

HIPOTESIS DE TRABAJO ACERCA DE LA PALEOECOLOGIA DE COMUNIDADES DE LA TAFOFLORA SANTA CLARA DEL TRIASICO TARDIO DE SONORA

Reinhard Weber¹, Ricardo Trejo-Cruz²,
Alfonso Torres-Romo² y Antonio García-Padilla²

RESUMEN

La Formación Santa Clara, del centro y sureste de Sonora, contiene mantos de carbón y grafito y se ha atribuido al Cárnico, con base en invertebrados marinos y la tafoflora. Esta investigación y las conclusiones alcanzadas llevaron a la hipótesis de trabajo de que los grupos de unidades taxonómicas aquí detectados pudieran representar facies y ser grupos ecológicos, grupos recurrentes de especies o complejos cenológicos. Esta hipótesis de trabajo se basa en unos 1,200 fósiles de 27 localidades e, independientemente, los ejemplares de 16 localidades selectas. La comparación cualitativa y cuantitativa preliminar de estas flóculas revela que los estratos acompañantes de los mantos de carbón se caracterizan por Marattiales (*Asterotheca/Pecopteris*) y ciertas cicadofitas (*Taeniopteris elegans*, *Ctenophyllum braunianum* y *Pterophyllum?* sp.). En estratos no asociados a los mantos, constante y frecuentemente se encuentra un representante de las Sphenophyta (Phyllotheceae o Equisetaceae, gen. nov., sp. nov.), junto con *Desmiophyllum* sp. Además, un grupo de coníferas y formas emparentadas (*Elatocladus* spp., *Pelourdea* sp., *Desmiophyllum poleoensis*) parece tener una distribución relativamente independiente. En casi todas las localidades se encontraron *Zamites* cf. *truncatus*, *Z. fragilis* y *Macrotaeniopteris* sp. Estas últimas pudieron formar parte de los bosques productivos, mismos que contenían como elementos más escasos y de margen ecológico más restringido, las Marattiales y cicadofitas mencionadas. Los lugares de agua abierta mejor drenados, fueron poblados por un "tular" de la esfeno-fita, cuya atribución taxonómica aún no se establece.

ABSTRACT

The coal and graphite-bearing Santa Clara Formation of central and southeastern Sonora, has been assigned to the Carnian on the basis of marine invertebrates and the taphoflora. The present research is the basis of the working hypothesis that the here detected groups of taxonomic units represent facies and are ecological groups, recurrent groups of species or cenological complexes. The reported hypothesis is based on the study of about 1,200 fossils from 27 localities, and independently, the specimens from 16 selected localities were examined. Qualitative and preliminary quantitative comparisons of these florules reveal that the taphocenosis of strata accompanying coal seams is characterized by Marattiales (*Asterotheca/Pecopteris*) and certain cycadophytes (*Taeniopteris elegans*, *Ctenophyllum braunianum* and *Pterophyllum?* sp.). In strata not associated with coal, a species of the Sphenophyta (Phyllotheceae or Equisetaceae, nov. gen., nov. sp.?) occurs consistently, frequently together with *Desmiophyllum* sp. In addition, a group of conifers and related forms (*Elatocladus* spp., *Pelourdea* sp., *Desmiophyllum poleoensis*) seems to have a relatively independent distribution. In almost all localities, *Zamites* cf. *truncatus*, *Z. fragilis* and *Macrotaeniopteris* sp. have been found. These forms probably belonged to productive forests which contained the mentioned Marattiales and cycadophytes as elements with more restricted ecological rank. Sites with open water and more efficient drainage were occupied by a "reed" of the sphenophyte of unsettled taxonomic position.

INTRODUCCION

Las investigaciones sobre paleocomunidades vegetales terrestres, basadas en megafósiles, sólo son posibles donde puedan colectarse numerosos ejemplares en muchas localidades de una sola formación. Estas condiciones las brinda de manera casi ideal la Formación Santa Clara, del centro y sureste de Sonora, correspondiente al Grupo Barranca, que es de edad cárnica (Alencáster, 1961; Silva-Pineda, 1961) y que contiene yacimientos de carbón (antracita) y grafito (Wilson y Rocha, 1946). La madurez elevada del carbón se debe a un metamorfismo regional de muy bajo grado (Rangin, 1974) y de contacto localmente muy alto que, a su vez,

parece haber conllevado la destrucción de las palinofloras. Por lo anterior, es imperativo basar el análisis paleoecológico de la Formación Santa Clara en los megafósiles vegetales muy abundantes y los escasos conjuntos de invertebrados.

La decisión de estudiar la Formación Santa Clara, con enfoque principal en las tafofloras y sus relaciones con los sedimentos, fue tomada después de un viaje de reconocimiento a las áreas de San Marcial, Las Peñitas y Santa Clara en 1973, y un primer viaje de colectas a las mismas áreas en 1975. En esas ocasiones se obtuvo la impresión de que las flóculas locales difieren en función de la proporción de materia carbonosa en la roca fosilífera y de su distancia de los mantos de carbón. En primer término llamó la atención la presencia muy constante de *Asterotheca/Pecopteris* en los estratos asociados a carbón, aunada a una notable similitud fisionómica de las floras fósiles de la Formación Santa Clara y del Grupo Richmond de Virginia, EUA, colectada desde tiempos antiguos en minas de carbón o sus terreros. En segundo término se observó una gran diferencia entre

¹Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.

²Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.

las dos floras mencionadas y la de la Formación Chinle, del suroeste de los Estados Unidos de América. Estas observaciones y algunas interpretaciones preliminares fueron presentadas en el VI Congreso Mexicano de Botánica en 1975, y en el I Congreso Latinoamericano de Paleontología (Weber, 1978).

En 1979 se continuaron las colectas en un curso de Biología de Campo (1979 a, b), impartido por R. Weber y L. A. Herrera-Gil, en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Para el presente artículo se recopilieron los datos de ese curso y los anteriores, que fueron presentados ante la I Convención Paleobotánica Internacional (Weber, 1980). Los datos cuantitativos incluidos en este artículo fueron elaborados principalmente a iniciativa del segundo autor, en colaboración con los demás coautores, a partir de 1979.

LOCALIDADES Y MATERIAL

Las localidades donde se colectaron los ejemplares que se utilizan aquí están enumeradas en la Tabla 1. Se ubican en la franja cubierta por las Hojas Buenavista (H12 D63), Tecoripa (H12 D64) y Tónichi (H12 D65), de la Carta Topográfica 1:50,000 de la República Mexicana (CETENAL, hoy DETENAL). Todavía es imposible correlacionar los estratos que afloran en estas localidades o determinar su posición en la Formación Santa Clara, porque el estudio estratigráfico y estructural de detalle de la misma aún se encuentra en una etapa incipiente.

Los fósiles colectados en 1973 y 1975 por Weber están depositados en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, y tienen los números IGM-WG-73-1 a 48 e IGM-WG-75-1 a 535. Los ejemplares colectados en el curso de Biología de Campo, en 1979, se depositarán en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Sus números tienen la clave general HBC-79, seguida por claves de localidad (79-1 a 12) y numeración de ejemplares independiente para cada localidad, de 1 a n. En el desarrollo de este estudio se utilizaron unos 1,200 ejemplares con restos vegetales identificables.

METODO

Unos cuantos términos se utilizarán a continuación, de acuerdo con las siguientes definiciones y en forma abreviada. Cada pieza de roca o fósil se llamará ejemplar (E). Cada uno de ellos puede mostrar uno o varios fragmentos vegetales (FV), identificables o no. Por tanto, impresiones y contrapartes de ciertos FV necesariamente pertenecen a dos o más E. El total de E de cada uno de los estratos o puntos de colecta (PC) muestreados se llamará muestra (M). El total de los FV de una M es la tafocenosis local conocida (TLC). Ella puede ser representativa de la tafocenosis local real (TLR), en grado diferente. La TLC puede estar compuesta por una o varias unidades taxonómicas (UT), ya sean especies bien determinadas, por ejemplo *Taeniopteris elegans*, u otras aún sin denominación formal, como "Phyllotheceae o Equisetaceae, ¿gen. nov., sp. nov.?", o por conjuntos tales como *Asterotheca/Pecopteris* o *Elatocladus* sp. Por falta de espacio en este artículo, las UT tan solo se ilustrarán aquí (Figuras 9-14) o en Weber y colaboradores (1980), excepto *Cladophlebis?* sp., de la cual se encontra-

ron sólo E muy mal preservados, que no se prestan para obtener fotografías aceptables.

Todos los muestreos referidos se efectuaron sin determinar previamente una técnica uniforme. En general, los E se extrajeron de PC con estratos bien definidos, de menos de 1 m de espesor, en cortes de carreteras o afloramientos naturales; para el análisis comparativo se utilizaron también las M de los terreros de dos diferentes minas de grafito o tiros de exploración. Lo anterior es justificable ya que las labores son paralelas a la estratificación, de manera que las M representan las tafocenosis de estratos razonablemente delgados. La litología muy uniforme en cada uno de los dos terreros corrobora lo anterior. En algunos casos se juntaron varias M en un solo sitio, siempre cuando fue posible coleccionar en diferentes PC separados verticalmente por un mínimo de 3 m de roca no muestreada, o por una distancia horizontal de por lo menos 50 m. En el PC-79-1 se colectó de varios estratos separados verticalmente por menos de 3 m. Por ello, los E se juntaron en una sola M.

Las M de PC muy mal muestreadas no se consideran para el siguiente análisis comparativo (cf. Tabla 1 y Figura 1). Además se eliminó una M con numerosos E de sólo una UT (79-2).

Tabla 1.- Lista de localidades (o puntos de colecta) con plantas fósiles en la Formación Santa Clara (Cárnico, Sonora), completa para 1973, 1975 y 1979. Las coordenadas se dan de acuerdo con los mapas 1:50,000 de CETENAL, hoy DETENAL.

