

22
Lij



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ANALISIS FOLIAR DE PLANTAS DEL TERCARIO.
TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA:
Pseudosmodingium (ANACARDIACEAE).

TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A
JOSE LUIS RAMIREZ GARDUÑO



MEXICO, D.F.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**A MI MADRE
PARA RAFAEL, FERNANDO Y DAVID**

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es producto de la participación de varias personas y con el simple afán de no omitir a ninguna, exhorto a quien reconozca su valiosa colaboración en esta Tesis, a ser generoso y con toda confianza considerarla como suya, aunque su nombre no aparezca por ningún lado.

Muy especial agradecimiento deben recibir las siguientes personas, por los motivos que a continuación se nombran:

Al Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz, asesor del Laboratorio de Paleobotánica, por el enorme entusiasmo y gusto por las plantas fósiles que posee y que trasmite a los estudiantes, pero sobremanera al apoyo irrestricto que brinda a todas las personas.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por sus importantes observaciones y valiosos comentarios, que han servido para estructurar el trabajo.

Al M. en C. Francisco González Medrano por su guía en el conocimiento de plantas actuales.

A la M. en C. Patricia Velasco de León por sus consejos y dirección y sobre todo, por su invaluable amistad.

A los fotógrafos Hector Hernández y a su esposa Lupita por las facilidades durante las sesiones de fotografía y a Antonio Altamira por el apoyo incondicional dentro del Instituto de Geología.

A la señora Gabina Garduño Cortés, por su desinteresada hospitalidad.

El trabajo fue apoyado por los proyectos de investigación CONACyT 1005 PT y DGAPA IN207294.

INDICE

	PAGINA
RESUMEN.....	5
INTRODUCCION.....	6
Semblanza de los Estudios Foliares en Paleobotánica.....	6
Datos de <i>Pseudomosmodingium</i>	12
Datos Sinecológicos de los Géneros <i>Rhus</i> y <i>Pseudomosmodingium</i>	12
Objetivo.....	13
Registro Fósil de la Familia Anacardiaceae.....	17
LOCALIZACION DE LOS AHUEHUETES.....	20
GEOLOGIA REGIONAL.....	20
Litología, Ambiente de Depósito y Proceso de Fosilización.....	21
Generalidades de la Flora Fósil y Aspectos Tafonómicos.....	23
MATERIAL Y METODO.....	24
Técnica Histológica.....	26
DESCRIPCION SISTEMATICA.....	29
DISCUSION.....	33
Determinación taxonómica.....	33
Análisis numérico.....	35
Implicaciones Paleoecológicas.....	42
CONCLUSION.....	44
BIBLIOGRAFIA.....	46
EXPLICACION DE LAS FIGURAS.....	52
INDICE DE TABLAS.....	53

RESUMEN

La localidad Los Ahuchuetes, en Tepexi de Rodríguez, Puebla, aporta actualmente valiosa información paleobotánica del Terciario (Oligoceno) en México. El presente trabajo es una contribución al conocimiento de los taxa de este afloramiento. Mediante el análisis de caracteres de la arquitectura foliar, en un grupo numeroso de foliólos, se distinguieron cinco morfotipos de hojas de la especie *Pseudomodlingium mirandae* (Anacardiaceae), cuyos representantes del mismo género en la actualidad presentan hojas compuestas. Para apoyar la determinación, se usó una técnica de taxonomía numérica. El estado de conservación de los fósiles permite la aplicación de una técnica histológica, que proporciona información para comprender un poco más de la naturaleza de los fósiles. La descripción de este taxón con representantes actuales y endémicos a México, se suma a otras evidencias para reafirmar el relevante papel del territorio como centro de evolución de algunos taxa.

INTRODUCCION

SEMBLANZA DE LOS ESTUDIOS FOLIARES EN PALEOBOTANICA

Por cerca de 130 años, los paleobotánicos han publicado relaciones paleoflorísticas de angiospermas. Una gran parte de este registro ha sido basado en hojas, frutos, semillas y maderas, y más recientemente los estudios de polen han tomado relevancia. Sin embargo, el registro de hojas ha sido la fuente de información más ampliamente usada para estudiar la historia de las plantas con flor. Este ha sido importante en discusiones del origen de las angiospermas (e.g. Takhtajan, 1969, 1991), su subsecuente evolución y diversidad (e.g. Hickey y Doyle, 1972), su distribución a través del tiempo y el espacio (e.g. Axelrod, 1958) y en interpretaciones paleoclimáticas (e.g. Dilcher, 1973; Dorf, 1964, 1969; Wolfe, 1971).

Las primeras investigaciones, tendientes a la identificación de hojas fósiles fueron ligeras y carentes de comparaciones detalladas. Por ejemplo, en uno de los primeros trabajos de Lesquereux publicado en 1859 (Berry, 1916), sobre hojas de angiospermas colectadas en Somerville, Tenn. (sedimentos de edad eocénica), se enlistan géneros tales como *Laurus*, *Prunus*, *Quercus*, *Fagus*, *Andromeda* y *Eleagnus*, mismos que Berry (1916) reasigna a otros taxa, comparando las hojas con formas más exóticas tales como *Nectandra*, *Inga*, *Sophora*, *Banksia*, *Cassia* y *Chrysobalanus*, nombrando un género moderno por cada forma foliar que describe. En investigaciones como la de Dilcher (1971), se reexaminan los taxa descritos por Berry (1916, 1924, 1930, 1941) de los depósitos eocénicos del sureste de Norte América, y se encuentra que para las formas fósiles reinvestigadas, aproximadamente 60% de las afinidades genéricas realizadas por Berry (1916, 1924, 1930, 1940) necesitan cambios hasta el nivel taxonómico de familia. Además, él mismo documenta que algunas de estas hojas del Eoceno medio, son similares a géneros y familias actuales, mientras que otras es difícil ubicarlas en algún taxa actual.

La clasificación de especímenes fósiles usando la forma general de la hoja sin considerar la venación fina y/o caracteres cuticulares, produce resultados poco confiables. En contraste, los caracteres morfológicos de las hojas y los patrones de venación, cuando son estudiados en conjunto

con la venación de orden superior y caracteres cuticulares, pueden proveer información fidedigna acerca del registro fósil de angiospermas (e.g., Alvia, 1970; Anderson y Dilcher, 1968; Mersky).

En la descripción de hojas fósiles de angiospermas se incluyen características tales como tamaño, forma, naturaleza del margen, condición del ápice, base y peciolo, posición de glándulas, naturaleza de la venación, etc. Las características de la morfología son generalmente fáciles de determinar y algunas combinaciones son muy distintivas en ciertos taxa. Por ejemplo, caracteres como láminas simétricas, margen serrado, venación pinada craspedódroma, donde las venas secundarias son muy rectas y con espaciamiento regular, es característico de casi todos los miembros de la familia Betulaceae.

La manera correcta de identificar un ejemplar fósil es considerar el mayor número de características observadas en tantos ejemplares de la misma localidad como sea posible, ya que de esta manera se conocerá la variabilidad morfológica que presenta el taxón analizado. Un ejemplo en el que no se tuvo el suficiente cuidado de considerar tal variación interespecífica lo aporta Berry (1916) cuando describe numerosas especies del género *Sapindus*, tomando en cuenta solo la ligera variación en la forma y naturaleza del ápice y base de sus especímenes foliares fósiles. No obstante, un estudio posterior en cerca de 400 especímenes fósiles de *Sapindus*, que incluye detalles de la cutícula y morfología foliar indica que los ejemplares exhiben variaciones morfológicas poco significativas, y que probablemente corresponden a un solo tipo de planta (Dilcher, 1965).

A través del tiempo un gran número de paralelismos en la morfología foliar de plantas no relacionadas ha ocurrido. Esta situación puede complicar el estudio de las angiospermas fósiles, especialmente las del Cretácico y del Terciario temprano. Hojas de la especie *Cercidiphyllum articum* (Heer) del Pleoceno-Eoceno en varias ocasiones han sido designadas como: *Carpolithes*, *Cercis*, *Dicotylophyllum*, *Ficus*, *Grewia*, *Grewiopsis*, *Hakea*, *Hedera*, *Jenkinsella*, *Leguminosites*, *Nyssa*, *Nyssidium*, *Macclintokia*, *Paliurus*, *Picea*, *Populus*, *Smilax*, *Trochodendroides*, *Viburnum*, *Zizyphoides* y *Zizyphus* (Lamotte, 1952). Tucker (1974) ilustra varios ejemplos de paralelismo en las formas de hoja en *Quercus* y nota que diferentes especies muestran morfología semejante en la hoja se presentándose en habitats similares, concluyendo que esta similitud es adaptativa y resultado

de la situación ecológica donde la especie crece. La corroboración de este fenómeno adaptativo en el material fósil es complejo y puede generar problemas en la taxonomía y sistemática de un grupo.

Von Ettingshausen (1861) se interesó en la venación y morfología general de hojas modernas de angiospermas, resaltando la importancia que estos análisis tienen en la investigación paleobotánica, sin embargo, su trabajo fue poco valorado y conocido en su tiempo. Algunas aplicaciones iniciales basadas en la forma y el número absoluto de las aréolas, fueron hechas por Levin (1929) y Gupta, (1961). El uso del número terminal de las venulas fue propuesto por Hall y Melville (1951, 1954) como una técnica para asociar la pureza de un fragmento de una hoja particular, conocida de un localidad específica, y los envíos de fragmentos de hojas para preparaciones farmacológicas, pero útil de igual manera en estudios de caracterización taxonómica. Después, Foster (1936), publicó una serie de artículos que distinguen los patrones de venación foliar en hojas de plantas modernas. Los trabajos iniciales de Foster (1953) con hojas aclaradas y usadas como referencia para diferenciar angiospermas, fueron valoradas por los paleobotánicos como un recurso útil en la caracterización del material fósil.

A partir de los años sesenta varios estudiantes de Botánica y Paleobotánica en la Universidad de California en Berkeley, fueron influenciados por Foster. Wolfe (1959) y Lucic (1970) escribieron sus respectivas tesis de maestría ocupándose en detalles de la venación de hojas de géneros modernos de angiospermas. Wolfe (1959) elabora un amplio tratado de las Juglandaceae y Lucic (1970) realizó un estudio detallado de la venación fina de un gran número de las especies de *Acer*. Wolfe (1959, 1966, 1968) ha enfocado muchos de sus esfuerzos en el estudio de la venación fina de dicotiledóneas actuales y fósiles. Además de las características foliares mencionadas, ha usado la naturaleza de la última venación de las áreas marginales en hojas. Casi al mismo tiempo, Read y Hickey (1972), presentan una revisión de la clasificación de hojas fósiles palmeadas y similares a éstas, basados en los estudios de venación. Aun cuando el valor de las venaciones de orden superior ha sido ponderado como elemento importante en la caracterización de las hojas de angiospermas, no es posible en todos los trabajos paleobotánicos contar con esta información, ya que en muy pocos ejemplares se presentan los últimos niveles de venación (MacGinitie, 1969).

De los muy numerosos sistemas de terminología descriptiva, de morfología para la forma y venación foliar, presentados por paleobotánicos como Von Ettingshausen (1861), Mädler y Strauss (1971), Ferguson (1971), Walther (1972) y taxónomos como Krüssman (1960), Stace (1965), Mouton (1966), el más integral y utilizado ha sido el de Hickey (1973). Usando su experiencia en el estudio de hojas actuales y fósiles Hickey (1973) propuso una clasificación detallada, importante en taxonomía para estandarizar observaciones y terminología de la arquitectura foliar. La aplicación inmediata de tal sistema es la posibilidad de generar bancos de información que pueden ser procesados mediante programas para computadora (Dilcher, 1974).

Rüfle (1968, 1969) relaciona la forma general de la hoja y la venación primaria de ejemplares foliares del Cretácico superior a la forma y venación de hojas y folíolos emergentes de ciertas angiospermas actuales. Es importante el uso de estos recursos para reconocer líneas filogenéticas. Riepe y Dilcher (1971) comparan la morfología y la venación fina del moderno *Sassafras* con restos fósiles del Cretácico previamente asignado a este género (Lesquereux, 1891; Berry, 1902), concluyendo que el material foliar Cretácico, asignado a *Sassafras* no se relaciona con el género actual. Stürm (1971) investigó la morfología, la venación fina y la cutícula de hojas modernas y fósiles de Lauraceae. En el extenso trabajo dedica su atención a describir el material fósil e integra una pequeña discusión de la venación de géneros de Lauraceae actuales, además, analiza las características cuticulares de materiales recientes en relación a la cutícula de las hojas fósiles.

El tamaño de la hoja de una sola especie puede también variar en relación al clima. Las hojas como el sitio primario de la función fotosintética de muchas plantas vasculares, contribuyen a las interpretaciones funcionales de una planta actual y fósil, y ecológicas de una localidad (Scott y H.D. Sues, 1992), donde se puede diferenciar la autoecología y la sinecología de las especies. Lucie (1970) investigó la relación de los caracteres de la última venación de *Acer* con respecto al clima y en particular a los patrones de precipitación, observando que el tamaño de las aréolas está menos relacionado a la temperatura y la precipitación, resultando más importantes como carácter diagnósticas, la terminación libre de las vénulas, su gradiente de ramificación y la frecuencia de terminales libres.

Los estudios donde se consideran los órganos foliares de dicotiledóneas fósiles en México son escasos. El reporte de Böse (1906), de una excursión al Istmo de Tehuantepec, bien podría considerarse la primera referencia de hojas de dicotiledóneas fósiles para México. Su apreciación para asignarle edad, tal vez cuaternaria, fue corregida por Berry en 1923.

Usando los ejemplares colectados por el Dr. B. Wade, al servicio de una compañía petrolera, Berry (1923), determinó 32 especies de dicotiledóneas del Istmo de Tehuantepec, colectadas a lo largo de la vía del ferrocarril, entre San José del Carmen, Veracruz y Palomares, Oaxaca. Las plantas se presentan en asociación con moluscos marinos que indican edad miocénica. Las especies que Berry refiere son: *Acrostichum mexicanum* Berry (Pteridaceae), *Allamanda carmenensis* Berry (Apocynaceae), *Anacardites lanceolatus* Berry (Anacardiaceae), *Anona saraviana* Berry (Anonaceae), *Apocynophyllum mexicanum* Berry (Apocynaceae), *Bignonioides orbicularis* Berry (Bignoniaceae), *Cedrela miocenica* Berry (Meliaceae), *Connaurus carmenensis* Berry (Connaraceae), *Coussappoa veracruziana* Berry (Moraceae), *Crescentia cucurbitinoides* Berry (Bignoniaceae), *Dioeclea? mexicana* Berry (Leguminosae), *Drypetes elliptica* Berry (Euphorbiaceae), *Fagara wadii* Berry (= *Xanthoxylum* Linné) (Rutaceae), *Ficus talamanca* Berry (Moraceae), *Goeppartia* cf. *G. tertiaria* Berry, *Gouania miocenica* Berry (Rhamnaceae), *Guettarda cookei* Berry (Rubiaceae), *Gymnocladus wadii* (Berry) Maldonado-Koerdel (Leguminosae), *Inga miocenica* Berry (Leguminosae), *Lecythidophyllum courataroides* Berry (Lecythidaceae), *Leguminosites mexicanus* Berry (Leguminosae), *L. oaxacensis* Berry (Leguminosae), *Liquidambar incerta* Berry (Hamamelidaceae), *Melastomites angustus* Berry (Melastomaceae), *M. obovatus* Berry (Melastomaceae), *Mespilodaphne palomarensis* Berry (= *Ocotea palomarensis* Berry) (Lauraceae), *Moquillea mexicana* Berry (Rosaceae), *Myrcia saraviana* Berry (Myrtaceae), *Nectandra areolata* Engelhardt (Lauraceae), *N. tehuantepecensis* Berry (Lauraceae), *Rondeletia? sp.* Berry (Rubiaceae) y *Simaruba veracruzana* Berry (Simarubaceae). La variedad de especies sugiere extrema riqueza florística (Berry, 1923). Después, en 1942, Berry, analizando las relaciones paleogeográficas entre Sudamérica y las Antillas, integra varias especies descritas para el Mioceno de México en su discusión.

