones tafonómicas. La forma asimétrica de la mayoría de los soros de este espécimen sonoreense se debe indudablemente al grano muy fino de la roca encajonante, a cuya compactación obedece que el fragmento aparente sepultación horizontal a pesar de su orientación original oblicua o diagonal al estrato. Para fines diagnósticos hay que medir los diámetros de los soros y sus distancias en especímenes no deformados.

El estado de preservación de los especímenes disponibles no favorece la observación de los indusios. Muchos soros muestran una estructura cóncava central de aproximadamente la mitad del diámetro del soro. En algunos casos, esta estructura tiene un contorno claramente delineado (p. ej. Lám. I, fig. 7, hilera inferior, 3er soro de la derecha). Estas líneas no corresponden al borde de un indusio, sino al conjunto de terminaciones proximales de los anillos de los esporangios individuales. En la fronda de la Lám. I, fig. 5-7, esta porción central con el receptáculo se encuentra alterada por sepultación diagonal.

Comparaciones: *Phlebopteris utensis* de la Formación Chinle, fue descrito por ARNOLD (1956) y puesto en sinonimia con *Phlebopteris smithii* por ASH et al. (1982). LITWIN (1985), al estudiar las esporas de la última especie, la revisó, pero no opina expresamente sobre dicha decisión. Especímenes adicionales de *Phlebopteris utensis*, depositados por ARNOLD y resguardados en la colección de tipos del National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) muestran que las aréolas primarias ("fields") entre la vena media, las secundarias principales y el borde de la pina que se notan en la fotografía (ARNOLD, 1956, lám. 16, fig. 6), son artefactos fotográficos. La lám. 16, fig. 1 muestra el mismo espécimen con poco aumento, y las aréolas se parecen en esta imagen a los abultamientos con ombligo central que se observan en muchas hojas de *Phlebopteris* y que corresponden al lado adaxial de las mismas (cf. Lám. IV, fig. 4, 5).

Según ARNOLD, *Phlebopteris utensis* tiene menos de 10, por lo normal ocho esporangios por soro. Mientras que en los ejemplares de *Phlebopteris smithii* de Sonora se encuentran normalmente más de 11, en promedio unos 13 esporangios. Según la diagnósis de ASH et al. (1982), el número de esporangios varía entre siete y 20 (diferencia de 14), lo cual es un espectro de variación muy amplio, pues en general, el número de esporangios en el género es menor que 20. Según LITWIN (1985), cuyo material supuestamente fue en parte idéntico al de ASH et al. (1982), el número de esporangios varía entre 5 y 14 (diferencia de 9). Según POPA in GIVULESCU & POPA (1998), la diferencia entre mínimo y máximo de esporangios en cada especie alcanza siete, y la

diferencia promedio es de aproximadamente cuatro. La variabilidad en *Phlebopteris smithii* admitida por ASH et al. (1982) indica que se aglomeraron varias especies naturales ("lumping"). El presente autor considera que *Phlebopteris utensis* es una especie en su propio derecho.

La relación de *Phlebopteris smithii* con el grupo de *Phl. polypodioides* es sólo marginal. Se distingue de la segunda especie no sólo en la poca reticulación de la venación, sino también en su hábito más fino, y apenas cabe duda de que se trata de una especie independiente. En cuanto a la reticulación, *Phlebopteris smithii* tiene una posición entre *Phlebopteris polypodioides* y *Phlebopteris muensteri*, y es más semejante a la segunda. Aunque la diferencia entre el material sonoreño y la especie alemana es sutil, es posible separarlas con base en dimensiones y densidad de las pinas. Mientras que en los especímenes de Sonora, en 10 cm del raquis se insertan 25-50 pinas, según las ilustraciones de HIRMER y HOERHAMMER (1936) o en WEBER (1968), *Phl. muensteri* presenta normalmente menos de 20. La densidad de las pinas en los ejemplares burdos (DAUGHERTY, 1941) no concuerda con lo anterior.

***Phlebopteris angustiloba* (PRESL) HIRMER &
HOERHAMMER 1936**

Lám. III, fig. 4-7

Basionym: *Gutbiera angustiloba* PRESL in STERNBERG 1838.- STERNBERG, Tentamen, vol. 2, p. 116, pl. 33, fig. 13 a-e.

Synonyms: See HIRMER & HOERHAMMER, 1936: 26; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993: 241.

Diagnosis: Frond large; main segments of blade deeply pinnatifid; pinnae very closely crowded with no interspaces, confluent at base, linear, parallel-sided almost to the tip, up to 5 mm wide; pinna bases forming together two zones along the rachis forming a distinct ribbon-like stripe. Secondary venation dichotomous, consecutive veinlet groups with prominent almost straight proximal veinlets touching the pinna margin at about 90°, deeply sunken into the blade and,

thus, forming a pattern of sub-quadrangular or sub-rectangular, adaxially convex meshes ("fields"); other veinlets much weaker.

Punto de muestreo: Cerca del poblado de El Encinal (y los cerros Los Pilares), Sonora centro-oriental, México. El Crucero, Capa 2 (537B CLP-IG-UNAM, área de trabajo 5 de WEBER, 1985 a, fig. 5, 28°33'02"N /109°21'10"W).

Descripción: Sólo unos 20 especímenes fueron recolectados en el único punto de muestreo 537B, El Crucero, capa B (WEBER, 1985 a, fig. 5). No se observaron frondas completas ni las características bases de la lámina foliar. El mismo estrato también arrojó *Phlebopteris crenulata*. Sin embargo, las dos especies se encontraron en diferentes capas del estrato común. A diferencia de *Phlebopteris crenulata*, *Phl. angustiloba* es de un nivel llamativo donde las fisuras entre roca y fósiles están teñidas de color rojo y blanco, por hidróxido de hierro y caliche.

El material mexicano de *Phlebopteris angustiloba* asemeja el de Franconia, Alemania, mas la forma mexicana presenta formas un poco más burdas. Esta diferencia no es suficiente para distinguir la forma subespecífica *sonorensis*, prevista por WEBER (1985 a)

Las pinas de *Phlebopteris angustiloba* llaman la atención por sus aréolas muy prominentes, casi cuadradas o de trapecio. Sobre todo en las frondas fértiles, son marcadamente abombadas. Las aréolas están bordeadas por la vena media, las venillas secundarias y el borde de la pina. En vista adaxial, las aréolas son convexas y a veces tan prominentes y amplias que pueden quedar recostadas como bolsas encima de las porción proximal de la aréola siguiente distalmente (p. ej. Lám. II, fig. 2 arriba a la izquierda y cerca del raquis). Obviamente, estas aréolas son cóncavas adaxialmente, y contienen los soros, los cuales apenas pueden observarse en los ejemplares de Sonora. En ningún ejemplar se observa la venación secundaria. Las venillas terciarias fueron observadas por HIRMER & HOERHAMMER (1936, fig. texto 5) en material de Franconia; se extienden entre las secundarias, son más o menos diagonales, y pueden formar mallas menores.

Todos los especímenes sonorenses muestran el lado adaxial de la fronda en relieve positivo o negativo, sin importar si se trata de parte o contraparte. El lado abaxial quedó más firmemente adherido al sedimento, porque este último penetró al interior de las bolsas, rodeando los soros. Por lo tanto, éstos están ocultos, pero en el centro de algunas aréolas se nota su presencia por el pequeño ombligo y un abultamiento que forman en el lado adaxial. Los intentos de preparar los soros fallaron, y la forma, las dimensiones y el número de los esporangios de cada soro se desconocen todavía. También en esta especie, como en *Phlebopteris smithii*, los patrones de lámina foliar están muchas veces deformados debido a sepultación inclinada, lo cual sugiere que los segmentos primarios no fueron planos, sino doblados a lo largo de los raquis.

El material tipo de esta especie proviene de las capas de transición entre el Triásico y Jurásico de Franconia, Alemania, y la comparación con el material sonorense se basa en primer lugar en HIRMER & HOERHAMMER (1936).

Marco ecológico: WEBER (1968) asignó esta especie a una comunidad de plantas higrófilas o de agua estancada de una planicie de inundación fluvial y, ocasionalmente, esta especie se encuentra en Franconia asociada con carbón, p. ej. en Theta, cerca de Bayreuth. El material sonorense proviene de un punto de muestreo donde *Macrotaeniopteris*, sp. A es codominante, una especie muy frecuente que puede considerarse como ubicuista, junto con *Asterotheca santaclarae* (WEBER, 1985b), también codominante, y varias formas de *Laurozamites* (WEBER & ZAMUDIO-VARELA, 1995). Esta asociación indica los mencionados ambientes con elevada humedad edáfica o de agua estancada cerca de lugares que permitían la formación de turba. La roca encajonante de estos fósiles es de color gris muy oscuro, y se había quedado expuesta por los trabajos de un proyecto de exploración de yacimientos de carbón de la Comisión Federal de Electricidad.

Distribución geográfica y edad: *Phlebopteris angustiloba* se conoce principalmente del Rético y Liásico de Eurasia (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993; TSAO, 1965). Un registro japonés

(como "*Pecopteris geyleyriana*") que fue asignado a *Phlebopteris angustiloba* por NATHORST (1890) y por HIRMER & HOERHAMMER (1936) no fue confirmado por VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1993). Hasta su descubrimiento en Sonora, la especie no se conocía de América, con excepción de Groenlandia.