A. AREA DE LA BARRANCA/SANTA CLARA

- 73- 1: Tarahumara, Arroyo Santa Clara, lado E, Tiro Santa Rosa (abandonado); colectas a unos 10 m S entrada tiro. 633700^m E / 3162200^m N.
- 75- 1: Tarahumara, Arroyo Santa Clara, fondo, cerca de la Mina Potreritos (abandonada); colectas breves. 633700^m E / 3161800^m N.
- 75- 2: Tarahumara, Arroyo Santa Clara, terrero de la Mina Santa Clara (abandonada); colecta breve. 633600^m E / 3162700^m N.
- 75- 3: Camino antiguo La Barranca-Tarahumara (abandonado), ladera S del Cerro El Candelero, corte de camino a 1.5 km de La Barranca, estrato 1. 630800^m E / 3162100^m N.
- 75- 4: Como Loc. 75-3; estrato 2. 630800^m E / 3162100^m N.
- 75- 5: Mina de carbón La Barranca (abandonada), aprox. 1.5 km al E de La Barranca, terrero; colecta breve. 630500^m E / 3162100^m N.
- 73- 2: Camino antiguo La Barranca-Tarahumara (abandonado), cauce natural de arroyo La Barranca, a unos 600 m de La Barranca, pocitos; colecta breve. 629900^m E / 3162050^m N.
- 79- 1: Carretera nueva La Barranca-Tónichi, unos 2 km al ESE de la Barranca, corte de carretera, lado S. 631100^m E / 3160800^m N.

Tabla 1.- Lista de localidades (o puntos de colecta) con plantas fósiles en la Formación Santa Clara (Cárnico, Sonora), completa para 1973, 1975 y 1979. Las coordenadas se dan de acuerdo con los mapas 1:50,000 de CETENAL, hoy DETENAL, (continuación).

- 79- 2: Carretera nueva La Barranca-Tónichi, unos 1.6 km al ESE de La Barranca, corte de carretera, estrato 1.
630300^m E / 3160000^m N.
- 79- 3: Carretera nueva La Barranca-Tónichi, unos 1.5 km al ESE de La Barranca, corte de carretera, estrato 2.
630500^m E / 3161200^m N.
- B. AREA DE LA CUESTA/BUENAVISTA**
- 79- 4: Cerro El Zamotal, ladera S, tiro de exploración por grafito.
584800^m E / 3159000^m N.
- 75- 6: Cañón Río El Tule (El Gujalo), costado N, zanja de exploración por carbón.
576800^m E / 3160300^m N.
- 79- 5: Como Loc. 75-6; afloramiento natural, estrato diferente.
576800^m E / 3160300^m N.
- 73- 3: Camino La Cuesta-Buenavista, afloramiento natural unos 10 m al E camino, unos 300 m al N intersección camino con Arroyo Chamina.
578250^m E / 3159400^m N.
- 79- 6: Como Loc. 73-3; estrato diferente; pocos E identificables.
578250^m E / 3159400^m N.
- 73- 4: Cruce camino La Cuesta-Buenavista con Arroyo Chamina; colectas escasas de material rodado.
578100^m E / 3159200^m N.
- 75- 7: Arroyo Chamina, costado N, a unos 50 m del cruce con el camino La Cuesta-Buenavista.
578300^m E / 3159100^m N.
- 79- 7: Arroyo Chamina, costado N, a unos 20 m del cruce con el camino La Cuesta-Buenavista.
578200^m E / 3159200^m N.
- 79- 8: Arroyo Chamina, unos 125 m al E cruce con camino La Cuesta-Buenavista, costado S del arroyo.
578300^m E / 3159000^m N.
- 79- 9: Arroyo Chamina, unos 200 m al E cruce camino La Cuesta-Buenavista, costado S del arroyo.
578350^m E / 3159100^m N.
- 79-10: Ladera al S de la intersección camino La Cuesta-Buenavista y Arroyo Chamina, unos 300 m al S de ésta.
578200^m E / 3158900^m N.
- 79-11: Sobre el camino La Cuesta-Buenavista, 250 m al S del cruce con el Arroyo Chamina.
577950^m E / 3158800^m N.
- 79-12: Arroyo Chamina, lecho junto a la Loc. 79-11.
577950^m E / 3158800^m N.
- 73- 5: Buenavista, Tiro de Luis (mina de grafito abandonada), terrero; colecta breve.
578600^m E / 3156900^m N.

- 75- 8: Tiro de exploración por grafito cerca de la Mina San Martín (abandonada), terrero.
579000^m E / 3153700^m N.

C. AREA DE SAN MARCIAL

- 73- 6: Mina Agua Salada (abandonada), terrero; colecta breve.
566800^m E / 3154500^m N.
- 73- 7: Afloramiento natural unos 300 m al S Mina El Salto (abandonada); colecta breve.
566000^m E / 3156000^m N.

Los E que constituyen las M fueron seleccionados en el campo bajo criterios subjetivos para su transporte a México y su posterior estudio detallado. Esta subjetividad radica en la preferencia que se dio a E "importantes, vistosos o identificables", desde la extracción hasta la selección. Para contrarrestar sus efectos, en los conteos realizados en México se respetaron todos los FV expuestos en ambos lados de los E, identificables con alguna UT. Independientemente del número de fragmentos de cada UT en un solo E, cada UT se contó sólo una vez por E, además de que FV representados por impresión y contraparte, se contaron dos veces. Se optó por proceder así, ya que en la selección, con cierta frecuencia se desecharon contrapartes, sobre todo de UT muy frecuentes; aunque esto conduce a la sobrerrepresentación de las UT escasas en los resultados de los conteos.

Con base en estos resultados, se procedió al análisis comparativo de las M, desconsiderando las UT basadas sobre órganos reproductores o accesorios (e.g. *Cycadolepis*); pues las plantas a que pertenecen, probablemente también están representadas por sus órganos vegetativos, sobre todo hojas. Además, se eliminaron las UT presentes sólo en una M.

Para la comparación se utilizaron dos enfoques distintos, uno más bien cualitativo y otro cuantitativo-estadístico. Para el análisis cualitativo, se dibujó una tabla inicial con las UT en secuencia sistemática y las M en secuencia de muestreo. Luego se varió alternadamente la secuencia de las UT y M hasta lograr la mejor posible separación de grupos de UT característicos de grupos de M. Como resultado se trazó un cuadro sinóptico (Figura 1), en el que también están marcadas las frecuencias relativas de las UT.

El análisis cuantitativo-estadístico, ciertamente preliminar, se desarrolló en varias etapas. En primer término, se calcularon índices de similitud florística entre las M, de acuerdo con la fórmula de Jaccard, modificada por Gleason (in Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), y con base en presencia/ausencia y frecuencia relativa. Estos índices se asentaron en matrices a partir de las cuales se trazaron tablas similares a la obtenida cualitativamente (Figura 1), las cuales no se ilustran aquí, ya que resultaron casi iguales a la de la Figura 1.

Además, se calcularon índices de correlación para todos los pares de UT, de acuerdo con la fórmula de Pearson (in Goodall, 1978 y Cole, 1949):

$$\frac{ad-bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}} = \phi$$

Donde:

a núm. de M en que dos UT (x,y) aparecen juntas

- b núm. de M en que la UT (x) aparece en ausencia de la UT (y)
- c núm. de M en que la UT (y) aparece en ausencia de la UT (x)
- d núm. de M en que no aparecen las UT (x,y)

UNIDADES TAXONOMICAS	MUESTRAS															
	75-3	79-7	79-8	79-9	79-11	79-5	79-10	79-3	75-6	75-4	75-8	79-1	79-4	73-1	73-3	79-12
<i>Phyllotheceae o Equisetaceae</i> ¿gen. nov. sp. nov.?	■	●	■	●	●	●	●	●								
<i>Desmiophyllum sp.</i>		●	○	●	●	●	●		●							
¿ <i>Cladophlebis?</i> sp.			●	●			●									
<i>Asterotheca / Pecopteris</i>					●	●	●	●	●		●	●	○	○		●
¿ <i>Pterophyllum?</i> sp.											●	●	●	●		
<i>Ctenophyllum braunianum</i>							●				●	○	○	●		
<i>Taeniopteris elegans</i>						●	●		●		○	●	○			
<i>Pecopteris falcatus</i>						●			●					○		
<i>Alethopteris whitneyi</i>							○	●	○					●		
<i>Desmiophyllum poleoensis</i>						●			●					●		
<i>Pelourdea sp.</i>							●	●	●	●			●			
<i>Elatocladus spp.</i>			●	○	●		○	●	○	■	●	●				
<i>Zamites fragilis</i>		●	●	●	■	●	○		●			●	○	●	●	●
<i>Zamites cf. truncatus</i>		●		○	○	●	●	●		○	○	○	○	●	●	●
<i>Macrotaeniopteris sp.</i>	○	■	○	○	○	●	●	●	●	●	●	○	●	○	■	■

> 50%
 25% - 50%
 10% - 25%
 < 10%

Figura 1.- Cuadro sinóptico de la distribución y frecuencia relativa de 15 unidades taxonómicas en las muestras de 16 puntos de colecta en la Formación Santa Clara (Cármico), Sonora. Explicación detallada en el texto.

Estos índices valoran numéricamente cómo la distribución de las UT (en forma binaria) muestra tendencias de agrupación, exclusión o independencia azarosa. Para el primer caso, los valores tienden a +1, para el segundo a -1, y para la tercera posibilidad, los valores se orientan hacia 0. Es preciso aclarar que estos índices sólo evidencian patrones de distribución de las UT en las tafocenosis, mas no los explican.

Los resultados se vaciaron en una tabla (Figura 2), en la cual las UT aparecen en el mismo orden que en la Figura 1, y donde los índices de correlación se ordenaron de acuerdo a su valor, de +1 a -1, en clases; es decir, los valores se redondearon. Los valores exactos para algunas UT aparecen en las Figuras 3-5.

Estos índices pearsonianos, que cuantifican tan sólo la asociación o disociación de pares de UT, no aclaran las relaciones existentes entre una UT dada y todas las demás. Para ello, se calcularon de una manera experimental, y sin analizar a fondo el significado matemático del procedimiento, índices de separación para todos los pares de UT, de la siguiente manera: En la Figura 2 se observa que cada UT en su renglón correspondiente "proyecta" los índices de correlación con las demás UT casi a manera de un espectro. Asi-

mismo, las diferencias de los índices pearsonianos correspondientes a cada par determinado de UT varían en los renglones en un margen teórico de entre 2 y 0. Se calcularon los promedios de estas diferencias para todos los posibles pares de UT y los resultados obtenidos son los llamados índices de separación. Estos, a su vez, se graficaron para todas las UT. Tres de estas gráficas se presentan aquí como ejemplos (Figuras 6-8).