G. Arsené y P. Marty (1923) describen improntas foliares de encino (*Quercus lanceolata* Humbolt, Bonpland y Kunth, *Quercus acutifolia* Noé y *Quercus fulva* Liebman, [Fagaceae]),

conservadas en tobos cuaternarias de la Loma del Zapote, cerca de la ciudad de Morelia, Michoacán, discutiendo aspectos geológicos regionales y las posibles relaciones sistemáticas de estos organismos, con representantes actuales de las mismas especies y con otras afines.

De Tlacolulan, Veracruz, Mülleried (1938) describe frutos y hojas incompletas del género *Juglans* (Juglandaceae), de material probablemente Terciario, colectado por el Ing. Teodoro Flores.

Del ámbar de Simojovel, Chiapas, Miranda (1963) reporta foliósos y el ráquis secundario de una planta identificada como *Acacia* sp. (Leguminosae). Se propone que el depósito de ámbar se formó durante el Oligoceno tardío o el Mioceno temprano a partir de la resina producida por otra leguminosa, *Hymenea* (Langenheim, 1966).

Gexue en 1963, indicó la presencia de impresiones de hojas en areniscas tobáceas y limonitas de la Formación Cerezo, en la parte superior del Grupo Pachuca, Hidalgo. Las identificaciones de C.D. Halm y F. Wisser, fueron entre otras: *Quercus* sp. (Fagaceae), *Phoebe* sp. (Lauraceae) y *Arctostaphylos* sp. (Ericaceae), similares a especies actuales. La asignación de la edad se ubica entre el Oligoceno medio y el Plioceno inferior (Barrera, 1982).

Weber (1972), publicó un examen preliminar de la vegetación Mastrichtiana de la Formación Olmos en Coahuila, donde reporta hojas de dicotiledóneas. Las hojas fueron comparadas con base en su morfología, a los géneros: *Liriodendron* (Magnoliaceae), *Sassafras* (Lauraceae), *Artocarpus* (Moraceae), *Betula* (Betulaceae) y *Zizyphus* (Rhamnaceae).

Preservados en travertinos y tufas de Apotla, Morelos, Lozano-García (1974), describe tres especies de plantas usando los criterios que Hickey (1973) ha formalizado para la estructura foliar de dicotiledóneas. Las especies designadas por la autora son: *Ficus* aff. *radula* Will. (Moraceae), *Senecio* cf. *roldana* DC (Asteraceae) y *Fraxinus* aff. *udhei* (Wenzig) Ligeshcim (Oleaceae).

De la localidad terciaria Los Ahuehetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994a), describen hojas de la especie *Magdalenophyllum aequilaterum* (Ulmaceae), discutiendo relaciones morfológicas y geográficas con géneros muy cercanamente relacionados.

DATOS DE *PSEUDOSMODINGIUM*

El género *Pseudosmodingium* ha sido relacionado con los géneros que históricamente se han tratados como *Rhus*, en la forma siguiente: Bonpland, Humbolt y Kunth describen una planta de México como *Rhus perniciosus* en 1821, pero desde ese momento la comentan como cuestionable integrante del género *Rhus*. En 1876 D.H. Baillon publica dos nuevas especies que él mismo asignó al género *Smodingium*, *S. andrieuxi* Baillon y *S. virteti* Baillon. Engler en 1881, trabajando con las Anacardiaceae segrega estas especies para formar un nuevo género: *Pseudosmodingium*, que difiere de *Smodingium* principalmente en poseer un estilo terminal y el óvulo no suspendido en el extremo del ovario, y de *Rhus* en tener una drupa reniforme, fuertemente comprimida y parecida a una sámara. Las colecciones de Sessé y Mociffo evidentemente contienen especímenes mezclados de *P. perniciosus* y de otras especies. Esta mezcla fue descrita por De Candolle en 1825 como *Spathelia* (?) *rhoifolia* y por Sessé y Mociffo en 1887 como *Rhus pterocarpus*. El esbozo en "Quelques de Dessins...." de De Candolle es de *P. perniciosus*, pero el espécimen actual en la colección de Sessé y Mociffo que se presenta en la determinación como *Rhus pterocarpus*, es de otra especie, tratada después como *P. rhoifolia*. En 1901 Rose publicó *P. multifolium*, que fué colectada en Oaxaca, por Mr. E. W. Nelson y Rev. Lucius C. Smith. Barkley and Reed (1940), reconocen las especies *Pseudosmodingium perniciosus*, *P. multifolium*, *P. andrieuxii*.

DATOS SINECOLOGICOS DEL GENERO *Rhus* y *Pseudosmodingium*.

Se incluye una descripción somera de los ambientes y tipos de comunidades en que se encuentran *Rhus* (TABLA 1) y *Pseudosmodingium* (TABLA 2) en la actualidad, dos géneros importantes y muy relacionados dentro de la familia Anacardiaceae, a lo largo de la República Mexicana. *Rhus*, el género más ampliamente distribuido y con mayor diversidad, ejemplifica las posibilidades de la familia en cuestión de adaptabilidad. A la vez que proporciona información para comparar las condiciones de la paleocomunidad en los Ahuehuetes, cuando una determinación preliminar de este género indica su presencia en la localidad fosilífera. Los datos de distribución y asociación de *Pseudosmodingium* se toman en cuenta de igual manera para acercarse al entendimiento de las condiciones en que crecían las plantas fósiles.

En Baja California *Rhus* es reportado cerca de la zona litoral sobre dunas activas, en asociación con *Prosopis*; en contraste, en los estados de Chihuahua, Coahuila y Nuevo León este género se desarrolla a altitudes que varían entre los 2000 y 2800 msnm en las Sierras del Pino, Mojada, de Almarge y la vertiente occidental de la Sierra Madre Oriental. Su asociación con distintas comunidades de *Quercus* spp. es común en estas Sierras. Otras asociaciones en las que crece *Rhus* en la actualidad de manera común incluye a plantas como *Berberis*, *Cercocarpus*, *Karwinskia*, que son plantas también reconocidas de la localidad Los Ahuehuetes, como también lo son *Prosopis* y *Quercus*. *Rhus* se reporta en otros estados de la República como son S.L.P., Jalisco, Zacatecas, Guanajuato, Chiapas, Hidalgo y Tlaxcala, asociado a distintos tipos de matorrales en los que por lo general dominan los encinos, pero también se pueden asociar con *Larrea*, *Larrea-Flouencia* o *Acacia vernicosa*, como en Chihuahua, o con *Nephrinea integrifolia* y *Montanoa xanthifolia* en el estado de Hidalgo.

Pseudomodinium dentro de la República Mexicana crece preferentemente en el bosque tropical caducifolio en áreas cuya altura sobre el nivel del mar varía de los 0 a los 1600 m. En la Cuenca del Balsas es común encontrarlo asociado con *Bursera* (Miranda, 1942), mientras que en la cuenca Alta del Papaloapan crece junto con *Cryptocarpa procera*. En los cañones profundos del Río Santiago, así como en las depresiones altas de las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana, en los estados de Nayarit, Jalisco y Coahuila, *Pseudomodinium* se asocia con frecuencia con *Lysiloma*. Esta última planta también se conoce de entre los fósiles de la localidad Los Ahuehuetes.

OBJETIVO

El objetivo del presente trabajo es la descripción y determinación taxonómica de un grupo numeroso de folíolos colectados en la localidad Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla. La identificación se basa en caracteres morfológicos y la aplicación de una técnica de taxonomía numérica. Se ensayan así mismo técnicas histológicas para conocer el tipo y grado de conservación de los fósiles.

TABLE 1
DISTRIBUCION DE RHUS EN LA REPUBLICA MEXICANA

Asociado a:	Estado	Precipitación (mm/año)	Altitud	Fuente
<i>Larrea</i>	Chihuahua	15-500		Rzendowski, 1978
<i>Larrea-Flourencis</i>	Chihuahua			Shrave 1937
<i>Acacia vernicosa</i>	(lanaras calcáreas)			
<i>Prosopis*</i>	Baja California		100 m	
	(dunas activas en la zona litoral)			
	Durango, Aguascalientes	300 - 600		
	Jalisco, Guanajuato, S.L.P.			
	(suelos someros en laderas de volcanes y suelos aluviales contiguos)			
<i>Meprinala integrifolia</i>	Hidalgo			
<i>Montanoa xanthifolia</i>				
<i>Karwinskia*</i>				
<i>Quercus* spp.</i>	Chihuahua/Coahuila		2000 - 2200	
<i>Cercocarpus*</i>	(Sierra del Pino)			
<i>Berberis*</i>				
<i>Quercus* spp.</i>	Chihuahua o Coahuila			
<i>Cercocarpus*</i>	(sierra Mojada y Sierra de Almarge)			
<i>Quercus* spp.</i>	Nuevo León		2000 - 2800	Muller 1939
<i>Cercocarpus*</i>	(Vertientes Occidental Sierra Madre Oriental)			
<i>Quercus* potosanae</i>	S.L.P. (suroeste del estado), Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas, Guanajuato.			
<i>Quercus* microphylla</i>	Valle de México			
	(parte septentrional), Hidalgo, Tlaxcala, Puebla-Oaxaca			
	(Vegetación secundaria)			
<i>Quercus* sebifera</i>	(Chiapas (Comitán))			

*Genero también encontrado en el material fósil de la localidad Los Ahuehuetes.

TABLA 2
DISTRIBUCION DE *PSEUDOSMODINGIUM* EN LA REPUBLICA MEXICANA.

Asociado a:	Estado	Altitud	Fuente
<i>Bursera</i>	Cuenca del Balsas		Miranda, 1942
<i>Lysiloma</i> *	Nayarit, Jalisco, Colima (Cañones del Rio Santiago afluente; depressiones de las porciones altas de la cuencas de los ríos América y Coahuilana).	0 - 1600	
<i>Cyrtocarpa</i>	Cuenca alta del Papaloapan (Cuicatlan)	900 - 1300	Rzendowski, 1978

*Genero también encontrado en el material fósil de la localidad Los Ahuehuetes.

REGISTRO FOSIL DE LA FAMILIA ANACARDIACEAE

El registro fósil de la familia es abundante y su distribución es amplia tanto geográfica como geológicamente a partir del Eoceno. Cabe destacar como se muestra en la TABLA 3, que el género con mayor diversificación y distribución geográfica es *Rhus*. La tabla se ha integrado revisando varias publicaciones, muchas referencias originales no se han localizado.

TABLA 3

ABREVIACIONES: Alas.=Alaska. B.C.= Baja California. Bor.=Borneo. Cal.=California. Col.=Colorado. Cub.=Cuba. Chia.=Chiapas. Eoc.=Eoceno. Gree.=Groenlandia. Him.=Himalaya. Ice.=Islandia. Ind.=India. Jap.=Japón. Ky.=Kentoky. M.,Mio.=Mioceno. Miss.=Mississippi. Neo.=Neogeno. Oax.=Oaxaca. O.,Olig.=Oligoceno. Ore.=Oregon. Pal.=Paleoceno. Plio.=Plioceno. Rum.=Rumania. Sud. Asi.=Sudeste Asiático. Suma.=Sumatra. Swit.=Suiza. Tenn.=Tennessee. Ter.=Terciario. Tex.=Texas. Ver.=Veracruz. W.I.= West Indies. Wyo.=Wyoming.

TAXON	REFERENCIA	POLEN	HOJAS	MADERA	FLORES
ANACARDIOXILON	Felix 1882				
<i>A. magniporosum</i>	Platen 1908			Eoceno	
<i>A. spondiaeformis</i>	Felix 1882			Terciario	
ANACARDITES	Saporté in Heer 1861				
<i>A. americanus</i>	Berry 1925		Mio. W.I.		
<i>A. ballii</i>	Berry 1924		Eoc. Tex.		
<i>A. eocenicus</i>	Berry 1930		Eoc. Tenn.		
<i>A. falcatus</i>	Berry 1916		Eoc. Tenn.		
<i>A. gravillaeifolia</i>	Berry 1916		E. Tex., Tenn.		
<i>A. inequalateralis</i>	Berry 1930		Eoc. Tenn.		
<i>A. lanceolatus</i>	Berry 1923		Mio. Oax.		
<i>A. marshallensis</i>	Berry 1916		Eoc. Miss.		
<i>A. metopifolia</i>	Berry 1916		E. Miss., Tenn.		
<i>A. minor</i>	Berry 1916		Eoc. Tenn.		
<i>A. puryarensis</i>	Berry 1916		E. Tenn., Ky.		
<i>A. schinoloaxus</i>	Brown 1934		Eoc. Col.		
<i>A. schinus</i>	Brown 1934		Eoc. Col.		
<i>A. serratus</i>	Berry 1916		Eoc. Tenn.		
<i>A. spondiaeformis</i>	Berry 1925		Mio. W.I.		
ANACARDIUM	Rüttbén				
<i>A. kirmi</i>	Berry 1929		Eoc. Tenn.		
<i>A. franklinensis</i>					
<i>A. neuburgae</i>	Vankhrameev 1925		Suma.		
ANTROCARION	Pierre 1957				
<i>A. pluchrum</i>	Pierre 1957				
ASTRONIUM					
<i>A. truncatum</i>					
<i>A. mawbyi</i>					
CAMPNOSPERMA					
<i>Campnosperma</i>		O. M. Bor., E. W. I.			
COMOCLADIA					
<i>Comocladia</i>		Plio. Ver.			
COTINUS					
<i>C. fraterna</i>	Dubamel, Cockerell 1906 (Lesq.) Cockerell 1906		Oli. Col.		
DRACONTOMELUM					
<i>Dracontomelum</i>		Pal. Ind.			