***Phlebopteris otongensis* sp. nov.**

Lám. IV, V

Previous record:

1982. *Phlebopteris* sp., DELEVORYAS: p. 71.

Diagnosis: Pinnules oblong triangular or sublinear to linear, often falcate, pinnule margin entire, straight, pinnules about 1.5 mm in width in sterile, to 5.5 mm wide in fertile pinnules; pinnule midrib about 0.5 to 0.8 mm wide, neither curved nor decurrent at base, attached to the rachis at an axillary angle of often 90° or slightly less, secondary venation slightly reticulate, pinnule with one continuous row of angular primary arches along both sides of a central groove of the adaxial side of the midrib, arches much under 1 mm long as measured parallel to the midrib, about half as broad as the midrib, additional veinlets scarcely dichotomized and anastomosing to the margin, rarely forming marginal or submarginal loops; veinlets curved to the apex at pinnule margin. General orientation to the pinnule midrib about 70-80°.

Holotype: Specimen IGM-PB-1230; Lám. (Pl.) IV, fig. 4.

Type paleodeme: All plant remains from the type locality belonging to *Phlebopteris otongensis*.

Type locality: Road cut along dirt road between the mining village Otongo and the pump station of the subterranean water pipe from the valley to the village (Loc. 2936 CLP-IGM-UNAM; about 98°45'30"W, 20°57'20"N, Hidalgo, Mexico).

Type stratum and age: Huayacocotla Formation, Lower Jurassic (Hettangium).

Derivation of name: *otongensis*: found close to Otongo.

Descripción: Como es frecuente en la literatura sobre *Phlebopteris*, en la Lám. IV, arriba, se dio preferencia a fragmentos de frondas con la base pediforme de la lámina foliar. En la base de la lámina, los pecíolos alcanzan 7 mm de anchura. Distalmente, el pecíolo que en vida era más o menos vertical, es curvo y, mediante fusión lateral de las bases de los segmentos primarios, forma un ensanchamiento plano en forma de semicírculo o abanico que en vida estaba en posición más o menos horizontal (Lám. IV, fig. 4). La fronda de la Lám. IV, fig. 3 fue sepultada diagonalmente al estrato, y se observa en vista lateral por lo cual el ensanchamiento prácticamente no se nota. En el borde distal de esta estructura, se insertan entre 10 y 22 segmentos primarios. El mejor fragmento de fronda ilustrado aquí, en fig. 4, muestra al menos 12, y quizás 14 segmentos. El raquis de cada segmento tiene en su base 2.5 mm de ancho y porta alas de 1 mm de anchura, que se observa sólo en la porción del segmento que no tiene pinas. Distalmente, el ala se presenta en las bases confluyentes de las pinas vecinas.

En la población de *Phlebopteris otongensis* se encuentra "*Spiropteris*" con frecuencia y, supuestamente, el material permite observaciones sobre la ontogenia de las frondas. En *Phlebopteris otongensis* y otras especies del mismo género, las pinas jóvenes, no totalmente expandidas, pueden ser triangulares, oblongo-triangulares o cerca de la base sublineares, y más distalmente oblongo-triangulares o triangulares. En *Phlebopteris braunii*, esta característica se encuentra aun en frondas con crecimiento terminado. En el material de Otongo se han encontrado tales pinas sólo en frondas juveniles. Los soros aparecen temprano durante el desarrollo de las pinas, y mientras que están inmaduros, tienen diámetros marcadamente decrecientes hacia el ápice, y es probable que su diferenciación avanzara de la base de la pina al ápice en correlación con el crecimiento de expansión y en longitud. En la Lám. V, fig. 1, 2 se muestra un fragmento de fronda con segmentos primarios muy jóvenes, algunos todavía en estado de "*Spiropteris*", donde faltan los estados intermedios de pinas triangulares y las pinas expandidas son redondeadas. Pero un fragmento de otra fronda más grande, a mano derecha en la misma figura, muestra algunas pinas oblongo-triangulares.

La forma de los ápices de las pinas en el ejemplar de la Lám. III, fig. 4 parece indicar que el crecimiento expansivo de la misma no quedó concluido. La fronda fértil en Lám. IV, fig. 5 indica que las pinas crecían más rápidamente en longitud que en anchura y que los soros maduraban progresivamente, a partir de la base de la pina. Un ejemplo análogo es el espécimen de *Phlebopteris muensteri* (¿o *braunianus*?) en WEBER (1968, lám. 7, fig. 64). Por lo anterior, para formular diagnóstico de especies de *Phlebopteris*, la forma de las pinas no debe ser usada sino cuando hay certeza de que se describe material con frondas cuyo crecimiento estaba concluido. El mismo tipo de crecimiento se encuentra en el género *Nephrolepis*, que se cultiva abundantemente.

La venación e inclusive las venas medias de las pinas no se observan con claridad, pues por lo general las impresiones están sobreimpresas con patrones de crestas paralelas de minerales secundarios (Lám. IV, fig. 8). En otras piezas pueden ser mucho más marcados (véase Lám. V, fig. 4, raquis y venas medias).

Los fragmentos estériles como el de la Lám. IV, fig. 5 son muy frecuentes en el material. Las siguientes observaciones se hicieron en un ejemplar similar. La anchura de las venas medias parece variar fuertemente en esta especie, lo cual se debe a diferencias de preservación. A primera vista, *Phlebopteris otongensis* puede confundirse fácilmente con otras especies del género, cuyas pinas no presentan venación reticulada. Cuando un ejemplar está preservado como réplica, la vena media por lo normal parece más delgada de lo que era en realidad. Cuando el fósil muestra venas medias con claridad, se puede medir su anchura real. Éste es el caso en el espécimen de la Lám. IV, fig. 6, donde las venas medias ocupan aproximadamente 1/5 de la anchura de la pina.

Las ilustraciones en Lám. IV, fig. 7, 8 muestran tal estado de preservación en dos fotografías (aprox. x 10) del mismo detalle de un grupo de tres pinas de una fronda estéril. En primer lugar confirman que la venación secundaria de *Phlebopteris otongensis* muestra anastomosis escasas. El área ocupada por las venas medias está representada por surcos centrales profundos, acompañados por dos franjas paralelas correspondientes al cuerpo de la misma vena. En la fig.

7, éstas resaltan por la iluminación, que deja una de ellas a la sombra. Las mitades derechas de las láminas se orientan en las figuras hacia abajo y las izquierdas hacia arriba. También, se nota que las pinas en vida estaban revolutas. En este espécimen, la anchura de la vena media es aproximadamente $\frac{1}{4}$ de la anchura de la pina, es decir, las porciones de la lámina entre la vena media y el borde de la pina tenían como $1\frac{1}{2}$ de la anchura de la vena media.

Las venas secundarias no se originan lateralmente en la vena media, sino adaxialmente a lo largo del surco central de la misma. La característica más importante de esta especie es la presencia de hileras ininterrumpidas de arcos primarios muy angostos en la venación secundaria, mismos que se ubican en dos hileras encima de las mitades de la vena media, mas no alcanzan las partes marginales de la lámina. La fotografía de la Lám. IV, fig. 7 se tomó bajo luz rasante de arriba, para mostrar las venas medias y los arcos primarios. En las mitades sombreadas de las venas medias, la iluminación hace resaltar las aréolas prominentes, apenas visibles. En las mitades fuertemente iluminadas de las pinas, sobre todo en la segunda pina de abajo, se notan las venillas correspondientes que aparecen como surcos semejantes a guirnaldas. La fotografía de la Lám. IV, fig. 8 se tomó bajo luz rasante lateral, la cual resalta la venación secundaria entre los arcos primarios y los bordes de las pinas. También en esta figura, los arcos primarios se observan mejor en la pina de en medio. Muchas venillas secundarias se originan de los arcos primarios bajo un ángulo axial de $70-80^\circ$, y alcanzan una densidad máxima de unos 45/cm. En general, tienen base recta y distalmente, cerca del borde de la pina, son curvas hacia el ápice de la misma. Aproximadamente el 20% de ellas se ramifica dicotómicamente, y a veces se dan mallas secundarias por la fusión de venillas vecinas. El hecho de que apenas se observen arcos marginales puede ser debido a que los márgenes de las pinas son revolutos. A pesar de ello, parece que la venación de esta especie es esencialmente abierta. Debido a la escasez de dicotomías y fusiones de las venillas, la venación de las porciones libres de la láminas muestra un patrón muy regular y firme.

Valga repetir que el fragmento foliar de la Lám. IV, fig. 7, 8 está cubierto por crestas más o menos paralelas

de minerales secundarios, que en algunos puntos de las ilustraciones podrían confundirse con venillas. Éstas se encuentran, sobre todo, en los surcos centrales de las venas medias e impiden la observación clara de los puntos en donde se originan aquellas venillas que forman los arcos primarios.

