00345

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANALISIS FOLIAR DE ANACARDIACEAE, BERBERIDACEAE Y SALICACEAE EN LOS AHUEHUETES (OLIGOCENO), TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA

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 :

JOSE LUIS RAMIREZ GARDUÑO

1999

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

270648

AGRADECIMIENTOS

Esta obra es el resultado de la participación de muchas personas, por tanto no pretenderé enlistar a todas, pues de intentarlo correría el injusto riesgo de omitir a alguna. Las contribuciones han sido variadas y no podría pasar por alto desde la sencilla palabra en el momento que lo necesitaba, hasta las largas discusiones y charlas relacionadas al tema del *trabajo*.

Debo sin embargo, nombrar a varias personas a las que mi actividad y la obra deben demasiado:

A mi asesor y amigo el Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz, porque bajo su enseñanza y ejemplo he visto como se transforma mi inicial gusto por las plantas fósiles, en una fascinación por el trabajo en esta área.

Al Comité Tutorial: Dra. Teresa Terrazas Salgado por sus valiosos comentarios relacionados a la arquitectura foliar y relaciones taxonómicas en la familia Anacardiaceae, además de facilitarme sus ejemplares de hojas aclaradas para comparación. M. en C. Francisco González Medrano por sus enseñanzas y comentarios sobre la vegetación en México.

A los revisores del manuscrito de tesis, quienes corrigieron mis numerosos errores y enriquecieron el trabajo con sus importantes comentarios: Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, Dr. Jerzy Rzedowski Rotter, M. en C. Francisco González Medrano, Dr. Fernando Chiang Cabrera, Dra. María del Socorro Lozano García y Dr. José A. Sarukhán Kermez.

Al Dr. Jack A. Wolfe por sus comentarios sobre la evolución de los caracteres de arquitectura foliar en plantas actuales y fósiles.

A los excelentes fotógrafos Héctor Hernández y Antonio Altamira, en especial al segundo por las numerosas molestias que le ocasioné y por que me ha distinguido con su amistad.

Al Dr. Mario Sousa y al personal del Herbario Nacional (MEXU), por la facilidad en la obtención de material para comparar.

Al Dr. Dante J. Morán Zenteno, Director del Instituto de Geología, por el apoyo que me ha otorgado.

Al Dr. Javier Caballero investigador del Instituto de Biología, por facilitarme una copia del Programa NTSYS-pc versión 1.8.

A la generosa familia Aranguthy, en especial al Sr. Felix Aranguthy por su amable colaboración durante las temporadas de campo.

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

El trabajo fue apoyado por los proyectos de investigación CONACyT (1005 PT) y DGPA (IN 207294 e IN 205597).

INDICE

RESUMEN

La Formación Pie de Vaca (Paleógeno) ha resultado un inmenso proyecto de investigación en la región centro sur de México. De entre las localidades al momento reconocidas en la Formación, destaca Los Ahuehuetes, ubicada en la ribera del Río Axamilpa, donde se han identificado numerosos órganos de plantas, en perfecto estado de conservación. Los órganos más abundantes son las hojas. Las hojas han permitido, a partir del análisis de los patrones de venación, la descripción de especies pertenecientes a las familias Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae. Los folíolos y hojas de Anacardiaceae se caracterizan por una marcada asimetría y el desarrollo variable de sus órdenes altos de venación, generalmente poco desarrollados. Los géneros que se reconocen son: *Comocladia*, *Haplorhus*, *Pistacia* y *Rhus*. De entre ellos destaca sobremanera *Haplorhus*, ya que su representante actual crece como planta monotípica y endémica en Perú. Berberidaceae está representada en la localidad por *Mahonia* y *Berberis* y sus hojas y folíolos se caracterizan en el caso de *Mahonia* por ser sésiles y tener dientes muy grandes, y en *Berberis* por tener base decurrente y venación acródroma. La presencia de *Berberis* es importante porque en la actualidad plantas con características similares no son componentes naturales de la vegetación en México. Los caracteres distintivos en las hojas de *Salix* y *Populus* (Salicaceae) son los dientes salicoides. Los fósiles identificados señalan que en *Salix* las hojas tienen venación primaria pinnada y la secundaria camptódroma. En *Populus* la venación primaria varía de pinnada a acródroma y la secundaria puede ser eucamptódroma o broquidódroma. El inusual número de especies en la localidad (12), y los probables nexos con especies fósiles y actuales de Norteamérica reflejan un intenso proceso de diversificación en la porción oeste del continente. La identificación de las plantas fósiles en Los Ahuehuetes contribuye al conocimiento de la composición de la comunidad vegetal en el sur de Puebla durante el Paleógeno, y refiere una asociación integrada por plantas con diferentes afinidades y filiaciones, que en conjunto integran un grupo difícil de relacionar con asociaciones vegetales actuales. Con respecto a la comparación de caracteres consistentes de hojas, se han encontrado nexos paleobiogeográficos con Sudamérica (*Haplorhus*, *Berberis*), se reafirman los conocidos de antemano con Norteamérica (*Populus*, *Salix*), se siguen apoyando los reconocidos con Asia (*Mahonia* y *Pistacia*), además de resaltarse los elementos endémicos (*Comocladia*, *Populus dentiacuminata*). La presencia de los fósiles confirma las ideas que reconocen al territorio de México como centro secundario de diversificación de Anacardiaceae y Berberidaceae y lo más importante es que establecen la edad mínima de un prolongado proceso de diversificación de la flora del país. El registro paleobotánico de México sugiere que los nexos biogeográficos de las plantas que hoy conforman su vegetación actual tienen un origen muy antiguo, probablemente del Cretácico o Paleógeno, por lo que varios conceptos muy arraigados en la descripción de la vegetación actual del país deben ser reevaluados.

