

5  
24

00345



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

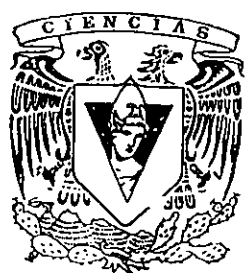
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Plantas Fósiles Permineralizadas, del Cretácico Superior,  
del Estado de Sonora, México.



**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL)**  
**P R E S E N T A :**  
**GENARO RODRIGO HERNANDEZ CASTILLO**

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

00345



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## INDICE

	Página
Agradecimientos .....	3
Resumen .....	5
Abstract .....	5
Introducción .....	6
Materiales y Métodos .....	8
Resultados	
Sistemática .....	11
Discusión .....	18
Literatura citada .....	29
Indice de Tablas .....	35
Indice de pies de figura .....	38

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a las personas que de una manera directa o indirecta contribuyeron a la elaboración de esta Tesis de Maestría.

Al Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz por su atinada dirección, gran apoyo, su amistad y sobre todo por soportarme durante todo este tiempo, lo cual imagino no fue muy sencillo.

Al jurado que tuvo la amabilidad de revisar este manuscrito: Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz, Dr. José Luis Villaseñor Rios, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Judith Márquez Guzmán, Dr. Enrique Martínez Hernández, Dr. Pedro García Barrera, Dr. Jaime Raúl Bonilla Barbosa y en especial al Dr. José Luis Villaseñor y a la Dra. Sonia Vázquez Santana por su guía a través de todo el desarrollo de este trabajo, a la Dra. Judith Márquez por su ayuda y apoyo en las instalaciones del Laboratorio de Citología de la Facultad de Ciencias, UNAM, al Dr. Alejandro Novelo por su apoyo con el estudio de plantas acuáticas y al Dr. Enrique Martínez por su valiosa ayuda con los granos de polen fósil.

Al Dr. Anthony Orchard, del Environment Australian Biodiversity Group, por sus interesantes comentarios e información sobre las Haloragaceae actuales.

Al M. en C. Mario Sousa por las facilidades prestadas en el Herbario Nacional de México (MEXU), y al Dr. Jaime R. Bonilla Barbosa por su valiosa ayuda para la recolecta de material fresco en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, Morelos.

A las chicas del Laboratorio de Citología por su ayuda, en especial a Guillermina Murguía Sánchez y Silvia Espinosa Matias por su ayuda con las técnicas histológicas y el uso del ultramicrotomo.

A la gente de la Estación Regional de Noroeste (ERNO) del Instituto de Geología, en especial al Jefe de la Estación, Dr. Carlos M. González León por las facilidades prestadas durante la recolecta de material fósil, así como a los investigadores M. en C. Jaime Roldán-Quintana, Dr. Cesar Jacques-Ayala, M. en C. José Luis Rodríguez Castañeda, Ing. Juan Carlos García Barragán y a la Delegada Administrativa Sofía Muñoz Rangel.

Al fotógrafo Antonio Altamira por su valiosa ayuda para la elaboración de las fotografías de este trabajo.

A Graciela Rosario Flores Ramos por su ayuda con la digitalización de imágenes y otros aspectos relacionados con las computadoras.

Al mejor compañero de trabajo y amigo que uno pueda pedir, Biól. José Luis Ramírez Garduño, por su apoyo moral, intelectual y por sus atinados comentarios.

Al personal del Museo de Paleontología por su amistad, en especial a Zitzi (Itzia E. Nieto López) y al Dr. Pedro García Barrera.

Al personal del Instituto de Geología de la UNAM, en especial a Teresa Soledad Medina Malagon y a Uteña Barrientos Bernabe por su gran ayuda en la biblioteca del Instituto. A Juan Tomás Vázquez Ramírez y Diego Aparicio Aparicio, laminadores del Instituto, por las facilidades prestadas en el taller de laminación, así como a la Biól. Ruth Castañeda Bernal, por su ayuda en los aspectos generales del estudio de los granos de polen.

A mis padres, María A. Castillo y Arturo Rodríguez Martínez, por su afecto y apoyo incondicional, así como a María de Jesús Noria Linares, Hector Suárez e Irma Rodríguez por su comprensión y cariño de siempre.

Este trabajo es parte de los proyectos de investigación auspiciados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (IN 207294 e IN 205597) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (1005 PT).

## RESUMEN

Del pedernal de Huepac, de la Formación Tarahumara (Cretácico Superior, Campaniano-Maastichtiano) de Sonora, se reconstruye una planta acuática extinta de la familia Haloragaceae (Subclase: Rosidae), *Tarahumara sofii* Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz. Con base en más de 350 preparaciones permanentes hechas con las técnicas de lámina delgada y de peel, se reconoce que sus caracteres anatómicos y morfológicos representan un mosaico con aquellos encontrados en las plantas actuales de la familia, como *Haloragis*, *Haloragodendron*, *Meziella* y *Myriophyllum*. El desarrollo de flor a fruto sigue estadios semejantes al de algunas especies de *Myriophyllum*. Se reporta por primera vez la presencia de una copa floral en la familia y se compara con los sépalos fusionados (corona terminal) persistentes en el fruto de *Meziella*. La reconstrucción de la planta aumenta el concepto de diversidad morfológica en Haloragaceae, sugiriéndose que algunos de los mecanismos de dispersión del fruto fueron distintos a los conocidos en las plantas actuales, estableciendo que la familia se origina cuando menos en el Cretácico Superior y alerta sobre la interpretación de varios reportes terciarios como representantes de géneros de plantas actuales.

## ABSTRACT

From the Huepac Chert Locality of the Tarahumara Formation, Upper Cretaceous (Maastrichtian-Campanian), the reconstruction of a extinct aquatic plant of the Haloragaceae (Subclass: Rosidae), *Tarahumara sofii* Hernández-Castillo and Cevallos-Ferriz, is made. Based on the revision of more than 350 permanent slides made with the thin section and the peel techniques, a mosaic of anatomical and morphological characters found in the extant *Myriophyllum*, *Meziella*, *Haloragodendron* are used to characterize the new plant. The development from flower to fruit in the fossil plant follows similar stages found in some extant species of *Myriophyllum*. However, a floral cup is reported for the first time in the family, and it is compared to the persistent fused sepals (terminal corona) of *Meziella*. This plant reconstruction increases the morphological diversity concept inside Haloragaceae, suggests the presence of a new dispersion mechanism compared with those known for the family, suggests, that this lineage had its origin, at least, in the Upper Cretaceous, and prevents about the interpretation of several haloragacean Tertiary reports as representing genera of extant plants.

## RESUMEN

Del pedernal de Huepac, de la Formación Tarahumara (Cretácico Superior, Campaniano-Maastichtiano) de Sonora, se reconstruye una planta acuática extinta de la familia Haloragaceae (Subclase: Rosidae), *Tarahumara sofii* Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz. Con base en más de 350 preparaciones permanentes hechas con las técnicas de lámina delgada y de peel, se reconoce que sus caracteres anatómicos y morfológicos representan un mosaico con aquellos encontrados en las plantas actuales de la familia, como *Haloragis*, *Haloragodendron*, *Meziella* y *Myriophyllum*. El desarrollo de flor a fruto sigue estadios semejantes al de algunas especies de *Myriophyllum*. Se reporta por primera vez la presencia de una copa floral en la familia y se compara con los sépalos fusionados (corona terminal) persistentes en el fruto de *Meziella*. La reconstrucción de la planta aumenta el concepto de diversidad morfológica en Haloragaceae, sugiriéndose que algunos de los mecanismos de dispersión del fruto fueron distintos a los conocidos en las plantas actuales, estableciendo que la familia se origina cuando menos en el Cretácico Superior y alerta sobre la interpretación de varios reportes terciarios como representantes de géneros de plantas actuales.

## ABSTRACT

From the Huepac Chert Locality of the Tarahumara Formation, Upper Cretaceous (Maastrichtian-Campanian), the reconstruction of a extinct aquatic plant of the Haloragaceae (Subclass: Rosidae), *Tarahumara sofii* Hernández-Castillo and Cevallos-Ferriz, is made. Based on the revision of more than 350 permanent slides made with the thin section and the peel techniques, a mosaic of anatomical and morphological characters found in the extant *Myriophyllum*, *Meziella*, *Haloragodendron* are used to characterized the new plant. The development from flower to fruit in the fossil plant follows similar stages found in some extant species of *Myriophyllum*. However, a floral cup is reported for the first time in the family, and it is compared to the persistent fused sepals (terminal corona) of *Meziella*. This plant reconstruction increases the morphological diversity concept inside Haloragaceae, suggests the presence of a new dispersion mechanism compared with those known for the family, suggests, that this lineage had its origin, at least, in the Upper Cretaceous, and prevents about the interpretation of several haloragacean Tertiary reports as representing genera of extant plants.

## INTRODUCCION

El estudio de material fósil del Cretácico de México ha sido escaso, y basado principalmente en fósiles conservados como impresiones/compresiones (Weber, 1972, 1980 (1982); Silva-Pineda, 1984; Weber y Cevallos-Ferriz, 1994). En años recientes, frutos permineralizados con semillas *in situ* han sido reportadas de sedimentos del Campaniano, cerca de la Ciudad de Saltillo, Coahuila (Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994); así mismo, material vegetativo como tallos y raíces de palmeras provenientes del norte de México fueron descritas por Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno (1995). Uno de estos afloramientos fosilíferos norteños, el pedernal de Huepac, del estado de Sonora, se conoce desde el final de la década de 1970. Sin embargo, no fué sino hasta hace casi dos décadas después que Ricalde-Moreno y Cevallos-Ferriz (1992) mencionan por primera vez la presencia de plantas permineralizadas en esta localidad fosilífera. Dentro de este material fósil hay diversos órganos reproductivos (flores y frutos) y vegetativos (tallos y hojas) con afinidades aún no conocidas.

En las últimas dos décadas mucho material fósil de angiospermas cretácicas se ha descrito, sin embargo, poca información sobre su anatomía interna se ha documentado. Existen, a pesar de todo, resultados interesantes que invitan a realizar estudios con mayor detalle y comprensión sobre este tema. Por ejemplo, las semillas de Zingiberales cretácicas tienen una anatomía del integumento claramente diferente a la de sus parientes actuales; sin embargo, su morfología general permite la identificación a nivel de familia dentro del orden (Manchester y Kress, 1993; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994). De igual manera, aunque no en sedimentos cretácicos, la anatomía de frutos y semillas de órganos reproductivos con afinidad a las Nymphaeales sugiere gran diversidad dentro del orden durante el Terciario temprano (Collinson, 1980; Cevallos-Ferriz y Stockey, 1989). De la misma forma, estudios anatómicos de semillas de Vitaceae apoyan la presencia de plantas terciarias extintas y la anatomía comparativa entre ejes vegetativos del Eoceno con actuales, documentan una gran diversidad dentro del grupo (Cevallos-Ferriz y Stockey, 1990; Wheeler y LaPasha, 1994). Se necesita mucha más información para entender realmente la



importancia que los estudios anatómicos tienen dentro de la taxonomía, evolución, variabilidad, diversidad, etc. de las angiospermas fósiles, pero los trabajos en este tema continúan incrementándose, promoviendo un mejor y más completo concepto de las plantas del pasado y sus relaciones con las plantas actuales (e.g., Basinger, 1976; Basinger y Rothwell, 1977; Stockey, 1987; Erwin y Stockey, 1989; Pigg y Taylor, 1990; Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991; Stockey, Nishida y Nishida, 1992).