En general, en el material de Otongo los soros son escasos y mal preservados. Todos los fragmentos fértiles ilustrados aquí muestran el lado adaxial de la fronda. La laja ilustrada en la Lám. V, fig. 3 muestra predominantemente material fértil, pero los soros no se observan con claridad (fig. 4, 5). Posiblemente haya soros en diferentes fases de su maduración en el material. De acuerdo, con ello, los soros inmaduros están marcadas en el lado adaxial de la lámina sólo con un ombligo en forma de punto, en otros casos se nota un ombligo y un contorno circular, y ocasionalmente los soros más maduros se observan como abultamientos circulares, adaxialmente convexos. Al parecer, los soros medían menos que 1 mm de diámetro, y las distancias entre ellos son muy variables. No se conoce el número de esporangios.

Comparaciones: *Phlebopteris otongensis* asemeja *Phlebopteris smithii*, aunque la mala preservación de los soros en el material de Otongo pone un límite a la comparación. Sin embargo, la venación secundaria de *Phlebopteris otongensis* presenta suficientes características diferenciales. Los arcos primarios forman hileras continuas a lo largo de las venas medias, lo cual sugiere una relación con *Phlebopteris polypodioides*. En esta última especie, los arcos primarios se originan lateralmente en las venas medias, y son mucho más amplios. En el material tipo de *Phlebopteris polypodioides* del Jurásico Medio de Yorkshire, las anastomosis entre las venillas secundarias son mucho más frecuentes. Entre las especies descritas de Sonora, *Phlebopteris crenulata* es remotamente similar, pero las pinas tienen bordes crenulados y los arcos primarios son mucho más amplios.

PALEOECOLOGÍA

Muchos helechos leptosporangiados modernos pertenecen al estrato herbáceo. Por analogía, sus fósiles

tienen importancia para el reconocimiento de tipos de vegetación y comunidades del pasado, ya que el estrato herbáceo comúnmente está subrepresentado en el registro (WEBER, 1999). Las Matoniaceae no muestran evidencia de una forma de vida arbórea (*Weichselia* probablemente tenía hábito arbóreo), y las frondas no se desprendían íntegramente, por lo cual se fosilizaron in situ o, más frecuentemente, en depósito autóctono o subautóctono. En las especies de *Phlebopteris* y de otros géneros de la familia, se encuentran con frecuencia buenos especímenes con la base pediforme de la lámina foliar. Los yacimientos con frondas numerosas bien preservadas no son escasos, lo cual indica la sepultura de estos helechos quasi in situ y su preferencia por hábitats húmedos o acuáticos. Las especies modernas de Matoniaceae pueden formar poblaciones densas, monoespecíficas, lo cual probablemente también era el caso en el Mesozoico. Indicios paleoecológicos de este tipo están dados en el punto de muestreo de *Phlebopteris otongensis* sp. nov., en donde se encontraron fragmentos de frondas muy poco deterioradas en abundancia, junto con numerosos ejemplares de "*Spiropteris*", mientras que los rizomas de *Phlebopteris* no se han encontrado.

WEBER (1968) discutió un sitio de muestreo en el Hetangiano de Franconia, Alemania, donde se recolectaron numerosos rizomas de *Selenocarpus muensterianus* SCHENK, preservados in situ junto con detritus foliar de la misma especie, fuertemente degradado antes de la fosilización. Estos ejemplos ilustran la sepultación y preservación selectiva de órganos subterráneos y aéreos. Mientras que *Phlebopteris otongensis* se sepultó en el sedimento depositado encima del suelo en que radicaba, los rizomas de *Selenocarpus* se preservaron en un suelo fósil.

Las frondas jóvenes de *Phlebopteris* cuyo crecimiento de expansión no estaba concluido, son frecuentes en el punto de muestreo. Otras muy jóvenes, que muestran todavía la vernación circinada (estado de *Spiropteris*), son un elemento frecuente en la población, e incluso se encontró un fragmento con segmentos primarios expandidos y otros circinados juntos (Lám. V, fig. 1, 2). Se trata de plantas de un hábitat efímero, cuya comunidad estaba constituida por plantas jóvenes,

muchas veces con hojas pequeñas. Las pocas hojas de cicadofitas, entremezcladas con *Phlebopteris*, también son en su mayoría pequeñas o enanas.

La especie descrita es predominante en el sitio de muestreo, y se afirma que su crecimiento era gregario, formando una comunidad monoespecífica.

Con base en comparaciones entre especies cercanamente emparentadas ('method of the closest relatives') se asume con frecuencia que las Matoniaceae fósiles indican paleoclimas cálido-húmedos o similares (cf. ASH, 1991: 322). Si bien la discusión al final del artículo parece confirmar lo anterior, la gran diversidad y muy amplia distribución de la familia sugieren que tales generalizaciones deben usarse con reserva.

FITOGEOGRAFÍA

Arriba se subrayó la extraordinaria presencia de tres especies de *Phlebopteris* en la Formación Santa Clara y, en vista de la edad de esta formación, el incremento drástico de los registros más antiguos del género. Hasta la fecha se refirieron floras regionales de similar antigüedad y con más de una especie, sólo de América del Norte, y con sus tres especies, la flora sonoreense rebasa todas las floras contemporáneas, mundialmente. Este número es independiente de las identificaciones propuestas; y el autor refutó en publicaciones anteriores que esta diversidad sea un indicio de una edad menor de la formación.

En términos fitogeográficos, esta diversidad precoz también puede ser indicio de la ubicación de una radiación temprana de *Phlebopteris* a partir de la cual el género migró a través de Laurasia hacia el este (y de latitudes bajas a altas: Groenlandia). Esto podría explicar la observación de DOBRUSKINA (1994: 213), de que *Phlebopteris* se ha registrado sólo una vez en el Cárnico de Eurasia, en la flora de Lunz, Austria, y que es raro aun en el Nórico. Ciertamente, durante el Triásico Tardío el género jugó un papel marginal en Europa y el norte de Asia, y la mayoría de los registros de esa edad es referida de Asia Central y Oriental (CORSIN & WATERLOT, 1977, lám. 29).

Lo anterior implícitamente se basa en que la Formación Santa Clara se encuentra hoy en día en el

mismo lugar de placa continental norteamericana, como en el Triásico Tardío, lo cual es problemático. ASH (1991) conjeturó que la formación haya sido depositada sobre el Terreno de Cortés y que, por tanto, la flora sea exótica (cf. ASH, 1991, tab. 1). Supuestamente, este terreno hipotético, de proveniencia desconocida, según los autores, se unió con la placa norteamericana en el Paleozoico (CAMPA & CONEY, 1983; CONEY & CAMPA, 1984). Por consiguiente, la propuesta de ASH es errónea, porque obviamente no respeta la secuencia temporal de los eventos. Como alternativa tampoco muy aclamada, se considera un desplazamiento siniestro NNW-SSO, de unos 800 km, de la Formación Santa Clara a lo largo de la llamada megacizalla Mojave-Sonora, que supuestamente estuvo activa en el Jurásico (Mojave-Sonora-Megashear: SILVER & ANDERSON, 1974; ANDERSON & SILVER, 1979). Desde que se propuso, la existencia real de tal estructura no ha dejado de ser controversial y hoy se nota una tendencia fuerte a refutarla o, por lo menos, a cuestionar la edad jurásica (MOLINA-GARZA & IRIONDO, 2005). En lo particular, DICKINSON & LAWTON (2001) propusieron que se trata de una línea de falla transforme que estuvo activa en el Pérmico y, quizás, en el Triásico Temprano:

“Net California-Coahuila transform slip of 950 ± 25 km ... implies a slip rate of ~ 30 mm/yr during the interval 281-248 Ma while the East Mexico arc was active. Offset of the Caborca block has previously been attributed to slip along the supposedly Jurassic Mojave-Sonora megashear ... Subsequent analysis of the Mojave region has shown, however, that associated continental truncation of the Cordilleran margin predated Jurassic time ... , and paleomagnetic data from Lower Jurassic-Middle Jurassic strata of the Caborca block fail to support any significant postdepositional tectonic transport with respect to North America ...” (DICKINSON & LAWTON, 2001; referencias bibliográficas no citadas, sustituidas con puntos suspensivos).

La flora de la Formación Santa Clara no es exótica. Al autor no le queda claro por qué ASH (1991) citó como fuente a WEBER (1985), en su tabla de las floras exóticas, pues el presente autor nunca mencionó el terreno de Cortés. En cambio, las publicaciones de ANDERSON y SILVER ya se habían citado en WEBER (1980 [1982]).

Si la ubicación geográfica de la flora de la Formación Santa Clara efectivamente cambió, de acuerdo con la hipótesis original de ANDERSON y SILVER, es obvio que en la etapa de sedimentación se ubicaba más cerca de la Formación Chinle, que en la actualidad. Tanto más llamativa es la diferencia entre las dos floras. Ambas formaciones son tan diferentes desde el punto de vista sedimentológico, que apenas pueden haberse formado en la misma cuenca. De cualquier forma, parece prematuro dar opiniones sobre desplazamientos de la Fm. Santa Clara, que se consideran aun como irrelevantes para interpretaciones fitogeográficas.