INTRODUCCION

La Formación Pie de Vaca en los alrededores de Tepexi de Rodríguez, Puebla, ha resultado un área importante en la investigación de angiospermas del Paleógeno, tal como lo han enfatizado Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1993,1994a,1994b, 1994c) en sus trabajos sobre la flora fósil de la localidad Los Ahuehuetes, y que han sostenido Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz (1998), Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996), Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz (1996) y Velasco de León y Cevallos-Ferriz (1997, 1998).

La información generada de la Formación Pie de Vaca incluye estudios palinológicos en diferentes localidades correlacionables con la localidad Los Ahuehuetes (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996), métodos de comparación fisionómica foliar para conocer parámetros paleoclimáticos del área (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1998), la prospección de localidades diferentes, que ha dado como resultado el conocimiento de afloramientos con madera permineralizada que posee excelente grado de conservación (Martínez-Hernández, com. pers. 1997), algunos datos sobre su paleofauna (Espinosa-Pérez, com. pers. 1997; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998), la delimitación geológica de la Formación (Silva, com. pers. 1997) y, sobre todo, en Los Ahuehuetes la identificación taxonómica de plantas a partir de hojas y estructuras reproductoras, para conocer a los componentes de la paleocomunidad. Este marco de conocimiento cada vez más completo, es indispensable para discutir los resultados que se generan en un concepto dinámico de la biología y geología del pasado.

Los estudios paleobotánicos en diferentes localidades alrededor del mundo indican la necesidad de evaluar en forma crítica no sólo la presencia de taxa, sino también su significado ecológico, ya que se distingue como práctica común la asociación ecológica inmediata de taxa fósiles, basada en el conocimiento de un taxon "indicativo" a una comunidad o ambiente actual determinado. Una sola tafoflora que contiene asociaciones a veces muy variadas, ha dado como resultado mosaicos diversos de asociación en los que se integran plantas con diferentes afinidades ecológicas, si se usa como modelo a taxa actuales (Wolfe et al., 1998).

Un punto de vista menos común entre los paleontólogos, pero que está cobrando fuerza, es considerar la presencia de taxa en un lugar y momento determinado, atendiendo la íntima relación de su naturaleza biológica con el estado del ambiente y la forma en que éste incide en esa misma naturaleza. El resultado, a diferencia del procedimiento anterior, es que las asociaciones entre plantas indican la integración de comunidades extrañas desde el punto de vista neobotánico, pero que, sin embargo, su presencia responde a múltiples

factores que han influido en su establecimiento a lo largo del tiempo, mismos que sí pueden compararse con los esquemas basados en la biota actual.

En México no se ha presentado un ensayo que involucre la evolución geológica del territorio y las condiciones que imprime al ambiente, con la evolución de la flora a través del tiempo, en parte por el limitado conocimiento del registro fósil de angiospermas y por la manera tan arraigada de algunas ideas en el ámbito de la botánica (e.g. las glaciaciones como proceso determinante en la integración de asociaciones vegetales sobre todo en el sur del país). El ensayo se antoja adecuado e interesante porque el territorio de México es un enorme registro de modificaciones al paisaje geomorfológico que involucra varios millones de años y en el que simplemente la diferencia en la naturaleza de origen de sus dos grandes Sierras Madre, Oriental y Occidental, ofrece la posibilidad de comparar procesos de evolución para diversos linajes.

El objetivo de la presente tesis es mostrar los criterios de comparación morfológica que ayudan a la identificación de órganos foliares de las familias Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae, de la localidad Los Ahuehuetes, en Tepexi de Rodríguez, Puebla. Además, considerando algunos datos geológicos del país, así como el registro paleobotánico conocido de México (Cretácico-Terciario), se discuten aspectos relacionados a la evolución florística del territorio nacional, en la que se analiza el papel de los taxa identificados en los alrededores de Tepexi de Rodríguez, tanto en la composición de la paleocomunidad como en su importancia biogeográfica.

MATERIALES Y METODOS GENERALES

Todo el material fósil se obtuvo de la localidad Los Ahuehuetes, que se localizan en el margen del Río Axamilpa, a 4.5 km. al noroeste de la población de Tepexi de Rodríguez, en la región sur del estado de Puebla, México, a 18°35'N, 97°55'W.

La colección de ejemplares fósiles es producto de varias recolectas, algunas de las cuales se efectuaron en el transcurso del presente trabajo. Para su obtención se emplearon algunas herramientas como palas, picos, cinceles de diferentes tamaños, marros, brochas y agujas de disección. La limpieza del material que lo requería se efectuó con un percutor Craftsman 402111, así como con agujas de disección. Las observaciones morfológicas de las hojas fósiles, así como los dibujos del patrón de venación se hicieron en un microscopio estereoscopico Olympus SZH, con cámara lúcida.

Las hojas fueron identificadas revisando la bibliografía disponible, por la observación de poblaciones en campo, la observación de ejemplares en las colecciones de herbario y la consulta a especialistas. Cuando un taxon fósil fue ubicado por sus características morfológicas más generales, se analizaron sus detalles particulares para

factores que han influido en su establecimiento a lo largo del tiempo, mismos que sí pueden compararse con los esquemas basados en la biota actual.