RESULTADOS E INTERPRETACION

En la Figura 1 se observa la diferenciación de cuatro grupos de UT. El primero, constituido por *Phyllotheceae* o *Equisetaceae* ¿gen. nov., sp. nov.?, *Desmiophyllum sp.*, y ¿*Cladophlebis?* sp., prácticamente se encuentra sólo en las M de la mitad izquierda de la Figura 1, y alcanza porcentajes sobre 10% tan solo en las M 75-3 a 79-9. El segundo grupo de UT, compuesto por *Asterotheca/Pecopteris*, ¿*Pterophyllum?* sp., *Ctenophyllum braunianum* y *Taeniopteris elegans*, se concentra en las M de la mitad derecha de esta misma figura y particularmente en las M 75-8 a 73-1, donde falta por completo el primer grupo de UT. Las UT del segundo grupo, sin embargo, no faltan totalmente en las M con UT del primer grupo. Donde coinciden, las UT

de estos dos grupos tienen frecuencias menores al 10⁰/0. (Realmente, en algunos casos se trata tan solo de FV únicos, mal preservados, probablemente transportados). El tercer grupo de UT, *Pecopteris falcatus*, *Alethopteris whitneyi*, *Desmiophyllum poleoensis*, *Pelourdea* sp. y *Elatocladus*

spp., ocupa más bien la porción media de la figura, y las UT del cuarto grupo, *Zamites fragilis*, *Zamites cf. truncatus* y *Macrotaeniopteris* sp. están presentes en la mayor parte de las M, generalmente en proporción mayor al 10⁰/0.

<i>Phyllotheceae o Equisetaceae</i> gen. nov. sp. nov.?	1			2		3							13		
<i>Desmiophyllum</i> sp.	2			1		3	13			9		8	10	12	
¿ <i>Cladophlebis</i> ? sp.	3					1	2		12					13	
<i>Asterotheca / Pecopteris</i>	4					7	6		5	9	10	8		14	
¿ <i>Pterophyllum</i> ? sp.	5		6						7	4				14	
<i>Ctenophyllum braunianum</i>	6		5	7		4					14		11	9	
<i>Taeniopteris elegans</i>	7			6		4		5	9		11		10	8	
<i>Pecopteris falcatus</i>	8	10	9							4		7	13	2	
<i>Alethopteris whitneyi</i>	9		8	10				4	7	2	13		6	11	
<i>Desmiophyllum poleoensis</i>	10	8		9						4		7	13	2	
<i>Pelourdea</i> sp.	11					12				7		4	6	9	
<i>Elatocladus</i> spp.	12					11		3						2	
<i>Zamites fragilis</i>	13					2				9		10	8	3	1
<i>Zamites cf. truncatus</i>	14									6			4	5	
<i>Macrotaeniopteris</i> sp.	15														
INDICE DE PEARSON		0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3						0.2	

Figura 2.- Índices de correlación, de acuerdo a Pearson, de 15 unidades taxonómicas de la Tafoflora Santa Clara, basados en las muestras de los 16 puntos de colecta representados en la Figura 1. Explicación detallada en el texto.

En la Figura 2 se muestran los índices de correlación entre todas las UT. Se observa un patrón muy similar al de la Figura 1. Obsérvese particularmente la parte izquierda de la Figura 2, donde se asentaron los índices mayores a +0.5. Las UT (1-3) del primer grupo antes mencionado tienen entre sí correlaciones positivas entre 0.5 y 0.8, mas no alcanzan valores muy significativos, mayores a 0.8. Por otra parte, las correlaciones entre las UT del primero y del segundo grupos (4-7) son casi exclusivamente negativas. Las correlaciones entre las UT del primero y del tercer grupos (8-12) fluctúan ampliamente entre 0.4 y -0.4, es decir, son azarosas. Si se observan los índices de correlación de las UT del segundo grupo (4-7), en primer término llaman la atención las correlaciones mayores a 0.4 que tienen entre sí. ¿*Pterophyllum*? sp. y *Ctenophyllum braunianum* tienen índices significativos, mayores a 0.8. Por otra parte, casi todas las correlaciones entre las UT del segundo grupo y las del primero son negativas. Las UT 8-10 del tercer grupo (8-12) tienen correlación positiva, muy marcada entre sí, pero falta el contrapeso de correlaciones negativas con algún otro grupo. Los índices de correlación del cuarto grupo de UT (13-15) no alcanzan significado en caso alguno, lo cual no es sorprendente, pues se trata de las especies más comunes y frecuentes.

Las gráficas de las Figuras 3-5 muestran los valores exactos de los índices de correlación para tres UT. *Desmiophyllum* sp. sirve de ejemplo para correlaciones positivas con las UT del primer grupo (1-3), negativas con las del segundo grupo (4-7) e intermedias azarosas con las del tercer grupo (8-12). *Asterotheca/Pecopteris* tiene correlaciones positivas con el segundo grupo (4-7) al que pertenece, también positivas, intermedias, con el tercer grupo (8-12), y negativas con el primer grupo (1-3). *Ctenophyllum braunianum*, del mismo grupo, tiene correlaciones positivas mayores a 0.5 con las UT de su propio grupo, negativas con el primer grupo (1-3) y muy cercanas a 0 con todas las demás UT.

Los índices de separación (Figuras 6-8) muestran tendencias francamente similares. Como ejemplo de una UT con pésimo potencial de separación, se muestra aquí la curva para *Macrotaeniopteris* sp., donde los índices fluctúan casi exclusivamente en el estrecho margen entre 0.25 y 0.35.

La comparación cuantitativa de las M no puede ser más que complementaria a la cualitativa, debido al número reducido de localidades evaluadas, además del ruido producido por el transporte, la desintegración y sepultación y, fi-

nalmente, la fosilización diferencial de los FV, aunada a los defectos de muestreo mencionados anteriormente. Si adicionalmente se tiene en cuenta que la fórmula de Pearson se desarrolló para el análisis de comunidades vegetales ac-

tuales, donde no se presenta el ruido mencionado, resulta bastante llamativa la gran correspondencia entre las Figuras 1 y 2.

	9 12	15	8 10	7	14	11 4 6	5
		15	11 4 7		14	6	5
	11 9 6	15	7	14	8 10 4 5		
13	12	15	2		3	1	
	10 8	13 15 9	12	11	3		2 1
	13 12 10 8 3	15				2 1	
12 13	14	15	3 2	1			
	11 5 6	15	1	14	12 3		
	3 1	15 5	12 14				
	11 5 6	15	1	14	12 3		
	8 10 3	15	14 2 5		13	1	
7	4 6 1	15	14 5 9		13 10 8		
4 7	14 6	5 15			11 12		
	13 7	15	9 12 11 3 8 10		1 2		
		*					
0.1	0	0	0	0.1	0.2	0.3	0.4
	0.1						0.5

Figura 2.- Indices de correlación, de acuerdo a Pearson, de 15 unidades taxonómicas de la Tafoflora Santa Clara, basados en las muestras de los 16 puntos de colecta representados en la Figura 1. Explicación detallada en el texto (continuación).

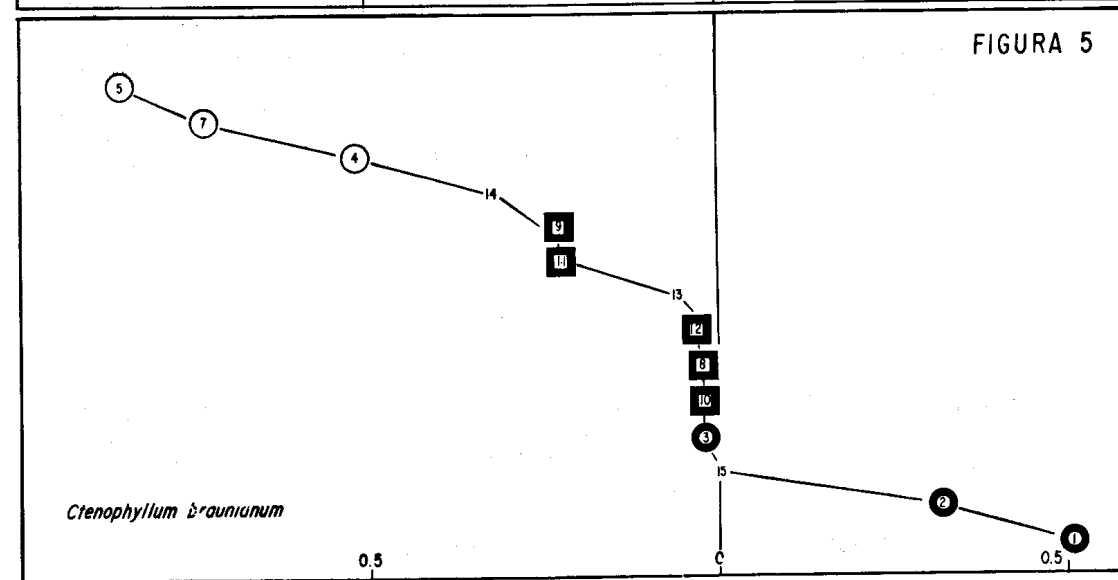
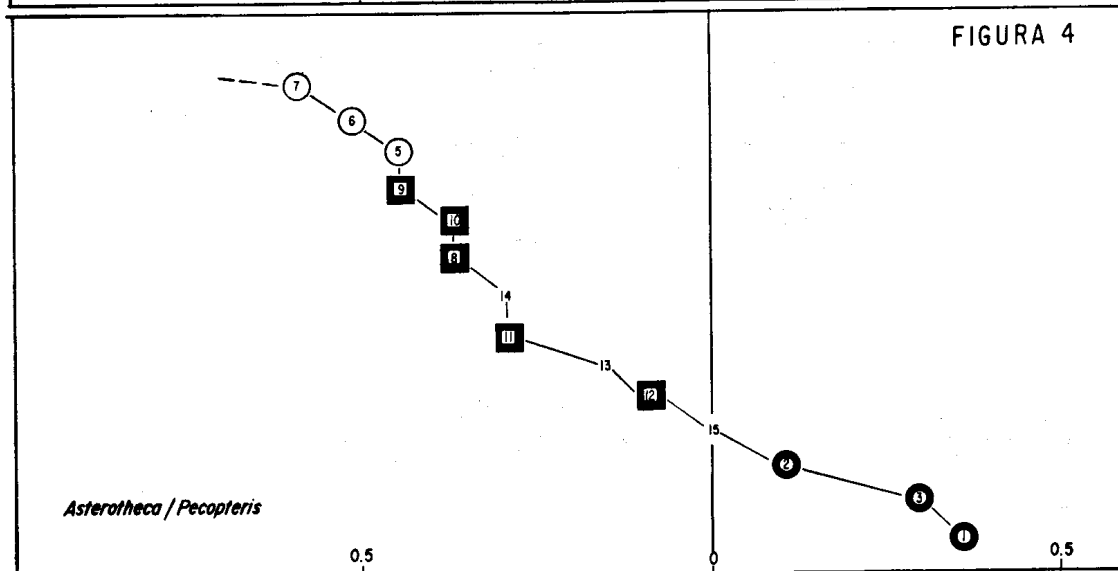
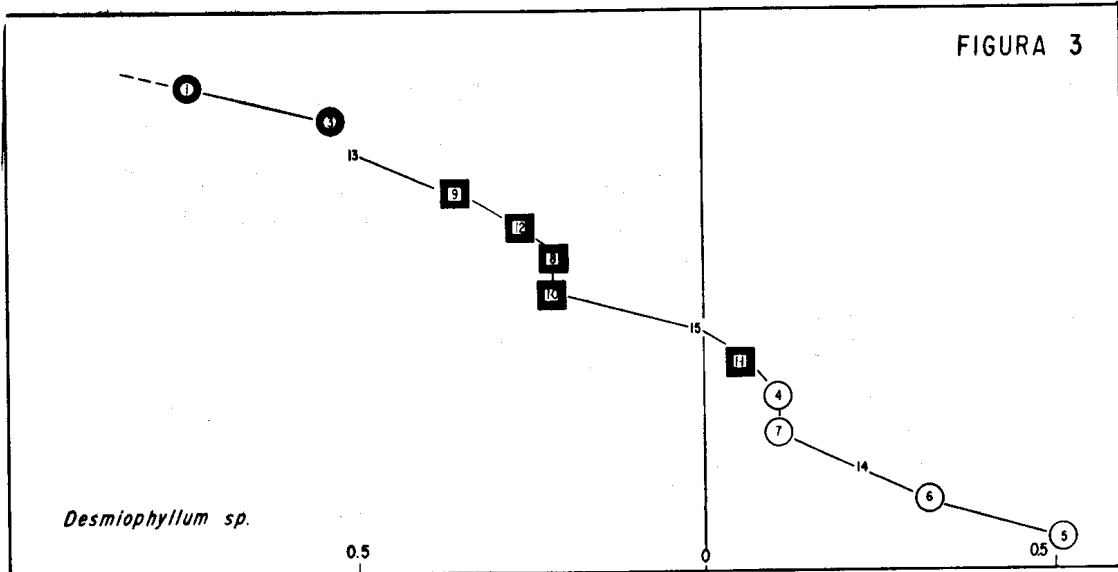
Es evidente que las agrupaciones de UT detectadas no pudieron formarse por simples fenómenos azarosos. La presencia de raíces *in situ* en la mayoría de las localidades, así como la poca desintegración mecánica de los FV de la mayoría de las M, permiten afirmar que el grado de aloctonía de las TLC, por lo general, es bajo. Por ello, la probabilidad de que un transporte diferencial haya provocado el agrupamiento de UT, es reducida. El hecho de que uno de los grupos de UT sea característico de ambientes de drenaje deficiente y poca energía de transporte, elimina esta posibilidad, al menos para este último grupo (4-7).