El registro fósil en la familia Haloragaceae está basado en su mayor parte en granos de polen. Su registro palinológico se remonta hasta el Cretácico (Praglowky, 1970; Cronquist, 1981); sin embargo, este registro no ha sido ampliamente aceptado (Benton, 1993). No obstante, los registros bien aceptados datan del Paleoceno y se continúan hasta el Plioceno (e.g., Praglowky, 1970; Gruas-Cavagnetto y Praglowky, 1977; Engel, 1978a, 1978b; Gruas-Cavagnetto, 1978; Rowett y Sparrow, 1994). Dentro de esta familia se han descrito megafósiles básicamente del Terciario Tardío, particularmente del Plioceno, por ejemplo, frutos de *Proserpinaca* y *Myriophyllum* en varias localidades de Europa, incluyendo a Polonia (Reid y Reid, 1915; Szafer, 1954). Además de estos reportes, existen otros de mayor antigüedad, como aquellos frutos del Mioceno que han sido recolectados en varias localidades de Europa y Siberia, y que se han referido al género *Proserpinaca* (Praglowky, 1970); frutos del Eoceno Superior de la desaparecida Yugoslavia (Benton, 1993), se conocen como *Hippuridella stacheana* Edwards, sugiriendo afinidad con el género actual *Hippuris*, el cual ha sido removido de Haloragaceae y puesto en su propia familia (Orchard, 1975; Cronquist, 1981). Otros frutos del Oligoceno de Europa Central (Mai, 1985) están relacionados a frutos de *Myriophyllum* y *Proserpinaca*. Además de estos registros, existe un reporte sobre una drupa cónica 4-loculada del Eoceno de London Clay denominada *Haloragicarya quadricularis* Reid & Chandl. (Reid y Chandler, 1933).

El material fósil de plantas del Cretácico de Huepac, Sonora, permite la reconstrucción de una planta que creció asociada a un cuerpo de agua, en la cual la estructura anatómica y los caracteres morfológicos contribuyen a una comparación detallada entre el fósil y las plantas actuales. El entendimiento de las similitudes y diferencias entre este fósil y los representantes actuales, apoya el reconocimiento de

un nuevo taxon dentro de Haloragaceae, *Tarahumara sofii* Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz genus et sp. nov., sugiriendo, una vez más, una gran diversidad dentro de la familia durante el Terciario.

### MATERIALES Y METODOS

Las plantas fósiles fueron recolectadas en una secuencia vulcano-sedimentaria interpretada como el miembro superior de la Formación Tarahumara (Amaya-Martínez y González, 1993; Roldán-Quintana, 1993; Jacques-Ayala *et al.*, 1993; Ricalde-Moreno y Cevallos-Ferriz, 1993), cuya localidad tipo es conocida como la localidad de Huepac. Su distribución geográfica se extiende desde el norte (localidades de Huepac y el Teguachi) hasta el sur (localidad del Obispo) del estado de Sonora (Fig. 1). El pedernal de Huepac, en la localidad tipo, se localiza a 12.5 km al noreste del pueblo del mismo nombre, en la parte central de Sonora, entre los 29° 10-13' Lat N y los 110° 6-9' Long W. Esta secuencia vulcano-sedimentaria fué datada con el método de U-Pb en la localidad del Obispo, encontrándosele una edad de 70 m.a. (McDowell *et al.*, 1994). La secuencia esta compuesta de riolitas hacia la base, alternando con ciclos de limolitas, limolitas estromatolíticas, calizas y pedernal hacia la parte superior de la sección (Fig. 1). El paleoambiente de la localidad de Huepac es interpretado como un ambiente lacustre, donde el material fósil se encuentra conservado como permineralizaciones en sílice. Las plantas fósiles se encuentran representadas, en general, por fragmentos de órganos, principalmente de angiospermas (Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995), aunque otros organismos como algas (Chacón-Baca y Cevallos-Ferriz, 1995; Beraldi-Campesi *et al.*, 1997) y hongos asociados a los órganos vegetales también están presentes.

Cerca de 350 preparaciones permanentes se realizaron con las técnicas de lámina delgada y de "peel" modificada para ácido fluorídrico (Joy *et al.*, 1956). Las observaciones anatómicas y morfológicas del material fósil fueron hechas con un microscopio estereoscopio y cámara lucida Olympus SZH y con un microscopio compuesto Olympus BH-2.

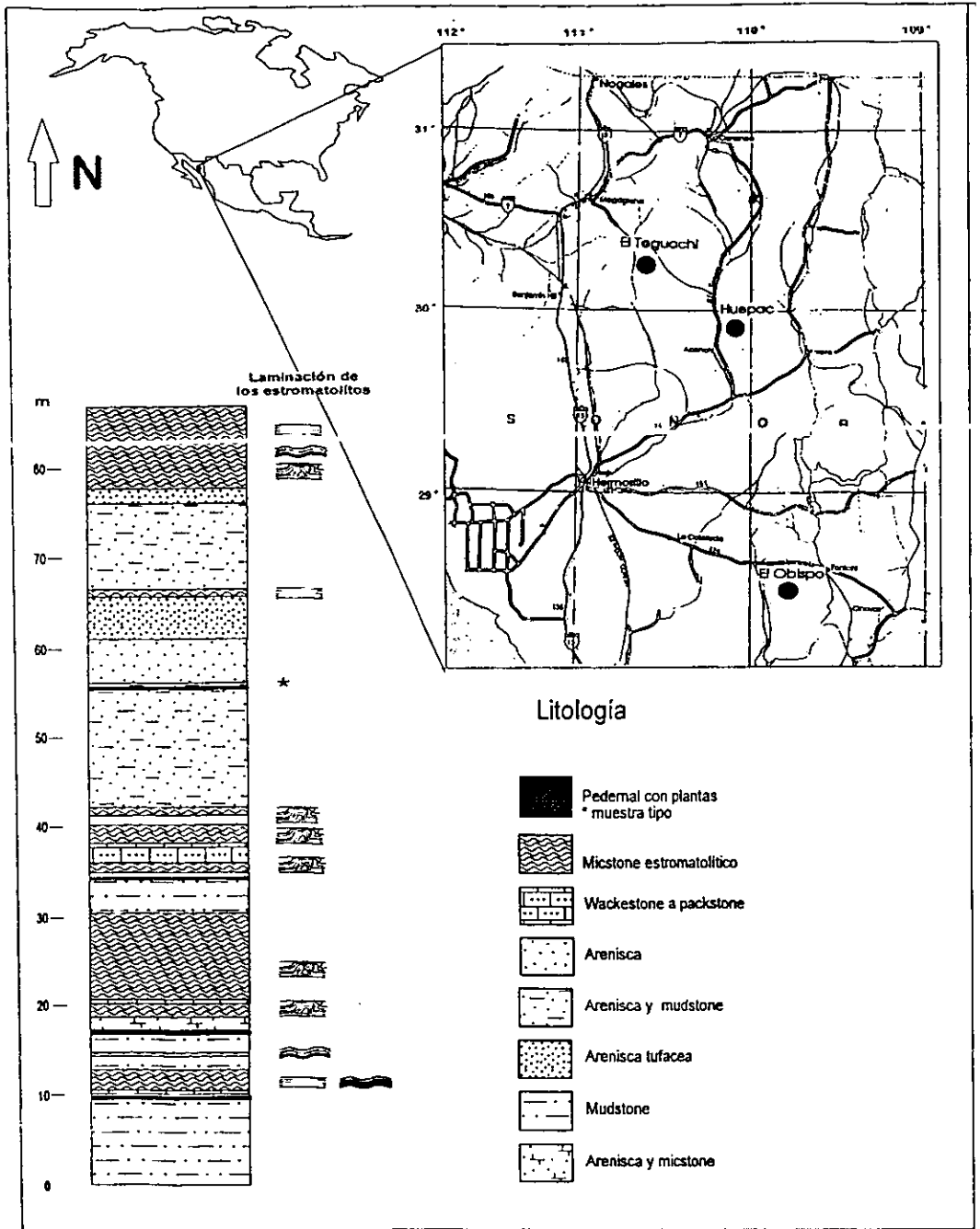


Figura 1. Localización de las localidades fosilíferas del Cretácico Superior de la Formación Tarahumara que contienen pedernal y plantas permineralizadas (arriba), señalando la columna estratigráfica de la localidad tipo de Huepac (abajo), modificada de C. Jacques Ayala.

Los órganos reproductivos y vegetativos fueron identificados consultando un gran número de literatura, haciendo uso de las bases de datos computarizadas MEKA 1.3 (Duncan y Meachan, 1987) y FAMEX (Murguía y Villaseñor, 1993), así como de la observación directa de material de herbario y material fresco de poblaciones naturales actuales. La colecta del material fresco se hizo en los lagos de Tonatiahua y Acoyotongo del Parque Nacional Lagunas de Zempoala, Morelos. Las poblaciones que se recolectaron fueron de las especies *Myriophyllum heterophyllum* Michx. y *M. aquaticum* (Vellozo) Verdc. La colección del Herbario Nacional de México (MEXU) fue especialmente útil en esta etapa de comparación (Tabla 1). El material fresco y parte del material herborizado fue preparado con los métodos histológicos estándar e incluido en resina plástica (JB-4), mientras que los cortes se hicieron utilizando un ultramicrotomo y se tiñieron con azul de toluidina al 5 % en solución de agua. De igual manera se hicieron técnicas palinológicas estándar con tres muestras de pedernal.

Todos los fósiles y el material de plantas actuales usados en este estudio, se encuentra depositado en la Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM. El uso del nombre genérico y específicos en este trabajo obedece tan sólo a un ejercicio para aprender la forma de reportar nuevos taxa. Su validación nomenclatural debe esperar a su publicación de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

## RESULTADOS

El producto de este trabajo se condensa en la diagnosis y la descripción de los dos taxa fósiles identificados en esta sección. Ambos taxa se incluyen dentro de la misma familia debido a los caracteres reproductivos y vegetativos presentes. La discusión de la asignación y afinidad taxonómica de este material se hace de manera conjunta en la siguiente sección.

Los órganos reproductivos y vegetativos fueron identificados consultando un gran número de literatura, haciendo uso de las bases de datos computarizadas MEKA 1.3 (Duncan y Meachan, 1987) y FAMEX (Murguía y Villaseñor, 1993), así como de la observación directa de material de herbario y material fresco de poblaciones naturales actuales. La colecta del material fresco se hizo en los lagos de Tonatiagua y Acoyotongo del Parque Nacional Lagunas de Zempoala, Morelos. Las poblaciones que se recolectaron fueron de las especies *Myriophyllum heterophyllum* Michx. y *M. aquaticum* (Vellozo) Verdc. La colección del Herbario Nacional de México (MEXU) fue especialmente útil en esta etapa de comparación (Tabla 1). El material fresco y parte del material herborizado fue preparado con los métodos histológicos estándar e incluído en resina plástica (JB-4), mientras que los cortes se hicieron utilizando un ultramicrotomo y se tiñieron con azul de toluidina al 5 % en solución de agua. De igual manera se hicieron técnicas palinológicas estándar con tres muestras de pedernal.

Todos los fósiles y el material de plantas actuales usados en este estudio, se encuentra depositado en la Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM. El uso del nombre genérico y específicos en este trabajo obedece tan sólo a un ejercicio para aprender la forma de reportar nuevos taxa. Su validación nomenclatural debe esperar a su publicación de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

## RESULTADOS

El producto de este trabajo se condensa en la diagnosis y la descripción de los dos taxa fósiles identificados en esta sección. Ambos taxa se incluyen dentro de la misma familia debido a los caracteres reproductivos y vegetativos presentes. La discusión de la asignación y afinidad taxonómica de este material se hace de manera conjunta en la siguiente sección.