DRACONTOMELUMOXYLON		
<i>Dracontomelumoxylon</i>		
EDENOXYLON		
<i>E. parvireolatum</i>	Kruse 1954	
EMBOTHRITES		
<i>E. borensis</i>	Ung. 1948	
GLUTOXYLON		
<i>G. chowdhury</i>	1934	
<i>G. caudalorense</i>	Awasthi 1966	
<i>G. kalagarhensis</i>	Trivedi and Abuja 1978	Him.
<i>G. burmense</i>	Chowdhury 1952	Pal.Sum., Born.
HETEROCALIX		
<i>H. sapotana</i>	Berry 1916	
HOLIGANORXYLON		
<i>Holiganorxylon</i>	Prak. and Awasthi 1969	
LANNEOXYLON		
<i>Lanneoxylon</i>	Prak. and Trl. 1967.	
MANGIFERA		
<i>M. someshwarica</i>		Ass.
<i>M. Sp</i>		Him. Neo.Sud. Asi.
MANGIFEROXYLON		
<i>M. assamicum</i>	Kramer 1974	Neo.Sum. Born.
MANGIFERUMOIDES		
<i>Mangiferumoides</i>	Ghosh and Roy	
MELANORRHOEXYLON		
<i>Melanorrhoeoxylon</i>	Ghosh and Roy	Him.
METOPIMUM	Prak. and. Tri. 1974	
<i>M. prunellium</i>	Browne	
<i>M. wilcoxianum</i>	Berry 1939	Mio.Cub.
ODINA	Berry 1916	Eoc.Tex., Ky.
<i>O. miacenic</i>	Roxb.	
PISTACIA		
<i>P. lentiscus</i>	L.	
<i>P. oligocenic</i>	Mar. 1938	Rum.
<i>P. septimontana</i>	Blüden 1938	
<i>P. rottensis</i>	1941	
<i>P. fontanesia</i>	L.; Andrae 1852	Rum.
<i>Pistacia</i>	L.	M.Fran.,Esp
PISTACIOXYLON		
<i>Pistacioxylon</i>	Duperon 1973	
RHOIPITES		
<i>R. bradleyi</i>	Wodehouse 1933	
RHUS	Wodehouse 1933	Eoc. Col.
	L.; Lesquereux 1878	
<i>R. alpinica</i>	Rajshik 1981	
<i>R. alvordensis</i>	Anelrod 1944	Pil. Ore.
<i>R. arlica</i>	Heer 1869	Pal. Gree.
<i>R. balli</i>	Brown 1929	Eoc. Col.
<i>R. bavaricana</i>	Peters 1963	Rum.
<i>R. bella</i>	Heer 1869	Pal. Gree.
<i>R. bidens</i>	Heer 1874	Sum.
<i>R. boweniana</i>	Lesquereux 1878	Ter. Cal.
<i>R. brunneri</i>	Fischer-Ooster en Heer 1859	Pal. Ice., M. Swit.
<i>R. carbogena</i>		
<i>R. cassioides</i>	Lesquereux 1883	Oli.Col.
<i>R. coloradensis</i>	Knowlton 1924	Pal.Col.

<i>R. coriarioides</i>	Lesquereux 1883	Oil.Col.
<i>R. cotinus</i>	L.	
<i>R. deltois</i>	Heer 1859	Pal.Wyo., Mio.Swit. Rum.
<i>R. disperditia</i>	Stab 1881	Pal.Wyo.
<i>R. evansii</i>	Lesquereux 1872	Pal.Cal.
<i>R. franciscana</i>	Axelrod 1944	Pal.Alas
<i>R. frigida</i>	Knowton 1893	Mio.Swit.
<i>R. hacyleri</i>	Heer 1859	Oil.Col.
<i>R. hillii</i>	Lesquereux 1883	Pal.Grec.
<i>R. holboelliana</i>	Heer 1883	
<i>R. integrifolia</i>		Rum.
<i>R. juglandogena</i>	Ettingshausen Giv 1957	
<i>R. leporina</i>	Heer 1883	
<i>R. lesqueruzii</i>	Knowton & Cockerell 1919	Eoc.Wyo.
<i>R. liblarensis</i>	Kritusel & A. Weyland 1954	Rum.
<i>R. longipetiolata</i>	(Lesquereux) Brown 1934	E.Col., Wyo.
<i>R. magnifolia</i>	MacGinitie 1937	Oil.Cal.
<i>R. mallory</i>		
<i>R. milleri</i>	fotlick 1904	Mio.M.D., Va.
<i>R. morogensis</i>	Axelrod 1944	Pal.Cal.
<i>R. nigricans</i>		
<i>R. nueggerathi</i>	Web. emend Wild 1941	
<i>R. ovata</i>	Huger 1850	
<i>R. obscura</i>	Lesquereux; MacGinitie 1953	
<i>R. palaojavanica</i>	Matsuo 1971	Pal. Tsus.
<i>R. preintegrifolia</i>	Axelrod 1939	Mio. Cal.
<i>R. prelaurina</i>	Axelrod 1937	Plio. Cal.
<i>R. proovata</i>	Chaney 1927	Oil. Ore.
<i>R. pruta</i>	Et	
<i>R. pteleifolia</i>	Web. 1943	
<i>R. punjabensis</i>	J.L. Stewart 1935	
<i>R. pyrrhae</i>	Ung 1936	
<i>R. salicifolia</i>	Brown 1949	Plio. Utah
<i>R. sonorensis</i>	Axelrod 1939	Mio. Cal.
<i>R. stellarifolia</i>	Lesquereux; MacGinitie 1953	
<i>R. stizenbergii</i>	Heer 1859	
<i>R. succedanea</i>	L.	
<i>R. tschachapionensis</i>	Axelrod 1939	Mio. Cal.
<i>R. unicus</i>	Knowton & Cockerell 1919	Pal.Uni. N.D.
<i>R. variabilis</i>		
<i>R. varians</i>		
<i>R. vexans</i>	Lesquereux 1883	Oil. Col.
<i>R. viburnoides</i>	Knowton 1917	Pal. Col.
<i>R. sp.</i>	Knowton 1896	E. Cal., M. Jap.
<i>R. sp.</i>	Knowton 1914	Eoc. Ore.
<i>Rhus</i>	L.	
SCHINOXYLON		
<i>S. acinoporosum</i>	Kruse 1954	
SCHINUS		
<i>S. savagei</i>	Biondi 1981	
SCLEROCARYOXYLON		
<i>Sclerocaryoxylon</i>		
SWINTONOXYLON		
<i>S. hallakendianae</i>	Prakash & Bhand 1980	
	Prakash and Bhand 1980	Neog.

SEMECARPUS***S. alaskana******S. prindlei*****SPONDIOCARPUS*****S. verbeekii*****TAPIRIRA*****T. trinitiana******T. durhamii******T. clarnoensis******T. sp.******T. sp.*****L.****Hollick 1936****Hollick 1936****Warburg 1897****Aublet****Berry 1925****Miranda 1963****Manchester 1977****Cevallos-Ferriz y****Barajas****Pal-Eoc. Alas.****Pal-Eoc. Alas.****Mio. W.I., Col.****Eoc.****O-M., B.C.****OIL B.C.****Mio. Chia.**

LOCALIZACION DE LOS AHUEHUETES

La localidad de Los Ahuehuetes, se encuentra a 4.5 Km al norte-noroeste de la población Tepexi de Rodríguez (FIG. 1) y aproximadamente a 104 Km de la capital del estado de Puebla. Se encuentra en una zona que pertenece a la provincia fisiográfica del extremo oriental de la Cuenca del Río Balsas, al sur de Puebla.

La región esta delimitada hacia el norte por el Eje Neovolcánico Transversal, hacia el este por el Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca y hacia el sur por la Sierra Madre del Sur.

En esta región se presenta una marcada estacionalidad de lluvias, la mayor precipitación en verano, por lo que los ríos o cuerpos permanentes de agua son escasos. La zona entre Tepexi de Rodríguez e Izúcar de Matamoros es un valle amplio, por el que atraviesa el Río Atoyac, afluente del Balsas. Un tributario del Río Atoyac, es el Río Axamilpa, cercano a Tepexi de Rodríguez, en cuya margen, limitado a una pequeña porción, se encuentra el afloramiento Los Ahuehuetes, donde se han colectado las plantas fósiles.

GEOLOGIA REGIONAL

Las rocas más antiguas que afloran en los alrededores de Tepexi de Rodríguez, consisten de esquistos del Complejo Acatlán, de edad Paleozoico temprano. Las secuencias paleozoicas están cubiertas, en discordancia angular, por capas rojas terrígenas y lentes calcáreas del Jurásico medio superior.

Sobre las rocas paleozoicas yace una secuencia gruesa de caliza de plataforma, con bancos arrecifales, cuya edad varía del Aptiano tardío al Turoniano. Integrada por calizas albianas que constituyen sus tres miembros, la Formación Tlayua, se presenta como una secuencia incompleta.

Sobre las rocas cretácicas, descansan, en marcada discordancia angular los conglomerados continentales eocénico-oligocénicos de la Formación Tepexi Viejo y la Formación Balsas, que a su vez sobreyacen a los sedimentos continentales fluviolacustres y aluviales de las Formaciones Pie de Vaca y Agua de Luna. Estas últimas con edad asignada al Plioceno y Pleistoceno, respectivamente (Pantoja Alor, 1990 [1992]). Los mejores afloramientos de esta secuencia están expuestos en el cauce del río Axamilpa.

La edad propuesta que se sigue en este trabajo, la formuló Magallón-Puebla (1994a), tomando en cuenta los criterios geológicos y paleontológicos siguientes: Pantoja Alor, en comunicación personal con Magallón-Puebla en 1994, designó a la secuencia sedimentaria continental, conocida como localidad Los Ahuehuetes, como perteneciente al miembro inferior de la Formación Pie de Vaca. Sin embargo Magallón-Puebla (1994a), distingue la compleja relación estratigráfica y paleontológica de las calizas lacustres de la Formación Pie de Vaca y la secuencia vulcano-sedimentaria de la localidad Los Ahuehuetes, y discute esta asignación. Su discusión basada en la relación estratigráfica de la Formación Pie de Vaca con los conglomerados de la Formación Tepexi Viejo, (Pantoja Alor 1990 [1992]), y la composición florística de la localidad Los Ahuehuetes, le sugiere una edad mayor para la secuencia que la de Plioceno- Pleistoceno manejada hasta ese momento. Apoyada por los resultados del estudio palinológico realizado por Martínez Hernández y Ramírez Arriaga (Com. pers. 1993), donde la escasez de granos de *Quercus*, la ausencia de Asteraceae, y la presencia de granos del complejo *Momipites*, le sugieren una edad mínima eocénica u oligocénica para la secuencia, por tanto Magallón-Puebla (1994a) propone una edad oligocénica para los sedimentos de la localidad Los Ahuehuetes, fecha que se sigue en este trabajo, aunque es necesario confirmarla por datación radiométrica.

LITOLOGIA, AMBIENTE DE DEPOSITO Y PROCESOS DE FOSILIZACION

Formada principalmente por material piroclástico, el espesor de la secuencia sedimentaria continental Los Ahuehuetes, es aproximadamente de 19.5 en su parte más completa. En los horizontes se pueden distinguir además de lutitas, lutitas arenosas, areniscas de grano fino y grauvacas.

Uno de los estratos es perfectamente distinguible y útil como referencia: está formado por arcillas, probablemente motmorillonita, con una coloración ocre amarillo y 4.1 cm de espesor, que se dispone en forma horizontal, a lo largo del afloramiento.

Las plantas fueron colectadas en los tres paquetes basales de la secuencia, formados por lutitas, areniscas y lutitas respectivamente, por debajo del estrato ocre claro.

Se considera como ambiente de depósito, un cuerpo acuático, el cual por la información hasta el momento obtenida no puede definirse con precisión, quedando como posibilidades, una corriente fluvial de baja energía, una ribera lacustre o un cuerpo en el que se combinan las características de ambos. La colecta en la localidad de esqueletos de peces, conchas de bivalvos y frústulas de diatomeas, aportan la evidencia para justificar la existencia del cuerpo de agua.

Los procesos de fosilización que han conservado a las plantas, son compresión carbonosa, momificación, impresión y permineralización. Se presentan a lo largo de toda la secuencia, cada uno en condiciones particulares. Cada uno de los diferentes tipos depende de la naturaleza del material orgánico, la textura del sedimento y la interacción de ambos con las condiciones de sedimentación.

Se observa compresión carbonosa en aquellas estructuras engrosadas o integradas de abundante materia orgánica, pero que posiblemente fueron cubiertas por el sedimento en un lapso de tiempo corto y con una interacción limitada del agua.

El criterio más fuerte para afirmar que una parte importante del material presenta como proceso de fosilización, la momificación, es la disponibilidad del mismo a ser tratado con técnicas histológicas. La etapa de aclaramiento es por sí sola una prueba feaciente, pues de tratarse de material inerte, como el carbón, el procedimiento no se efectuaría o requeriría de condiciones químicas más drásticas. Luego del tratamiento histológico, es posible observar tipos celulares en perfecto estado y numerosas estructuras cristalinas, diferentes al material sedimentario, posiblemente de origen orgánico. La conservación de materia orgánica por deshidratación es efectiva, con mínimo daño a los tejidos, ya que los restos fueron sepultados muy rápido y en limitada interacción con el agua.

Las impresiones son escasas y se encuentran en estratos de arenisca, a veces muy difícil de distinguir.

Varios órganos vegetales se presentan como permineralizaciones mal conservadas en casi toda la secuencia estratigráfica. En éste las siluetas de las hojas, se confunden con la matriz rocosa y la colonación clara de los estratos. Este proceso aporta otro elemento en la propuesta del ambiente de depósito, pues en una prolongada interacción con el agua, el carbonato de calcio "sustituye o reemplaza" la materia vegetal, quedando una silueta clara con escaso detalle del sistema vascular. En

estos mismos estratos, las estructuras engrosadas de plantas, no presentan el aspecto o coloración del carbón, más bien son cuerpos fibrosos y frágiles.

Las estructuras mejor conservadas se presentan en los estratos de grano fino como las limolitas.

GENERALIDADES DE LA FLORA FOSIL Y ASPECTOS TAFONOMICOS

La flora en la localidad Los Ahuehetes, esta representada por órganos aislados, muchos fragmentados, de angiospermas. Entre los restos asignables a Magnoliopsida se encuentran hojas pequeñas, medianas y grandes, enteras o fragmentadas; foliólos aislados o unidos a porciones pequeñas de ráquis; ramas delgadas y pequeñas con espinas o yemas poco diferenciadas. Organos reproductivos como frutos y semillas entre los cuáles algunos tipos son abundantes como los frutos de *Eucomia constans* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz y *Cedrelospermum mancheasteri* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, o cinco tipos diferentes de vainas, asignables a igual número de especies de leguminosos (Magallón-Puebla y Cevallos Ferriz, 1993a, 1993b, 1994), o restos de inflorescencias.

A Liliopsida corresponden, restos de gramíneas que presentan rizomas o estolones en los que se distinguen hojas y raíces adventicias; fragmentos de tallos u hojas lineares con venación estratinervia, propias de vegetación fluvial o lacustre.

Hojas frecuentes, acutifolias y ligeramente recurvadas, se han interpretado en forma preliminar como pertenecientes a una conifera. Se han encontrado algunos segmentos de frondas de helechos y porciones de eje y esporangióforos de Sphenophytas.

Entre los restos no vegetales se ha encontrado el cuerpo fructífero de un hongo Basidiomycete (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1993) y actividad fúngica en varias láminas foliares, además de una pluma de ave, un par de esqueletos de peces, conchas de bivalvos y frústulas de diatomeas.