En México no se ha presentado un ensayo que involucre la evolución geológica del territorio y las condiciones que imprime al ambiente, con la evolución de la flora a través del tiempo, en parte por el limitado conocimiento del registro fósil de angiospermas y por la manera tan arraigada de algunas ideas en el ámbito de la botánica (e.g. las glaciaciones como proceso determinante en la integración de asociaciones vegetales sobre todo en el sur del país). El ensayo se antoja adecuado e interesante porque el territorio de México es un enorme registro de modificaciones al paisaje geomorfológico que involucra varios millones de años y en el que simplemente la diferencia en la naturaleza de origen de sus dos grandes Sierras Madre, Oriental y Occidental, ofrece la posibilidad de comparar procesos de evolución para diversos linajes.

El objetivo de la presente tesis es mostrar los criterios de comparación morfológica que ayudan a la identificación de órganos foliares de las familias Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae, de la localidad Los Ahuehuetes, en Tepexi de Rodríguez, Puebla. Además, considerando algunos datos geológicos del país, así como el registro paleobotánico conocido de México (Cretácico-Terciario), se discuten aspectos relacionados a la evolución florística del territorio nacional, en la que se analiza el papel de los taxa identificados en los alrededores de Tepexi de Rodríguez, tanto en la composición de la paleocomunidad como en su importancia biogeográfica.

MATERIALES Y METODOS GENERALES

Todo el material fósil se obtuvo de la localidad Los Ahuehuetes, que se localizan en el margen del Río Axamilpa, a 4.5 km. al noroeste de la población de Tepexi de Rodríguez, en la región sur del estado de Puebla, México, a 18°35'N, 97°55'W.

La colección de ejemplares fósiles es producto de varias recolectas, algunas de las cuales se efectuaron en el transcurso del presente trabajo. Para su obtención se emplearon algunas herramientas como palas, picos, cinceles de diferentes tamaños, marros, brochas y agujas de disección. La limpieza del material que lo requería se efectuó con un percutor Craftsman 402111, así como con agujas de disección. Las observaciones morfológicas de las hojas fósiles, así como los dibujos del patrón de venación se hicieron en un microscopio estereoscopico Olympus SZH, con cámara lúcida.

Las hojas fueron identificadas revisando la bibliografía disponible, por la observación de poblaciones en campo, la observación de ejemplares en las colecciones de herbario y la consulta a especialistas. Cuando un taxon fósil fue ubicado por sus características morfológicas más generales, se analizaron sus detalles particulares para

establecer las relaciones con plantas actuales. El empleo de hojas de diversas especies, aclaradas mediante la técnica modificada de Payne (1969) fue importante en la etapa de comparación. La terminología empleada en la descripción de los fósiles, así como de las plantas actuales, se tomó de Hickey (1973).

La localidad Los Ahuehuetes ha sido interpretada como perteneciente al miembro inferior de la Formación Pie de Vaca (Pantoja-Alor, com. pers. 1992). La relación estratigráfica de la secuencia que subyace a la Formación Pie de Vaca, indica que su edad máxima es el Oligoceno (Pantoja-Alor, com. pers. 1992). Los resultados de un análisis palinológico de los depósitos en Los Ahuehuetes indica una edad de Eoceno u Oligoceno para la secuencia (Martínez-Hernandez y Ramírez-Arriaga, 1996). Considerando los datos estratigráficos y palinológicos, se ha sugerido el Oligoceno como edad para el depósito de Los Ahuehuetes. Además, observaciones preliminares de ostrácodos sugieren una edad de Oligoceno para los sedimentos portadores del material fósil (Carreño, com. pers. 1998). Se considera por tanto la edad de Oligoceno para la sección, no obstante, es necesario que la edad sea confirmada por datos radiométricos. Para esto, en colaboración con el M. en C. Gilberto Silva de la Facultad de Ingeniería, UNAM, se están procesando muestras de vidrio volcánico, para la obtención de edades mediante la técnica de trazas de fisión. Dos de las muestras tienen asociación directa con los estratos contenedores de plantas fósiles.

La secuencia sedimentaria está formada por horizontes de material piroclástico tales como abundantes partículas de ceniza y arena fina, depositados en un ambiente lacustre o fluvial de baja energía, donde las plantas fueron conservadas como compresiones e impresiones (Fig. 1). Los fósiles de plantas están representados por órganos disociados y a veces fragmentados de muchas angiospermas (Magallón-Puebla & Cevallos-Ferriz, 1994a, 1994b, 1994c), algunos restos de frondas de helechos, y se ha reportado la presencia del cuerpo fructífero de un hongo conocido como "estrella de la tierra" (Magallón-Puebla & Cevallos-Ferriz, 1993).

En los trabajos anteriores a 1997, la extensión de la Formación Pie de Vaca no se reconocía más allá de unos cuantos kilómetros de distancia a Los Ahuehuetes. Sin embargo, los trabajos de prospección de Martínez-Hernández y Silva (com. pers. 1997) indican que tiene una extensión muy grande y que puede abarcar desde el sur del estado Morelos, hasta el estado de Tlaxcala (Silva, com. pers. 1997).