En un mapamundi moderno, los registros jurásicos de *Phlebopteris* parecen concentrarse en una zona latitudinal de Europa Central al occidente de Asia Central, pasando por el Mar Caspio y el Mar Negro (CORSIN & WATERLOT, 1977). Sólo los hallazgos en Groenlandia se encuentran lejos de este cinturón. Esta distancia disminuye cuando se usa un mapamundi para el Jurásico. Mutatis mutandis, también así la distribución resulta limitada a un cinturón latitudinal, donde en el panorama paleoclimatológico poco contrastado del Jurásico, probablemente reinaba un clima cálido-húmedo.

Los registros en Asia no pueden correlacionarse fácilmente con la columna estratigráfica estándar de América del Norte. Sin embargo, valga repetir que TSAO CHEN-YAO (1965) refirió *Phlebopteris angustiloba* del Triásico Tardío de Siaoping.

AGRADECIMIENTOS

Numerosas personas han apoyado la investigación de la flora triásica de Sonora en el transcurso de los años. El autor agradece estos apoyos en forma general. Los fósiles fueron recolectados en gran medida por estudiantes del autor. Las fotografías fueron hechas por ARMANDO ALTAMIRA y HÉCTOR HERNÁNDEZ-CAMPOS, siempre a cuatro manos junto con el autor. El autor se declara responsable de sus ideas y los errores que quizás sobrevivieron las numerosas revisiones. Este trabajo fue financiado temporalmente por DGAPA (UNAM) en el marco de los proyectos IN-205392 e IN-221196.

LITERATURA CITADA

- AGUILERA, J. G. (1938) - *Yacimientos carboníferos de las cuencas de los ríos Yaqui y Matape, Estado de Sonora*: 84 p., 4 pl. (ms. inéd.).
- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1893) - *Datos para la Geología de México*: México, D.F., Imprenta y Colorgrafía Cosmos: 88 p.
- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1896) - Bosquejo geológico de México. Instituto Geológico de México, Boletín, 4-6: 270 p.
- ANDERSON, T. H. & L. T. SILVER (1979) - *The role of the Mojave-Sonora Megashear in the tectonic evolution of Sonora*. Geological Society of America, Annual Meeting, San Diego, Guide Book Field Trip 27: 95-68.
- ANDREWS, H. N. JR. & É. BOUREAU (1970) - Classe des Leptosporangiopsida. In: ANDREWS, H. N., JR., CH. A. ARNOLD, É. BOUREAU, J. DOUBINGER, & S. LECLERCQ, (1970) - *Traité de Paléobotanique. Tome 4, Fascicule 1. Filicophyta*. País, Masson: 257-406.
- ARECES-MALLEA, A. E. (1990) - *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH, helecho del Jurásico Inferior-Medio de Cuba. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3(1): 25-40.
- ARNOLD, Ch. A. (1956) - Fossil ferns of Matoniaceae from North America. *Journal of the Paleontological Society of India*, 1: 118-121.
- ASH, S. R. (1991) - A new Jurassic *Phlebopteris* (Plantae, Filicales) from the Wallowa Terrane in the Snake River Canyon, Oregon and Idaho. *Journal of Palaeontology*, 65(2): 322-329.
- ASH, S. R., LITWIN, R. J. & TRAVERSE, A. (1982) - The Upper Triassic fern *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD and its spores. *Palynology*, 6, p. 203-219 (citado también como ASH *et al.*, 1982).
- BRONGNIART, Adolphe DE, [1828 (1836)] - *Histoire des végétaux fossiles*. Vol. 1. París: 488 p. (1836: p. 369-488).
- CAMPA, F. & P. J. CONEY (1983) - Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distributions in Mexico. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 20: 1040-1051.
- CONEY, P. J. & M. F. CAMPA (1984) - Terrenos sospechosos de aloctonía y acreción del occidente y sur del continente norteamericano. *Departamento de Geología, Universidad de Sonora. Boletín*, 1: 1-24.
- CORSIN, P. & WATERLOT (1977) - Paleobiogeography of the Dipteridaceae and Matoniaceae of the Mesozoic. *IV International Gondwana Symposium*: 51-70, Calcutta.
- DAUGHERTY, L. H. (1941) - *The Upper Triassic flora of Arizona*. Carnegie Institution of Washington, Publication 526: 108 p.
- DELEVORYAS, T. (1982) - A new *Coniopteris* from the Middle Jurassic of Tecamatlán, Puebla, Mexico. *Phyta, Studies on Living and Fossil Plants, Pant Commemorative Vol.*: 71-76.
- DICKINSON, W. R. & T. F. LAWTON (2001) - Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 113 (9): 1142-1160.
- DOBROUSKINA, I. A. (1994) - *Triassic floras of Eurasia*. Österreichische Akademie der Wissenschaften. Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen, 10: 1-422.
- ETHERIDGE, E. JR. (1888, 1889) - Additions to the fossil flora of Australia. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, ser. 2, 3: 3, 2 pl.*, 1300-1308, pl. 37, 38 (no visto, cit. in STAUB, M., *Palaeontologie*. In: JUST's Botanischer Jahresbericht, 16: 225; 17: 305, 338).
- GIVULESCU, R. & M. POPA (1998) - *Aninopteris formosa* GIVULESCU et POPA, gen. et sp. nov., a new Liassic matoniaceous genus and species from Anina, Banat, Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 104: 51-66.
- HARRIS, T. M. (1926) - The Rhaetic flora of Scoresby Sound East Greenland. *Meddelelser om Grønland*, 68: 45-148.
- HARRIS, T. M. (1931) - The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 1: Cryptogams (exclusive of Lycopodiales). *Meddelelser om Grønland*, 85(2): 1-104.
- HARRIS, T. M. (1937) - The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 5: Stratigraphic relations of the plant beds. *Meddelelser om Grønland*, 112(2): 1-114
- HARRIS, T. M. (1961) - *The Yorkshire Jurassic flora. I. Thallophyta-Pteridophyta*. British Museum (Natural History), London, 212 p.
- HARRIS, T. M. (1980) - The Yorkshire Jurassic fern *Phlebopteris braunii* (GOEPPERT) and its reference to *Matonia* R. BR. *Bulletin of the British Museum, Natural History (Geology)*, 33(5): 295-311.
- HIRMER, M. & L. HOERHAMMER (1936) - Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung der fossilen und rezenten Matoniaceen. *Palaeontographica*, 81: 1-70.
- JONGMANS, W. J. & GOTHAN, W. (1951) - Beitrag zur Kenntnis von *Alethopteris branneri* WHITE. *Anais Acad. Bras. Cienc.*, 23(3): 283-290.
- KLAVINS, SHARON D., T.N. TAYLOR & E. L. TAYLOR (2004) - Matoniaceous ferns (Gleicheniales) from the Middle Triassic of Antarctica. *Journal of Paleontology*, 78(1): 211-217.

- LITWIN, R.J. (1985) - Fertile organs and in situ spores of ferns from the Late Triassic Chinle Formation of Arizona and New Mexico, with discussion of the associated dispersed spores. *Review of Paleobotany and Palynology*, 44: 101-146.
- LORCH, J. (1967 [1968]). A Jurassic flora of Maktesh Ramon, Israel. *Israel Journal of Botany*, 16: 131-155.
- MALDONADO-KOERDELL, M. (1950) - Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín*, 55: 73 p.
- MILLAY, M.A. & T.N. TAYLOR (1990) - New fern stems from the Triassic of Antarctica. *Review of Paleobotany and Palynology*, 62: 41-64.
- MOLINA-GARZA & IRIONDO, A. (2005) - La Megacizalla Mojave-Sonora. La hipótesis, la controversia y el estado actual de conocimiento. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, 57 (1, 2): 1-26.
- NATHORST, A. G. (1890): Beiträge zur mesozoischen Flora Japans. *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien. Denkschriften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 57: 43-60.
- OCHOA-CAMARILLO, H. (1997) - Geología del anticlinorio Huayacocotla en la región de Molango, Hgo., México. *Inst. de Investigaciones en Ciencias de la Tierra de la Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo e Inst. Geología de la Univ. Nacional Autónoma de México. Segunda Convención sobre la Evolución Geológica de México y Recursos Asociados, Pachuca, Hidalgo, Libro Guía de las Excursiones Geológicas*, Excursión 1: 1-17.
- POTTER, P. E., F. VERDUGO, F. GONZÁLEZ, J. GONZÁLEZ, J. AGUIRRE & M. PÉREZ (1980) -*Breve informe de actividades ...* Dirección de Minería, Geología y Energéticos, Gobierno del Estado de Sonora. Hermosillo: 6 S. und Anhänge (zit. als POTTER et al.; unveröff.)
- REMY, W., R. REMY, H. W. PFEFFERKORN, W. VOLKHEIMER, & E. RABE (1975) -Neueinstufung der Bocas-Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer *Phlebopteris-branneri*- und *Classopollis*-Flora. *Argumenta Palaeobotanica*, 4: 55-77, pl. 10-11.
- SILVA-PINEDA, A. (1969) - Paleobotánica y Geología de Tecamatlán, Estado de Puebla. Parte I: Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Estado de Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 27: 1-77.
- SILVER, L. T. & T. H. ANDERSON (1974) - Possible left-lateral early to mid-Mesozoic disruption of the south-western North American craton margin. *Geological Society of America, Abstracts with Program*, 6: 955-956.
- SKOG, J.E. (2001) - Biogeography of Mesozoic leptosporangiate ferns related to extant ferns. *Brittonia*, 53: 236-269.
- STERNBERG, GRAF K. VON (1820-1838). *Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. 2 Vol. Leipzig, Prague (1838. Vol. 2: 81-220).
- STEWART, J. H. & ROLDÁN-QUINTANA, J. (1991) - Upper Triassic Barranca Group - Nonmarine and shallow-marine rift-basin deposits of northwestern Mexico. *Geological Society of America, Special Paper*, 254: 19-36.
- TIDWELL, W. D. & S. R. ASH (1994) - A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. *Journal of Plant Research (Japan)*, 107: 417-442.
- TSAO CHEN-YAO (1965) - Fossil plants from the Siaoping Series in Kaoming, Kwangtung. *Acta Palaeontologica Sinica*, 13(3): 510-527.
- VAKHRAMEEV, V. A. (1965): First discovery of Jurassic flora in Cuba. *Paleontological Journal*, 3: 123-126.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. VAN (1993) - A review of the Matoniaceae based on in situ spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78: 135-267.
- WEBER, R. (1968) - Die fossile Flora der Rhät-Lias-Übergangsschichten von Bayreuth (Oberfranken) unter besonderer Berücksichtigung der Coenologie. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, 72: 73 p., 17 pl.
- WEBER, R. (1980 [1982]) - Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 4(2): 111-124.
- WEBER, R. (1985 a) - Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México) - Estado actual de las investigaciones. In: WEBER, R. (Ed.), *III Congreso Latinoamericano de Paleontología. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tercer Congreso Latinoamericano de Paleontología, Oaxtepec, Mor., México, Memoria*: 107-124.
- WEBER, R. (1985 b) - Helechos nuevos y poco conocidos de la taoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora) NW-México. I. Marattiales. In: R. WEBER (Ed). *III Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*: 125-137.
- 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(2): 225-243.