En algunos estratos se reconoce en el material biológico una orientación definida, tanto en partículas grandes y pequeñas, lo que sugiere a una corriente de agua de baja energía como el medio de transporte para la depositación. Sin embargo es posible que la acción de una corriente fluvial no

determine el estado fragmentario de las hojas u otros órganos, y en este caso se deba atender la fragilidad y la distancia de procedencia del material biológico, para comprender la naturaleza de la depositación.

MATERIAL Y METODO

Todo el material para el presente estudio, se ha colectado y depositado a lo largo de cuatro años de trabajo en campo, en el Laboratorio de Paleobotánica, Instituto de Geología, UNAM.

Para el análisis se consideraron alrededor de trescientos foliós de Anacardiaceae, de los cuales aproximadamente 10% se encuentran completos.

La condición o estado de fosilización que presenta el material es variable y es más evidente al momento de requerir caracteres u obtener información: mientras que en algunos ejemplares se notan los detalles de la venación, en otros sólo se distingue la silueta o el contorno .

Cuando el material lo requiera, se limpió en forma mecánica con un percutor Craftsman Mod. 402111, con la finalidad de distinguir mejor las características de los foliós.

Las observaciones se realizaron en un microscópio estereoscópico Olympus SH 10, utilizando como aditamento la cámara lúcida para elaborar esquemas de la venación, ya que son los caracteres más importantes de la determinación. El criterio de nomenclatura, para designar los caracteres de la arquitectura foliar y utilizados para describir los foliós, es el de Hickey (1973).

Para asignar afinidades taxonómicas con taxa actuales, se revisaron los géneros de la familia Anacardiaceae en el Herbario Nacional (MEXU). Conocer la variabilidad de poblaciones silvestres actuales ha servido para comprender las implicaciones de la variación morfológica de los foliós fósiles.

La aplicación de un método de taxonomía numérica (fenético) proporciona información para discutir las relaciones de similitud entre los foliós fósiles.

Los caracteres y sus estados que se han tomado en cuenta para el análisis, se muestran en la TABLA 4. En el análisis se utilizó la versión 1.60 del programa NTSYS - pc, con el procedimiento de ligamiento simple, por el análisis de agrupamiento, y se utiliza como método de ordenación componentes principales.

TABLA 4

A) FORMA DE LA HOJA

- 1) Elíptico estrecho
- 2) Elíptico muy estrecho
- 3) Elíptico
- 4) Lanciolada
- 5) Obovada
- 6) Lorada
- 7) Ovada

B) RELACION LARGO/ANCHO

- 8) 1.8 - 3.8
- 9) 3.9 - 4.7
- 10) 4.8 - 5.7
- 11) 5.7 - 6.5
- 12) 6.6 - 7.3
- 13) +7.4

C) APICE

- 14) Agudo
- 15) Ateuado
- 16) Acuminado
- 17) Obtuso
- 18) 25 - 30°
- 19) 31 - 36°
- 20) +36°

D) BASE

- 21) Cuneada
- 22) Aguda
- 23) Decurrente
- 24) Redondeada
- 25) Obtusa
- 26) 32 - 37°
- 27) 38 - 43°
- 28) 44 - 49°
- 29) 50 - 60°
- 30) +60°

E) PECIOLLO

- 31) Menos de 1 mm
- 32) 1 a 2 mm
- 33) +3 mm

F) FORMA DEL DIENTE

- 34) Convexo/Concavo
- 35) Convexo/Acuminado
- 36) Concavo/Convexo
- 37) Ausente
- 38) Concavo/Acuminado
- 39) Convexo/Convexo

G) ANGULO DE INSERCIÓN EN LA VENA MEDIA

- 40) 29 - 34°
- 41) 35 - 40°
- 42) 41 - 46°
- 43) 70 - 75°
- 44) 76 - 81°

TECNICA HISTOLOGICA

Con la técnica de transferencia se separaron las hojas fósiles de la matriz rocosa, para aplicar una técnica histológica, de la siguiente forma: una vez seleccionada la muestra, se aplicaron 4 o más capas de acetato de celulosa (el número de capas depende del grado de dilución del acetato previamente disuelto en acetona) sobre la superficie del fósil. Se deja secar perfectamente entre capa y capa, pues si no se hiciera de esta manera, la capa previa adquiere un tono blancuseo, difícil de eliminar. Es conveniente fragmentar lo más posible la roca que contiene el ejemplar fósil sin dañar el ejemplar, antes de continuar con el siguiente paso.

Se sumergen los fragmentos en un recipiente con agua; por ser una roca poco consolidada o cementada se disgrega muy fácil, permitiendo el levantamiento foliar (la recomendación en el paso anterior disminuirá el tiempo de disgregación y evitará destruir otros restos acompañantes). No es conveniente que los fósiles se mantengan por mucho tiempo en el agua pues las características del material se alteran.

Después, la película de acetato que contiene el material orgánico se mantiene en una solución fría de hipoclorito de sodio (de la presentación comercial se hace una dilución al 10%), por un tiempo aproximado de 30 minutos, luego se sumerge en agua simple hasta observar como cambian los restos de una coloración parda a una amarillenta, que indica el aclaramiento de la materia. De ser necesario se repite la acción varias veces. Se debe tener especial cuidado que la concentración no sea muy alta y el tiempo en la solución no sea muy prolongado, pues el compuesto tiende a destruir cualquier tejido y tornar quebradizo el acetato. Alcanzando el color amarillo claro, se enjuaga la película, remojando en un recipiente con bastante agua.

La tinción es un paso importante en el procedimiento, pues aclarados los ejemplares es difícil observar estructuras y tipos celulares. La tinción posibilita la diferenciación del material orgánico y estructuras minerales adheridas a la capa de acetato, y en ocasiones resalta detalles anatómicos. Después de mantener las transferencias en una concentración de etanol al 50% por 5 minutos aproximadamente, ya que los ensayos indican que en esta concentración los colorantes se fijan con mayor facilidad, se vierten gotas de Safranina O en el mismo recipiente del etanol al 50%. El tiempo que permanecen en el colorante dependerá de la cantidad de materia orgánica en el fósil y de su

conservación. Si por alguna razón se presenta una sobretinción, es posible aclarar el material en una etapa posterior. Una vez teñida la muestra se enjuaga con alcohol al 50% varias veces, hasta que ya no escurra colorante.

El colorante azul de metilo se usó como complementario para la diferenciación de componentes anatómicos. Se vierten gotas o se incorporan las muestras a un recipiente que contenga el colorante, y de la misma forma que con la Safranina O, hay que cuidar el grado de tinción. Una vez coloreada la muestra, si queda colorante en exceso se elimina con agua corriente, en forma de varios baños.

En caso de observar al material sobreteñido, es necesario colocarlo en etanol al 50% o en alcohol acidulado (100 ml de etanol al 50% y 5 ml de ácido clorhídrico concentrado), hasta que presente un color más adecuado. Se pueden hacer observaciones periódicas en el microscopio para corroborar el estado del material.

Para montar los ejemplares en una preparación permanente, se recomienda mantener las muestras en etanol al 50%, hasta el momento en que se transfieran a las otras sustancias, pues de lo contrario, la lámina de acetato modifica su condición de relativamente plana, a revoluta, afectando a los fósiles y dificultando el montaje.

De la solución al 50% se transfieren a etanol absoluto, sólo el tiempo suficiente para eliminar humedad. De inmediato se cambian a un recipiente que contenga xilol, evitando mantener el material por un tiempo prolongado, pues esta sustancia, además de aclarar la muestra torna quebradiza la película de acetato. Si aparece un halo lechoso en torno a la muestra al contacto con el xilol, es indicación que el material no está perfectamente deshidratado y ese halo altera las observaciones del material de manera considerable. Se repite el proceso de deshidratación, manteniendo la muestra en etanol absoluto por cinco minutos.

Se coloca la muestra sobre un portaobjetos de vidrio, y se agrega el medio de montaje (Permunt o Bálsamo de Canadá), suficiente para adherir el cubreobjeto. Es recomendable utilizar pesos, como trozos de plomo, para extender el acetato y eliminar las burbujas que suelen formarse y dificultan la observación. A lo largo de todo el procedimiento es importante mantener la muestra en

la posición en que se aplicó el acetato, ya que la otra cara presenta restos de la matriz rocosa que enmascaran la información.

El aclaramiento de hojas de Anacardiaceae actuales resultó útil para conocer los aspectos anatómicos de algunos géneros de la familia y compararlos con los fósiles. El procedimiento es el siguiente: las hojas se sumergen en una solución de hidróxido de sodio al 10%, caliente (sin que esta llegue al grado de ebullición).

El tiempo que permanece en la solución varía dependiendo de la consistencia y tamaño de la hoja, pero el cambio de coloración de verde a pardo oscuro es indicativo para sacar las hojas de la solución.

Estas hojas retienen en el mesófilo parte de la solución oscura, por lo que es necesario extraerla colocando las hojas en un recipiente con agua simple. El tiempo de permanencia es variable, 5 minutos aproximadamente es suficiente. Una forma de eliminar la mayor cantidad de esa solución oscura, es oprimir con suavidad entre dos trozos de papel secante la hoja. Este procedimiento precisa mucho cuidado para no alterar estructuras. Enseguida se colocan las hojas en una solución tibia (30°C) de hipoclorito de sodio (cloro comercial) al 5%, cambiando las hojas cada 5 minutos a un recipiente con agua simple, para acelerar el aclaramiento. El proceso se repite hasta el cambio de color blanco o amarillo pálido. Alcanzando este punto, se dejan diez minutos en agua para eliminar el exceso de hipoclorito. Para una deshidratación rápida se oprimen con suavidad las hojas entre trozos de papel secante, atendiendo que ahora la fragilidad del material es mayor.

Después, se cambian las hojas a un recipiente con alcohol etílico al 50% y se mantienen por 5 minutos antes de agregar safranina O, al mismo recipiente. Se ha observado que el colorante actúa en forma más efectiva a esta concentración de etanol. El tiempo que permanece en el colorante es variable y se revisa en forma continua para corroborar la tonalidad adecuada en la coloración.

La etapa de deshidratación se completa en un recipiente con alcohol absoluto por 5 minutos.

Se transfiere a un recipiente con xilol por un minuto y se coloca en un portaobjeto para su montaje con Permout como medio de montaje.

Algunas hojas después de sacarlas del xilol, presentan un halo blanco alrededor del margen, indicación de una deshidratación deficiente. Es necesario eliminar el líquido lechoso pues impide una

buena observación. Se retorna al etanol absoluto otros 5 minutos y se repite el procedimiento con xilol y el montaje.

Las observaciones anatómicas tanto de foliós actuales como fósiles, se realizaron en un microscopio Olympus campo claro y contraste de fases BH-2.

DESCRIPCION SISTEMATICA

El nombre científico que se asigna en el presente trabajo es provisional, ya que su validez requiere la publicación formal, de acuerdo a los Artículos 12 y 32-45 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

Reino - Plantae

División - Magnoliophyta

Clase - Magnoliopsida

Orden - Sapindales

Familia - Anacardiaceae

Género - *Pseudosmodingium* Engler

Especie - *Pseudosmodingium mirandae* Ramírez-Garduño y Cevallos -Ferriz sp. nov.

Edad - Oligoceno

Localidad tipo - Los Ahuehuetes

Etimología - El epíteto específico *mirandae*, hace referencia al Dr. Faustino Miranda, destacado botánico español quien reconoció el valor de los fósiles para entender la evolución histórica de la vegetación de México.

Holotipo - Ejemplar No. IGMPB-894 (FIG. 11 Y 12), depositado en la colección

Paleobotánica del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM.

Paratipos - Ejemplares No. 986 a No. 1040, depositados en la colección Paleobotánica del

Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM.

DIAGNOSIS - Hoja compuesta imparipinada, con foliós de morfología variable.

Foliós terminales con lámina elíptica o estrecha a lanceolada o lorada, simétrica a ligeramente asimétrica, ápice agudo a atenuado, base aguda a cuneada, margen entero a serrado; longitud de 24 a

33 mm, ancho de 4 a 6 mm; venación pinada simple y craspedódroma, venas secundarias ligeramente curvadas en la base, con ángulos de inserción a la vena media (AIVM) de 48 a 80°, algunas se dicotomizan cerca del borde dando origen a venas terciarias, venas intersecundarias pequeñas y oblicuas. Pecíolo largo a corto.

Foliólos laterales con lámina elíptica estrecha a elíptica, asimétrica, recta a ligeramente recurvada, ápice agudo, base aguda a cuneada, margen entero a serrado, longitud de 20 a 50 mm, ancho de 3.7 a 16 mm, venación pinada simple y craspedódroma, venas secundarias ligeramente curvas en su base, con ángulo de inserción con la vena primaria de 36 a 80°, algunas se dicotomizan cerca del borde, dando origen a venas terciarias, venas terciarias intercostales pequeñas y oblicuas. Pecíolo largo, corto o casi ausente.

DESCRIPCION. Es difícil realizar una descripción única de los foliíolos pues su variación es bastante marcada. Para simplificar la descripción se hizo la reconstrucción de cinco tipos distintos de hojas en los que esta variación se hace manifiesta, pero que permite la agrupación de foliíolos con similitud particular. Además, se hace la distinción entre foliíolos terminales y laterales ya que existen características bien demarcadas para hacerlo. La descripción de los foliíolos laterales generalmente incluye intervalos en las mediciones, debido a que el número de éstos lo permite, esto es, los foliíolos laterales en cada tipo son abundantes, mientras que el número de los terminales completos con frecuencia es escaso o no se ha identificado.

A) HOJAS CON PECÍOLO

TIPO 1 (FIG. 2)

Foliíolos Terminales. Forma elíptico estrecho de la lámina, 42 mm de largo, 7 mm de ancho, con relación largo/ancho de 5.8. Base cuneada (32°) y asimétrica, uno de los lados con una curvatura más pronunciada que el otro, longitud del pecíolo 2 mm. Apice agudo (27°). Margen dentado, con dientes pequeños, simples y de forma convexo-concavo. Venación pinada y craspedódroma. Vena media notoria y ligeramente curvada; 24 - 28 venas secundarias por lado, los valores medios del ángulo de inserción de las venas secundarias con la vena media (AIVM) entre 54 y 71°. Las venas secundarias ligeramente curvas, algunas bifurcándose cerca del borde. Venas intercostales pequeñas y oblicuas, que no superan la mitad del espacio entre las secundarias.

Foliólos Laterales. Lámina elíptico estrecho, muy ligeramente curvadas, 42 (28 - 62) mm de largo y 6.5 (6 - 7) mm de ancho, relación larg/ancho de 5.3 (4.6 - 5.4). Base cuneada simétrica $X=36^\circ$ (24-43°), peciolo evidente con longitud promedio de 3.4 mm. Apice agudo $X=31$ (23 - 36°). Margen con dientes simples de forma convexo-concavo. Venación pinada simple y craspedódroma. Vena media notoria y recta; 18 venas secundarias por lado, AIVM entre 51 y 67°. Las venas secundarias ligeramente curvadas, algunas bifurcándose cerca del borde. Se notan algunas venas intercostales.