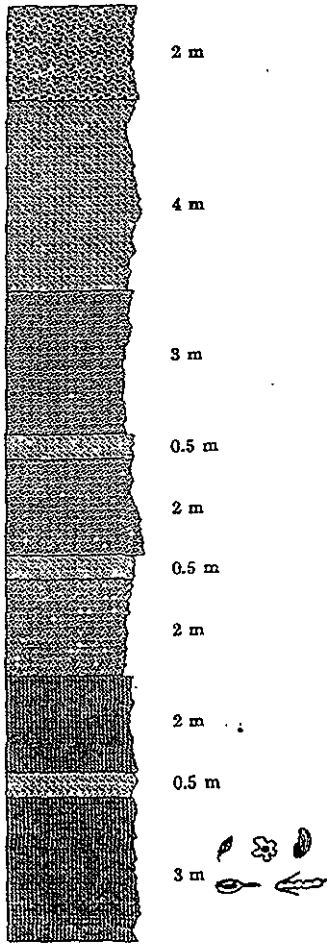
La organización del presente trabajo parte del reconocimiento y discusión de las identificaciones en cada una de las tres familias que se presentan; el desarrollo de cada una de ellas integra un capítulo. El conjunto de datos que resulta de los tres apartados se integra en una discusión general, primero relacionada al estado de la paleocomunidad y

luego en una discusión que trata de relacionar el registro fósil conocido de México con los cambios florísticos a través del tiempo en el territorio.

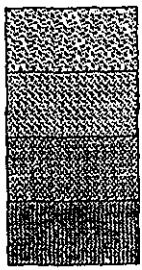
En el capítulo de Anacardiaceae la dificultad en la identificación de algunos fósiles (e.g. *Comocladia*), requirió la incorporación de un análisis fenético para hacer una evaluación numérica de los caracteres.

Los nombres científicos asignados a los fósiles representan sólo una práctica, ya que su validez requiere, bajo las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, la publicación formal.

Todo el material utilizado en el presente trabajo se encuentra depositado en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM.



Simbología



Conglomerado

Arenisca

Lutita arenosa

Lutita

Figura 1

RESULTADOS

BERBERIDACEAE

Introducción

El hábito de Berberidaceae es variado; existen como hierbas perennes, pero son más comunes los arbustos o pequeños árboles espinosos (Cronquist, 1981). Esta familia se distribuye en las regiones templadas del Hemisferio Norte, aunque *Berberis* se extiende a Sudamérica por los Andes hasta el Estrecho de Magallanes (Ahrendt, 1961; Cronquist, 1981).

Mahonia y *Berberis* son los géneros con mayor número de especies, ya que entre ambos suman 650 aprox. El género *Berberis* fue propuesto por Linneo en 1753, posteriormente Nuttall en 1818 creó al género *Mahonia*, aunque la única distinción universal entre ellos es que *Berberis* tiene hojas simples y en *Mahonia* son compuestas. A pesar de que en la literatura existen ambos géneros, el tratamiento taxonómico que *Mahonia* ha recibido es variado. Cronquist (1976) opina que no existen diferencias morfológicas constantes o barreras genéticas para separar a *Berberis* de *Mahonia;* por tanto, mantiene al segundo género como sección del primero. De manera semejante, en el trabajo sobre el género *Berberis* para México, Marroquín (1972), refiere bajo el mismo género a *Berberis*, propiamente dicho, y a *Mahonia*. Su argumento parte de considerar que el peso de las identificaciones erróneas es muy grande e interfieren en el trabajo taxonómico. Por esta razón decide usar a *Berberis* como un nombre universal y mantener a *Mahonia* como subgénero. Independientemente del problema taxonómico, por el número de especies simpátricas que contiene, México representa un importante centro secundario de diversidad de *Mahonia* (=*Berberis*) (Marroquín, 1972).

Ahrendt (1961) concluye que la distinción de los taxa a partir de la naturaleza de sus hojas es un criterio consistente y registra una serie importante de datos relacionados a las hojas, mediante los cuales se puede caracterizar a *Mahonia* y *Berberis*. En *Mahonia* las hojas siempre son imparipinnadas, mientras que en *Berberis* las hojas, tal como lo señala Cronquist (1981), la presencia de una articulación en la base de la lámina, puede representar una condición unifoliolada, que a veces se interpreta como hoja simple. Otros caracteres de las hojas pueden ser importantes en la diferenciación de los dos géneros pero son también de gran valor para entender algunos aspectos de las relaciones biogeográficas de estas plantas. La presencia de peciólulo en los folíolos de *Mahonia* es un carácter que permite separar a las especies por afinidades geográficas. Las especies asiáticas tienen hojas que son predominantemente subsésiles, con peciólulo marcado o muy rara vez cortamente pecioluladas; en contraste muy pocas especies americanas tienen folíolos cortamente pecioluladas (Ahrendt, 1961). También con respecto a los folíolos,

en muchas de las especies asiáticas de *Mahonia*, la base es a veces subcordada (ligeramente traslapada al raquis), truncada, ampliamente redondeada, ampliamente cuneada o al menos subtruncada. En las otras especies asiáticas y en muchas especies americanas, la base es más estrechamente cuneada, así que éste es un pequeño punto de contacto entre la base del folíolo y el raquis.