- WEBER, R. (1999) - New and poorly known ferns from the Santa Clara Formation (Late Triassic, Sonora) NW-Mexico. III. Marattiales. *Tranquilia* HERBST. A panamerican dimorphic genus. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16: 175-186.
- WEBER, R. (en esta publicación) - Homomorfismo en Equisetaceae del Triásico: *Asinisetum* gen. nov., *Equisetites aequecaliginosus* WEBER y conos asociados de Sonora, México.
- WEBER, R., Á. ZAMBRANO-GARCÍA, & F. AMOZURRUTIA-SILVA, (1980 [1982] a) -Nuevas contribuciones al conocimiento de la taoflora 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 Triassic of North America. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Revista*, 12: 68-93
- WIELAND, G. R. (1914, 1916) - La flora liásica de la Mixteca Alta. Secretaría de Fomento, *Boletín del Instituto Geológico* (México), 31. Texto (1914): 165 p. Atlas (1916): 24 p., 50 pl. (I-L).
- WIELAND, G. R. (1926) - The El Consuelo Cycadeoids. *Botanical Gazette*, 81:72-86.
- ZAMBRANO-GARCÍA, Á. & R. WEBER (1985) - Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la taoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). In: WEBER, R., (Ed), *III Congreso Latinoamericano de Paleontología. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Congreso Latinoamericano de Paleontología, 3, Oaxtepec, Mor., México, Memoria: 153-163.*
-

APÉNDICE:

LÁMINAS I-V

Lámina I

- Fig. 1-4: *Phlebopteris crenulata* sp. nov. Holotipo (IGM-PB-1211; El Crucero, Capa 2; punto de muestreo 537B CLP-IG-UNAM, fig. 1: x 1; fig. 2: x 2; fig. 3 y 4: x 3).
- Fig. 5-8: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD. (IGM-PB-1211; base de la sección La Barranca 2, Potter & al., 1980, punto de muestreo 528 CLP-IG-UNAM).
- Fig. 5-7: Fragmento de fronda pequeña fértil. Debido a la iluminación no convencional de la derecha, abajo, los soros parecen prominentes, a diferencia del fósil. Nótese la asimetría de los soros como consecuencia de sepultación inclinada (fig. 3: x 1; fig. 4: x 3; fig. 5: ~x 16).
- Fig. 8: Fragmento de fronda pequeña con la base de la lámina foliar (x 1) (IGM-PB-1214; Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980).

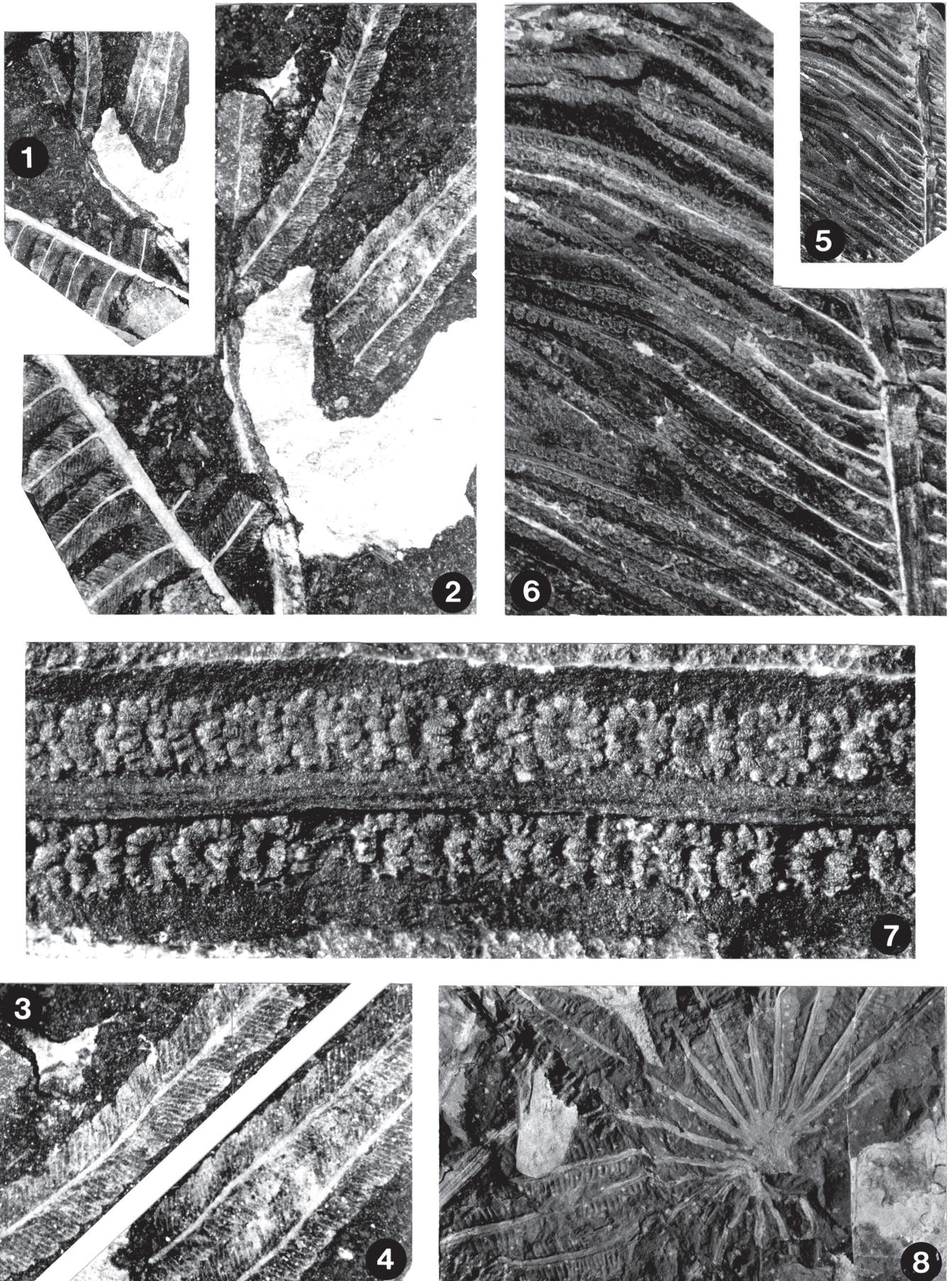


Lámina II: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD.

Fig. 1-3, 6, 7: Fragmentos de frondas de la base de la Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980: punto de muestreo 528 (CLP-IG-UNAM).

Fig. 1: Fronda muy grande (IGM-PB-1215, contraparte: 1216; x 1).

Fig. 2, 3: Impresión y contraparte de fronda grande. En la fig. 3 se nota una capa de caliche cubriendo la hoja (IGM-PB-1217, 1218: x 1).

Fig. 6, 7: Fronda fértil muy grande (IGM-PB-1219, contraparte 1220; fig. 6: x 1; fig. 7: x 3).

Fig. 4-5: Fronda fértil (IGM-PB-1221; fig. 4: x 1, fig. 5: x 2).