TIPO 2 (FIG. 3)

Foliólos Terminales. Lámina lanceolada, 33 mm de largo, 6 mm de ancho, con una relación largo/ancho de 5.3. Base cuneada (45°), peciolo 2 mm. Apice tenuado (25°). Margen dentado con dientes simples de forma convexo-acuminado. Venación pinada y craspedódroma. Vena media notoria y recta; 24 venas secundarias por lado, AIVM entre 50 y 69°. Las venas secundarias ligeramente curvadas, algunas bifurcadas cerca del borde. No se notan venas intercostales.

Foliólos Laterales. Foliólos elípticos, promedio de largo 31(21 - 40) mm, 8(6 - 10) mm de ancho, relación largo/ancho 4 (3 - 5), lámina asimétrica, ligeramente recurvada. Base aguda $X=49^\circ$ (39 - 60°), peciolo de 2 mm o menos. Apice agudo $X=46^\circ$ (25 - 68°). Margen dentado con dientes simples y pequeños, de forma concavo-convexa. Venación pinada y craspedódroma. Vena media notoria y recurvada; 16 - 20 venas secundarias por lado, AIVM entre 56 y 78°. Las secundarias recurvadas hacia la base de la lámina, y bifurcadas cerca del borde. No se observan venas intercostales.

TIPO 3 (FIG. 4)

Foliólos Terminales. No fueron detectados.

Foliólos Laterales. Lámina elíptica, 28 (22 - 34) mm de largo, 4.6 (4 - 5) mm de ancho en promedio, con una relación largo/ancho de 5.9 (4.9 - 6.6). Base aguda $X=36^\circ$ (25 - 47°), peciolo menos de 1 mm. Apice agudo $X=28^\circ$ (16 - 39°). Margen dentado con dientes simples y pequeños

con forma concavo convexa. Venación pinada y craspedódroma. La vena media es notoria, muy recta; 24 - 28 venas secundarias por lado, AIVM con valores entre 50 y 72°. Las secundarias son rectas con un espaciamiento regular, se bifurcan muy cerca del margen en varias venas terciarias y algunas hasta cuaternarias. Algunas venas intercostales pequeñas y oblicuas.

TIPO 4 (FIG. 5)

Foliólos Terminales. Foliólos elíptico estrechos con valor medio de 27 mm de largo, 4 mm de ancho, relación largo/ancho de 6.7, lámina ligeramente asimétrica, pero más recta que las laterales. Base aguda (36°), con una porción ligeramente asimétrica; foliόlos apiciolados. Apice agudo (28°). Margen entero. Venación pinado y cladódroma. Vena media notoria y recta; 22 - 26 venas secundarias por lado, AIVM entre 48 y 80°. Las venas secundarias rectas, bifurcandose muy cerca del borde, dando origen a las terciarias. Presentes venas intercostales pequeñas y oblicuas.

Foliόlos Laterales. Foliόlos elípticos estrecho, ligeramente curvadas, el más grande incompleto con 27 (22 - 32) mm de largo, 3 (2 - 5) mm de ancho, relación largo/ancho 6.7 (5.7 - 7.3). Base cuneada $X = 33^\circ$ (28 - 36°) y asimétrica, con uno de los lados más estrecho que el otro, peciolo pequeño, 1 mm o menos. Apice agudo (36°) Debido a que los foliόlos estan incompletos, no se puede obtener el promedio de esta medida.. Margen entero. Venación pinada y cladódroma. Vena media gruesa y ligeramente curva en la base; 20 venas secundarias por lado, AIVM entre 48 y 76°. Las venas secundarias curvadas en la parte de incisión hacia abajo, en casi todas se nota bifurcación cerca del borde. Venas intercostales pequeñas y oblicuas.

B) HOJAS SIN PECIOLO

TIPO 5 (FIG. 6)

Foliόlos Terminales. Forma lorada con 24 mm de largo y 4.2 mm de ancho, con relación largo/ancho de 5.7. Base aguda (38°), láminas sésiles. Apice agudo (35°). Margen dentado con dientes notorios, de forma concavo-convexo, espaciados en tamaño y número desigual a cada lado del foliόlo. Venación pinada y craspedódroma. Vena media notoria y recta 18 venas secundarias por

lado, AIVM entre 51 y 75°; en uno de los lados, los ángulos más agudos que en el otro. Las secundarias se bifurcan cerca del borde. No se observan venas intercostales.

Foliólos Laterales. Foliólos elíptico estrecho, con 20 (16 - 24) mm de largo y 3.6 (3 - 4) mm de ancho en promedio, con relación largo/ancho de 5.4. Base aguda $X=44^\circ$ (32 - 58°), pecíolo apenas diferenciándose, tendiente a ser sésil. Apice agudo $X=38^\circ$ (25 - 49°). Margen dentado con dientes simples, grandes de forma concavo-convexo, espaciados en forma y número irregular a cada lado del foliolo. Venación pinada y craspedódroma. Vena media notoria y recta; 16 - 18 venas secundarias, AIVM entre 51 y 75°; en uno de los lados, los ángulos más agudos que en el otro. Las secundarias se bifurcan cerca del borde. No se observan venas intercostales.

DISCUSION

DETERMINACION TAXONOMICA

Los caracteres que se utilizaron para la asignación del grupo de fósiles a la familia Anacardiaceae, fueron: la forma asimétrica de las láminas, el margen dentado, la venación pinada craspedódroma, las venas secundarias ramificadas en las inmediaciones del diente o cercanas al margen, mismas que en conjunto son distintivas a la familia y en algunos casos permiten asignar afinidades en forma precisa, como en el caso del género *Rhus* (Axelrod, 1956; MacGinitie, 1953; Lakhanpal, 1958; Ozaki, 1980). Con base en estas características morfológicas más generales, los géneros actuales más afines a los fósiles resultaron ser *Schinus*, *Rhus* y *Pseudosmodium*. Para resolver la afinidad con alguno de estos géneros actuales, se consideró el orden de venación superior: terciarias intercostales y terciarias terminales cercanas al borde. Los fósiles presentan venación intercostal poco ramificada y sin fusionarse, las venas no describen un patrón definido, por tanto no forman areólas. Las venas terciarias cercanas al margen son libres, no se fusionan y los extremos terminan en la base o ápice del diente.

En el género *Schinus*, las venas secundarias describen curvaturas dirigiéndose al borde, las ramificaciones terciarias cerca del diente forman arcos sutiles, y las vénulas intercostales se ramifican en forma percurrente (Wolfe, 1964). Algunas terciarias intercostales se presentan como venas

admediales, característica que es distintiva de las especies sudamericanas en las que no se forman areólas completas.

Para el género *Rhus*, a pesar de que algunas especies presentan patrones irregulares de las venas terciarias intercostales, existe una tendencia a la fusión y a la formación de areólas, aunque éstas sean del tipo incompleto (Becker, 1972).

La afinidad más estrecha se establece con el género *Pseudosmodium*, y en forma más particular, con dos de sus especies: *P. andreuxii* (Baill.)Engl. y *P. multifolium* Rose (FIG.7 Y 8), especies con características foliares muy similares y que al igual que el fósil (FIG.11 y 12), presentan venación de orden superior sin fusión, donde las terciarias del área intercostal se ramifican, pero no forman areólas. Las terciarias y cuaternarias cercanas al margen no se fusionan y terminan en forma libre hasta el borde de la lámina. De esta manera se asigna al numeroso grupo de foliólos fósiles, el género *Pseudosmodium*.

La variedad de foliólos colectados y analizados del género, de inmediato plantea la cuestión de si todos integran una sola especie con amplia variabilidad, o se pueden reconocer varios taxones. La observación de ejemplares en el herbario, no provee la información necesaria para reconocer la variabilidad de los taxa, ya que al integrar numerosos ejemplares de los variados sitios de colecta, el número de muestras de cada localidad es limitado. La observación y colecta en poblaciones silvestres de especies de Anacardiaceae, tales como: *Pseudosmodium multifolium* (FIG. 16-18), *P. virtetii* (Baill.)Engl., *Actinochetia potentifolia* Barkl. (en las inmediaciones al afloramiento), *Rhus pachirrachys* Hemsl. (de Ciudad Valles, San Luis Potosí), *Schinus molle* L. y *S. therebentifolius* L. (FIG. 13-15) (ambas introducidas a México de Sudamérica y cultivadas ampliamente) y *Spondias mombin* L. (de Cuernavaca, Morelos), aportan la evidencia suficiente, para saber que existe una elevada variabilidad foliar en cada una de las especies revisadas.

De entre la gran variabilidad morfológica se pueden reconocer subgrupos que comparten características bastante distintivas. Con este antecedente, se hizo la reconstrucción de hojas. Al observarse en las hojas compuestas de Anacardiaceae actuales y fósiles descritas en otras localidades, la condición imparipinada (Axelrod, 1956; MacGinitie, 1953), se buscaron los caracteres útiles para diferenciar los foliólos de la porción terminal y los laterales. Se encontró que la condición simétrica

de las láminas y la longitud del peciolo son buenos criterios. Los foliólos terminales poseen láminas más simétricas en su forma general y peciolo más largos (FIG. 2-6).

Resultado de la aplicación de la técnica de transferencia de láminas foliares, su aclaramiento y tinción se observan tricomas con forma de estrella (FIG. 20 y 22). Su presencia en los fósiles es interesante pues en el grupo al cual pertenece *Pseudosmodium* este tipo de tricomas no es común. La discusión de la condición primitiva y derivada entre los tricomas filiformes de las especies actuales del género y los estrellados de los fósiles plantea un cuestionamiento del significado de la condición de este carácter como primitivo o derivado.

Por la técnica nombrada antes, la observación de elementos traqueales (FIG. 19) células epidérmicas (FIG. 21) y del mesófilo (FIG. 23), es una evidencia de las condiciones excepcionales en la conservación de materia orgánica de los ejemplares en los Ahuehuetes. En tanto que la disponibilidad del material al tratamiento histológico contribuye y fortalece la propuesta de la momificación como proceso de fosilización en muchos de los ejemplares, el uso de técnicas más específicas, tales como cortes en diferentes planos o tinciones especiales definirían el estado real de conservación de la materia en los fósiles.

ANÁLISIS NUMÉRICO

Ya definido el género de los foliólos, mismo al que se ajustarían los 5 tipos de hojas reconstruidas, queda por determinar si todas corresponden a una sola especie o se puede reconocer más de una. Para lo cual se realizó un análisis fenético con base en las características de la arquitectura de los foliólos, sumando sus caracteres cuando integran una hoja.

Además de los cinco tipos de hojas reconstruidas de *Pseudosmodium miranda* (aparecen con las letras H1, H2, H3, H4 y H5 en todo el procedimiento), se suman al análisis los datos de otro grupo de fósiles asignables con igual procedimiento, a una segunda especie de *Pseudosmodium*, pero no considerada con detalle en este trabajo (FIG. 9 y 10)(Te). Entre las especies actuales, se integra al estudio fenético a *Pseudosmodium multifolium* (Mu), el cual crece cerca del afloramiento fosilífero y se considera con gran afinidad al grupo de las dos especies fósiles. Por último, la especie actual *Rhus pachirrachys* (Pa) se utiliza como grupo de comparación a

Pseudosmodingium pues sirve de referencia para confrontar los caracteres del otro género. Luego de elaborar la matriz básica de datos (TABLA 5) con caracteres doble estado (presencia-ausencia), se obtuvo la matriz de similitud (TABLA 6), aplicando el coeficiente de similitud por columnas.

Debido al reducido número de caracteres que pueden obtenerse de los fósiles, una discusión de la significancia del porcentaje de similitud entre las unidades taxonómicas, es necesaria. Entre los trabajos botánicos con plantas actuales, un porcentaje mayor del 80% entre las OTUs, se establece como el valor que describe una afinidad muy estrecha. Mientras que para la relación en estudios de secuenciación de ADN, tal valor es significativo por encima del 90%. Considerar caracteres en órganos vegetativos aislados de plantas, como las hojas fósiles, de inmediato reduce las posibilidades de un análisis más representativo entre OTUs; por otro lado, la enorme variabilidad morfológica de hojas y folíolos observada en ejemplares actuales, sirve de antecedente para pensar que en el pasado los integrantes de la familia pudieron tener un comportamiento similar. Así un criterio del 70% en el porcentaje de similitud se considera significativo para definir una afinidad estrecha entre dos unidades taxonómicas fósiles.

El fenograma que resulta (FIG. 24), posee un Coeficiente de Correlación Cofenética $r = 0.89$, que es el valor de congruencia cuando los datos de la matriz de similitud se transforman en el fenograma, en otras palabras, es la medida de distorsión de la matriz de similitud, al transformarla en fenograma. Se observa (FIG. 24) que entre los 5 tipos de hojas, se forman agrupaciones claras entre las hojas H1 y H2 y entre H3, H4 y H5.

Entre los 5 tipos de hojas los porcentajes de similitud (FIG. 24) se fijan por arriba del 69%, valor que al ser muy cercano al 70% se considera significativo. El valor más alto 80%, se encuentra entre las hojas 3 y 4, las cuales se localizan en uno de los dos subgrupos generados.

El porcentaje de similitud que se establece entre 4 tipos de hojas y la especie actual, *Pseudosmodingium multifolium* (Mu), mayor al 61% (a excepción de la hoja H5), es muy similar al valor de relación entre la misma especie actual y el otro grupo de fósiles asignados a al género *Pseudosmodingium* (Te) (66%). La explicación a tal condición puede atribuirse a que las tres son integrantes del género, cercanamente relacionadas, pero de especies diferentes.

TABLA 5
MATRIZ BASICA DE DATOS PARA EL ANALISIS 1 Y 2

CARACTER	H1	H2	H3	H4	H5	Mu	Pa	Te	M1	M2	M3
1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0
2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
4	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
9	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
10	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
11	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
12	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
14	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
15	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
16	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
17	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
18	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
19	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
20	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
21	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
22	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
23	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
25	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
26	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
27	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
28	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
29	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0
30	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0
31	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
32	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
33	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
35	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1
36	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0
37	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
38	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
39	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
40	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0
41	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
42	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
43	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
44	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0

TABLA 6
MATRIZ DE SIMILITUD
ANALISIS 1

	H1	H2	H3	H4	H5	Mu	Pa	Te
H1	1.000							
H2	0.756	1.000						
H3	0.732	0.634	1.000					
H4	0.780	0.634	0.805	1.000				
H5	0.707	0.659	0.780	0.732	1.000			
Mu	0.634	0.683	0.610	0.707	0.585	1.000		
Pa	0.463	0.366	0.488	0.390	0.463	0.488	1.000	
Te	0.488	0.537	0.512	0.561	0.537	0.659	0.585	1.000

TABLA 7
MATRIZ DE SIMILITUD
ANALISIS 2

	H1	H2	H3	H4	H5	Pa	Te	M1	M2	M3
H1	1.000									
H2	0.750	1.000								
H3	0.750	0.636	1.000							
H4	0.773	0.614	0.795	1.000						
H5	0.705	0.682	0.773	0.705	1.000					
Pa	0.477	0.364	0.500	0.386	0.455	1.000				
Te	0.500	0.523	0.523	0.591	0.523	0.568	1.000			
M1	0.523	0.455	0.636	0.568	0.591	0.636	0.614	1.000		
M2	0.614	0.545	0.545	0.568	0.500	0.591	0.659	0.773	1.000	
M3	0.591	0.523	0.659	0.636	0.659	0.568	0.545	0.614	0.523	1.000

Con un valor inferior a 48%, la especie *Rhus pachyrrachys* se relaciona con los 5 tipos de hojas y con (Mu), lo cual demuestra una relación menos estrecha por tratarse de un género diferente en la misma familia. Con un poco más de similitud se relaciona a (Te), con un valor de 58%, tratándose de hojas más similares en forma y por consiguiente en relación largo/ancho.