En *Mahonia* el tipo más común de margen es el remotamente dentado, con 1-8(-18) dientes y 3-6(-10) mm de separación. Cuando predomina la dentición tosca, el ápice agudo está generalmente asociado con una cúspide algo inconspicua; esta cúspide es aproximadamente continua al margen de la hoja y proporcionalmente amplia, 1:1.5-2.5(-3) y es principalmente corta, 0.55-11.5(-2.5) cm (Ahrendt, 1961). Entre los tipos de ápice reconocidos en *Mahonia* se encuentran el agudo, que esta generalizado en las *Mahonia* americanas, y el redondeado, aunque éste lo presentan únicamente seis especies americanas, e.g. *M. repens* G. Don; en contraste el acuminado se observa en ocho especies de Asia, e.g. *M. veitchiorum* (Hemsl. et Wils.) Schneid.

Con respecto a los patrones primarios de venación, Schorn (1961) encuentra que los principales tipos coinciden con la separación de grupos (subgéneros) que en *Mahonia* se han dividido a partir de caracteres florales, además que la separación de los grupos coincide también en lo general con distribuciones bien delimitadas. El grupo Orientales, tiene exclusivamente venación actinódroma y caracteriza a todas las especies asiáticas, incluyendo a *M. nervosa* (Pursh)Nuttall del oeste de Norteamérica. En las especies del grupo Occidentales la venación es pinnada e incluye a todas las especies de Norteamérica (a excepción de la ya citada *M. nervosa*). En este grupo, las secciones Aquifoliatae y Paniculatae tienen exclusivamente venación pinnada, mientras que en la Sección Horrida, las especies tienen venación tanto pinnada, como acródroma imperfecta.

En *Berberis* las hojas debido a su condición unifoliolada se han considerado simples por algunos autores (e.g. Ahrendt, 1961). Las hojas de las especies perennes de *Berberis* generalmente son sésiles, aunque en ocasiones tienen un pecíolo decurrente corto (3-4 mm). Algunas especies sudamericanas tienen un verdadero pecíolo largo con una articulación conspicua. En especies decíduas de *Berberis*, muchas tienen hojas cortamente pecioluladas. Respecto al margen, en las especies de *Berberis* se ha observado que el margen entero se presenta en 172 especies, confinadas casi exclusivamente a asiáticas decíduas y perennes de Sudamérica (Ahrendt, 1961). En hojas con dientes, 77 especies decíduas tienen dientes espaciados o márgenes remotamente dentados. Márgenes remotamente dentados se presentan en 247 especie, y predominan en plantas perennes, pero esto también se presenta en dos quintas partes de las especies decíduas de *Berberis*. Márgenes densamente espinosos se registran en sólo 36 especies de *Berberis*, que

corresponde a cerca de la mitad de las especies decíduas. La forma del ápice obtuso o redondeado de las hojas de *Berberis* es común en las plantas de Sudamérica y decíduas asiáticas; el agudo es común en las especies perennes asiáticas, mientras que el ápice acuminado aparece en unas cuantas especies (Ahrendt, 1961).

Desafortunadamente, la información de los patrones de venación no tiene el detalle de otros datos morfológicos, ya que el engrosamiento de las hojas en muchas especies de los dos géneros impide observarlo a simple vista. Sin embargo, se nota un intento por describir algunas características cuando se propone caracterizar los patrones como enervado o subenervado, abiertamente venada y reticulada (Ahrendt, 1961)..

Schorn (1961) revisó el registro fósil del género *Mahonia* en Norteamérica y reconoció 22 especies, aunque existen otros registros del género en Europa (Takhtajan, 1974, Weylan, 1940) Para *Berberis* existen otros 5 registros en Asia y Norteamérica (Axelrod,1987; Wolfe y Schorn 1990; Manchester y Meyer, 1987; Liu et al. 1996; Tanai, 1983). Éstos trabajos indican que los fósiles confiables se consideran a partir del Eoceno medio (Collinson et al. 1993), ya que el registro del Maastrichtiano atribuible a una sola hoja, mencionado por Taylor (1990), requiere ser reevaluado.

Descripción Sistemática (Según Cronquist, 1981)

Clase: Magnoliopsida

Orden: Ranunculales

Familia: Berberidaceae

Género: *Mahonia* Nuttall

Especie: *Mahonia martinezii* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 2-4.

Etimología: El epíteto específico se propone como un reconocimiento al Dr. Enrique Martínez-Hernández por su extenso trabajo en palinofloras cretácico-terciarias de México y, en especial por su contribución al conocimiento del polen de la Formación Pie de Vaca.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1070-1071).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma orbicular, base redondeada y sésil; margen dentado, dientes grandes y triangulares, diente apical más prominente y alargado; venación palmada, vena central recta, venas principales con ángulo de divergencia a la vena central (AIVC) entre 14 ° y 40°.

Descripción: La lámina es de forma orbicular, con 18.0-23.0 mm de largo, 11.0-16.0 mm de ancho, y con relación largo/ancho de 1.63-1.43:1. La base es redondeada y sésil. El margen es dentado con dientes grandes y triangulares, el tamaño de los dientes laterales varía entre 1.0-6.0 mm, el de la porción apical está incompleto pero alcanza 8.0 mm de longitud. La venación primaria es palmada, tiene vena central recta y venas principales con AIVC de 23.3° (14°-40°). No se distinguen detalles de órdenes altos de la venación, aunque en la porción basal de la lámina de uno de los ejemplares se distinguen aréolas de forma elíptica (Fig. 2). La vénula libre de las aréolas es ligeramente curva y no tiene ramificaciones.