## SISTEMATICA

Clase: Magnoliopsida

Cronquist, 1981

Subclase: Rosidae

Orden: Haloragales

Familia: Haloragaceae

Tribu: Myriophylleae

Género: *Tarahumara* Hernández-Castillo et Cevallos-Ferriz

gen. nov.

Especie: *T. sofii* Hernández-Castillo et

Cevallos-Ferriz, genus et sp. nov.

**Holotipo:** Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ejemplar No. LPB 3434.

**Localidad:** Pedernal de Huepac, localizada entre los 29°10'-13' Lat N y los 110°6'-9' Long W.

**Etimología:** El nombre genérico hace referencia a la formación geológica donde las plantas fósiles han sido recolectadas. El epíteto específico es en honor al excelente trabajo de la señora Sofía Espinosa Vázquez, en el laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM.

**Diagnósis:** Se conocen inflorescencia/infrutescencia, flores/frutos y granos de polen de la planta. Flor pequeña, unisexual, actinomorfa, epígina y sincárpica (al menos en su parte basal); gineceo de cuatro carpelos, unidos tanto en su base como en la base de la copa floral; cada carpelo con un óvulo anátropo, péndulo, que tiene dos zonas integumentarias. Fruto pequeño, globoso a claviforme; con cuatro carpelos, una semilla por carpelo y esquizocárpico en su madurez; exocarpo de una sola capa de células, obloides a botuliformes; mesocarpo con varias capas de células de parénquima polihédricas a isodiamétricas; endocarpo de cinco a seis capas de células casi rectangulares y esclerenquimatosas. Semilla pirenoide, anátropa, con dos capas integumentarias, la externa compuesta de células elipsoidales y la interna rara vez conservada, con células rectangulares aplastadas. Inflorescencia/infrutescencia similar a un dicasio, con un eje principal y ejes secundarios verticilados en su base, y los ejes

secundarios opuestos hacia el ápice; flores individuales verticiladas y axilares en los primeros dos verticilos y terminales en los ejes secundarios apicales. Ejes reproductivos, en sección transversal, con epidermis de células rectangulares; cortex con dos regiones, la región externa compuesta de células parenquimáticas muy compactas entre sí, mientras que la región interna consta de células rectangulares a isodiamétricas de pared delgada, que a veces se arreglan en hileras de manera radial; protoxilema compuesto de elementos traqueales con engrosamientos anulares, metaxilema con elementos traqueales con engrosamientos helicoidales, xilema secundario con porosidad difusa, pequeños elementos de vaso con punteaduras circulares intervasculares, además de placas de perforación escalariiformes, parénquima axial uni o biseriado, compuesto de células erectas; médula compuesta de células parenquimáticas de pared delgada, largas, polihédricas y células parenquimáticas de pared delgada, pequeñas, isodiamétricas, con contenidos oscuros.

**Descripción:** Organos reproductivos (inflorescencia/infrutescencia y flores/frutos aislados) se conocen para esta planta. Las flores tienen una longitud de 2.2 (1.55 - 2.51) mm, incluyendo el estilo y estigma, y tienen 1.5 (1.10 - 1.80) mm en anchura (Figs. 2, 3). Estas se componen de una copa floral que rodea a cuatro carpelos apocárpicos (Figs. 4, 5), que están fusionados, unos a otros, hacia su base (Fig. 2) y a la copa floral por debajo de las 2/3 partes de la longitud total de esta copa floral (Fig. 2, 3, 6). En la copa floral se distinguen dos zonas (Fig. 7); la zona externa (epidermis interna y externa) está compuesta de pequeñas células rectangulares, 11 (8 - 13) x 13 (11 - 17)  $\mu\text{m}$ , en corte longitudinal; la zona interna se compone de células rectangulares a polihédricas, de 26 (17 - 35) x 13 (8 - 26) x 24 (16 - 31)  $\mu\text{m}$ , arregladas en cuatro o cinco capas de células. La epidermis interna de la copa floral no se distingue con claridad en su porción libre, y se pierde en la zona donde se fusiona a la capa media del carpelo (Fig. 7).

Los carpelos individuales, en corte transversal, tienden a ser triangulares con márgenes redondeados (Figs. 4, 5, 6), piriformes en corte longitudinal, con su propio estilo y estigma, y están compuestos de tres zonas bien diferenciadas (Figs. 2, 3). La

epidermis externa está compuesta de una sola capa de células de pared delgada, obloides a botuliformes, con contenidos oscuros y tamaño de  $36 (26 - 50) \times 29 (22 - 45) \times 43 (25 - 65) \mu\text{m}$  (Figs. 8, 9). La zona media o mesófilo está formada por varias capas de células de pared delgada, polihédricas, de  $17 (10 - 23) \times 16 (12 - 20) \times 15 (12 - 20) \mu\text{m}$ . Incluidos en este tejido se encuentran ocho haces vasculares compuestos de elementos traqueales con engrosamientos helicoidales (Figs. 8, 9). La epidermis interna está compuesta por una sólo capa de células de pared delgada, cúbicas a rectangulares,  $8 (5 - 11) \times 7 (4 - 10) \times 9 (7 - 10) \mu\text{m}$  (Fig. 9). En la parte distal de cada carpelo se encuentra el estilo, con un estigma en forma de "V", compuesto por los mismos tejidos del carpelo (Fig. 10). Sin embargo, algunas células a lo largo del centro del estilo, se observan en corte longitudinal, un poco más elongadas y están compactadas (Fig. 10).

El óvulo es anátropo, péndulo, con forma pirenoide en corte longitudinal (Figs. 2, 3, 11), y turbinado en corte transversal (Figs. 4, 5, 6), con logitud media de 1.2 (0.85 - 1.25) mm y en anchura de 3.75 (3.0 - 4.75) mm. Funículo corto, de 200  $\mu\text{m}$  de longitud y 62  $\mu\text{m}$  de anchura, con un sólo haz vascular, rodeado de células polihédricas de pared delgada, localizado hacia la parte distal del ovario. El micrópilo del óvulo esta localizado en su parte distal, cerca del hilo, y las dos capas integumentarias forman un tubo micropilar (Figs. 11, 12). Opuesto al micrópilo se localiza la zona chalazal, donde se observa una estructura discoidal compuesta de células rectangulares a casi cuadrangulares de  $5 (5 - 7.5) \times 6 (5 - 7.5) \mu\text{m}$ , con márgenes redondeadas, sugiriendo la presencia de una hipostasa (Figs. 11, 13). La zona integumentaria externa está compuesta por una sólo capa de células de pared delgada, de forma elipsoidal de  $35 (25 - 45) \times 26 (22 - 30) \times 28 (24 - 30) \mu\text{m}$ . La zona interna rara vez se conserva, pero cuando se encuentra presente, parece una membrana aplastada muy gruesa con células rectangulares difíciles de observar (Fig. 14).

El fruto maduro, antes de separarse en mericarpos (Fig. 15), mide 2.5 (2.3 - 2.5) mm en longitud y 1.7 (1.6 - 1.7) mm en anchura, es de forma globosa a claviforme, con la base más amplia que el ápice (Fig. 16). Un solo especimen muestra un espacio por debajo del área de fusión de los carpelos y la copa floral (Fig. 16). El pericarpo está



compuesto por tres zonas: exocarpo, mesocarpo y endocarpo (Figs. 16, 17). Estas tres zonas son muy similares a las tres zonas descritas en el ovario de la flor. El exocarpo está compuesto de una sola capa de células de pared gruesa, botuliformes, de  $36 (22 - 48) \times 30 (20 - 46) \mu\text{m}$ , con contenidos oscuros (Fig. 17). El mesocarpo está compuesto de células polihédricas de pared delgada, de  $16 (10 - 23) \times 15 (12 - 20) \mu\text{m}$ , con contenidos oscuros, y células de la parte interna esclerotizadas (Fig. 17). El endocarpo está compuesto por una capa de células rectangulares esclerotizadas, de  $24 (15 - 30) \times 15 (10 - 25) \mu\text{m}$  en corte longitudinal, que se unen a las células de la parte interna del mesocarpo (Fig. 18). La diferencia principal entre la flor y el fruto se observa en el endocarpo y parte del mesocarpo, donde 5 a 6 capas celulares se esclerotizan después de alcanzar mayores dimensiones (Fig. 19).

Un solo espécimen tiene semillas maduras, que no están bien conservadas. La anatomía de estas semillas es similar a la de los óvulos, observándose aún el área del micrópilo (Fig. 20). Algunas células embrionarias, polihédricas a circulares, de  $17 (15 - 25) \times 15 (12 - 17) \mu\text{m}$  en corte longitudinal, están conservadas cerca de la zona chalazal (Fig. 21).

La inflorescencia/infrutescencia es similar a un dicasio, con un eje principal (pedúnculo) y ejes secundarios verticilados hacia la base (Figs. 22, 23) y opuestos hacia el ápice (pedicelos) (Fig. 24). La posición de los ejes verticilados y opuestos no han sido observados en un solo espécimen y están asociados a brácteas. Su reconstrucción está basada en sus diferentes diámetros y caracteres anatómicos. El pedúnculo de la inflorescencia/infrutescencia tiene una longitud mayor a 15 mm y un diámetro que varía entre 2 a 3 mm (Figs. 22, 23, 26). Los pedicelos están rotos y su longitud total no se observa; sin embargo, llegan a alcanzar una longitud medible de 0.5 a 1 mm, y tienen un diámetro de 0.4 a 0.6 mm (Fig. 27). Ambos ejes, pedúnculo y pedicelo, se vuelven delgados hacia el ápice, alcanzando un diámetro mínimo de 4 mm (Fig. 28). Las flores individuales son axilares y verticiladas si están localizadas en los ejes secundarios hacia la base del eje principal (Fig. 23), y son terminales si se encuentran en los ejes secundarios hacia el ápice del eje principal (Fig. 25).

El pedúnculo tiene una epidermis compuesta de células rectangulares en corte transversal, de 27 (25 - 32) x 12 (11 - 15)  $\mu\text{m}$ , con contenidos oscuros (Fig. 29). Su cortex se puede dividir en dos zonas basado en los tipos celulares y su arreglo (Figs. 29, 30). El cortex externo consta de tres a cuatro capas de células de grosor, está compuesto de células isodiamétricas de pared delgada de 28 (22 - 40) x 32 (25 - 37)  $\mu\text{m}$ . El cortex interno está compuesto de varias capas de células de grosor, con células isodiamétricas a rectangulares, de 51 (35 - 75) x 49 (40 - 62)  $\mu\text{m}$ , con algunas células de mayor tamaño, 90 (70 - 145) x 74 (42 - 95)  $\mu\text{m}$ , de forma oval, que se encuentran azarosamente distribuidas, sugiriendo la presencia de un aerénquima (Fig. 30); algunas veces, este cortex interno se arregia en dirección radial (Fig. 31). El sistema vascular está compuesto de floema, xilema primario y secundario, y rodea a la médula bien desarrollada (Figs. 32 a 39). La médula está compuesta de dos tipos de células de pared delgada, que tienden a ser isodiamétricas en corte transversal, y rectangulares en corte longitudinal (Fig. 34). Estas se encuentran dispuestas en hileras verticales a lo largo de los ejes. Las células más conspicuas tienen un diámetro de 48 (30 - 70)  $\mu\text{m}$ , mientras que el segundo tipo celular es más pequeño, con un diámetro de 16 (12 - 23)  $\mu\text{m}$ , y la mayoría de sus células tienen contenidos oscuros (Fig. 34). El protoxilema está compuesto de largos elementos traqueales con engrosamientos anulares, 11 (8 - 14)  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 33). Los elementos del metaxilema son un poco más anchos, 14 (12 - 17)  $\mu\text{m}$ , y cortos. Su longitud no fue posible medirla debido a la mala conservación de sus límites.