Además, es bastante seguro, que los agrupamientos no tienen un significado bioestratigráfico, en el sentido de que fueran característicos de biozonas. Un razonamiento más amplio al respecto se dará en otro lugar.

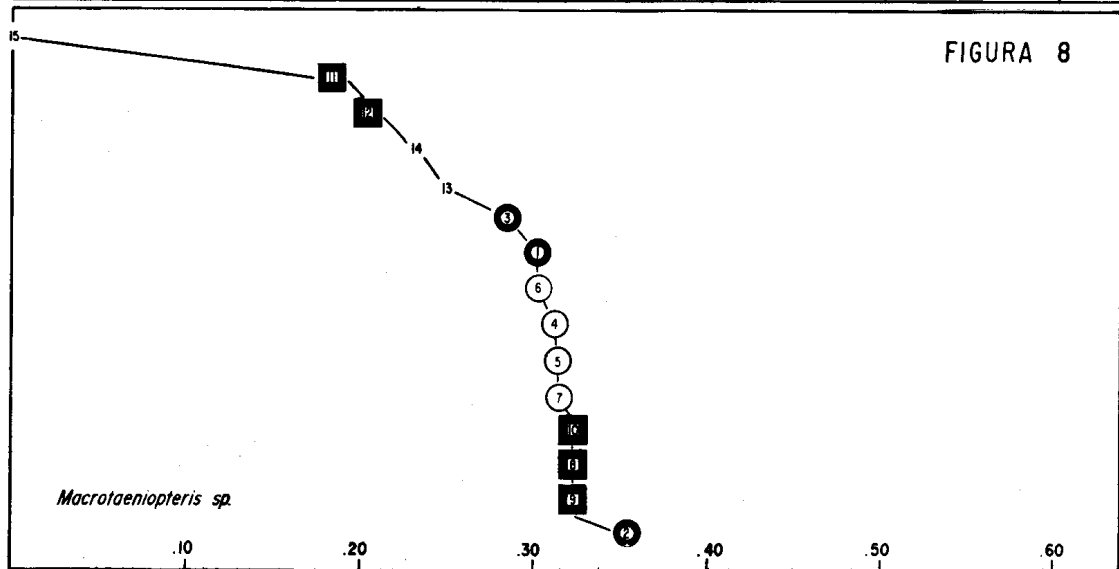
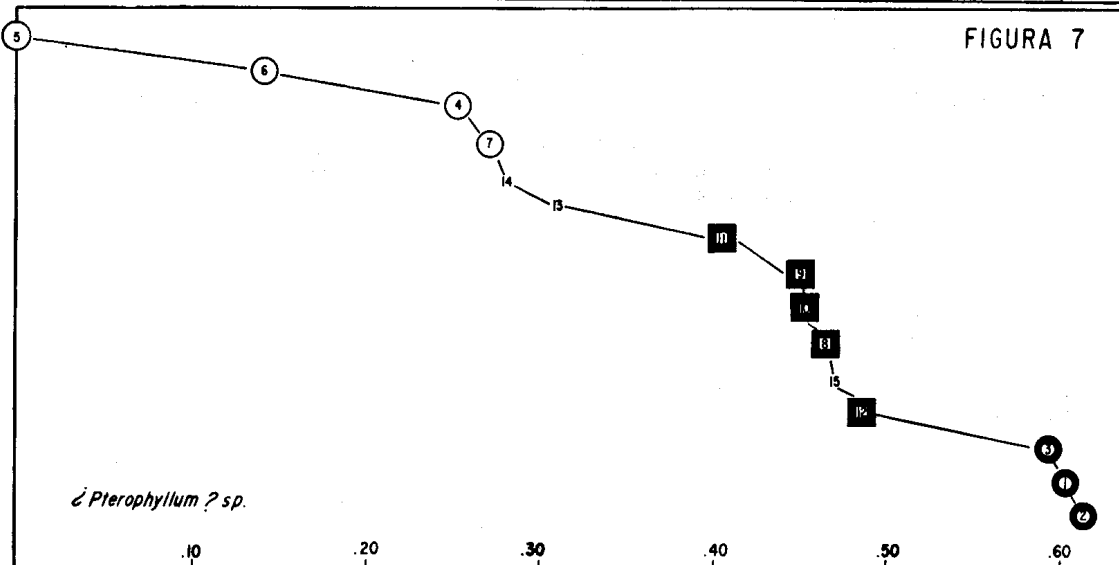
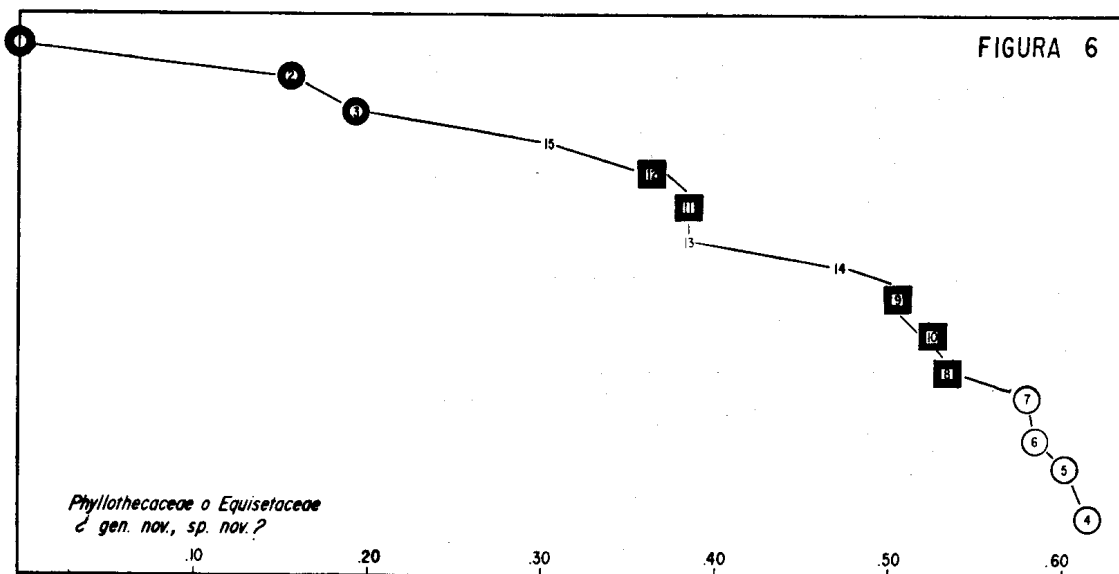
En conclusión, y a manera de hipótesis de trabajo, se propone que los grupos de UT aquí detectados representen facies, sean grupos ecológicos (Whittaker, 1978), grupos recurrentes de especies (Birks y Birks, 1980) o complejos cenológicos (Weber, 1968). Por otra parte, también es preciso recalcar que no son asociaciones ni grupos de especies características, en el sentido de la escuela de Zürich-Montpellier

(Braun-Blanquet, 1965), ni comunidades; pues estos conceptos tienen un significado exacto tan solo en relación con la vegetación moderna.