Género: *Berberis* L.

Especie: *Berberis lozanofolia* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 5-10.

Etimología: El epíteto específico reconoce a la Dra. Socorro Lozano García por su contribución en México a los estudios de cambio climático global.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1072-1075).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma elíptica; base decurrente; ápice agudo a redondeado estrecho con mucrón; margen entero; venación acródroma; vena central notoria y recta, una vena principal parte a cada lado de la vena central en un punto cercano a la base, las venas secundarias se originan de la central y se unen a las principales laterales a partir de los 2/3 de la lámina, semejando pares de arcos estrechos y alargados paralelos a la vena central.

Descripción: La lámina es de forma elíptica, con 9.0-16.0 mm largo, 4.0-5.0 mm ancho, y relación largo ancho entre 2.2-3.2:1. La base es decurrente, 31.5° (26°-36°). El ápice varía de agudo a redondeado con mucrón. El margen es entero, aunque uno de los ejemplares tiene un diente lateral notorio. La venación primaria es acródroma con vena central notoria y recta. Una vena principal parte a cada lado de la vena central en un punto cercano a la base. Las venas secundarias que se originan de la vena central se unen a las principales laterales, las primeras a 2/3 de la lámina y simulan pares de arcos estrechos y alargados paralelos a la vena central.

Especie: *Berberis tepexiana* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 11-14.

Etimología: El epíteto específico refiere al poblado de Tepexi de Rodríguez, Puebla, cuyos habitantes se han distinguido por el interés en la conservación de fósiles.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1076).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma obovada; base decurrente; margen dentado, dientes muy pequeños, apenas distinguibles del margen, muy espaciados a partir de la segunda mitad de la lámina, venación acródroma; ligera distinción entre la vena central y las otras principales; la vena central se une a las otras principales por venas secundarias a la mitad de su longitud total; se distinguen varios arcos en la porción apical.

Descripción: La lámina es de forma obovada, con 8.5 mm largo, 6 mm ancho y relación largo/ancho de 4.1:1. La base es decurrente, 35°. El margen es dentado, con dientes muy pequeños apenas distinguibles del margen, ubicados a partir de la segunda mitad de la lámina y muy espaciados. La venación es acródroma. Las venas principales se originan en un nivel bajo, cerca de la base. La vena central se diferencia de manera poco clara de las otras principales y se une primero a las otras principal por venas secundarias a la mitad de su longitud total. Están presentes varios arcos en la porción apical. No se distinguen órdenes superiores de venación.

Especie: *Berberis ahuehuetensis* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 15 y 16.

Etimología: El epíteto específico se refiere a la localidad fosilífera de donde proviene el material.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1077).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma obovada; base decurrente; margen serrado, más de 4 dientes grandes de forma cóncavo-recta por lado; venación pinnada; vena media gruesa, ligeramente curva; venas secundarias broquidódromas con AIVM entre 16° y 38°.

Descripción: La lámina es de forma obovada, con 33 mm largo, 12 mm ancho, y relación largo/ancho de 2.7:1 (los datos del tamaño se complementan con la parte y contraparte del fósil, aunque el ápice no se presenta). La base es decurrente. El margen

es serrado con más de 4 dientes grandes de forma cóncavo-recta por lado (no se observa si existen en la parte apical). La venación primaria es pinnada. La vena media es gruesa, y ligeramente curva. Las venas secundarias son broquidódromas con AIVM de 30° (16°-38°). No se distinguen órdenes superiores de venación.

Asignación Taxonómica

Aunque la variabilidad de las hojas en Berberidaceae es grande, incluyendo los patrones primarios de venación, que varían entre el palmado, acródromo y el pinnado, el hecho general que en diferentes niveles las venas formen arcos angulados (contra los redondeados en otras plantas) permite su inclusión en esta familia. Al nivel de la venación intercostal, *Mahonia* y *Berberis* tienen un patrón reticulado, que contrasta con el patrón que tiende a dendrítico en *Ilex* (Aquifoliaceae) y *Osmanthus* (Oleaceae), géneros que producen confusión debido a la gran similitud en la morfología más general (Schorn, 1961).

Las diferencias más claras e inmediatamente evidentes entre las hojas unifolíoladas de *Berberis* y los folíolos de *Mahonia*, se encuentran en la base y en la forma y organización de los dientes. Respecto a la base, los folíolos de *Mahonia* generalmente carecen de peciólulo, o éste es muy corto y presenta un ensanchamiento hacia la base (Fig. 17). Sus dientes son en general toscos (muy grandes y con base amplia) y por lo regular son pocos (el número se relaciona al tamaño del folíolo). En *Mahonia* las hojas son imparipinnadas (organización pocas veces conservada como fósil) y una característica muy generalizada que se relaciona a la condición de hojas compuestas, son los diferentes arreglos en la variación de tamaños entre los folíolos basales y los que se encuentran cerca del ápice (Ahrendt, 1961).