Todos los ejes tienen desarrollo de tejidos secundarios (Figs. 26, 35). El xilema secundario, se caracteriza por su porosidad difusa y radios uni y biseriados (Fig. 32). Los elementos de vaso tienen 66 (42 - 76)  $\mu\text{m}$  de longitud, 16 (8 - 20)  $\mu\text{m}$  de diámetro, con una o dos hileras de punteaduras intervasculares, que van de pequeñas a medianas, 4 (2 - 5)  $\mu\text{m}$ , y cuando están en dos hileras tienden a ser opuestas (Fig. 36), las paredes terminales con placa escalariforme, con 11 (4 - 16) barras (Fig. 37). Los radios, en corte tangencial, tienen una longitud de 248 (145 - 248)  $\mu\text{m}$ , y están compuestos de células fusiformes, rectangulares, y en corte radial se observan células erectas (Fig. 35). El floema secundario, en corte transversal, está compuesto de

paquetes circulares de células, separados por amplios radios con células de pared delgada (Fig. 38). En los paquetes se distinguen dos tipos de células de pared delgada; las más grandes (elementos cribosos ?) tienen diámetro de 19 (18 - 20)  $\mu\text{m}$ , longitud de 77 (50 - 85)  $\mu\text{m}$  y contenidos oscuros (Fig. 39); en contraste, las pequeñas tienen diámetro de 12 (10 - 15)  $\mu\text{m}$  y longitud de 60 (55 - 65)  $\mu\text{m}$  (Fig. 39). Algunas células de parénquima se encuentran dispersas entre los paquetes. Entre el xilema y el floema secundarios se encuentra una región compuesta de tres capas de células rectangulares de pared delgada, que pueden representar la zona del cámbium, siendo la capa media el cámbium vascular (Fig. 39).

A pesar de que no se han observado flores masculinas, se han recuperado granos de polen de las muestras que contienen a las flores ya descritas, similares a aquellos presentes en la familia Haloragaceae (Figs. 40, 41). Estos son lisos, tetrazonoporados, con 20 a 21  $\mu\text{m}$  de diámetro, sugiriendo una forma oblato-esferoidal. La exina tiene 1  $\mu\text{m}$  de grosor, los cuatro poros están separados por, al menos, 10  $\mu\text{m}$  de distancia, y el diámetro de los poros es de 2  $\mu\text{m}$  (Fig. 40). Desafortunadamente, un análisis posterior de estos granos de polen indican que muy probablemente sean contaminaciones de las muestras palinológicas, pero es interesante que los granos muestren una similitud con aquellos del género *Myriophyllum*.

Clase: Magnoliopsida

Cronquist, 1981

Subclase: Rosidae

Orden: Haloragales

Familia: Haloragaceae

Tribu: Myriophylleae

Género: *Obispocaule* Hernández-Castillo et Cevallos-Ferriz  
gen. nov.

Especie: *O. myriophylloides* Hernández-Castillo et  
Cevallos-Ferriz, gen. et sp nov.

**Holotipo:** Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ejemplar No. LPB 842.

**Localidad:** El Obispo, entre los 28° 3'-6' Lat N y los 109° 6'-8' Long W.

**Etimología:** El nombre genérico hace referencia a la localidad donde el material fué recolectado. El epíteto específico hace referencia al género actual que se presume más relacionado con la planta.

**Diagnosís:** Epidermis del tallo cubierta por una cutícula delgada y compuesta de células semi-obloides; cortex externo e interno compuesto de células de parénquima polihédricas; cortex medio compuesto de lagunas elongadas radiales limitadas por cadenas de células de parénquima biseriadas que conectan al cortex interno con el externo (aerénquima); endodermis con células de paredes radiales engrosadas; xilema primario compuesto de elementos traqueales, algunos vasos y células parenquimáticas. Hojas verticiladas envainantes; epidermis de células tabulares (elipsoidales) de pared delgada; mesófilo de cuatro a ocho capas de células de parénquima, polihédricas a isodiamétricas; no se han observado haces vasculares.

**Descripción:** Tallos frágiles de 0.75 a 2.3 mm de diámetro con hojas envainantes (Fig. 42), que tienen una epidermis compuesta por células semi-obloides, de 25 (17 - 35) x 15 (12 -20)  $\mu\text{m}$ , en corte transversal (Fig. 43). Su cortex está compuesto de cuatro a ocho capas de células polihédricas a isodiamétricas de pared delgada, de 28 (20 - 37) x 24 (20 - 27)  $\mu\text{m}$  (Fig. 43). El cortex interno está compuesto de tres a cuatro capas de células polihédricas a isodiamétricas de pared delgada, similares a aquellas del cortex externo, de 21 (15 - 25) x 18 (14 - 23)  $\mu\text{m}$  (Fig. 43). El cortex medio está compuesto por aerénquima. Las lagunas están limitadas por una o dos capas de células de parénquima de pared delgada, arregladas en cadenas de aproximadamente siete células, que unen al cortex externo con el interno. Las lagunas individuales tienen una longitud de 365 (350 - 380)  $\mu\text{m}$  en corte transversal (Fig. 43). La endodermis es de una sólo capa de células, compuesta por células rectangulares de pared delgada, 21 (16 - 25) x 13 (10 - 20)  $\mu\text{m}$ , con engrosamientos en sus paredes radiales (Fig. 44). El xilema primario está compuesto por elementos traqueales, con diámetro de 17 x 15  $\mu\text{m}$ . En

algunos casos es posible ver cuatro a cinco elementos de vaso, de 70 x 80  $\mu\text{m}$  a 87 x 90  $\mu\text{m}$ , en la parte central del estele (Fig. 44).

La forma de los tallos es redonda cuando se encuentran aislados. Sin embargo, cuando se agrupan con otros tallos u hojas, su forma varía de redondeada a elíptica (Fig. 45). Cuando éstos se agrupan, se observan dos o tres tallos y casi el mismo número de hojas y uno de ellos es siempre de mayor tamaño que los otros (Fig. 46).

Las células epidérmicas de las hojas tienen forma de domo y alcanzan dimensiones de 25 (17 - 27) x 15 (13 - 20)  $\mu\text{m}$  en corte transversal (Fig. 43). El mesófilo está compuesto de cuatro a cinco capas de células polihédricas de 25 (20 - 26) x 15 (15 - 20)  $\mu\text{m}$  en corte transversal. Su sistema vascular no se ha observado (Fig. 43).

## DISCUSION

Los órganos de plantas descritos arriba han sido tratados como dos taxa distintos ya que no se encuentran en conexión orgánica. Sin embargo, su ocurrencia en la misma localidad tipo, el hecho de que presentan caracteres distintivos de la misma familia, y de que han sido los únicos órganos recolectados en la localidad referibles a esta familia, sugieren de manera muy confiable que pueden pertenecer al mismo taxon; por lo tanto, serán discutidos a continuación representando a un mismo tipo de planta.

Entre las plantas actuales con los caracteres actinomorfo y epígino de las flores, se encuentran las familias Cunoniaceae, Gunneraceae, Haloragaceae, Hippuridaceae, Rhizophoraceae, Rosaceae y Rubiaceae, las cuales poseen los órganos más semejantes al material fósil (Duncan y Meachan, 1987; Murguía y Villaseñor, 1993). Sin embargo, sólo la familia Haloragaceae tiene típicamente 4 carpelos, 1 óvulo apical, anátropo y péndulo, y 1 semilla por carpelo (Tabla 2). Las familias Cunoniaceae, Rhizophoraceae, Rosaceae y Rubiaceae pueden tener cuatro carpelos, pero usualmente tienen más de un óvulo por carpelo. Más aún, Rubiaceae tiene placentación axilar como Cunoniaceae y Rhizophoraceae, y esta última tiene además un disco nectarífero. Rosaceae, además, tiene dos o más óvulos por carpelo y la placentación, en la mayoría de los casos, es diferente (axilar, marginal, etc.). Estas cuatro familias presentan frutos que pueden tener más de cuatro o menos de dos

algunos casos es posible ver cuatro a cinco elementos de vaso, de 70 x 80  $\mu\text{m}$  a 87 x 90  $\mu\text{m}$ , en la parte central del estele (Fig. 44).

La forma de los tallos es redonda cuando se encuentran aislados. Sin embargo, cuando se agrupan con otros tallos u hojas, su forma varía de redondeada a elíptica (Fig. 45). Cuando éstos se agrupan, se observan dos o tres tallos y casi el mismo número de hojas y uno de ellos es siempre de mayor tamaño que los otros (Fig. 46).

Las células epidérmicas de las hojas tienen forma de domo y alcanzan dimensiones de 25 (17 - 27) x 15 (13 - 20)  $\mu\text{m}$  en corte transversal (Fig. 43). El mesófilo está compuesto de cuatro a cinco capas de células polihédricas de 25 (20 - 26) x 15 (15 - 20)  $\mu\text{m}$  en corte transversal. Su sistema vascular no se ha observado (Fig. 43).

## DISCUSION

Los órganos de plantas descritos arriba han sido tratados como dos taxa distintos ya que no se encuentran en conexión orgánica. Sin embargo, su ocurrencia en la misma localidad tipo, el hecho de que presentan caracteres distintivos de la misma familia, y de que han sido los únicos órganos recolectados en la localidad referibles a esta familia, sugieren de manera muy confiable que pueden pertenecer al mismo taxon; por lo tanto, serán discutidos a continuación representando a un mismo tipo de planta.

Entre las plantas actuales con los caracteres actinomorfo y epígino de las flores, se encuentran las familias Cunoniaceae, Gunneraceae, Haloragaceae, Hippuridaceae, Rhizophoraceae, Rosaceae y Rubiaceae, las cuales poseen los órganos más semejantes al material fósil (Duncan y Meachan, 1987; Murguía y Villaseñor, 1993). Sin embargo, sólo la familia Haloragaceae tiene típicamente 4 carpelos, 1 óvulo apical, anátropo y péndulo, y 1 semilla por carpelo (Tabla 2). Las familias Cunoniaceae, Rhizophoraceae, Rosaceae y Rubiaceae pueden tener cuatro carpelos, pero usualmente tienen más de un óvulo por carpelo. Más aún, Rubiaceae tiene placentación axilar como Cunoniaceae y Rhizophoraceae, y esta última tiene además un disco nectarífero. Rosaceae, además, tiene dos o más óvulos por carpelo y la placentación, en la mayoría de los casos, es diferente (axilar, marginal, etc.). Estas cuatro familias presentan frutos que pueden tener más de cuatro o menos de dos

semillas, y algunas veces éstas están ornamentadas con tricomas, alas, etc., a diferencia de los frutos de *Tarahumara sofii*. Además, las comparaciones anatómicas entre *T. sofii* y las estructuras anatómicas de estas familias apoyan la relación del material fósil con la familia Haloragaceae (Netolitzky, 1926; Dickinson, 1975; Cronquist 1981).