La Figura 1 permite las siguientes interpretaciones: Las M 75-8, 79-1, 79-4 y 73-1 provienen de estratos cercanos a mantos de carbón, muy ricos en materia orgánica. Los sedimentos tienen color gris oscuro o casi negro y son, por lo general, de grano fino o muy fino. En estas M se concentran las UT del segundo grupo antes mencionado (Bennettiales: *Pterophyllum?* sp., *Ctenophyllum braunianum* y *Taeniopteris elegans* y Marattiales: *Asterotheca/Pecopteris* muy frecuentes y predominantes). Las características de las rocas permiten postular un ambiente de sedimentación con drenaje deficiente, de poca energía de transporte y reductor. Este mismo tipo de ambiente permitió periódicamente la acumulación de los mantos de turba, hoy convertidos en carbón o grafito. Además, no es probable que las rocas depositadas en tales condiciones contengan una proporción importante de FV aloctonos. Las UT del segundo grupo seguramente pertenecen a la vegetación productiva de pantanos de carbón y sus alrededores. Esto no excluye que las UT de este grupo pudieran establecerse también en brazos



Figuras 3-5.- Indices de correlación, de acuerdo a Pearson, de *Pelourdea* aff. *imhoffi*, *Asterotheca/Pecopteris* y *Ctenophyllum braunianum*. En el eje horizontal, los valores de los índices, en el eje vertical la secuencia de las unidades taxonómicas. Las unidades taxonómicas están indicadas con los símbolos utilizados en la Figura 2.



Figuras 6-8.- Índices de separación de *Phyllotheceae* o *Equisetaceae* ¿ gen. nov., sp. nov.?, cf. *Pterophyllum* sp. y *Macrotaeniopteris* sp. En el eje horizontal, los valores de los índices; en el eje vertical la secuencia de las unidades taxonómicas. Las unidades taxonómicas están indicadas con los símbolos de la Figura 2.

Figura 9.- (a, b) *Phyllotheceae* o *Equisetaceae*; gen. nov., sp. nov.? a: eje del tipo A, defoliado, uno de los fragmentos más anchos encontrados a la fecha, IGM-PB-WG-75-390, localidad 75-3; b: eje del tipo B, con verticilios foliares, vainas foliares no discernibles, porciones foliares distales y distantes posiblemente en parte fusionadas con los bordes, ¿estado juvenil? HBC-79-9-4, xilol, localidad 79-9. (c) Fronda juvenil de helecho, probablemente *Asterotheca/Pecopteris*, mostrando aún vernación circinda, orientación dudosa, HBC-79-10-14 a, localidad 79-10; en los conteos, el ejemplar fue tomado en cuenta como *Asterotheca/Pecopteris* a pesar de lo inseguro de la identificación. (d-f) *Asterotheca* sp., fragmentos de fronda de un tipo con pínulas relativamente grandes, sinangios cubriendo los dos flancos de la pínula casi hasta la base; d: IGM-PB-WG-75-450a, localidad 73-1; e, f: IGM-PB-75-449, localidad 73-1; f x 2.

Nota: Los fósiles con sigla IGM están depositados en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, los que tienen clave HBC-79, son propiedad de la Facultad de Ciencias de la misma Universidad. Los números de localidad corresponden a los de la Tabla 1. Las fotografías fueron tomadas por R. Weber, en colaboración con A. Altamira. Si a continuación no se especifica el aumento, los fósiles están reproducidos a tamaño natural. Lo anterior se refiere a ésta y todas las siguientes explicaciones de figuras en este artículo.

Figura 10.- (a-d) *Alethopteris whitneyi* Newberry, hojas pinadas ¿o bipinadas?, normalmente estériles, con gran rango de variabilidad. Ash, según una información verbal, piensa que se trata de varias especies. El nombre de *Alethopteris* con seguridad es inadecuado, pero no se sustituye aquí porque aún no puede proponerse otro mejor. a: ejemplar excepcionalmente grande, con pinas apenas decurrentes, distanciadas, HBC-79-5-117, xilol, localidad 79-5; b, c: impresión y contraparte de hoja con pinas más densamente dispuestas, en parte encimadas, no decurrentes. Este fragmento sugiere que *Alethopteris whitneyi* puede ser la fronda estéril de un helecho con dimorfismo foliar muy marcado, cuyas frondas fértiles serían el *Pecopteris falcatus* Emmons, ilustrado en esta misma Figura. Debido a que faltan pruebas adicionales, esta posibilidad no se tomó en cuenta en los conteos descritos en el texto y utilizados para elaborar las Figuras 1 y 2. Sin embargo, el índice de correlación muy alto de estas dos especies parece apoyar dicha posibilidad. Localidad 75-6; b: IGM-PB-WG-75-22; c: IGM-PB-WG-75-23; d: ejemplar de dimensiones medias y con pinas distanciadas y decurrentes, IGM-PB-WG-75-12, x 2, xilol, localidad 75-6. (e-g) *Pecopteris falcatus* Emmons; fragmentos de frondas probablemente fértiles; nótese los raquis muy anchos; e: IGM-PB-WG-75-434, localidad 73-1; f: IGM-PB-WG-75-7, localidad 75-6; f: IGM-PB-WG-75-427, localidad 73-1.

Figura 11.- (a-c) *Macrotaeniopteris* Schimper, sp.: en publicaciones previas sobre la *Tafoflora* Santa Clara identificada con *M. magnifolia* (Rogers) Schimper, de la cual se distingue en la venación constantemente mucho más densa, a: fragmento de la porción distal de una hoja, en que se observan las dicotomías basales de las venas laterales, IGM-PB-WG-75-520, x 2, xilol, localidad 75-1; b, c: fragmento de la porción basal de la lámina foliar, sin dicotomías basales de las venas laterales, IGM-PB-WG-75-127, xilol, localidad 73-3; b: x 2. (d) *Cycadolepis* aff. *wettsteini* Kräusel; previamente ilustrada por Newberry (1876) como "*Taeniopteris* sp.? in fruit". Estas hojas en forma de brácteas se colectaron siempre en asociación con *Macrotaeniopteris* sp., ilustrada en esta misma figura, y son particularmente frecuentes en localidades, donde predomina ésa. Por ello, se supone que pertenecen a una misma planta. *Cycadolepis* sí se tomó en cuenta al realizar los conteos descritos en el texto, mas se eliminó como "órgano accesorio" al elaborar las Figuras 1 y 2 (HBC-79 sin núm., xilol. (e-h) *Taeniopteris elegans* Newberry, e: IGM-PB-WG-75-46, localidad 75-6; f: HGC-79-9-8, localidad 79-9; g: ejemplar con vena marginal claramente visible en el borde derecho de la lámina foliar, IGM-PB-WG-75-45, localidad 75-6; h: IGM-PB-WG-75-44, localidad 75-6. (i, j) *Zamites fragilis* (Newberry) IGM-PB-WG-75-483, xilol, localidad 73-1; j: x 2.

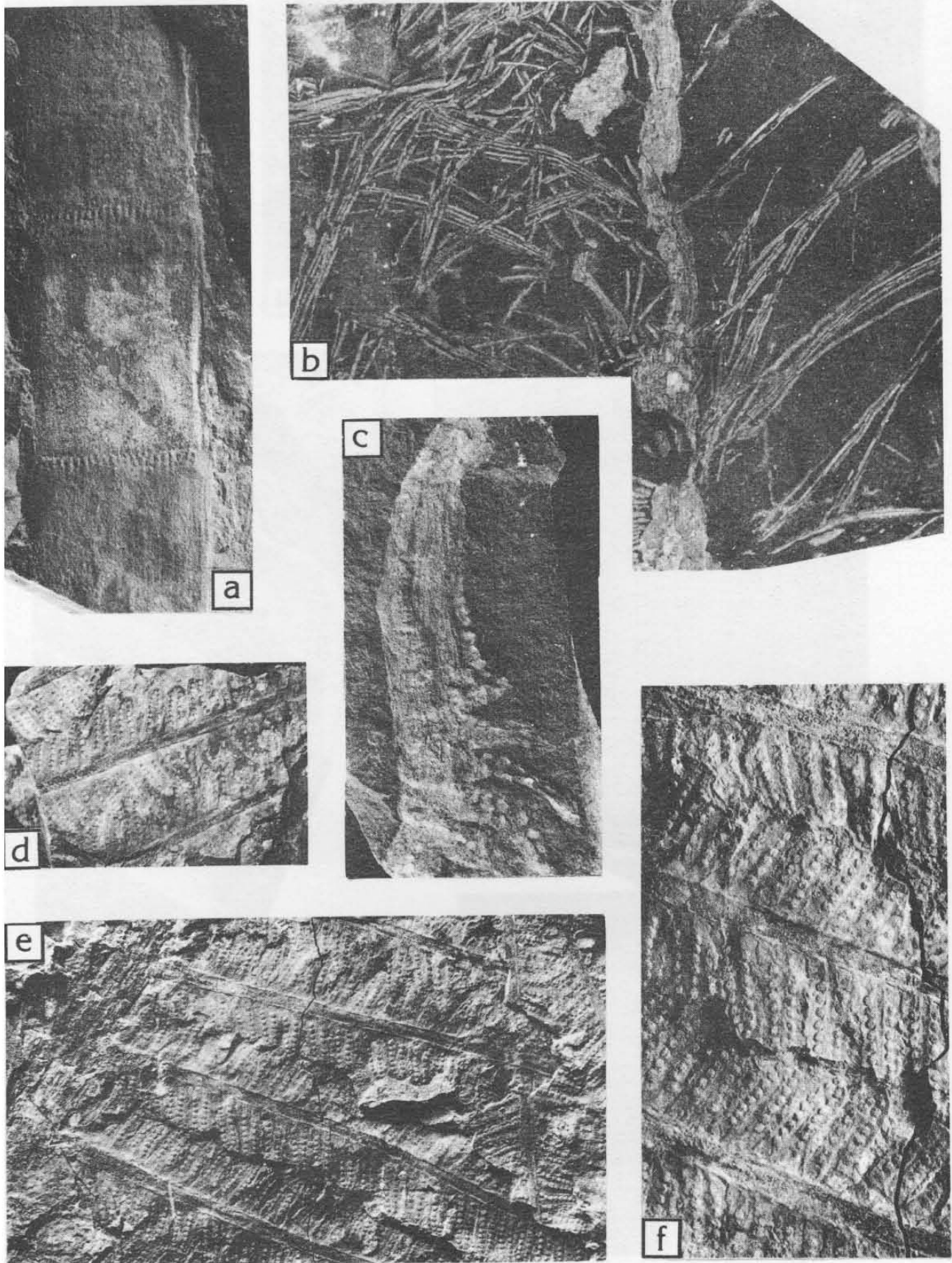


Figura 9.- Explicación en la página 146.