En el fenograma de la FIG. 24, la unidad taxonómica Mu, esta integrada por caracteres de tres morfotipos (M1, M2 y M3). Ya que se está examinando la variabilidad de los taxa, es necesario analizar la relación entre los morfotipos, por lo que estos se separaron como unidades taxonómicas diferentes y se hizo un nuevo análisis. En la TABLA 5, los morfotipos M1, M2 y M3 sustituyen a Mu para el segundo análisis. El fenograma que resulta se observa en la FIG. 25, con un Coeficiente de Correlación Cofenética $r = 0.84$.

Para la comparación del agrupamiento que resulta del fenograma en la FIG. 25, la aplicación del método de ordenación por componentes principales, permite analizar cual es la contribución de cada uno de los caracteres, primero en la variabilidad total de los caracteres y luego su influencia en el agrupamiento.

Los caracteres que participan en un alto porcentaje para agrupar a los OTUs por cada componente, se enlistan en la TABLA 8. De este análisis se observa que los estados de caracter que resultan de más peso, en la similitud de las OTUs, son aquellos que se presentan sólo en algunas de las unidades taxonómicas, a excepción del caracter ausencia de dientes que se presenta en por lo menos tres de las unidades y resulta importante, aunque con menor Eigen valor. En el caso de los caracteres con intervalos de valores, los extremos definen las posiciones en el agrupamiento. La mayor cantidad de caracteres que participan con los valores más altos de varianza del primer componente se presentan en la unidad que corresponde a *Rhus pachyrrachis*. Después de obtener la representación en dos dimensiones de los componentes principales (2 y 1) (FIG. 26) y en tres dimensiones (FIG. 27), se observa una alta correspondencia entre los gráficos mencionados y el fenograma de la FIG. 25. En las tres distribuciones de las unidades taxonómicas se distinguen dos grupos más o menos definidos, en uno de los cuales se encuentra H1, H2, H3, H4, H5 y M3. Aunque M3 se asocia al resto del grupo, con el porcentaje de similitud menor, sigue manteniéndose

TABLA 8

I Componente	II Componente	II Componente
- Forma: Elíptica	-0.7958*	-Apice: Agudo 0.6032
		-Relación L/A: 1.8 - 3.8 0.6748
Obovada	-0.7958	6.6 - 7.3 -0.6373
Lorada	-0.7121	-Base: 32 - 37° -0.6651
Ovada	-0.7313	38 - 43° 0.6748
- Relación L/A: +7.4	-0.7121	-Angulo de Inserción con la
- Apice: Acuminado	-0.7958	Vena Media: 76 - 81° -0.6373
- Base: Decurrente	-0.7958	
Redondeada	-0.7958	
- Peciolo: +3 mm	-0.7121	
- Dientes: Ausentes	-0.7313	

Para efecto de comparación, se consideran valores absolutos.

como parte del género, en su posición de especie diferente. Por lo tanto se puede afirmar que de los tres morfotipos de la especie actual, M3 mantiene una relación más estrecha con los 5 morfotipos fósiles, pero al mismo tiempo presenta una distancia intermedia con el otro subgrupo (FIG. 25 y 26). Los morfotipos H3 y H4 se presentan con el porcentaje más alto de similitud entre los cinco considerados en el análisis. Este es un comportamiento diferente cuando se toma en cuenta la morfología más general de los foliíolos, ya que a simple vista, las unidades más parecidas son H1 y H2. Resultando entonces, con mayor importancia para la asociación de las unidades H3 y H4, caracteres de relación largo/ancho, ápice y base.

En el otro grupo (FIG. 25 y 26), se destaca la presencia de dos morfotipos de la especie actual (M1 y M2), relacionados por un lado con el grupo hermano (Pa) y con la otra especie fósil (Te). Este resultado sigue aportando evidencia de como los taxones de la familia Anacardiaceae exhiben una importante variabilidad morfológica, y de como unidades que pertenecen a un mismo taxón (M1, M2 y M3), se asocian con diferentes distancias a una especie fósil (Te-M2) y a un género diferente (Pa-M1). La relación entre Te y M2 se pueden entender en razón a la variabilidad que corresponde a dos especies diferentes, pero también al cambio que la morfología de las plantas ha experimentado en relación a la variación de condiciones ambientales o la variabilidad propia del grupo. Esto es, los caracteres más importantes que definen su asociación son: forma de la hoja y en consecuencia relación largo/ancho, forma de la base y su ángulo, forma del ápice y su ángulo y por último la forma de los dientes. Comparados en la relación largo/ancho y forma de los foliíolos fósiles de *P. mirandae*, los actuales de *P. multifolium* que crecen en las inmediaciones del afloramiento tienen menor superficie foliar y menor variabilidad. Por tanto caracteres muy cercanamente relacionados y que contribuyen a determinar la morfología más general de las láminas, unos por efecto de la variabilidad y otros por respuesta a las condiciones ambientales, se relacionan.

La cercana relación de Pa y M1 corresponde a la amplia variedad morfológica del grupo de comparación a las especies de *Pseudosmodium*, *Rhus pachirrachys*. Los foliíolos de un sólo individuo son lo suficientemente diferentes y variados para relacionarse con los morfotipos actuales (M1 y M2) y la especie fósil (Te), a pesar de sumar el mayor número de valores altos de la varianza total. Sin embargo, lo que pareciera una relación no resuelta con los porcentajes de asociación entre

las unidades del grupo donde se encuentra Pa, no lo es tanto si se usaran caracteres de la venación de alto orden, donde la posición de esta unidad se definiría fácilmente. La razón por la cual no se han tomado en cuenta estos caracteres, es porque no en todos los morfotipos fósiles se distingue con el detalle suficiente la naturaleza de la venación, siendo en algunos un carácter no comparable.

Un aspecto destacable en la comparación de los resultados con las dos técnicas de agrupamiento y de ordenación por componentes principales, es la similitud en los agrupamientos que generan, condición que aporta validez a los caracteres foliares como elementos de asociación.

IMPLICACIONES PALEOECOLOGICAS

Se reconoce en términos generales en los miembros actuales de la familia Anacardiaceae, un potencial de germinación y viabilidad de las semillas por encima de la capacidad de otras plantas. Se reconoce así mismo, como una condición derivada de la capacidad anterior, que muchos de los integrantes de la familia se asocian a localidades perturbadas, aún en lugares distantes de México, como las especies de la región del Chaco en Sudamérica (Terrazas-Salgado y Gonzales-Medrano, com. pers. 1995). Las condiciones climáticas tan extremas de las localidades en que crecen las especies de los géneros *Rhus* y *Pseudosmodium* (TABLA 1 y 2), importantes elementos de la flora en zonas áridas y semiáridas, junto con la capacidad de invadir sitios perturbados, aportan elementos para discutir la presencia de Anacardiaceae en la localidad fosilífera.

La abundancia de material vulcanoclástico en el afloramiento (ceniza volcánica) y las dimensiones del mismo, son indicativos del efecto de perturbación constante, sobre el ambiente y de manera más particular, sobre la cubierta edáfica. La presencia en la misma localidad de frutos de la especie *Cedrelospermum manchesteri* (Magallón-Puebla and Cevallos-Ferriz, 1994), es un elemento que aporta evidencia sobre las condiciones ambientales, ya que casi todas las localidades en las que se han encontrado restos de *Cedrelospermum*, tanto en Norteamérica como en Europa, se trata de depósitos lacustres de cenizas volcánicas. Se propone por tanto un papel ecológico como recolonizador a *Cedrelospermum*, en áreas afectadas por actividad volcánica (Manchester, 1989).

Frente a otros taxa, las plantas de Anacardiaceae, dominan en número y variabilidad entre los fósiles de Los Ahuehuetes, pues aparte de los 5 tipos de hojas reconstruidos, otra especie de

Pseudosmodingium, hojas que se asocian tentativamente al género *Haplorhus*, organismo con representantes actuales y distribución restringida a Perú; folíolos con afinidad al género *Toxicodendron* planta con representantes actuales en México y varios tipos de láminas con características diferentes muy particulares, pero que presentan dificultad para la asignación taxonómica. La abundancia y variación de los distintos folíolos, a reserva de conocer el proceso tafonómico de la deposición, indican un éxito adaptativo de las Anacardiaceae en la localidad frente a otros grupos de plantas, en las condiciones de deterioro ambiental.

Las características tan particulares en la venación, muy especialmente la ausencia de areólas tanto de los fósiles, como en las plantas actuales, del género *Pseudosmodingium*, se contraponen a lo observado entre las especies perenifolias de la familia, que crecen en lugares con cierta estabilidad climática, en las que el desarrollo de las areólas bien diferenciadas es común. Esto, lo que en el esquema de Hickey y Wolfe (1975) o Takhtajan (1991) podría considerarse una condición vascular primitiva (aún tratándose de elementos florísticos relativamente recientes), es más bien una estrategia adaptativa a un medio con marcadas condiciones estacionales, tanto en el pasado, como en el presente de las especies caducifolias de Anacardiaceae (Terrazas-Salgado com. per. 1995).

No se conoce con certeza la relación filogenética que guarda el género *Pseudosmodingium* con otro de los géneros de Anacardiaceae, pero se menciona al género *Rhus*, o un taxón muy relacionado a éste, como el precursor de *Pseudosmodingium*. La distribución restringida de las especies de *Pseudosmodingium* (del sur de Chihuahua al noroeste de Oaxaca), por la Vertiente del Pacífico (la porción más cálida del país), y su ausencia en la porción oriental (en la condición de mayor humedad), además del pequeño número de especies, permiten suponer que la condición de disturbio, ya sea en las condiciones edáficas o en el ambiente en general, fueron importantes al momento de generarse el taxón y que hasta la actualidad existe una asociación para las plantas, con equivalentes climáticos ancestrales. Por otro lado, el mayor número de especies (*Pseudosmodingium multifolium*, *P. andreuxii* y *P. permiosum*) se presenta en la porción de la Depresión del Balsas, por lo que se infiere que la región donde se localiza el afloramiento, ha sido un importante centro de diversificación de este género endémico a México.

CONCLUSION

El conocimiento integral de los recursos florísticos actuales requiere de la información de los procesos históricos de las plantas. Aunque en México la información de paleofloras es escasa y fragmentario, los datos que se obtienen actualmente están cambiando algunas ideas muy difundidas en el ámbito de la florística.

Debido a la naturaleza de los fósiles, así como del proceso tafonómico que hizo posible su conservación, es necesario generar procedimientos de reconocimiento y asignación taxonómica alternos. Esta empresa no es fácil si se considera el estado actual de la taxonomía de plantas, donde la mayor parte del agrupamiento está basado en caracteres reproductivos. Para el caso de los órganos aislados, como las hojas, existe una amplia bibliografía que apoya el uso de los caracteres foliares, evaluados en forma crítica, como fuente de información consistente y efectiva.

El reconocimiento de la especie *Pseudosmodingium mirandae*, en la localidad Los Ahuehuetes, en Tepexi de Rodríguez, Puebla, tiene varias implicaciones:

- Es una prueba que atestigua el largo proceso de diversificación de elementos endémicos al país.
- Aporta datos acerca del medio en que se desarrolló la paleocomunidad, cuando se relaciona a otros taxa fósiles. La información de la paleocomunidad se puede comparar con las condiciones ambientales actuales de la zona cercana a Los Ahuehuetes. La característica tan particular de los fósiles de poseer tricomas en forma de estrella, cuando en la actualidad son muy raros en Anacardiaceae, posiblemente sean la evidencia de un proceso evolutivo que refleja uno de los mecanismos de adaptación a un ambiente disturbado en la localidad, durante el Oligoceno.
- Proporciona información de la evolución y distribución de la familia Anacardiaceae en el pasado.

Los resultados obtenidos del análisis numérico incrementan el conocimiento de las relaciones entre unidades taxonómicas, por esto son importantes como una herramienta, más no como el único medio de reconocimiento.

Al igual que otras localidades terciarias, Los Ahuehuetes requieren de un trabajo constante, en el que confluyan varias disciplinas para resolver las incógnitas que plantea el conocimiento de los recursos florísticos.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, G.J. y D.L. Dilcher. 1968. Cuticular analysis of the extinct genus *Dryophyllum* of de Fagaceae. Ind. Acad. Sci. 77: 130 - 131 (abstract).
- Arsène, Hno. G. y P. Marty, 1923. Sur quelque empreintes de feuilles fossiles de la Loma del Zapote à Morelia, Michoacán, Mexique. Covington, La. USA. 16 pp.
- Axelrod, D.I. 1956. Mio-Pliocene floras from West-Central Nevada. Univ. Cal. Publ. Geol. Sci., 33, 322 pp.
- 1958. Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. Bot. Rev. 24: 433 - 509.
- Barkley, F. A. y M. J. Reed. 1940. *Pseudosmodium* and *Mosquitoxilum*. Amer. Midl. Nat. 24: 666 - 679.
- Barrera, E. G. 1982. Localidades Paleobotánicas en tres provincias Geológicas del Noreste de México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Becker, H. 1972. The Metzler Ranch flora of the Upper Ruby River Basin, Southwestern Montana. Paleontographica Abt. B. 141: 44.
- Berry, E.W. 1902. Notes of *Sassafras*. Bot. Gaz. 34: 426 - 450.
- 1916. The Lower Eocene Floras of Southeastern North America. USGS. Prof. Paper 91: 481 pp.
- 1923. Miocene plants from southeastern México. Proc. US. Nat. Mus., 62(19): 1 - 27.
- 1924. The Middle and Upper Eocene floras of southeastern North America. USGS. Prof. Paper 92: 206 pp.
- 1930. Revision of the Lower Eocene Wilcox flora of southeastern States. USGS. Prof. Paper 156: 146 pp.
- 1941. Additions to the Wilcox flora from Kentucky and Texas. USGS. Prof. Paper 193E: 83 - 99.
- Böse, E. 1906. Excursions à l' Isthme de Tehuantepec. Guide des Excursions. X. Congreso Geológico Internacional. México 31: 1 - 40.