Fig. 8, 9: Detalles de venación y soros (IGM-PB-1222; Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980; punto de muestreo 523 CLP-IG-UNAM; fig. 8: x 2; fig. 9: x 3).

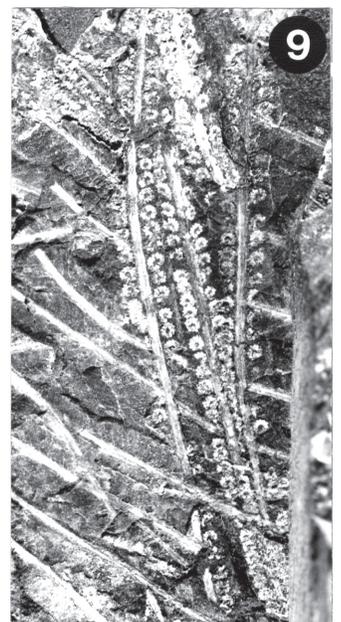
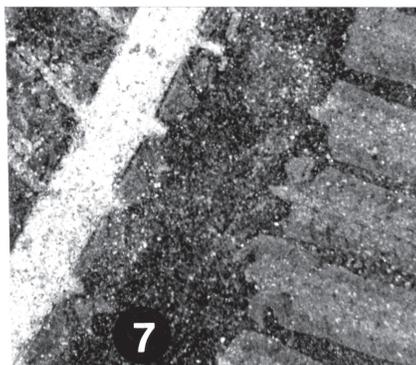
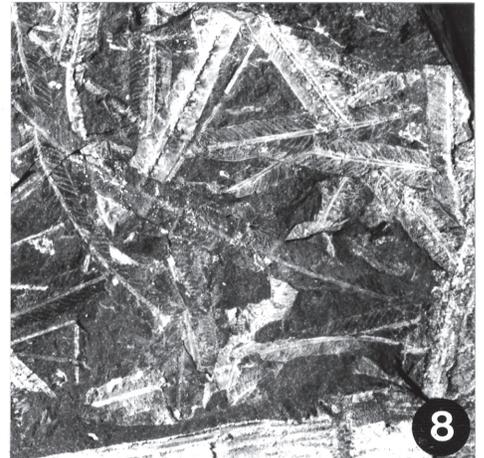


Lámina III

Fig. 1-3: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD.

Fig. 1, 2: Detalles de la venación y posición de los soros (IGM-PB-1223, 1224; muestreo desconocido).

Fig. 3: Soros del espécimen de Lám. I, fig. 5-7 (~x 16).

Fig. 4-7: *Phlebopteris angustiloba* (PRESL) HIRMER & HOERHAMMER, El Crucero, capa 2, 537B CLP-IG-UNAM).

Fig. 4, 5, 7: (IGM-PB-565 b; fig. 4, 5: x 2; fig. 7: x 1).

Fig. 6: (IGM-PB-1225; x 1).

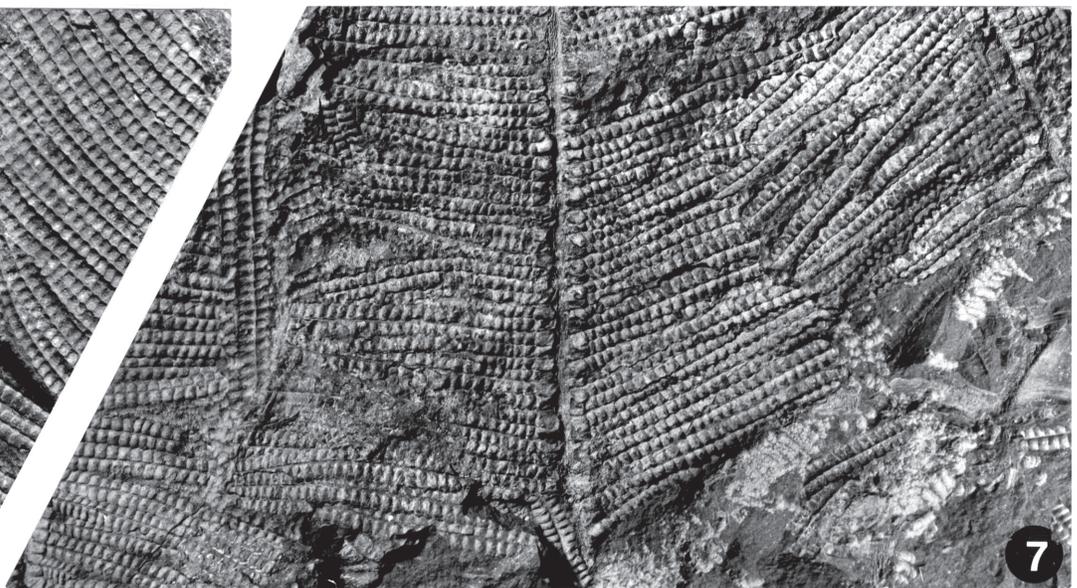
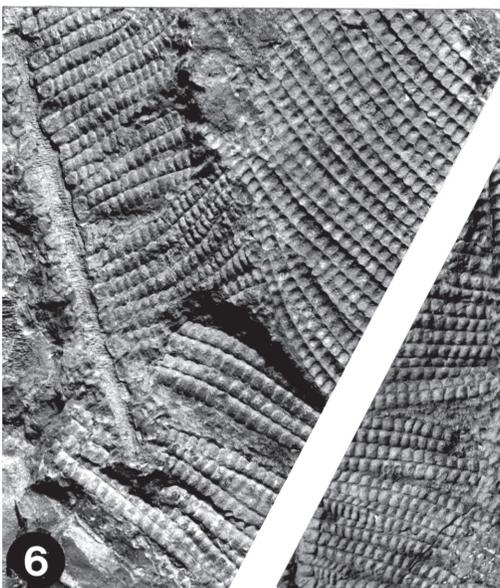
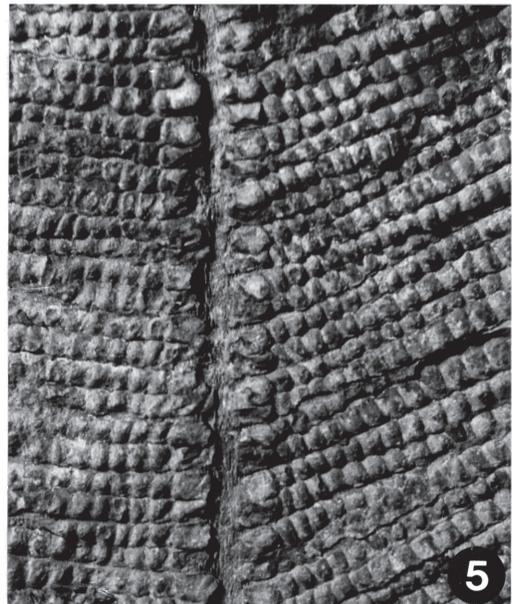
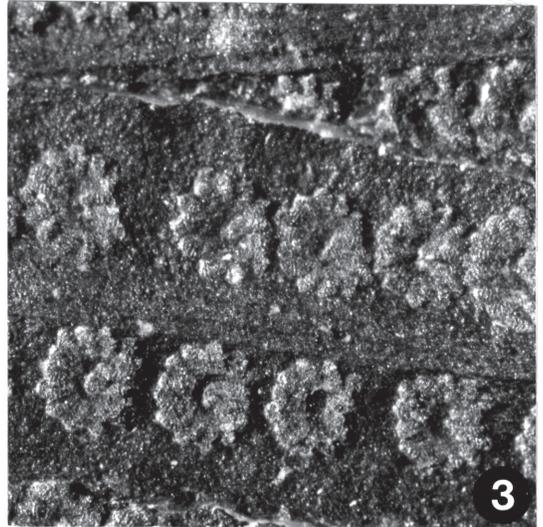
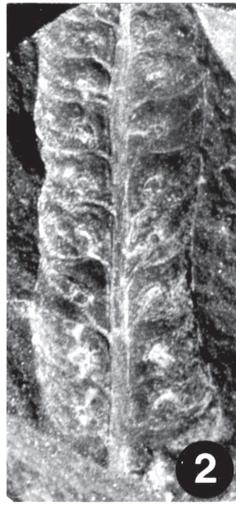
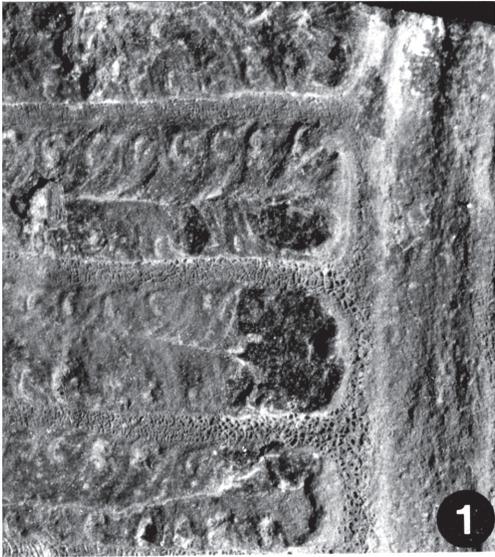


Lámina IV: *Phlebopteris otongensis* sp. nov. (todos de la localidad tipo)

- Fig. 1-4: Partes de frondas con base de lámina foliar preservada. Nótese la gran anchura de las pinas en el espécimen de fig. 1-3 (fig. 1: IGM-PB-1226; fig. 2: IGM-PB-1227; fig. 3: IGM-PB-1228, contraparte 1229; fig. 4: IGM-PB-1230; todas x 1).
- Fig. 5: Fragmento fértil (IGM-PB-1236; x 2).
- Fig. 6: Fragmento con una densidad de pinas poco usual (IGM-PB-1231: x 1).
- Fig. 7, 8: Fragmento con venación bien preservada. Bases de la pinas hacia la izquierda, ápices hacia la derecha. Véase texto (IGM-PB-1232).
- Fig. 7: Luz rasante de arriba; fig. 7: iluminación vertical; ambas x 10).