Las otras familias del cuadro 2 (Gunneraceae, Haloragaceae y Hippuridaceae) tienen flores solitarias, unisexuales, epígnas, con un óvulo anátropo, apical y péndulo por carpelo. Aunque ellas comparten estos caracteres con *T. sofii*, se encuentran diferencias basadas solamente en el número de carpelos. Gunneraceae y Hippuridaceae tienen menos de cuatro carpelos por flor; por lo tanto, sólo en Haloragaceae se encuentran los caracteres presentes en las estructuras reproductivas fósiles.

Las similitudes de la flor de *Tarahumara sofii* con aquellos representantes actuales de Haloragaceae están basadas en sus características morfológicas y anatómicas. Estas comparten flores con un perianto reducido, cuatro carpelos con un óvulo anátropo y péndulo por carpelo, en un ovario ínfero. Por ejemplo, se ha observado que en las flores femeninas de *Laurembergia*, *Myriophyllum* y *Proserpinaca*, los pétalos están ausentes o son rudimentarios, y a veces, aún los sépalos están ausentes o son caducos (Orchard, 1975, 1981; Orchard y Keighery, 1993). Aunque en las flores de *T. sofii* no se han observado sépalos, pétalos o tépalos, se asume que la copa floral está formada por uno de los elementos del perianto. La presencia de un gineceo 4-carpelado con cuatro semillas, parece ser común dentro de Haloragaceae. En géneros como *Haloragodendron Meziella* y *Myriophyllum* este caracter es normal; sin embargo, en otros géneros el ovario 4-carpelado no siempre tiene cuatro semillas o lóculos. Por ejemplo, *Gonocarpus* tiene una reducción en su ovario, evidenciado por la presencia de tan sólo 2 o 3 lóculos; en *Haloragis* 2, 3 ó 4 lóculos pueden ser encontrados, y en *Glyschocaryon* sólo un lóculo con cuatro óvulos esta presente.

Los caracteres anatómico-reproductivos no son bien conocidos para todos los miembros de la familia. Sin embargo, óvulos anátropos, péndulos y bitegmáticos se describen para Haloragaceae. Al parecer estos caracteres sólo se han observado en

especies de *Haloragis*, *Laurembergia* y *Myriophyllum* (Nagaraj y Nijalingappa, 1967; Cronquist, 1981), por lo tanto, se requiere mayor información para el resto de la familia. A pesar de esta información reducida, *T. soffi* tiene los mismos caracteres descritos para las plantas actuales. Un funículo, que une al óvulo anátropo y péndulo al carpelo cerca del tubo micrópilar se ha observado para esta planta. Más aún, el óvulo muestra en la zona de la chálaza algunas células modificadas, que al parecer forman una estructura similar a una hipostasa, y las capas integumentarias tienen una capa externa y una interna bien diferenciadas, esta última al madurar parece una membrana comprimida, la cual probablemente se origina de la lisis de varias capas celulares, lo cual se puede observar en el grosor de la misma.

En la anatomía de los frutos se observan más similitudes entre *Tarahumara soffi* y Haloragaceae. De acuerdo con Cook (1990) y Orchard (1985), los frutos maduros de plantas actuales de esta familia son siempre nueces o nuececillas esquizocárpicas. Sin embargo, *T. soffi* tiene el endocarpo y algunas de las células del mesocarpo esclerotizadas, mientras que el resto del mesocarpo y el exocarpo están compuestas de células de pared delgada, siendo más parecidos a una drupa. Debido a que existe poca información disponible sobre los órganos reproductivos de las Haloragaceae (Netolitzky, 1926; Nagaraj y Nijalingappa, 1967; Orchard, 1975), se realizaron preparaciones permanentes de algunos frutos actuales. La anatomía de los frutos de *Miriophyllum heterophyllum* Michx. y *M. aquaticum* (Vellozo) Verdcourt es similar a la encontrada en *T. soffi*, en la cual sólo las capas celulares más internas (endocarpo y la parte interna del mesocarpo) del fruto se esclerotizan (Figs. 47 a 51). Además, la definición del tipo de fruto es a veces complicada. Siguiendo a Roth (1977), se puede decir que las nueces se caracterizan típicamente por tener todos sus tejidos esclerotizados; las nuececillas tienen endocarpo esclerotizado, mesocarpo parcialmente esclerotizado, y exocarpo de una sola capa de células esclerotizada; y las drupas están caracterizadas por tener un endocarpo y a veces las capas más internas del mesocarpo esclerotizadas, con el exocarpo compuesto por una sola capa de células de pared delgada. Aún si se utilizan diferentes definiciones de frutos, lo que es



importante para esta discusión es que anatómicamente los frutos de las Haloragaceae actuales y el de *T. soffi* son muy parecidos entre sí.

El género *Gunnera* fue recientemente separado de Haloragaceae (Orchard, 1975) y éste era el único taxón en el cual los frutos han sido descritos como drupas en la familia *sensu lato*. La anatomía de los frutos de este género es comparable con aquella de algunas especies de *Myriophyllum*, así como con *T. soffi*. Sin embargo, comparaciones anatómicas detalladas demuestran algunas diferencias entre ambos taxa. La forma, número y tamaño de las células de su endocarpo y mesocarpo son diferentes (Figs. 52, 53).

Las flores y frutos de *Taraiumara somi* son similares a aquellos de la Tribu Myriophylleae, en donde el ovario se diferencia en cuatro carpelos separados (Orchard y Keighery, 1993). Las diferencias entre los dos géneros actuales de esta tribu, *Meziella* y el género más abundante *Myriophyllum*, están basadas en sus frutos maduros. *Myriophyllum* tiene un fruto que se separa en mericarpos cuando está maduro, mientras que en *Meziella* los frutos no se separan en mericarpos. Los carpelos maduros de los frutos en Haloragaceae están, en la mayoría de los casos, libres de cualquier estructura especializada. Sin embargo, *Meziella* tiene sépalos largos, persistentes que se fusionan entre sí, formando una corona terminal (Orchard y Keighery, 1993). La presencia de esta estructura en *Meziella* se asemeja a la copa floral de *T. soffi*, la cual rodea a los cuatro carpelos apocárpico-sincárpico. No puede descartarse la posibilidad de que esta corona represente una copa floral. Sin embargo, en la literatura de la familia nunca se ha descrito la presencia de copas florales, pero la apariencia y el tamaño es similar a aquella descrita en las flores fósiles (ver Orchard y Keighery, 1993).

Se observan diferencias en la condición apocárpica-sincárpica del ovario entre las flores y frutos de los fósiles y las miembros actuales de la Tribu Myriophylleae. Las especies actuales son siempre sincárpicas, con todos sus carpelos fusionados en diferentes grados. Normalmente las áreas de fusión se localizan en la zona central de la flor o el fruto, o bien en la parte basal de las paredes laterales del carpelo, al menos en algunas especies de *Myriophyllum* en México, como *M. aquaticum* (Vellozo) Verdc.

*M. heterophyllum* Michx. (Figs. 47 a 49). En contraste, *Tarahumara soffi* es sincárpica sólo en la base de sus carpelos, en donde la epidermis externa de cada carpelo no está presente, y el mesófilo de cada carpelo se fusiona con aquel del carpelo adyacente, mientras que hacia la parte distal de los carpelos de las flores fósiles se vuelven apocárpicos.

El desarrollo de flor a fruto en los fósiles es similar al desarrollo en *Myriophyllum*. En este género, el proceso comienza con la esclerotización del endocarpo, seguido por el mismo proceso en el mesocarpo, en donde la parte interna de este tejido se vuelve duro, mientras que el resto permanece parenquimatoso. Las flores fósiles tienen un endocarpo de una capa de células de pared delgada, un mesocarpo parenquimatoso, además de un exocarpo compuesto de una sola capa de células de pared delgada. Después de la fertilización, los frutos jóvenes de *T. soffi* tienen dos capas de células esclerotizadas, una correspondiendo al endocarpo y la otra a la parte interna del mesocarpo. Mientras el fruto madura, el número de capas de células que se esclerotizan se incrementa a cinco o seis. Debido a que las células ya esclerotizadas no se dividen, las nuevas capas de células que se esclerotizan, en esta etapa, corresponden a la parte interna del mesocarpo. Conforme la esclerotización se va dando, las células parenquimáticas de pared delgada del resto del mesocarpo incrementan su número. Estas células parenquimáticas a veces cambian su color claro por un color oscuro. Mientras este cambio de coloración se puede deber a la maduración del fruto, lo más probable es que se deba a la actividad de hongos presentes en los frutos. Este fenómeno ha sido estudiado en el material permineralizado del pedernal de Princeton, Columbia Británica, Canadá (Stockey, com. pers.). El exocarpo, por su parte, permanece con una sola capa de células de pared delgada similar al descrito para las flores.

La copa floral también cambia conforme lo hace el endocarpo y parte del mesocarpo. Esta incrementa su tamaño pero los tipos celulares mantienen sus características; sin embargo, el número de células se incrementa y la forma de la copa floral también cambia. Su forma en los frutos maduros es globosa con dos pequeñas ornamentaciones en la parte apical.

Las flores y frutos están localizados en un sistema ramificado de ejes que forman una inflorescencia/infrutescencia. La morfología general de la inflorescencia/infrutescencia está basada en la interpretación y reconstrucción de varios ejes y su comparación usando características anatómicas. La inflorescencia/infrutescencia está compuesta de un eje principal con ejes secundarios. Asociados al desarrollo de cada eje secundario hay una bráctea. En la base del eje principal se encuentran dos sistemas de ejes secundarios verticilados, cada uno con flores/frutos en sus axilas. Este patrón verticilado no es continuo a lo largo del eje principal. La parte superior de la inflorescencia tiene ejes secundarios con disposición opuesta y flores unidas en su parte apical. Inflorescencias/infrutescencias con más de un orden de ramificación son consideradas como inflorescencias compuestas; además, aquellas con sus flores/frutos en la parte apical de las ramificaciones opuestas representan un dicasio.

El dicasio, y más comúnmente el dicasio compuesto, es la unidad básica de las inflorescencias indeterminadas en las Haloragaceae (Orchard, 1975). Sin embargo, la inflorescencia de *Haloragodendron* es un dicasio simple determinado. En la mayoría de los géneros, como *Glischrocharyon*, *Haloragis*, *Laurembergia* y *Proserpinaca* las ramificaciones de segundo orden de los dicasios son alternas, y sólo en *Haloragodendron* éstas son opuestas. No obstante, no todos los taxa tienen este tipo de inflorescencia (e.g. *Gonocarpus*, *Meziella* y *Myriophyllum*). Sólo *Myriophyllum* tiene flores axilares verticiladas; sin embargo, algunas especies pueden llegar a tener dicasios simples, como *M. filiforme* Bentham, *M. glomeratum* Schindler y *M. papillosum* Orchard (Orchard, 1985). En la parte superior, a partir del tercer verticilo, *Tarahumara soffi* tiene la arquitectura de un dicasio terminal con ramificaciones opuestas similar al del actual *Haloragodendron*. Más aún, es importante remarcar que los primeros dos nodos tienen flores axilares verticiladas, recordando la posición de las flores de casi todas las especies del género *Myriophyllum*. Debido a la conservación del material fósil, no es posible saber si alguna de las ramificaciones con flores apicales representa, en realidad, la zona apical del eje principal. Por lo tanto, no es posible determinar si se trata de una inflorescencia determinada o indeterminada. La

inflorescencia/infrutescencia fósil comparte diferentes caracteres de al menos dos géneros (*Haloragodendron* y *Myriophyllum*) dentro de las Haloragaceae, lo cual puede indicar alguna relación entre estos.