Las características más relevantes en *Mahonia martinezii* son el diente apical tan prominente y la desigualdad de los dientes laterales (Fig. 2 y 3), aunque un folíolo de esta especie (Fig. 4), a pesar de no tener características idénticas al ejemplar más grande, mantiene la misma organización en el número de dientes (laterales), con el diente apical comparativamente más grande y la venación primaria actinódroma. Entre las plantas que crecen en México sólo *M. trifoliolata* (Hartw.) Lavallé, (fide Johnston) tiene el diente apical muy prominente (Fig. 18 y 19), sugiriendo cierto parecido con *M. martinezii*. Sin embargo, los folíolos terminales (más parecidos que los laterales al fósil) presentan varias diferencias en la forma general de la lámina (que varía de elíptica a lanceolada; Fig. 18), la base (aguda; Fig. 18) o la forma y número de los dientes (más pequeños en relación al tamaño de la hoja y en algunos folíolos con 4 por lado; Fig. 18), y por último y más importante, en esta especie las hojas muestran una tendencia de la venación acródroma a

pinnada, que contrasta con la actinódroma de *M. martinezii*. El resto de las especies de México son muy distintas ya que, a pesar de tener una base más amplia, no tienen dientes laterales o el apical tan prominente (e.g. *M. muelleri* I. N. Johnston, Fig. 17), mientras que su venación primaria es pinnada o acródroma.

Mahonia lomariifolia Takeda, planta cultivada dentro del Campus de la UNAM, pero originaria de China, tiene folíolos basales que son muy similares a *M. martinezii* (Fig. 20 y 21). La similitud es mayor con el segundo o tercer par de folíolos basales, que al igual que el fósil son sésiles, tienen el diente apical muy largo y una desigualdad de número y forma de los dientes laterales (Fig. 21). La variabilidad de los folíolos en *M. lomarifolia* ayuda a entender la variabilidad observada en el material fósil. Los folíolos aumentan su tamaño de la base a la parte media de la hoja sin modificar la forma (oblongo-ovado). A partir de la parte media de la hoja los folíolos incrementan la longitud y diminuyen el ancho de manera que adoptan una forma oblonga (2.8:1) (Fig. 20), manteniendo la forma de la base, la prominencia del diente apical y la desigualdad en los dientes laterales (Fig. 20). Aunado a todas estas características, el patrón primario de venación actinódromo establece fuertes nexos de parentesco entre *M. martinezii* y las plantas asiáticas actuales con hojas típicamente actinódromas. La relación con plantas de Asia se ha demostrado antes con fósiles de Los Ahuehuetes, considerando la presencia de *Eucommia* (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994c), y bien pudo también estar representada por esta nueva planta.

Las hojas de *Berberis* se distinguen de los folíolos de *Mahonia* por la base más estrecha (de forma aguda a decurrente) y la forma de los dientes más pequeños en relación con el tamaño de las hojas. Aun cuando existen distintos arreglos de la venación en *Berberis* (e.g. pinnada Fig. 22 y 23), un grupo importante de hojas se caracteriza por ser acródromas, con dos venas laterales primarias que se extienden típicamente hasta cerca de la mitad de la distancia al ápice (Fig. 24), formando un arco con una vena gruesa cuyo origen es la vena media, por tener un ápice mucronado (espinoso) y por carecer de pecíolo (Wolfe y Schorn, 1990) (Fig. 24-26).

Aunque *Berberis lozanofolia* y *B. tepexiana* son similares, las diferencias entre éstas son bastante marcadas. *Berberis lozanofolia* tiene forma elíptica, ápice agudo, y en un ejemplar se nota claramente un mucrón, el margen en casi todos los ejemplares es entero (Fig. 5, 6 y 9). Sin embargo, el ejemplar más pequeño, hasta el momento identificado, tiene un diente lateral bastante prominente (Fig. 7). La base aunque decurrente no tiene una reducción muy marcada como en *B. tepexiana*. El carácter más distintivo en *Berberis tepexiana* es el ápice marcadamente redondeado y la presencia de los diminutos dientes (Fig. 11).

Entre las especies actuales que se compararon con *Berberis lozanofolia*, *B. microphylla* Forst. de Chile resulta muy parecida. Al igual que el fósil, tiene ápice agudo, base decurrente y morfotipos tanto con margen entero como con un diente (Fig. 24). Pero son diferentes en la posición de los dientes ya que en *B. microphylla* éstos se ubican en una porción muy cercana al ápice (Fig. 24), mientras que en las hojas de la planta fósil su posición es cercana a la parte media de la hoja (Fig. 7). También existe una gran similitud entre *Berberis lozanofolia* y *B. heterophylla* Juss. ex Poir., que se encuentra en la provincia de Mendoza, Argentina. Esta especie sudamericana tiene forma elíptica (relación largo/ancho 2.5-3.7:1), longitud menor a 3.0 cm, con un sólo diente lateral, ubicado casi en la parte media de la hoja (Fig. 25), o con margen entero (Fig. 26), y ápice agudo o con un mucrón. Sin embargo, a pesar de que las venas secundarias que se originan de la vena central se unen a las principales laterales en un punto superior a los dos tercios de la longitud total de la hoja, sólo se reconoce una de las uniones y no dos como en el fósil (Fig. 5).

Al momento, la similitud entre *Berberis lozanofolia* y *B. heterophylla* es la que resulta más estrecha y, de confirmarse, resalta la discontinuidad geográfica que existe entre el registro de México y su distribución austral. Esto no resulta tan raro si se toma en cuenta el registro paleobotánico de *Haplorhus* (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1997) o la distribución del género *Larrea*, planta para la cual puede existir registro como fósil del Mioceno de California, aunque su estudio no se ha retomado (Wolfe, com.pers. 1998). Entre estos tres ejemplos de plantas parece que el patrón de distribución disyunta en el pasado se repite, aunque no se descarta la posibilidad que el arribo de *Larrea* se efectuara en fechas muy posteriores como lo indican los análisis de Huiziker et al. (1972).