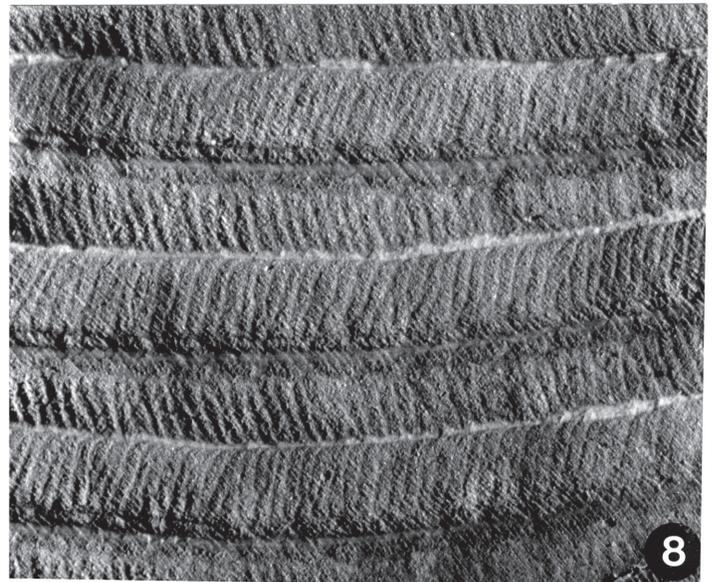
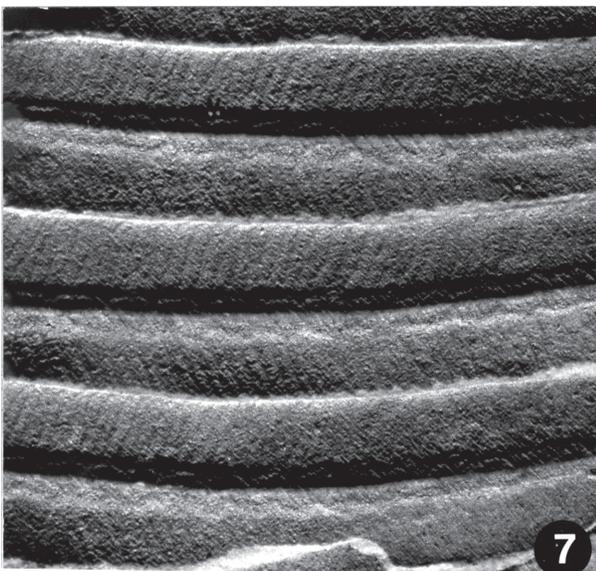
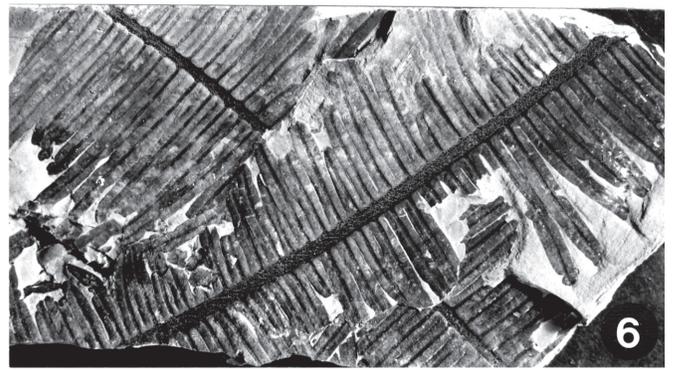
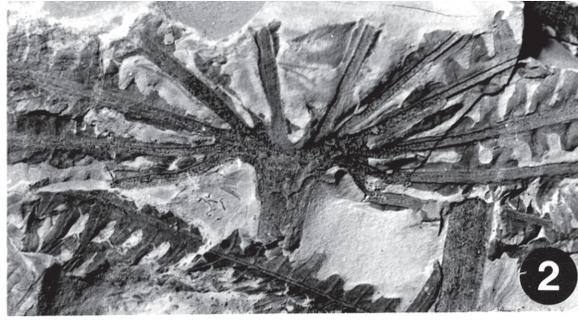
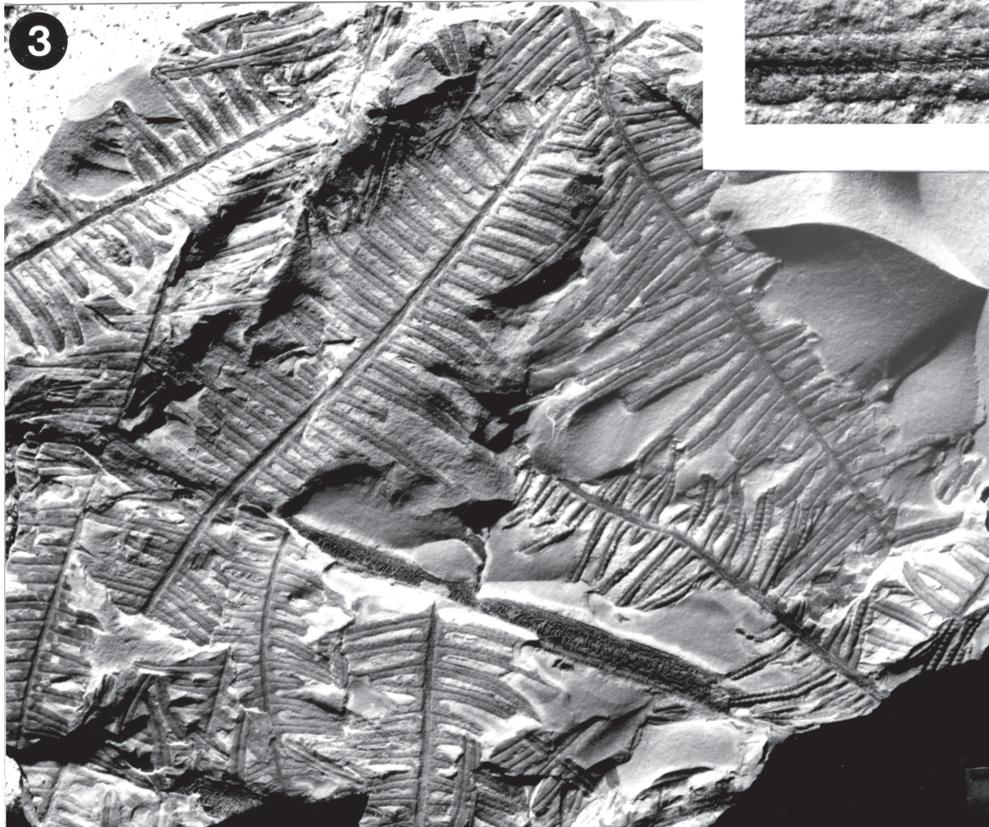
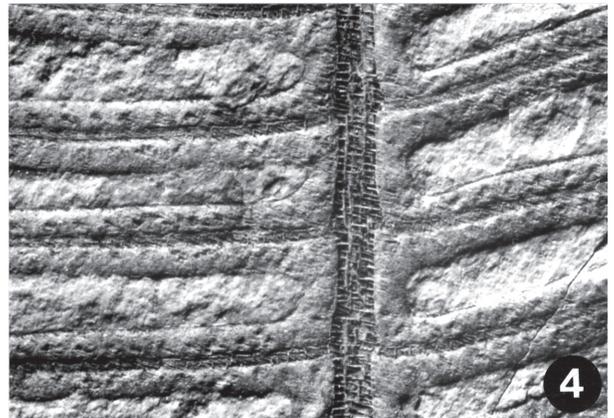


Lámina V: *Phlebopteris otongensis* sp. nov. (todos de la localidad tipo)

Fig. 1, 2: Fronda joven con algunos segmentos todavía circinados (IGM-PB-1233, fig. 1: x 1; fig. 2: x 2).

Fig. 3-5: Aspecto general de los especímenes de la localidad tipo con detalles de la preservación más frecuente de los soros (IGM-PB-1234, contraparte: 1235; fig. 3: x 1, fig. 4 y 5: ~x 5).



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 estriás 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, *Macrotaeniopteris* 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 sonorensis 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 sonorensis* 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: *sonorensis*: 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).