La anatomía de los ejes principal y secundarios de la inflorescencia/infrutescencia es similar. Esta consiste de epidermis con una capa de células. El cortex está compuesto de varias capas de células polihédricas a isodiamétricas de parénquima con paredes delgadas. Este puede ser dividido en cortex externo y un interno. El cortex externo esta caracterizado por la presencia de un tejido compacto, mientras el cortex interno se compone de un tejido más laxo. El cortex externo mantiene sus mismas características a lo largo de toda la inflorescencia/infrutescencia; en contraste, el cortex interno varía dependiendo de la posición a lo largo del eje principal. Este tejido tiende a formar un aerénquima hacia la parte proximal de la inflorescencia/infrutescencia. El aerénquima se forma por la lisis de algunas células, las cuales dan lugar a lagunas, que después se arreglan en cadenas radiales. Las células limitrofes de las lagunas incrementan su tamaño por la fusión de células vecinas. El sistema vascular se encuentra rodeando a la médula. El xilema primario está compuesto por elementos traqueales con engrosamientos anulares y helicoidales. El xilema secundario está compuesto por vasos con placas de perforación escalariformes y radios fusiformes. Las células de la médula son de pared delgada y se distinguen dos tipos. Ya que Haloragaceae contiene varios géneros de plantas acuáticas como *Myriophyllum* y *Proserpinaca*, entre otros, diferentes tipos de tallos aerénquimatosos han sido descritos (Ogden, 1974). Sin embargo, la información anatómica sobre los ejes de las inflorescencias/infrutescencias es desconocida (Orchard, com. pers.). A pesar de esto, la presencia de madera caracterizada por tener vasos con placas de perforación simple o escalariforme ha sido reportada para varias especies arbustivas y arborescentes de *Gonocarpus*, *Glyschrocaryon*, *Haloragis* y *Haloragodendron*, y normalmente estas partes con madera se describen para las partes basales de las plantas (Orchard, 1975; Cronquist, 1981).

Un mayor soporte sobre la afinidad de la planta fósil de la Formación Tarahumara con la familia Haloragaceae está dada por la presencia, en la misma

localidad, de tallos con un aerénquima bien desarrollado y granos de polen que se asemejan a los de las Haloragaceae actuales. Estos órganos vegetales son fáciles de reconocer y son lo bastante distintivos como para distinguirlos de los órganos de las familias discutidas anteriormente.

Los tallos vegetativos carentes de conexión orgánica con las estructuras reproductivas, ya discutidas, son muy similares a aquellas de las plantas acuáticas. Estos tallos pueden encontrarse aislados, o en grupos de dos o tres, y están rodeados por hojas envainantes. La presencia de más de un tallo en ciertas zonas de estos ejes asemeja la condición encontrada en los nodos de los representantes actuales de Haloragaceae, en donde los tallos se ramifican. La anatomía de estos tallos fósiles es muy característica y similar a aquella de los tallos sumergidos del género *Myriophyllum* (Fig. 53), en especial con las raíces del género (Ogden, 1974). Los tallos fósiles están caracterizados por epidermis, un sólo círculo de largas lagunas de aerénquima separadas por cadenas de células parenquimáticas radiales, que conectan el cortex externo con el interno, endodermis bien desarrollada y estele central no lagunado con traqueidas y algunos vasos. Entre las plantas acuáticas y subacuáticas, existen otros géneros con aerénquima similar en sus tallos, pero su arquitectura es bastante diferente de la observada en *Obisporocaulis myriophylloides*. Por ejemplo, en estos otros géneros, el aerénquima está compuesto de un estele central con uno o más canales de xilema primario, un estele lagunado y un aerénquima altamente lagunado (e.g., *Ruppia*, *Zannichella*, *Najas*), otros tienen pocos haces vasculares interlagunares (e.g., *Potamogeton*), o están altamente lagunados con varios haces vasculares interlagunares (e.g., *Nuphar*, *Sagittaria*), y algunas veces tienen un estele central dividido en dos, tres, o cuatro haces vasculares separados (e.g., *Brasenia*, *Cabomba*). Sin embargo, existen otras plantas acuáticas con tallos más o menos similares a los de *O. myriophylloides*, como los de *Gratiola*, *Proserpinaca* y *Utricularia*. Estos géneros comparten un círculo de lagunas de aerénquima separadas por cadenas radiales de células de parénquima que conectan al cortex interno con el externo, la endodermis y un estele central no lagunado. No obstante, estos géneros difieren en tener un cortex con más de uno o dos círculos de lagunas y un estele central más complejo con

crecimiento secundario, que incluye una gran médula como en *Proserpinaca*; un cortex externo poco desarrollado con cadenas de parénquima uniseriadas, que pueden tener una epidermis inconspicua como en *Gratiola*; u otros que tienen una endodermis cortical de paredes delgadas, con un estele central compuesto únicamente por traqueidas como en *Utricularia* (Ogden, 1974).

Las Haloragaceae actuales presentan hojas opuestas, alternas o verticiladas. Estas pueden ser simples, pinnatífidas y bimórficas, con hojas sumergidas pectinadas, y hojas aéreas que pueden ser subsésiles o pecioladas, enteras, ovadas o lanceoladas (Orchard, 1979; Cook, 1990). En contraste, *Obisopocaula miriophylloides* tiene hojas envainantes que rodean casi todo el diámetro de los tallos. La anatomía de las hojas sumergidas, al menos en *Miriophyllum heterophyllum* Michx., sugieren la presencia de uno o más espacios aéreos en su mesófilo (Fig. 54), en contraste, las hojas de *O. miriophylloides* tienen mesófilo compacto compuesto de células isodiamétricas de parénquima.

La nueva planta de la Formación Tarahumara (*Tarahumara sofii* + *Obisopocaula miriophylloides*), representa un taxon extinto con un mosaico de caracteres que pueden ser encontrados en dos o tres géneros actuales (*Haloragodendron*, *Meziella* y *Myriophyllum*) de Haloragaceae. Documentar esta situación es importante, ya que la historia de la familia basada en el registro fósil alude a la presencia de frutos y granos de polen que han sido referidos a taxa actuales.

Debido a este mosaico de caracteres, las plantas fósiles muy probablemente "funcionaron" de una manera diferente a como lo hacen las especies actuales de la familia. Entonces, las diferencias en los caracteres señalados, pueden además, sugerir diferencias en sus procesos ecológicos y de desarrollo.

La comparación morfológica y anatómica entre las plantas actuales y la extinta sugiere que, al menos, algunos procesos ecológicos en los cuales la planta fósil estaba involucrada eran diferentes de aquellos presentes en sus parientes actuales. Los frutos parecen funcionar como en algunas especies actuales. Sin embargo, el espacio aéreo localizado en la base del fruto fósil, y no reportado entre las plantas actuales de la familia Haloragaceae, fue probablemente una ayuda para la dispersión. Siendo una

planta acuática, sus frutos eran soltados al agua como una sola unidad, como en *Meziella*. Mientras estos frutos eran una sola unidad, el espacio aéreo, probablemente, servía como una cámara de flotación, dándoles la oportunidad de viajar mayores distancias, ampliando así su radio de dispersión. Después, estos frutos, se separaban en cuatro distintos mericarpos como en *Myriophyllum*. La condición drupácea de los mericarpos de *Tarahumara sofii* está probablemente relacionada al ambiente. En la especie actual *Myriophyllum mattogrossense* Hoehne, los frutos pueden ser duros o succulentos dependiendo del desarrollo aéreo o sumergido del fruto (Orchard y Kasselmann, 1992). Si los frutos crecen fuera del agua, ellos desarrollan una pared dura, como nueces, pero si se desarrollan dentro del agua se convierten en frutos succulentos como drupas. La polinización parece ser similar a las especies actuales, con estilos y estigmas expuestos, sugiriendo anemofilia. Los tallos de *O. myriophylloides* sugieren un hábito acuático, aunque sus hojas no poseen las características típicas de las plantas actuales en la familia. Carecen de espacios intercelulares típicos de hojas sumergidas (e.g., *M. heterophyllum*), pero presentan una lámina delgada y, al parecer, carecen de estomas pues estos no se han observado. De tal manera que éstas podrían indicar una posición cercana al tallo aéreo de la planta fósil, o bien, solamente marca una diferencia en el tipo de hojas. Esta información sugiere que la planta era acuática y como acuática me refiero a aquella planta que pasa todo su ciclo de vida sumergida o parcialmente emergida o flotando en la superficie del agua (Lot, Novelo y Ramírez-García, 1993).

La planta fósil (*T. sofii* + *O. myriophylloides*) amplía la morfología de los órganos reproductivos y vegetativos entre las Haloragaceae. Debido al crecimiento secundario y las diferentes etapas de desarrollo de aerénquima en la base de la inflorescencia/infrutescencia, la reconstrucción de la planta fósil (*T. sofii* + *O. myriophylloides*) sugiere la presencia de una planta acuática, con un tallo aéreo y un tallo sumergido. Su pequeño tamaño y la organización anatómica indican que ésta era una planta herbácea, que probablemente creció en las orillas de los ambiente de agua dulce del Cretácico Superior de Huepac en Sonora. Esta planta tiene una inflorescencia/infrutescencia y tallos rizomatosos o estoloníferos, que se

ramificaban al nivel de los nudos, en donde el eje principal y sus ramas estaban rodeados por hojas envainantes. Esto sugiere que los tallos muy probablemente tenían una posición erecta, anclándose con el sistema rizomatoso, mientras que la parte aérea flotaba cerca del nivel del agua.

La familia Haloragaceae forma parte de una serie de familias como Araceae, Musaceae y Pandanaceae que basadas en su distribución actual, se cree se originaron en Gondwana, aunque sus registros fósiles más antiguos son encontrados en Laurasia. Puede ser que estas familias realmente se originaron en Gondwana, o cerca de las fronteras de estos dos paleocontinentes, y que encontraron durante el Cretácico, y aún durante el Terciario, condiciones favorables en los continentes del norte para diversificarse. Esto podría explicar la presencia de frutos y granos de polen similares a los de Haloragaceae durante el Terciario de Norte América y Europa, pero además insta a ser precavidos cuando se trata de relacionar estos registros fósiles con los taxa actuales dentro de la familia. Es prematuro decir cuándo aparecen en el registro fósil del hemisferio norte los géneros actuales. Sin embargo, si la idea de un origen en el hemisferio sur para la familia, basado en plantas actuales, es correcto, muy probablemente muchos de los registros del Terciario Inferior pueden representar taxa ya extintos, como la planta cretácica del pedernal de Huepac (*T. soffi* + *O. myriophylloides*), documentando así una mayor diversidad a través de la historia de la familia.

Desafortunadamente la comparación de fósiles preservados como compresiones y/o impresiones con aquellos permineralizados es difícil y futuras discusiones sobre esta idea tendrán que esperar a que existan más reconstrucciones completas de las plantas. La nueva planta de la Formación Tarahumara extiende el rango estratigráfico para la familia hasta el Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano), y confirma, además, que la diversidad en Haloragaceae fue mayor en el pasado que en el presente (Pragowsky, 1970; Cronquist, 1981; Orchard, 1985; Benton, 1993).