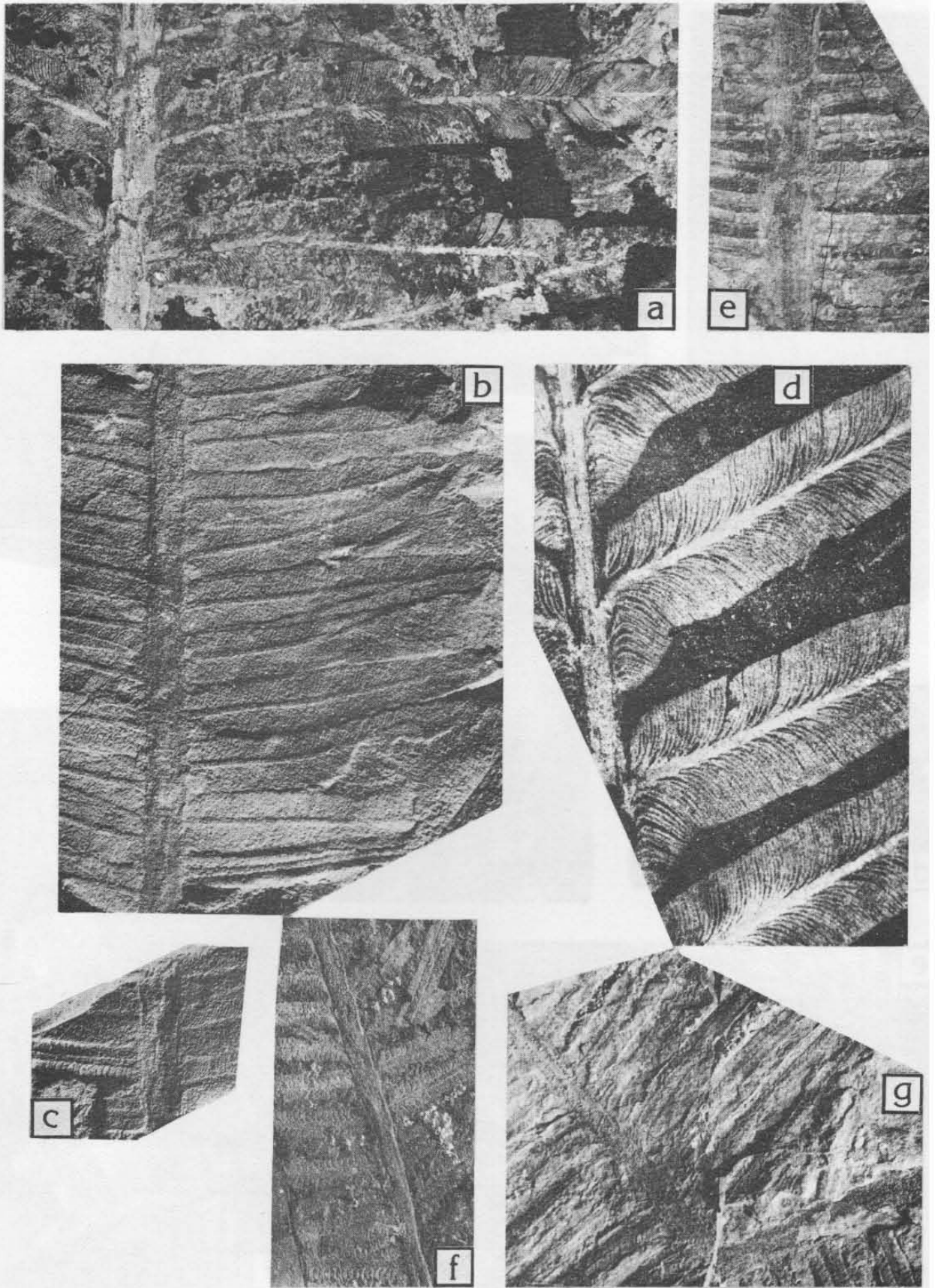


Figura 10.- Explicación en la página 146.

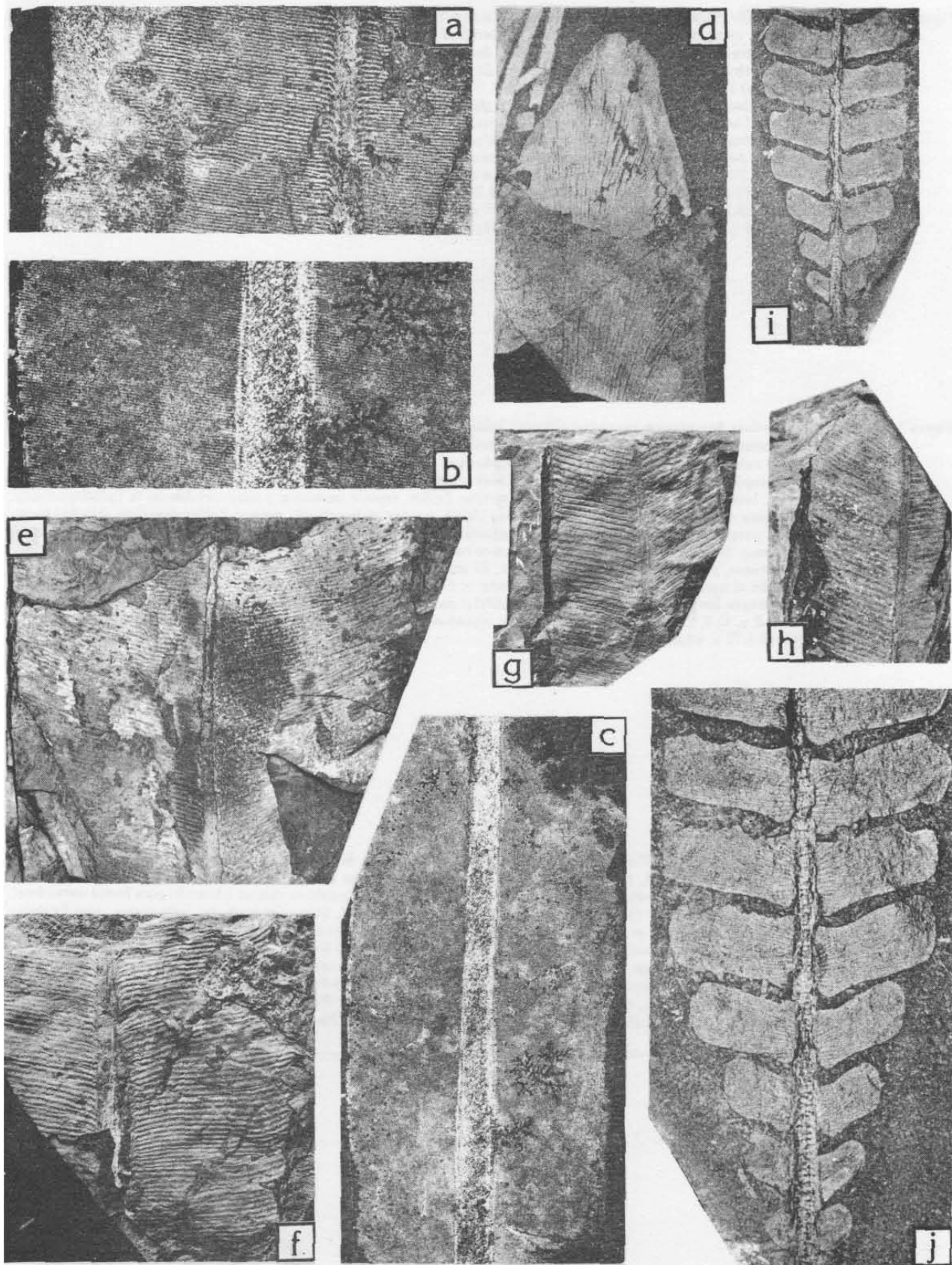


Figura 11.- Explicación en la página 150.

Figura 12.- (a-g) *Zamites fragilis* (Newberry); especie sumamente frecuente en la Taoflora Santa Clara y muy variable. Estudios biométricos sobre este complejo están en proceso. En la literatura previa, esta especie recibió el nombre de *Pterophyllum fragile* Newberry (Silva-Pineda, 1961, p. 20). El material ilustrado por Newberry (1876) como *Pterophyllum fragile* es muy raquíptico y las ilustraciones son malas. Los materiales de Silva-Pineda (1961) y el que aquí se examina, semejan más lo que Newberry (1876) ilustró como *Otozamites macombii* Newberry. Sin embargo, tanto el material que ese autor estudió como el de Silva-Pineda (1961) probablemente no son idénticos al material tipo de *Otozamites macombii* Newberry del Cañón del Cobre, Nuevo México. Por lo anterior, y porque el complejo está actualmente en revisión, se utiliza aquí el nombre de *Zamites fragilis* (Newberry), de una manera informal. a: IGM-PB-WG-75-161, x 2, localidad 73-3; b-e: tres ejemplares seguramente pertenecientes a una sola especie buena; b, c: ejemplar comparable con *Otozamites macombii*, HBC-79-1-102b, localidad 79-1; c: x 2; d: ejemplar que muestra un penacho de hojas insertadas en una rama, IGM-PB-WG-75-297, xilol, localidad 73-5; e: HBC-79-1-103, x 2, localidad 79-1; f: IGM-PB-WG-75-158, x 2, localidad 73-3; g: IGM-PB-WG-75-497, localidad 73-1. (h, i) *Pterophyllum Brongniart?* sp. Obsérvese la inserción de las pinas, rara vez bien preservadas y caracterizada por una constricción basal, localidad 79-1; h: HBC-79-1-81 a; i: HBC-79-1-80 a.