- Dilcher, D.L. 1965. Sapindaceous leaflets from Eocene deposits of Tennessee. Amer. Jour. Bot. 52: 639 (abstract).
- 1971. A revision of the Eocene flora of southeastern North America. The Paleobotanist 20: 7 - 18.
- 1973. A paleoclimatic interpretation of the Eocene Flora of Southeastern North America. ed. A. Graham, Chpt. 2. En: Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America, Elsevier Pub. Co., Amsterdam. 39 - 59.
- 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Bot. Rev. 40: 1 - 157.
- Dorf, E. 1964. The use of fossil plants in a paleoclimatic interpretation. En: Problems in Paleoclimatology. Naim, A.E.M. (ed.), Interscience, London. 13 - 30.
- 1969. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes. Proc. North Amer. Paleontol. Conven., part D: 323 - 346
- Ferguson, D.K. 1971. The Miocene flora of Kreuzau, Western Germany. 1. The Leaf-remains. North-Holland Pub. Co. Amsterdam. 297 pp.
- Foster, A.S. 1936. Leaf differentiation in angiosperms. Bot. Rev. 2: 349 - 372.
- 1953. Techniques for the study of venation patterns in the leaves of angiosperms. Proc. 7th Int. Bot. Cong. Stockholm 1950: 586 - 587.
- Gupta, B. 1961. Correlation of tissue in leaves. I. Absolute vein - islet numbers and absolute termination numbers. II. Absolute stomatal numbers. Ann. of Bot. New. Ser. 25: 65 - 77.
- Hall, J. P. y Melville C. 1951. Veinlet termination number. A new character for the differentiation of leaves. Jour. Pharm. and Pharmacol. 3: 939 - 941.
- 1954. Veinlet termination number -some further observations. Jour. Pharm. and Pharmacol. 6: 129 - 133.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. Amer. Jour. Bot. 60: 17 - 33.

- Hickey, L. y J.A. Doyle. 1972. Fossil evidence on evolution of angiosperm leaf venation. Amer. Jour. Bot. 56: 661 (abstract).
- Hickey, L. y J. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. Ann. Miss. Bot. Gard. 68: 538 - 589.
- Krüssmann, G. 1960 - 61. Handbuch der Laubgehölze I und II. Berlin.
- Lakhanpal, N. 1958. The Rujada flora of west-central Oregon. Univ. Cal. Publ. Geol. Sci. 35, no. 1: 1 - 66 pp.
- Lamotte, R. S. 1952. Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950. The Geological Society of America Memoir 51. Waverly Press, Inc. Baltimore. pp: 118-119.
- Langenheim, J. H. 1966. Botanical source of amber from Chiapas, México. Ciencia 24: 201 - 210.
- Lesquereux, L. 1891. The flora of the Dakota group. USGS. Monographs, 17: 1 - 400.
- Levin, F.A. 1929. The taxonomic value of vein - islet areas. Quart. Jour. Pharm. and Pharmacol. 2: 17 - 43.
- Lozano-García, S. 1974. El Travertino de Apotla, estado de Morelos. Un estudio paleobotánico y paleoecológico. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 61 pp.
- Lucic, P.C. 1970. Detailed leaf venation studies of selected species of *Acer*. M. A. Thesis, Univ. of Calif., Berkeley, 174 pp.
- MacGinitie, D. H. 1953. Fossil plants of the Florissant beds. Carnegie Inst. Wash. Publ. 599: 189 pp.
- 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. Univ. Cal. Publ. Geol. Sci. 83: 140 pp.
- Mädler, K. y A. Straus. 1971. Ein System der Blattformen mit spezieller anwendung für die bestimmung Neogener blattreste (Miozän und Pliozän). Bot. Jb., 90: 562 - 574.
- Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1993. A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the Late Cenozoic of Puebla, México. Amer. Jour. Bot. 80(10): 1162 - 1167.

- y----- 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteari* from México. Rev. Paleob. and Paly. 81: 115 - 128.
- y----- 1994b. Fossil legume fruits from tertiary strata of Puebla, Mexico. Can. J. Bot. 72: 1027 - 1038.
- y----- 1994c. *Eucommia constans* n.sp. Fruits upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: Morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. Int. J. Plant. Sci. 155(1): 80 - 95.
- Maldonado-Koerdell, M. 1950. Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles (excepto Thallophyta y Bryophyta). Instituto de Geología. UNAM. Bol. 55: 1 - 72.
- Manchester, S. 1989. Attached reproductive and vegetative remains of the extinct American-European genus *Cedrelospermum* from the Tertiary of Utah and Colorado. Amer. Jour. Bot. 76: 256 - 276.
- Mersky, M. L. 1973. Lower Cretaceous (Potomac Group) angiosperm cuticles. Amer. Jour. Bot. 60: 17 - 18 (abstract).
- Meyerhoff, A. A. 1952. A study of the leaf venation of Betulaceae, with its application to paleobotany. Ph. D. Thesis, Stanford Univ. 247 pp.
- Miranda, F. 1942. Estudios sobre la vegetación de México III. Notas generales sobre la vegetación del sureste del Estado de Puebla. An. Inst. Biol. Méx. 13: 417 - 450.
- 1963. Two fossil plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico. Journal of Paleontology. 37: 611 - 614.
- Mouton, J. A. 1966. Sur la systematique foliaire en Paleobotanique. Bull. de la Ser. Bot. Fr. 113: 492 - 502.
- Müllerried, F.K.G. 1947. Paleobiología de la caliza de Cordoba y Orizaba, Ver. Anal. Inst. Biol. México. XVII (2): 361 - 462.
- Ozaki, K. 1980. Late Miocene Tatsumitoge flora of Tottori Prefecture, southwest Honshu, Japan (III). Sci. Repts. Yokohama Natl. Univ., Sec. II No. 27: 19 - 45.

- Pantoja Alor, J. 1990 [1992]. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*. 9:156-169.
- Pray, T.R. 1953. Morphological and histogenetic studies on the foliar venation of certain angiosperms. Ph. D. dissertation, University of Calif. Berkeley, 264 pp.
- Read, R. W. y L.J. Hickey. 1972. A revised classification of fossil palm and palm-like leaves. *Taxon* 21: 129 - 137.
- Riepe, R. A. y D. L. Dilcher. 1971. A comparison of modern and Cretaceous *Sassafras* leaves. *Indiana Acad. Sci. Proc.* 81: 91 - 92 (abstract).
- Rüffle, L. 1968. Merkmalskomplexe bei älteren Angiospermen Blättern und die kutikula von *Credneria zenker* (Menispermaceae). *Palaeontographica* Abt. B, 123: 132 - 143.
-1969. Die telomtheorie bei der deutung von Angiospermenorganen und ihrer herkunft. *Pädagogische Hochsch. Potsdm. Wissensch. Zeitsch. Math.-Naturwiss. Reihe.* 13: 253 - 272.
- Scott, L. W. y H.D. Sues. 1992. Mesozoic and early Cenozoic terrestrial ecosystems. In: A.K.Ehrensmeier, J.D. Damulth, W.A. Dimichele, R. Potts, H.D. Sues y S.L. Wing (eds.) *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals.* pp: 327-417. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Stace, C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. Bot.* 4(1): 1 - 78.
- Stürm, M. 1971. Die Eozäne flora von messel bei Darmstadt. I. Lauraceae. *Palaeontographica* Abt. B. 134: 1 - 60.
- Takhtajan, A. 1969. Flowering plants origin and dispersal. Traslation by C. Jeffrey Smithsonian Institution Press. City of Washington, 310 pp.
-1991. Evolutionary trends in Flowering Plants. Columbia University Press. pp:46-58.
- Tucker, J. M. 1974. Patterns of parallel evolution of leaf form in new world oaks. *Taxon* 23: 129- 154.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Von Ettingshausen, C. 1861. Die Blattskelet der Dikotyledonea mit besondere Rücksicht auf die Untersuchung und Bestimmung der fossilen Pflanzenreste, Kön. Hof, und Staatsdruckerei, Wein, 308 pp.
- Walther, H. 1972. Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden 19: 1 - 309.
- Weber, R. 1972. La vegetación mastrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. Bol. Soc. Geol. Mexicana 33: 5 - 19.
- Wolfe, J. 1959. Tertiary Juglandaceae of western North America. Master thesis in paleontology in the Graduate Division of the University of California, Berkeley, 110 pp.
- 1964. Miocene floras from Fingerrock Wash. Southeastern Nevada. USGS. Prof. Paper, 454 - N: 28 - 29.
- 1966. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska. USGS. Prof. Paper, 398 - b: B1 - B32.
- 1968. Paleogene biostratigraphy of non marine rocks in King County, Washington. USGS. Prof. Paper, 571: 1 - 33.
- 1969. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. USGS. open file report, 111 pp.
- 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary Floras. Paleogeography. Paleoclimatol., Palaeoecol. 9: 27 - 57.

- Von Eitingshausen, C. 1861. Die Blattskelet der Dikotyledonea mit besondere Rücksicht auf die
 Untersuchung und Bestimmung der fossilen Pflanzenreste, Kön. Hof, und
 Staatsdruckerei, Wein, 308 pp.
- Walther, H. 1972. Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol.
 Dresden 19: 1 - 309.
- Weber, R. 1972. La vegetación mastrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. Bol.
Soc. Geol. Mexicana 33: 5 - 19.
- Wolfe, J. 1959. Tertiary Juglandaceae of western North America. Master thesis in paleontology
 in the Graduate Division of the University of California, Berkeley, 110 pp.
- 1964. Miocene floras from Fingerrock Wash. Southeastern Nevada. USGS. Prof.
Paper, 454 - N: 28 - 29.
- 1966. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska. USGS. Prof. Paper
 398 - b: B1 - B32.
- 1968. Paleogene biostratigraphy of non marine rocks in King County, Washington.
USGS. Prof. Paper, 571: 1 - 33.
- 1969. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. USGS. open file report.
 111 pp.
- 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary Floras.
Paleogeography, Paleoclimatol., Palaeocol. 9: 27 - 57.

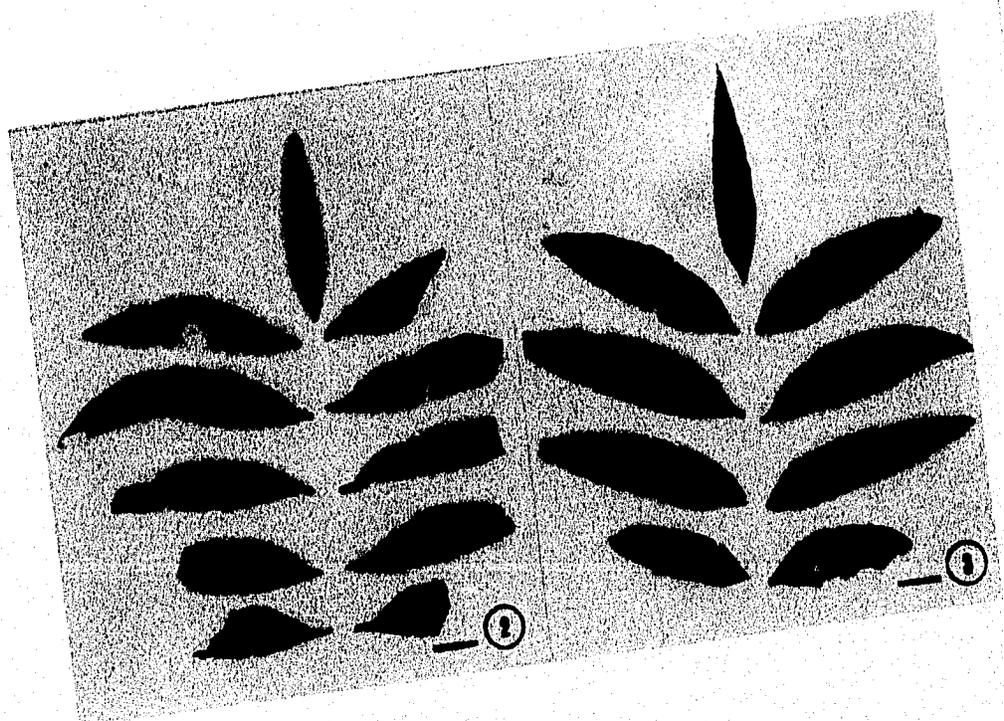
EXPLICACION DE LAS FIGURAS

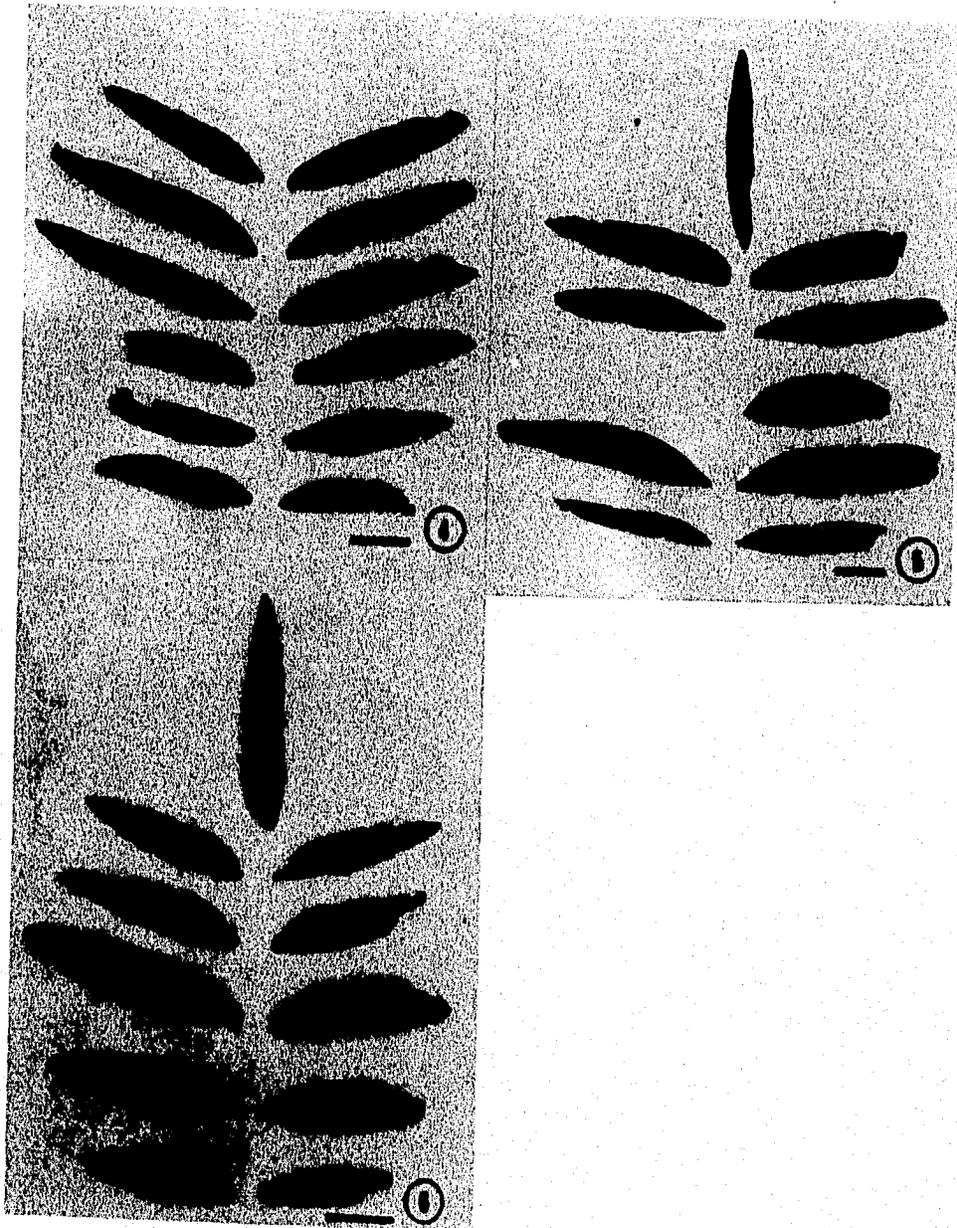
- FIG. 1. Ubicación de la Formación Pie de Vaca, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'N, 97°55'W. El área sombreada representa al estado de Puebla.
- FIG. 2-6. Reconstrucción de los morfotipos foliares de *Pseudosmodingium mirandae*, con base en la características de los foliós. La barra de escala para todas las hojas es igual a 1 cm. FIG. 2. Paratipos IGM-PB 986-996. FIG. 3. Paratipos IGM-PB 997-1007. FIG. 4. Paratipos IGM-PB 1008-1019. FIG. 5 Paratipos IGM-PB 1020-1029. FIG. 6. Paratipos IGM-PB 1030-1040.
- FIG.7 y 8 Foliólo de *Pseudosmodingium multifolium* aclarado. FIG.7. Vista general del foliόlo. Barra de escala= 5 mm. FIG. 8. Amplificación del área marginal e intercostal de la lámina foliar, las flechas indican la condición libre de las venas de orden superior en ambas áreas. Barra de escala= 1 mm.
- FIG.9 y 10. Foliólo de *Pseudosmodingium terrazasii*. Especie que no se estudió con detalle en el trabajo, pero que sirvió para diferenciar a *P. mirandae*. Holotipo IGM-PB 984. FIG.9. Vista general del foliόlo. Barra de escala= 5 mm. FIG.10. Amplificación del área marginal e intercostal de la lámina, las flechas indican la escasa ramificación de las venas de orden superior y la ausencia de fusión en ambas áreas. Barra de escala = 1mm.
- FIG.11 y 12. Foliólo de *Pseudosmodingium mirandae*. Holotipo IGM-PB985. FIG. 11. Vista general del foliόlo. Barra de escala= 1 cm. FIG. 12. Acercamiento a una porción lateral del foliόlo, donde se observa el área marginal e intercostal, ambas con escaso desarrollo de las venas de orden superior (señalado por las flechas). Barra de escala= 1 mm.
- FIG.13-15. Hojas de *Schinus terebinthifolius* de una misma población, que exhiben variabilidad foliar amplia. Esta planta introducida a México de Perú se colectó en las inmediaciones del campus universitario de la UNAM. Barra de escala para todas las hojas= 5 cm.
- FIG.16-18. Hojas de *Pseudosmodingium multifolium* de una misma población colectadas en la zona aledaña a la localidad Los Ahuchuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla. La variabilidad foliar es evidente. Barra de escala para todas las hojas= 5 cm.
- FIG.19-23. Caracteres anatómicos en *Pseudosmodingium mirandae* observados después de aplicar la técnica histológica. FIG. 19. Elementos traqueales. Paratipo IGM-PB 1041. Barra de escala= 30 μ m. FIG. 20 y 22. Tricomas con forma de estrella. Paratipo IGM-PB 1042. Barra de escala=70 μ m y 50 μ m. FIG. 21. Células de la epidermis. Paratipo IGM-PB 1043. Barra de escala= 25 μ m. FIG. 23. Células del mesófilo. Paratipo IGM-PB 1044. Barra de escala= 30 μ m.