**LITERATURA CITADA**

- Amaya-Martínez, R. y M. M. C. González. 1993. Las rocas volcánicas de la Formación Tarahumara y su relación con las secuencias vulcano sedimentarias en la porción centro-oriental del Estado de Sonora. Memorias del III Simposio de la Geología de Sonora y Areas adyacentes Sonora '93. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. (Abstract)
- Basinger, J. F. 1976. *Paleorosa similkameenensis* gen. et sp. nov., permineralized flowers (Rosaceae) from the Eocene of British Columbia. Canadian Journal of Botany 59: 2379-2410.
- Basinger, J. F. y G. W. Rothwell. 1977. Anatomically preserved plants from the Middle Eocene (Allenby Formation) of British Columbia. Canadian Journal of Botany 55: 1984- 1990.
- Beraldi-Campesi, H. B., E. Chacón-Baca y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1997. Microfossils of an Upper Cretaceous (Campanian) vulcano-sedimentary sequence in Sonora, Mexico. American Journal of Botany 84: 6 (Abstract).
- Benton, M. J. 1993. The fossil record 2. Chapman & Hall. London.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. y R. A. Stockey. 1989. Permineralized fruits and seeds from the Princeton chert (Middle Eocene) of British Columbia: Nymphaeaceae. Botanical Gazette 150: 207-217.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 1990. Permineralized fruits and seeds from the Princeton chert (Middle Eocene) of British Columbia: Vitaceae. Canadian Journal of Botany 68: 288-295
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ 1991. Permineralized fruits and seeds from the Princeton chert (Middle Eocene) of British Columbia: Prunoideae. Botanical Gazette 152: 369-379.
- \_\_\_\_\_ y O. S. Ricalde-Moreno. 1995. Palmeras fósiles del Norte de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 66 (1): 37-106.

- Collinson, M. E. 1980. Recent and Tertiary seeds of the Nymphaeaceae *sensu lato* with a revision of *Brasenia ovula* (Brong.) Reid and Chandler. Annals of Botany 46: 603-632.
- Cook, C. D. K. 1990. Aquatic plant book. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Chacón-Baca, E. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1995. Microbial sediments and their biological contents of the Tarahumara Formation, Sonora, Mexico. American Journal of Botany 82 (b): 84 (Abstract).
- Dickinson, W. C. 1975. Studies on the floral anatomy of the Cunoniaceae. American Journal of Botany 62: 433-447.
- Duncan, T. y C. A. Meacham. 1987. Meka Manual. University Herbarium, University of California, Berkeley, California.
- Engel, M. S. 1978a. The Northwest European Pollen Flora 18. Review of Palaeobotany and Palynology, 26: 195-198.
- \_\_\_\_\_ 1978b. The Northwest European Pollen Flora 19. Review of Palaeobotany and Palynology 26: 199-207.
- Erwin, D. M., y R. A. Stockey. 1989. Permineralized monocotyledons from the Middle Eocene Princeton chert (Allenby Formation) of British Columbia: Alismataceae. Canadian Journal of Botany 67: 2636-2645.
- Gras-Cavagnetto, C. 1978. Étude Palynologique de L' Éocène du Bassin Anglo-Parisien. Mémoires de la Société Géologique de France 131: 1-63.
- Gras-Cavagnetto, C. y J. Praglowsky. 1977. Pollens d'Haloragacées dans le Thanétien et le cuisien du Bassin de Paris. Pollen et Spores 19 (2): 299-308.
- Jacques-Ayala, C., B. García, J. C. Dejong, N. M. Grajales, M. M. López y P. Layer. 1993. Age constraints for Cretaceous-early Tertiary thrusting and folding, northwestern Sonora: Hermosillo, Sonora. Memorias del III Simposio sobre la Geología de Sonora y Areas adyacentes. UNAM, Instituto de Geología. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología,

UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. 61-63  
(Abstract).

- Joy, K. W., A. J. Willis y W. S. Lacy. 1956. A rapid cellulose peel technique in palaeobotany. Annals of Botany n. s. (London). 20: 635-637.
- Lot, A., A. Novelo y Ramírez-García, P. 1993. Diversity of Mexican Aquatic Vascular Plant Flora. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution. Oxford University Press. 577-591.
- Mai, D. H. 1985. Entwicklung der Wasser- und Sumpfpflanzen- Gesellschaften Europas von der Kreide bei ins Quartar. Flora 176: 449-511.
- Manchester, S. R. y W. J. Kress. 1993. A fossil banana, *Ensete oregonense* based upon seeds from the Eocene of North America and its biogeographic implications. American Journal of Botany 80 (11): 1264-1272.
- McDowell, F. W., J. Roldan-Quintana, M. C. Amaya y C. M. Gonzalez. 1994. The Tarahumara Formation- A neglected component of the Laramide magmatic arc in Sonora. Geos 14: 76-77. (Abstract).
- Murgia, M. y J. L. Villaseñor. 1993. Clave para familias de plantas con flores (Magnoliophyta) de México. Asociación de Biólogos Amigos de la Computación, A.C. (ABACO). México, D. F.
- Nagaraj, M. y B. H. M. Nijalingappa. 1967. Embryological studies in *Myriophyllum intermedium* DC. Proceedings of the Indian Academy of Science B 65: 210-220.
- Netolitzky, F. 1926. Handbuch der Pflanzenanatomie. Band X, Anatomie der Angiospermen-Samen. Verlag von Gebrüder Borntrager. Berlin.
- Ogden, E. C. 1974. Anatomical Patterns of Some Aquatic Vascular Plants of New York. - New York State Museum and Science Service Bull. 424: 1-133.
- Orchard, A. O. 1975. Taxonomic revisions in the family Haloragaceae 1. The genera *Haloragis*, *Haloragodendron*, *Glyschrocaryon*, *Meziella* and *Gonocarpus*. Bulletin of the Auckland Institut and Museum 10: 1-299.
- \_\_\_\_\_ 1979. *Myriophyllum* (Haloragaceae) in Australasia I. New Zeland: A revision of the genus and a synopsis of the family. Brunonia 2: 247-287.

- \_\_\_\_\_ 1981. A revision of South American *Myriophyllum* (Haloragaceae), and its repercussions on some Australian and North American species. Brunonia 4: 27-65.
- \_\_\_\_\_ 1985. *Myriophyllum* (Haloragaceae) in Australasia. II The Australian species. Brunonia 8: 173-291.
- \_\_\_\_\_ y C. Kasselman. 1992. Notes on *Myriophyllum mattogrossense* (Haloragaceae). Nordic Journal of Botany 12: 81-84.
- \_\_\_\_\_ y G. J. Keighery. 1993. The status, ecology and relationships of *Meziella* (Haloragaceae). Nuytsia 9 (1): 111-117.
- Pigg, K. B. y T. N. Taylor. 1990. Permineralized *Glossopteris* and *Dicroidium* from Antarctica. In: Antarctic paleobiology; its role in the reconstruction of Gondwana Springer-Verlag, New York. 164-172 pp.
- Praglowky, J. 1970. The pollen Morphology of the Haloragaceae with reference to Taxonomy. Grana 10 : 159-239.
- Reid, C. y E., Reid. 1915. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. Meded. Van de Rijksopspor van Delstoff 6: 1-179. No consultado, citado en J. Praglowky. 1970. The pollen Morphology of the Haloragaceae with reference to Taxonomy. Grana 10 : 159-239.
- Reid, E. y M. E. Chandler. 1933. The London Clay Flora. London.
- Ricalde-Moreno, O. S., y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1992. A new locality with permineralized plants from the Upper Cretaceous sediments near Huepac, Sonora, Mexico. IV International Paleobotanical Organization Contributed Papers and Posters Sessions : 134 (Abstract).
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_. 1993. Plantas permineralizadas del Estado de Sonora. III Memorias del III Simposio sobre la Geología de Sonora y Areas adyacentes Sonora '93. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. 104-106. (Abstract)

- Rodríguez de la Rosa, R. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1994. Upper Cretaceous Zingiberalian fruits with *in situ* seeds from Southeastern Coahuila, Mexico. International Journal of Plant Science 155(6): 786-805.
- Roldán-Quintana, J. 1993. Nuevos datos sobre la Geología de la Hoja Dura en Sonora centro-oriental. Memorias del III Simposio de la Geología de Sonora y Areas adyacentes Sonora '93. Hermosillo, Sonora, México. 29-30 de Marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora. (Abstract).
- Roth, I. 1977. Fruits of angiosperms. Encyclopedia of plant anatomy. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- Rowett, A. Y. y A. D. Sparrow. 1994. Multivariate analysis of Australian Eocene dispersed cuticle floras: influence of age, geography and taphonomy on biozonation. Review of Palaeobotany and Palynology 81: 165-183.
- Silva-Pineda, A. 1984. Frutos del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México. Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Págs. 432-437.
- Stockey, R. A. 1987. A permineralized flower from the Middle Eocene of British Columbia, Canada. American Journal of Botany 74: 1878-1887.
- \_\_\_\_\_, H. Nishida y M. Nishida. 1992. Upper Cretaceous araucarian cones from Hokkaido; *Araucaria nihongii* sp. nov. Review of Paleobotany and Palynology 72 (1-2): 27-40.
- Szafer, W. 1954. Pliocenska flora okolic Czorsztyna y jej stosunek do Pleistocenu. Inst. Geol. Warszawa Prace 11: 1- 238. No consultado, citado en J. Praglowsky. 1970. The pollen Morphology of the Haloragaceae with reference to Taxonomy. Grana 10: 159-239.
- Weber, R. 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 33: 5-19.
- \_\_\_\_\_. 1980 (1982). Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y consideraciones sobre las coníferas mesozoicas de México. UNAM, Instituto de Geología, Revista 4: 111-124.

- \_\_\_\_\_ y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 1994. Perfil actual y perspectivas de la Paleobotánica en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 55: 141-148.
- Wheeler, E. A. y C. A. LaPasha. 1994. Woods of Vitaceae. Fossil and modern. Review of Paleobotany and Palynology 80: 175-207.

### INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Lista de especies revisadas del Herbario Nacional de México (MEXU) que se compararon con el material fósil, señalando las especies usadas para técnicas histológicas con un asterisco \*. .....36

Tabla 2. Comparación de caracteres entre el material fósil de *Tarahumara sofii* y las familias actuales relacionadas.....37

Tabla 1. Lista de especies revisadas del Herbario Nacional de México (MEXU) que se compararon con el material fósil, señalando las especies usadas para técnicas histológicas con un asterisco \*.

Especies	Estado	Número de registro
<i>Gunnera insignis</i> (Oerst.) A. DC. *	Nicaragua	661 467
<i>Gunnera kippiana</i> Lund. *	Veracruz, México	263 965
<i>Gunnera mexicana</i> Brand.*	Veracruz, México	209 815
<i>Gunnera talamancana</i> Weber- Mora	Costa Rica	163 581
<i>Gunnera wendlandii</i> Reibe ex Schindl.	Costa Rica	790 117
<i>Haloragis trigonocarpa</i> Muell.	Australia	597 421
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vellozo) Verdc.	Carolina del Norte, E.U.A.	594 756
	Guanajuato, México	794 104
	Jalisco, México	170 818
	Estado de México, México	594 775
	Estado de México, México	420 170
	Estado de México, México	409 971
<i>Myriophyllum brasiliense</i> Camb.	Oaxaca, México	428 671
	Georgia, E.U.A.	126 533
<i>Myriophyllum exalbescens</i> Fern.	Carolina del Norte, E.U.A.	134 263
	Quebec, Canada	143 946
<i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michx.	Minnesota, E.U.A.	773 100
	Hidalgo, México	537 593
	Massachusetts, E.U.A.	298 724
	Morelos, México	597 618
	Carolina del Norte, E.U.A.	147 099
	Carolina del Norte, E.U.A.	134 209
	Texas, E.U.A.	414 846
Veracruz, México	324 859	
<i>Myriophyllum hippurides</i> Nutt.	Michoacan, México	497 263
	Chihuahua	210 897
<i>Myriophyllum humile</i> (Raf.) Morong. forma <u>capillaceum</u> (Torr.) Fern.	Estado de México, México	170 817
	Morelos, México	768 712
<i>Myriophyllum laxum</i> Shuttlew ex Chapman	Massachusetts, E.U.A.	123 215
<i>Myriophyllum quitense</i> H.B.K.	Carolina del Norte, E.U.A.	134 197
	Estado de México, México	357 838
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Michoacan, México	343 269
	Arizona, E.U.A.	537 346
<i>Myriophyllum spicatum</i> L. spp. <u>exalbescens</u> (Fern.) Huft	Arizona, E.U.A.	807 330
<i>Myriophyllum tenellum</i> Bigel	Wisconsin, E.U.A.	146 949
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	Minnesota, E.U.A.	691 038
	Quebec, Canada	50 713
<i>Proserpinaca palustris</i> L. *	Florida, USA	398 950
	Carolina del Norte, E.U.A.	173 153
	Tennessee, E.U.A.	669 409
	Wisconsin, E.U.A.	165 224
	Texas, E.U.A.	122 892
<i>Proserpinaca pectinata</i> Lam.	Carolina del Norte, E.U.A.	399 231
	Carolina del Norte, E.U.A.	181 562
	Florida, E.U.A.	600 470



Tabla 2. Comparación de caracteres entre el material fósil de *Tarahumara sofii* y las familias actuales relacionadas.