Figura 13.- (a, b) *Ctenophyllum braunianum angustum* (Braun) Schimper. El nombre se cita aquí de acuerdo con Silva-Pineda (1961), sin hacer el intento de aclarar la confusión nomenclatorial que contiene. Por una parte, creemos que no existe inconveniente en integrar esta especie en el género forma *Pterophyllum* Brongniart, por otra parte no estamos convencidos de que sea idéntica a *Pterophyllum braunianum* Schenk, del Liásico temprano de Alemania. a: HBC-79-4-11, localidad 79-4; b: HBC-79-1-77 xilol, localidad 79-1. (c-g) *Zamites cf. truncatus* Zeiller, especie frecuente y muy variable de la Taoflora Santa Clara. El nombre se da de acuerdo con Silva-Pineda (1961), aunque se inserta *cf.*, porque Zeiller describió sólo dos pinas desprendidas, porque las pinas de Sonora parecen superar en tamaño las de Tonkin y porque la flora de Tonkin en tiempo y espacio es muy distante de la de Sonora. No creemos conveniente que una forma como *Zamites fragilis* y otra, como *Zamites cf. truncatus*, permanezcan en un sólo género. El análisis de esta pregunta taxonómica se pospone aquí, mientras se sigue utilizando el nombre propuesto por Silva-Pineda; c: HBC-79-3-3 a, xilol, localidad 79-3; d: HBC-79-3-3 b, localidad 79-3; e: obsérvese las pinas opuestas, pinas desprendidas son frecuentes, en contraste a lo que se observa en *Zamites fragilis*. HBC-79-9-2 a, b; f, g: ápice y base de pina, que muestran muy claramente la venación y cuerpos glandulares entre las venas, HBC-79-1-75 a, xilol, x 3, localidad 79-1.

Figura 14.- (a) *Desmiophyllum poleoensis* (Daugherty); forma originalmente descrita de la Taoflora Chinle de Arizona con el nombre genérico de *Pelourdea* Seward, no *Pelourdia* como se viene utilizando en algunas publicaciones recientes. Se cree que el nombre de *Desmiophyllum* Lesquereux, emend. Solms-Laubach, por lo pronto es el más adecuado para restos como éste; HBC-79-5-137, localidad 79-5. (b, c) *Desmiophyllum* (Lesquereux) emend. Solms-Laubach, sp. Esta forma, muy frecuente en la Taoflora Santa Clara, se distingue de la anterior en la menor anchura de las hojas, que regularmente presentan pliegues longitudinales y haces vasculares muy prominentes. Esta especie podría ser atribuida al género *Pelourdea* Seward, pero debido a que ejemplares con eje son muy escasos y las hojas en la gran mayoría de las localidades se encuentran desprendidas, es preferible llamarlas *Desmiophyllum*. b: HBC-79-9-19 a, localidad 79-9; c: HBC-79-10-26, localidad 79-10. (d-f) *Elatocladus* (Halle) Harris emend., spp. Esta forma es ampliamente tratada por Weber, 1980; d: IGM-PB-WG-75-371, localidad 75-8; e: IGM-PB-WG-75-86, localidad 75-6; f: IGM-PB-WG-75-93, localidad 75-6.

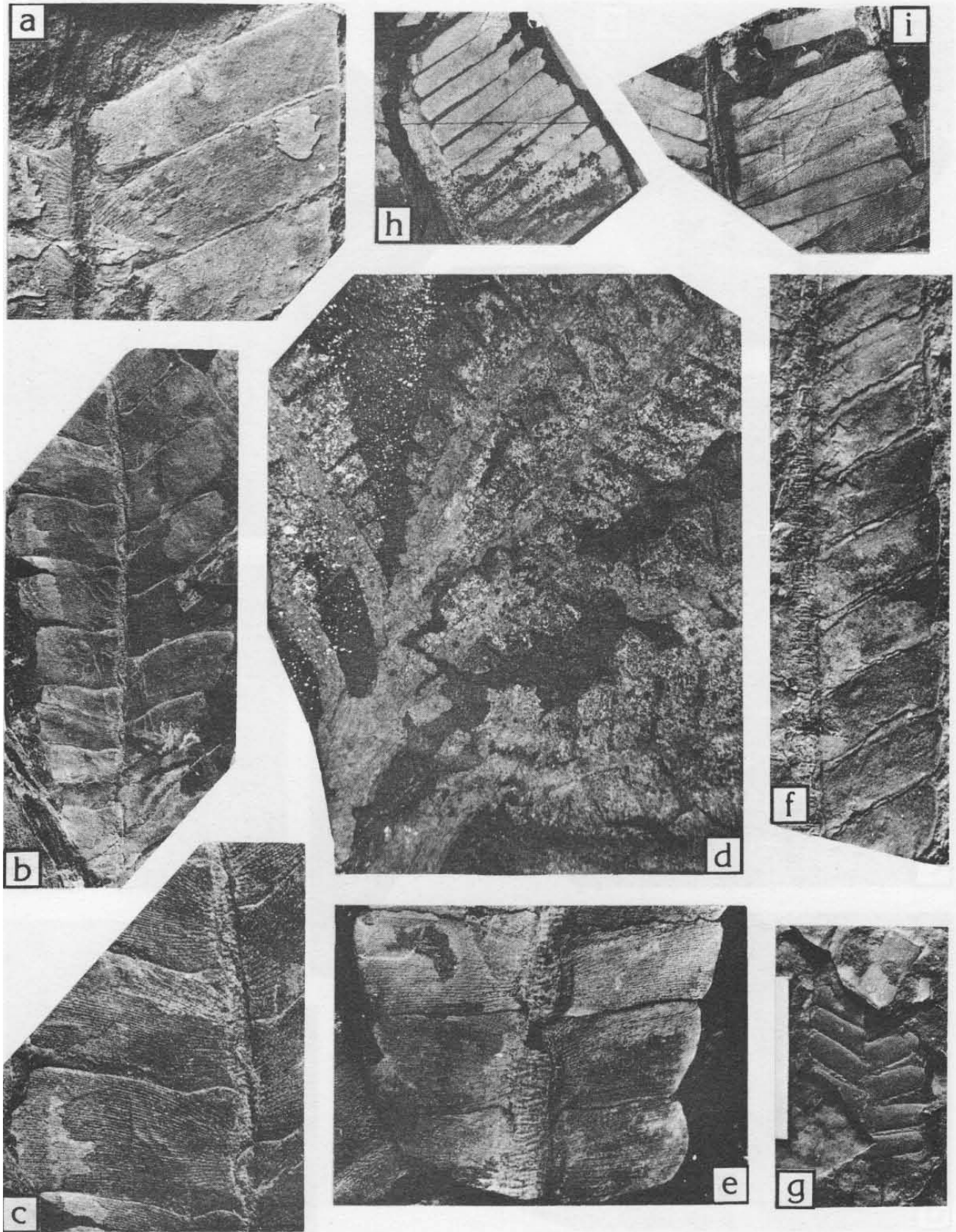


Figura 12.- Explicación en la página 150.

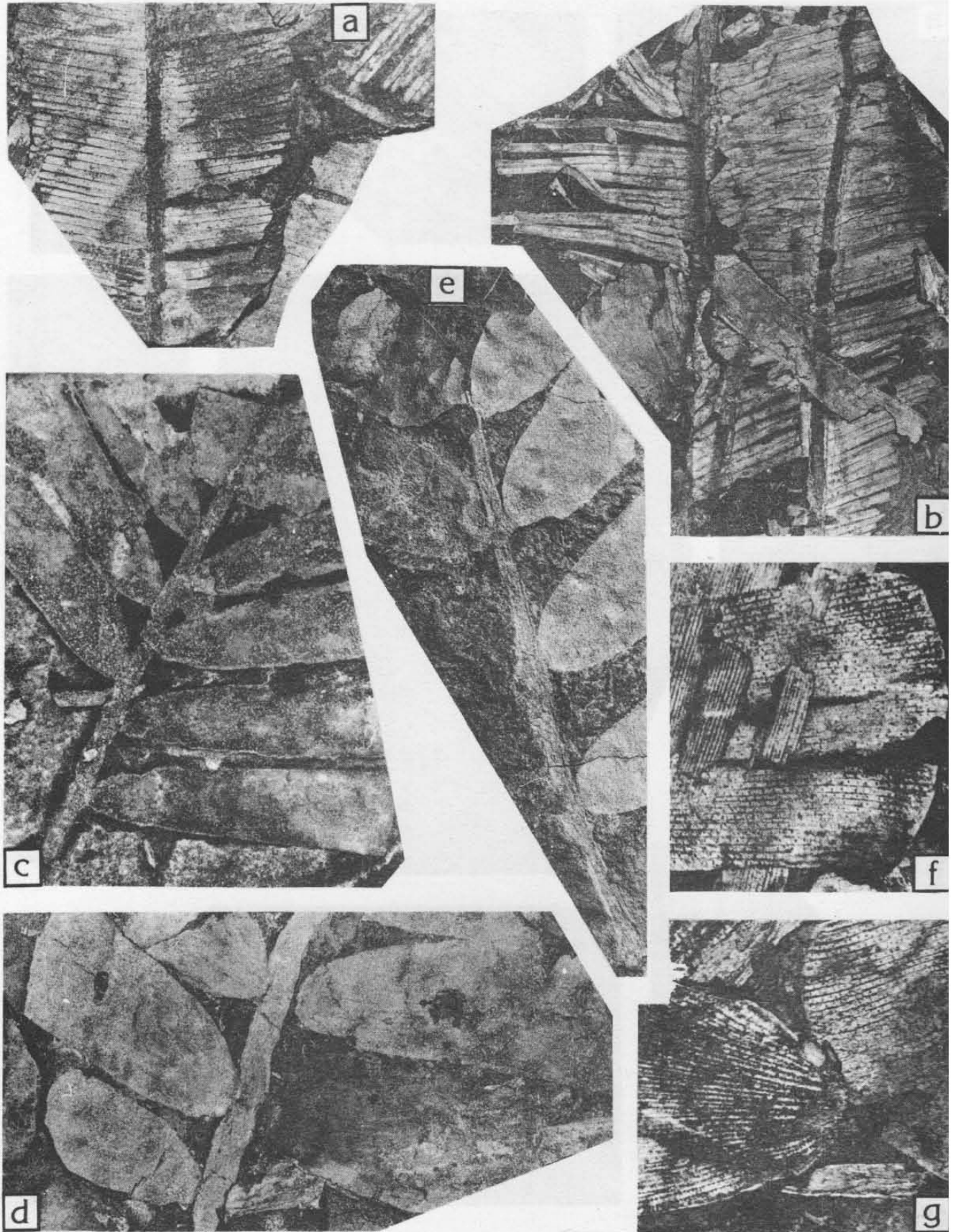


Figura 13.- Explicación en la página 150.