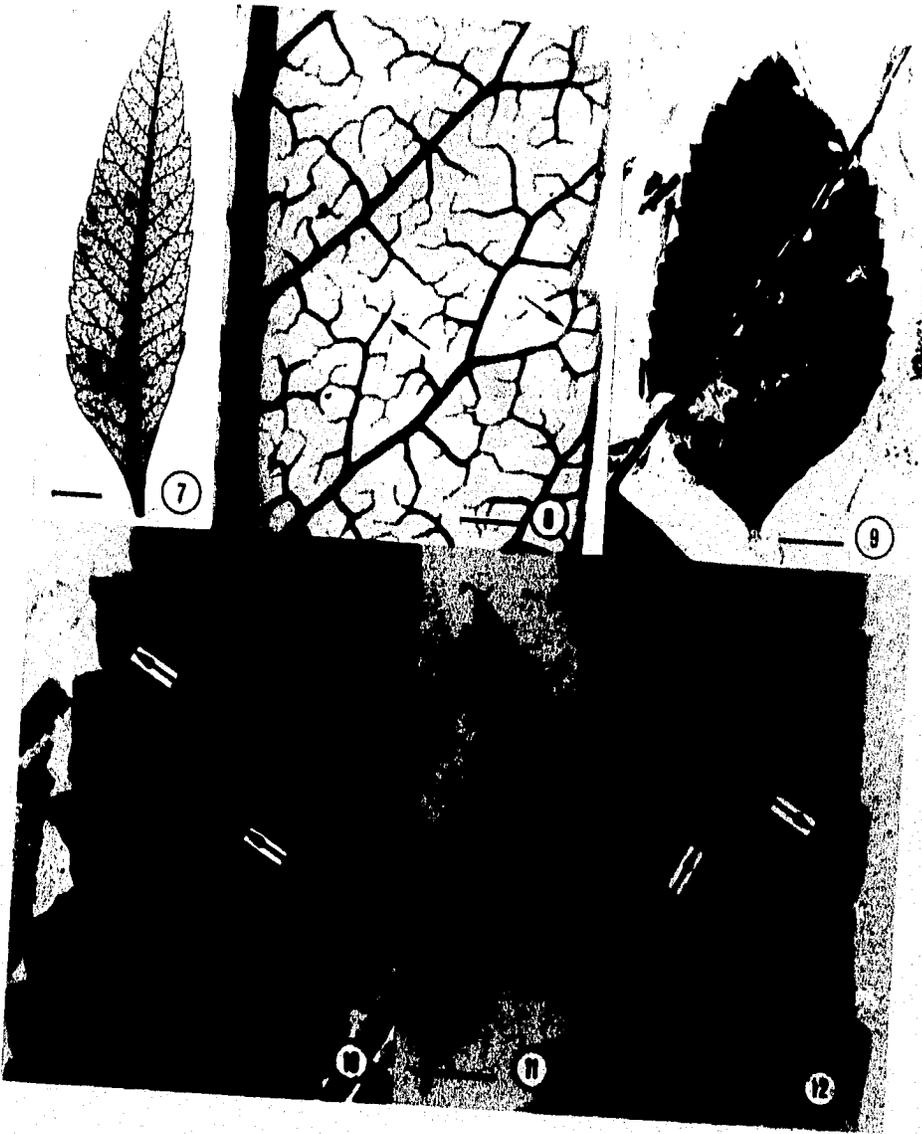
- FIG. 24. Fenograma de asociación de las unidades taxonómicas: H1, H2, H3, H4, H5, Mu, Te y Pa. Con base en 44 caracteres y con la técnica de agrupamiento simple del programa NTSYS-pc, versión 1.50.
- FIG. 25. Fenograma de asociación en el que se cambia la unidad taxonomica Mu del fenograma de la FIG. 24, por sus morfotipos M1, M2 y M3.
- FIG. 26. Análisis de componentes principales en dos dimensiones.
- FIG. 27. Análisis de componentes principales en tres dimensiones.

INDICE DE TABLAS

- TABLA 1. Distribución de *Rhus* en la República Mexicana.
- TABLA 2. Distribución de *Pseudosmodium* en la República Mexicana.
- TABLA 3. Registro Fósil de la Familia Anacardiaceae.
- TABLA 4. Lista de Caracteres para el Análisis Fenético.
- TABLA 5. Matriz Básica de Similitud para el Análisis 1 y 2.
- TABLA 6. Matriz de Similitud en el Análisis 1.
- TABLA 7. Matriz de Similitud en el Análisis 2.
- TABLA 8. Lista de Caracteres con más Peso en la Técnica de Componentes Principales.

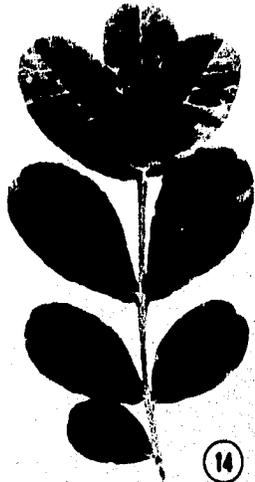








13



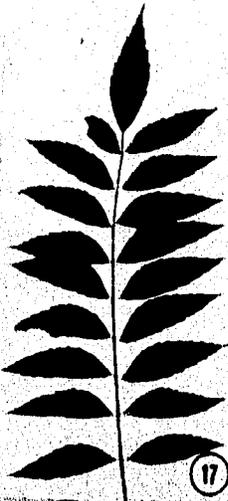
14



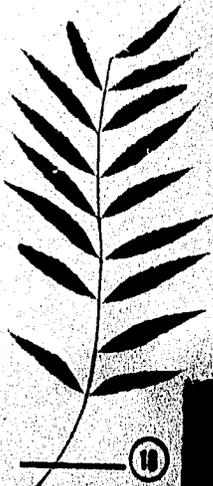
15



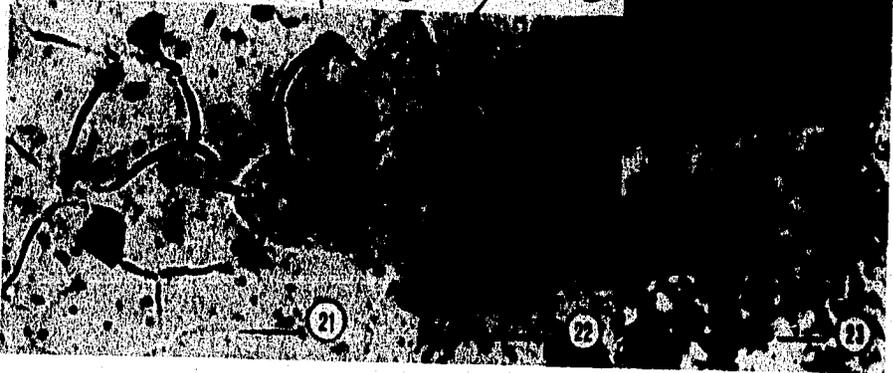
16



17



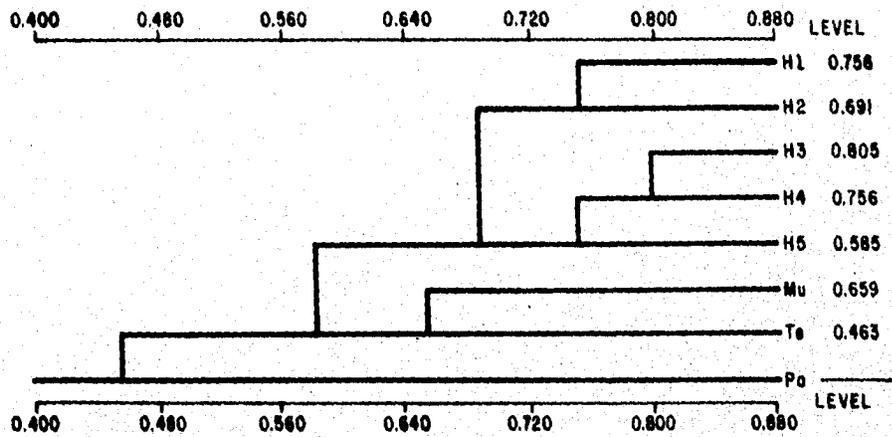
18

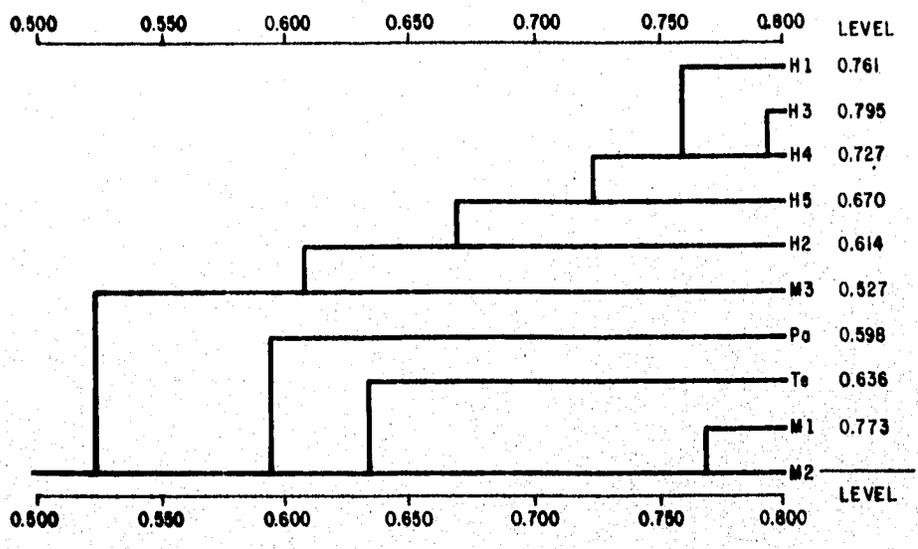


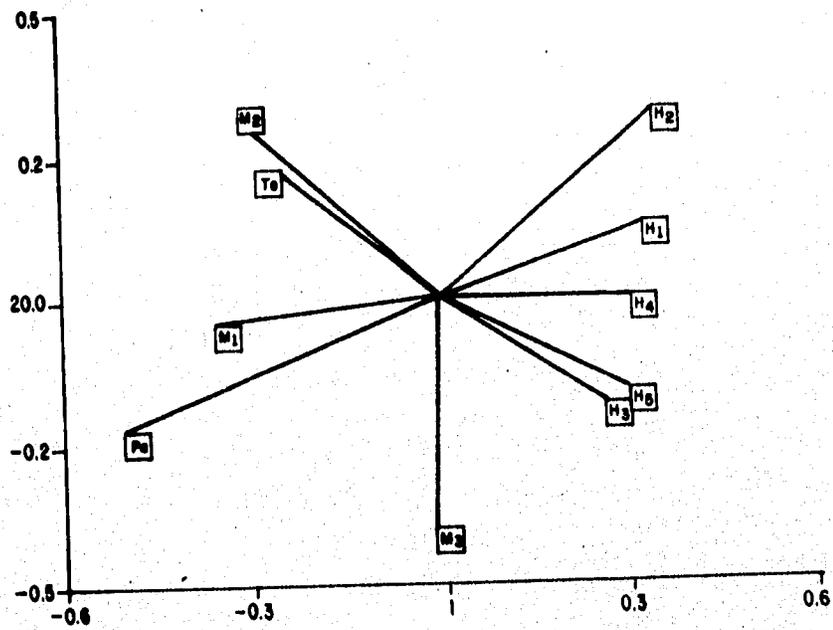
21

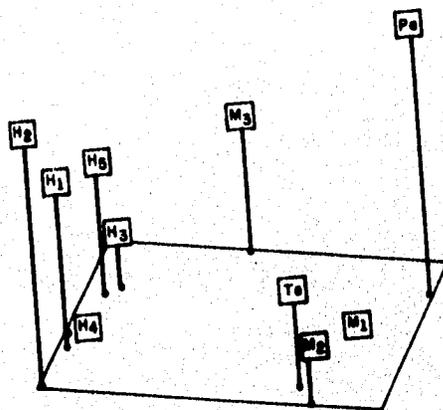
22

23









$a=165$ $b=25$ $r=99.0$