Familias	Hábito	Flores	Inflorescencias	Ovario	Carpelos	Ovulos por carpelo	Placentación	Ovulo/semilla	Tipo de fruto	Número de semillas
Rosaceae	Terrestres	Perfectas, unisexuales	Flores solitarias, espiga, racimo, etc.	Hipógino, epigino, perigino	1 a 5, ó más	1, 2, o más	Axilar, apical, marginal, libre central	Anátropo a hemítropo o campilótropo	Folículo, aquenio, pomo, drupa, etc.	1, 2, o más
Cunoniaceae	Terrestres	Perfectas, rara vez unisexuales	Panicula, racimo, rara vez con flores solitarias	Hipógino, rara vez epigino	2, o rara vez 3-5	1 ó 2, o más	Apical-axilar, basal, central	Apótropo	Cápsula, o raro nuececilla o drupeola	2, 4, o más
Rhizophoraceae	Acuáticas	Perfectas, raramente unisexuales	Flores solitarias, raras cima o racimo	Hipógino a epigino	2 a 5, rara vez 6	2, rara vez 4, o más	Apical-axilar, péndula	Anátropo a hemítropo	Capsular Bacado	1, a más
Rubiaceae	Terrestres	Perfectas, raramente unisexuales	Cimas, rara vez flores solitarias	Epigino	2, raro, 3, a 5 ó más	1 a más	Axilar, libre central, apical, basal	Anátropo a hemítropo	Cápsula, baya, drupa, o esquizocarpos indehiscentes secos	2, a más
Hippuridaceae	Acuáticas	Perfectas, rara vez unisexuales	Flores solitarias	Epigino	1	1	Apical	Anátropo	Aquenio o drupeola	1
Gunneraceae	Acuáticas	Unisexuales, rara vez, perfectas	Panicula	Epigino	2 fusionados	1	Apical péndula	Anátropo	Drupa	1
Haloragaceae	Acuáticas y terrestres	Perfectas o unisexuales	Dicasio, espiga o flores solitarias	Epigino	1 a 4	1	Apical péndula	Anátropo	Nuez y drupillas esquizocárpicas	1 a 4
<i>Tarahumara sofii</i>	Acuática	Unisexuales	Dicasio, flores axilares verticiladas	Epigino	4	1	Apical péndula	Anátropo	Drupillas esquizocárpicas	4

## INDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Localización de las localidades fosilíferas del Cretácico Superior de la Formación Tarahumara que contienen pedernal y plantas permineralizadas (arriba), señalando la columna estratigráfica de la localidad tipo de Huepac (abajo), modificada de C. Jacques Ayala.....9

### *Flor de Tarahumara sofii* gen. et sp. nov.

Fig. 2. Corte longitudinal, mostrando copa floral (Cf), carpelo con estilo, estigma, óvulo y dos carpelos laterales. LPB 3206, x 35.....44

Fig. 3. Corte longitudinal, mostrando tres carpelos cada uno con su óvulo. LPB 3269A, x 32.....44

Fig. 4. Corte transversal de la base, mostrando cuatro carpelos casi fusionados, cada uno con su óvulo. LPB 3551, x 36.....44

Fig. 5. Corte transversal de la parte superior, mostrando cuatro carpelos libres. LPB 3333, x 30.....44

Fig. 6. Corte transversal de la base, mostrando copa floral (Cf) que se une a la epidermis externa de los carpelos. LPB 3226, x 27.....44

Fig. 7. Corte longitudinal de copa floral (Cf), mostrando mesófilo (me). LPB 3201, x 106 .....44

Fig. 8. Corte transversal de carpelo, mostrando epidermis externa e interna, mesófilo con haces vasculares. LPB 3315, x 105. ....44

Fig. 9. Corte transversal del carpelo mostrando componentes celulares de epidermis externa (Ex) e interna (Ei) y mesófilo (Me). LPB 3333, x 143.....44

Fig. 10. Corte longitudinal del estilo y estigma. LPB 3206, x 111.....	44
Fig. 11. Corte longitudinal mostrando dos óvulos. LPB 3508, x 41.....	44
 <b>Óvulo, fruto e inflorescencia/infrutescencia de <i>Iarahumara sofii</i> gen. et sp. nov.</b>	
Fig. 12. Corte longitudinal, mostrando área del tubo micrópilar. LPB 3508, x 200.....	45
Fig. 13. Corte longitudinal, mostrando zona de la chalaza e hipostasa (Hi). LPB3508, x 200. ....	45
Fig. 14. Corte transversal, mostrando integumentos externo (ie) e interno (ii). LPB 3315, x 218. ....	45
Fig. 15. Corte transversal de mericarpo libre. LPB 3504, x 63.....	45
Fig. 16. Corte longitudinal del fruto con espacio entre carpelos y copa floral (Cf). LPB 3437, x 35. ....	45
Fig. 17. Corte longitudinal mostrando capas del pericarpo: endocarpo (En), mesocarpo (Me) y exocarpo (Ex), con contenidos oscuros. LPB 3413, x 60.....	45

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Fig. 18. Corte longitudinal, mostrando pericarpo interno, Pi, (endocarpo y capas internas del mesocarpo) esclerotizado. LPB 3551, x 29.....	45
Fig. 19. Corte longitudinal, mostrando pericarpo externo parenquimatoso (Pe). LPB 3548, x 33. ....	45
Fig. 20. Corte longitudinal, mostrando el micrópilo (Mi) de la semilla. LPB 3548, x 100.....	45
Fig. 21. Corte longitudinal, mostrando acercamiento de células embrionarias (tecna). LPB 3551, x 114. ....	45
Fig. 22. Corte longitudinal de la base de la inflorescencia/infrutescencia, mostrando un verticilio de ejes secundarios. LPB 3625, x 14.....	45
Fig. 23. Corte longitudinal de la base, mostrando verticilo con flores/frutos axilares. LPB 1-10C, x 9.5. ....	45

#### **Inflorescencia/infrutescencia de *Tarahumara sofii* gen. et sp. nov.**

Fig. 24. Corte longitudinal de la parte apical, mostrando ramificaciones opuestas (S). LPB Muestra H1, x 0.6. ....	46
Fig. 25. Corte longitudinal de eje secundario, mostrando flor apical. LPB 3434, x 25.....	46
Fig. 26. Corte longitudinal de la base, mostrando distancia en entrenudos y crecimiento secundario. LPB 7-HLM , x 14.....	46

Fig. 27. Corte longitudinal de la parte intermedia del eje principal, mostrando brácteas (B). LPB 3627, x 9. ....	46
Fig. 28. Corte longitudinal de la parte apical de un eje secundario, mostrando capas celulares y yema (flecha). LPB 9-HLM, x 25.....	46
Fig. 29. Corte transversal de la parte intermedia del eje principal. LPB 6-HLM, x 66. ....	46
Fig. 30. Corte transversal de la parte intermedia del eje principal, mostrando epidermis, cortex externo y espacios intercelulares del cortex interno (A). LPB 7-HLM, 93. ....	46
Fig. 31. Corte transversal de la parte basal del eje principal, mostrando aerénquima. LPB 16-HLM, x 18. ....	46
Fig. 32. Corte transversal del sistema vascular del eje principal, mostrando floema, xilema y médula. LPB 5-HLM, x 143. ....	46
Fig. 33. Corte longitudinal del xilema primario. LPB 9-HLM, x 1100. ....	46
Fig. 34. Corte longitudinal de la médula, mostrando tipos celulares y contenidos oscuros de estos. LPB 2-19, x 200.....	46
Fig. 35. Corte tangencial del sistema vascular, mostrando elementos de vaso (V) y radios fusiformes (R). LPB 7-HLM, x 400.....	46

Fig. 36. Corte longitudinal del xilema secundario, mostrando elementos de vaso con punteaduras circulares opuestas. LPB 9-HLM, x 1100.....46

### **Inflorescencia/Infrutescencia de *Tarahumara sofii* gen. et sp. nov., y granos de polen fósil**

Fig. 37. Corte longitudinal del xilema secundario, mostrando placas de perforación escalariiforme en elementos de vaso (riecna).

LPB 7-HLM, x 480. ....47

Fig. 38. Corte transversal de sistema vascular, mostrando paquetes de floema secundario, zona del cámbium vascular, y xilema secundario.

LPB 5-HLM, x 320. ....47

Fig. 39. Corte longitudinal del sistema vascular, mostrando xilema secundario, zona del cámbium vascular (C) y floema secundario (P).

LPB 2-14, x 400. ....47

Fig. 40. Vista polar, mostrando simetría, tipo y disposición de poros.

LPB 2416, x 1100. ....47

Fig. 41. Vista polar, mostrando ornamentación y poros.

LPB 2426, x 1100. ....47

### ***Obisopcaule myriophylloides* gen. et sp. nov.**

Fig. 42. Corte transversal de dos tallos rodeados por hojas envainantes (H).

LPB 842, x 27. ....47

Fig. 43. Corte transversal de tallo y hojas (H), mostrando epidermis (E), cortex externo e interno, y aerénquima con lagunas. LPB 842, x 90.....47

Fig. 44. Corte transversal de tallo, mostrando endodermis (Ed) y sistema vascular con elementos traqueales y de vaso. LPB 33A, x 112.....47

Fig. 45. Corte transversal del nudo, mostrando dos tallos rodeados por hojas envainantes. LPB 835, x 53. ....47

Fig. 46. Corte transversal del nudo, mostrando arreglo de tallo principal y ramificación. LPB 219, x 26. ....47

#### **Frutos, tallo y hoja en especies de *Myriophyllum***

Fig. 47. Corte transversal de fruto joven de *Miriophyllum heterophyllum* Michx., mostrando pericarpo con mesocarpo parcialmente esclerotizado (flecha). LPB 1-MHC, x 50. ....48

Fig. 48. Corte transversal de fruto maduro de *M. heterophyllum* Michx., con mesocarpo parcialmente esclerotizado (flecha). LPB 2-MHC, x 100.....48

Fig. 49. Corte transversal de mericarpo maduro en *M. aquaticum* (Vellozo) Verdc., mostrando mesocarpo parcialmente esclerotizado (flecha). LPB 3-MHC, x 66.....48