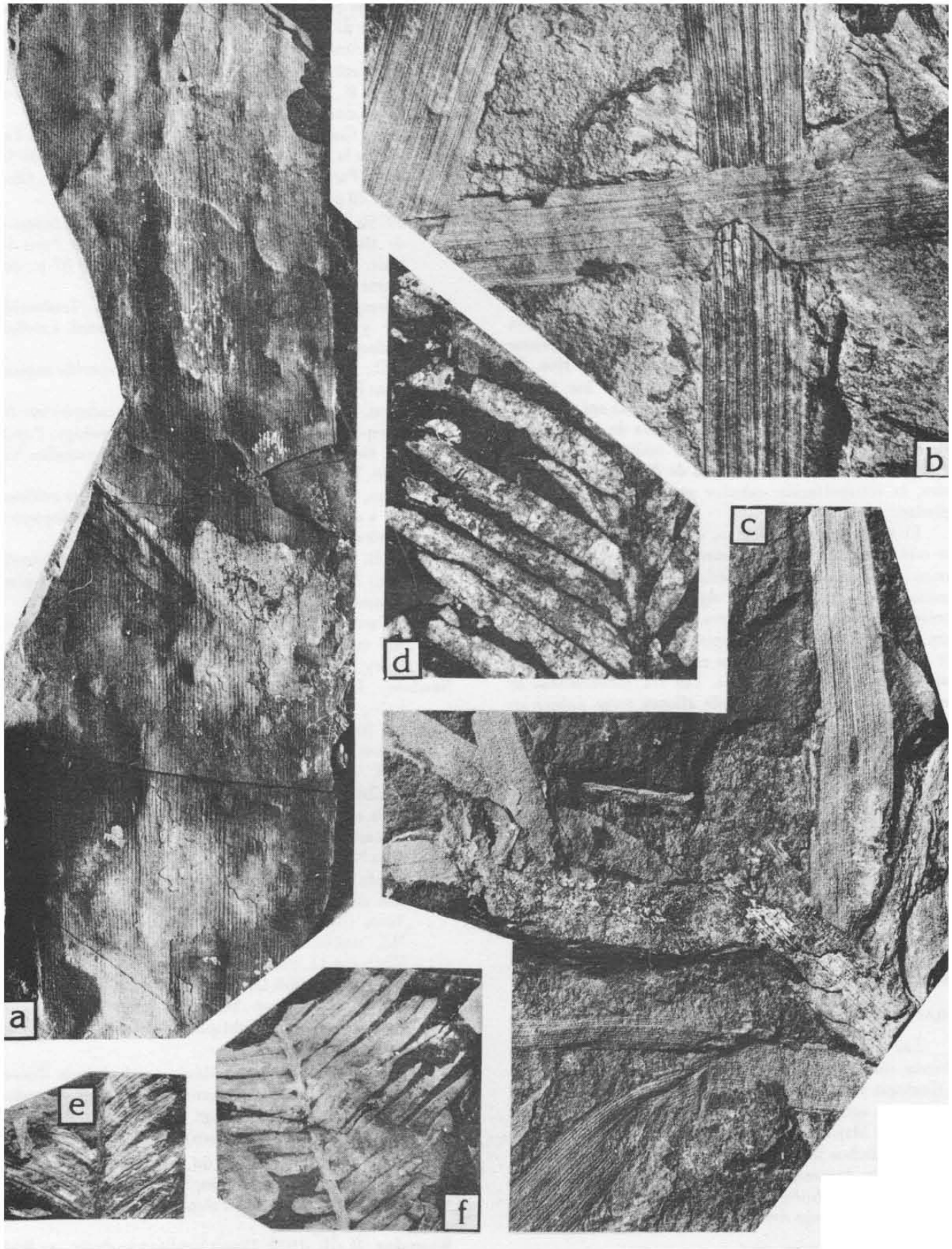


Figura 14.- Explicación en la página 150.

muerdos de ríos, con condiciones de sedimentación similares a las de los pantanos en las depresiones interfluviales. La forma de vida de estas UT se desconoce, mas parece probable que, al menos en parte, fueron arbóreas y fuertemente ramificadas (Delevoryas, 1975; Delevoryas y Hope, 1976).

En las M 75-3, 79-7 y 79-9, donde la roca es pobre en materia orgánica, muy variable en su granulometría y a veces muy mal clasificada, de color amarillento, gris claro o gris medio, se concentran las UT del primer grupo ecológico de la Figura 1 (Phyllotheceae o Equisetaceae; gen. nov., sp. nov.?, acompañada por *Desmiophyllum* sp. y *Cladophlebis?* sp.). La esfenofita muy probablemente era una planta acuática. Las características de los sedimentos probablemente indiquen un ambiente de sedimentación oxidante, de mayor energía de transporte y, por tanto, muy diferente de los pantanos de carbón. La notable exclusión de las UT del grupo anterior y de este último, hace pensar que éste represente la vegetación riparia de los ríos. La esfenofita formaba poblaciones análogas a los tulares modernos. *Desmiophyllum* sp. probablemente era una planta arbórea de hábitat algo distinto. A falta de evidencia tajante de la presencia de ríos en los PC muestreados, en forma de rellenos de canal o cuerpos de diastratificación potentes, la interpretación anterior no carece de cierta ambigüedad.

El tercer grupo ecológico, aún muy mal definido y que está constituido predominantemente por coníferas y formas emparentadas (*Elatocladus* spp., *Pelourdea* sp. y *Desmiophyllum poleoensis*) y algunas otras, seguramente representa vegetación de bosques. Su posición intermedia entre los grupos anteriores (Figura 1) hace sospechar que este tipo de vegetación florecía entre los ríos y las depresiones interfluviales pantanosas. Las UT mencionadas se concentran en localidades, donde afloran rocas pobres en materia orgánica dispersa. De ser cierto que pertenecían a la vegetación de las planicies de inundación, con frecuencia deben encontrarse en depósito alóctono y también deberían encontrarse en facies de depresiones interfluviales. El análisis de la autoctonía y aloctonía de estas UT no es factible con base en los datos disponibles a la fecha.

Las restantes UT, *Zamites* cf. *truncatus*, *Zamites fragilis* y *Macrotaiopteris* sp., por su gran frecuencia no pueden ser analizadas en los términos anteriores. Probablemente fueron especies arbóreas, muy productivas, quizás dominantes, que tenían un margen ecológico más amplio que las UT anteriores, y apenas cabe duda de que contribuyeron a los depósitos de carbón.

AGRADECIMIENTOS

Las colectas amplias en que se basa este artículo, no hubieran sido posibles sin el apoyo económico del Instituto de Geología y de la Facultad de Ciencias, UNAM. Particularmente, se agradece al Ing. Diego A. Córdoba-Méndez y a la Dra. Ana María Cetto-K., la autorización y el financiamiento de dichos trabajos. Además, se dan las gracias más sinceras al Sr. Armando Altamira, por su cooperación en la elaboración de las fotografías, y al Sr. Edgar A. Osorio-Betancourt, por el dibujo definitivo de las gráficas.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Alencáster, Gloria, 1961, Paleontología del Triásico Supe-

rior de Sonora; Parte I, Estratigrafía del Triásico Superior de la parte central del Estado de Sonora: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 11, pte. 1, p. 1-18.

- Birks, H. J. B., y Birks, H. B., 1980, Quaternary paleoecology: London, E. Arnold, 289 p.
- Biología de Campo, 1979a, Paleobotánica del Triásico Tardío de la región de Hermosillo/Tónichi. Estado de Sonora; Parte I: Univ. Nal. Autón. México, Fac. Ciencias, 30 p., (informe inédito).
- 1979b, Paleobotánica del Triásico Tardío de la región de Hermosillo/Tónichi, Estado de Sonora; Parte II: Univ. Nal. Autón. México, Fac. Ciencias, 87 p., (informe inédito).
- Braun-Blanquet, Josias, 1965, Plant sociology: Traducción rev. y ed. por C. D. Fuller y H. S. Conard. London, Hafner, 439 p.
- Cole, L. C., 1949, The measurement of interspecific association: Ecology, v. 30, p. 411-424.
- Delevoryas, Theodore, 1975, Mesozoic cycadophytes: in: Campbell, K. S. W., ed., Gondwana geology; Papers III. Gondwana Symposium. Canberra, Australian Nal. Univ. Press, p. 173-191.
- Delevoryas, Theodore, y Hope, R. C., 1976, More evidence for a slender growth habit in Mesozoic cycadophytes: Review Paleobot. Palyn., v. 21, p. 93-100.
- Goodall, D. W., 1978, Sample similarity and species correlation: in: Whittaker, R. H., ed., Ordination of plant communities. La Haya, Junk, p. 287-399.
- Mueller-Dombois, Dieter, y Ellenberg, Heinz, 1974, Aims and methods of vegetation ecology: New York, John Wiley, 547 p.
- Newberry, J. S., 1876, Descriptions of fossils: in: Macomb, J. N., Report of the exploring expedition from Santa Fe, New Mexico, to the junction of the Grand and Green Rivers... in 1859. Washington, D. C., p. 137-148.
- Rangin, Claude, 1974, Reconocimiento estructural de Sonora centrooriental en relación con los yacimientos de carbón: México, D. F., Consejo de Recursos Naturales No Renovables (México), (informe inédito).
- Silva-Pineda, Alicia, 1961, Paleontología del Triásico Superior de Sonora; Parte II, Flora fósil de la Formación Santa Clara (Cárnico) del Estado de Sonora: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Paleontología Mexicana 11, pte. 2, p. 1-36.
- Weber, Reinhard, 1968, Die fossile Flora der Rhät-Lias-Ubergangsschichten von Bayreuth (Oberfranken) unter besonderer Berücksichtigung der Coenologie: Erlanger Geol., Abh. 72, 73 p.
- 1978, Paleobotánica de México; una síntesis: Buenos Aires, Soc. Paleont. Argentina, II Cong. Argentino Paleont. Bioestrat., I Congr. Latinoamericano Paleont. Resúmenes, p. 41, (resumen).
- 1980, New observations on the Late Triassic flora of the Santa Clara Formation, Sonora, Mexico: Reading, U. K., IOP, Internal., Paleobot. Conf. Abstr., p. 61 (resumen).
- Whittaker, R. H., 1978, Direct gradient analysis: in: Whittaker, R. H., ed., Ordination of plant communities. La Haya, Junk, p. 7-50.