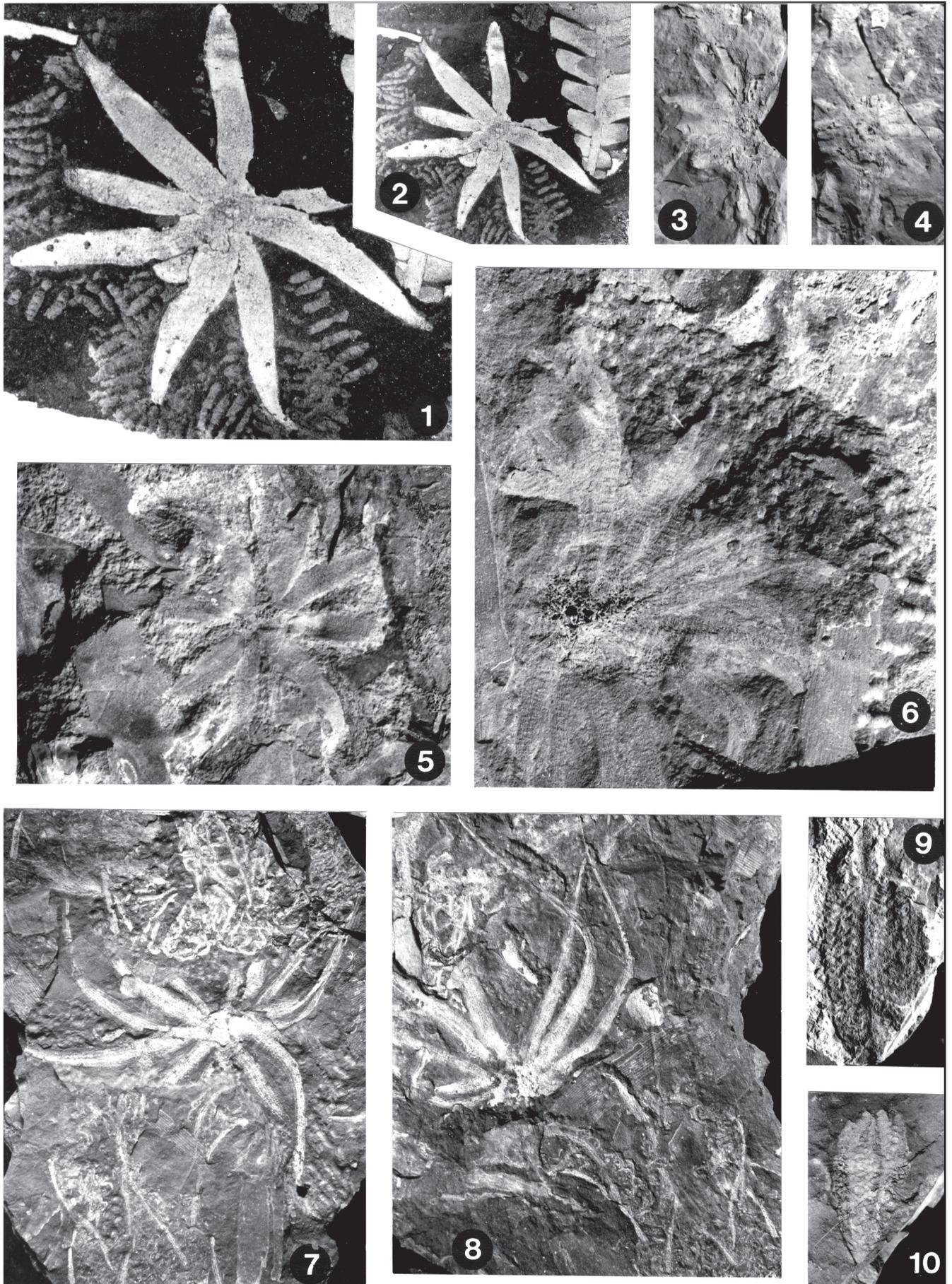


Lámina II

- 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).

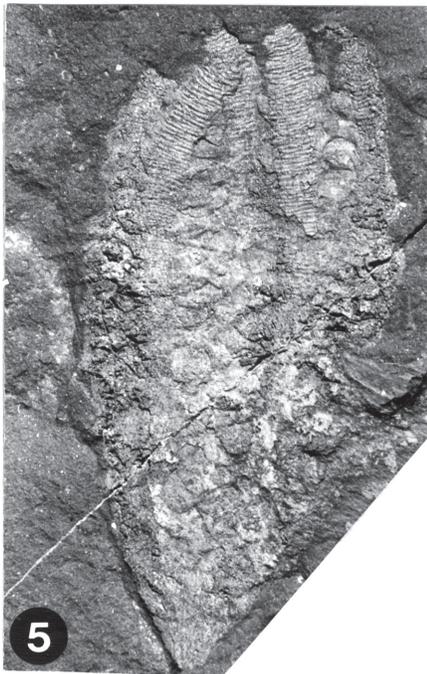
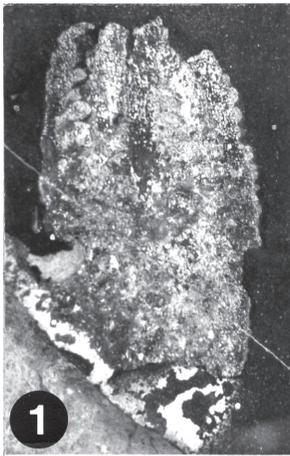


Lámina III

- 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: Espécimen 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: Espécimen 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: Espécimen 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.

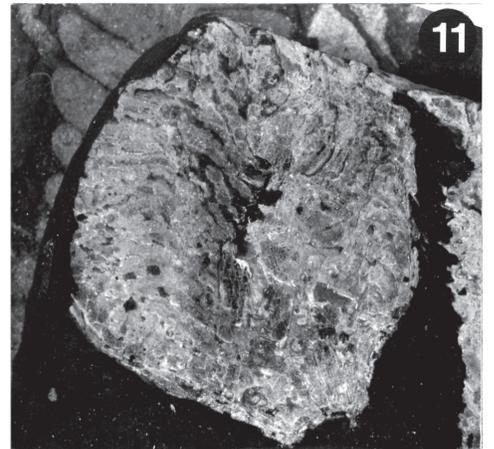
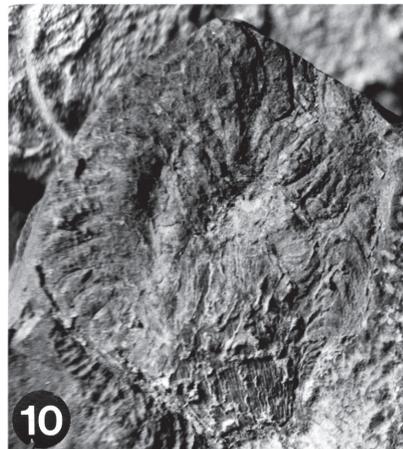
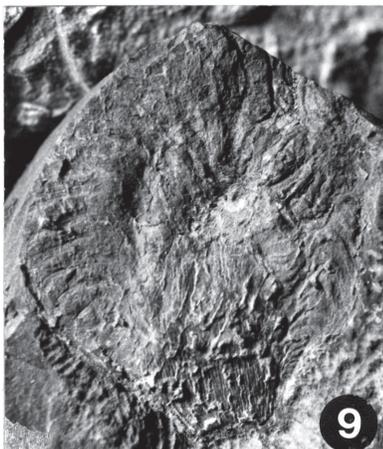
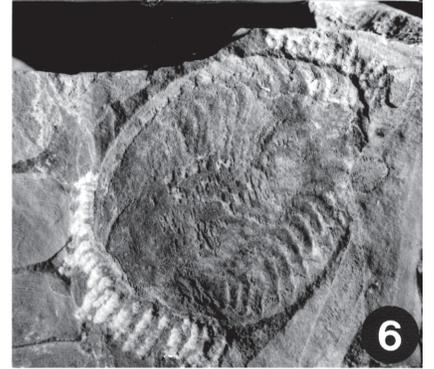


Lámina IV

- 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).

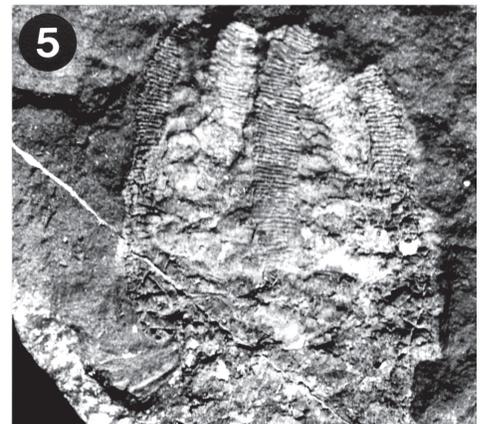
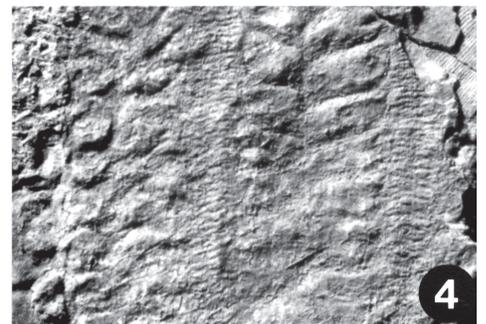


Lámina V

- 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).