A pesar de reconocer muchas características en común entre los morfotipos que se han incluido en *B. lozanofolia*, existen características que llevan a dudar sobre la inclusión de todas las hojas en la misma especie. Las Figs. 9 y 10 representan una hoja que difiere con respecto a la hoja de la Figs. 5 y 8 en el margen netamente redondeado con un mucrón, los puntos asimétricos de unión de las venas principales con las venas secundarias y los arcos secundarios cerca del margen más angulados que los observados en la Fig. 8. No obstante estas marcadas diferencias, no existe la certeza que representen especies diferentes debido a que al momento no se puede documentar la variabilidad en *B. lozanofolia*.

El patrón de venación es la característica más distintiva entre *B. tepexiana* y *B. lozanofolia*, en especial el número de arcos que se forman en la porción apical, así como el número y tamaño de los dientes. La asociación de *Berberis tepexiana* con plantas actuales o con fósiles de otras latitudes es difícil. Las colecciones en los herbarios de

México no contienen representación de la enorme diversidad mundial de *Berberis*, y en el tratado más completo que se ha elaborado a la fecha sobre *Berberis* y *Mahonia* (Ahrendt, 1961) los patrones de venación apenas se describen en forma muy somera. De tal manera que el intento de guiarse por la forma de la hoja, el tamaño y número de dientes, conlleva a confundir especies que presentan algún carácter similar. No obstante, la información disponible sugiere que *B. tepexina* tiene nexos con plantas sudamericanas y puede incorporarse como otro ejemplo de plantas con distribución "disyunta" entre las dos regiones.

A diferencia de las dos especies anteriores de *Berberis* que podían reconocerse por los caracteres del patrón de venación, mencionados al inicio de la asignación taxonómica, *B. ahuehuetensis* no posee los caracteres que lo ubican de inmediato en Berberidaceae. Sin embargo, a pesar de esta carencia, *Berberis ahuehuetensis* tiene caracteres que la excluyen de las familias Rosaceae y Aquifoliceae, cuyos características morfológicos foliares (forma de los dientes, condición esclerosada, etc.) se confunden comúnmente con Berberidaceae. En primer lugar, la expansión de la hoja en el extremo basal (Fig. 15) es un indicador de que el fósil tiene hoja entera o unifoliada, ya que esta expansión representa el lugar donde la hoja se fija al tallo y que está ausente en los folíolos; relacionado a esta parte de la hoja, se observa una base decurrente bastante larga, que es otro indicador de una hoja entera, pues los folíolos suelen tener bases y peciólulos cortos. Respecto a Rosaceae, entre las dos tendencias principales en el arreglo de sus hojas, las enteras tienen venas secundarias craspedódromas (e.g. *Cercocarpus*, *Eriobotrya*), mientras que en las hojas compuestas, los folíolos tienen venación tanto craspedódroma (e.g. *Rubus*) como broquidódroma (e.g. *Rosa*, *Crataegus*, *Sorbus*). Con estas características se reducen las posibilidades de que *B. ahuehuetensis* pueda relacionarse a Rosaceae, ya que comparándola con las hojas enteras, al fósil se le distinguen algunas venas secundarias con ángulo agudo que forman arcos muy cercanos a la vena media, mientras que en varias enteras de Rosaceae las secundarias son rectas hasta muy cerca del margen. En las especies de Rosaceae con secundarias que forman arcos, éstos son bastante amplios y no estrechos como en el fósil. La separación de *B. ahuehuetensis* respecto a Aquifoliaceae y en especial a *Ilex*, es muy simple, pues en todas las especies actuales y fósiles de *Ilex* que se han revisado, la base decurrente esta ausente.

En el intento de asignar alguna afinidad taxonómica de *Berberis ahuehuetensis* con plantas actuales, se encuentra que la relación morfológica de *B. ahuehuetensis* con las especies de Norteamérica es nula. Las dos especies actuales de *Berberis* que se conocen en Norteamérica, de acuerdo al esquema de Ahrendt (1961) son, *B. canadensis* Mill.(Canadá, Virginia y Missouri) y *B. fendleri* Gray (Virginia, Missouri, Nuevo México

y Colorado) y ninguna se parece al fósil. En tanto que en México la revisión de especies que crecen en el territorio como componentes naturales de la flora, sugiere que no existe el género *Berberis* (Ahrendt, 1961; Marroquín, 1972). Entre las especies revisadas de otras latitudes, las especies asiáticas con pocos dientes toscos (e.g. *B. serrata* Koehne, Fig. 22 y *B. sibirica* Pall. Fig. 27), son más parecidas a *B. ahuehuetensis*, en el escaso arreglo de venación que puede compararse, (secundarias con respecto a la vena media; Fig. 15). No obstante que la comparación parece ser bastante indicativa de la afinidad de *B. ahuehuetensis* a Berberidaceae asiáticas, se debe continuar la comparación con base en los patrones de venación ya que éstos otorgan mayor seguridad a las determinaciones.

Otros registros fósiles exhiben limitada similitud con las especies de los Ahuehuetes. Taylor (1990), refiere sólo una especie del Paleógeno (Oligoceno) de Colorado, que describe Axelrod (1987) como *B. coloradensis* Axelrod, caracterizada por la presencia de dos dientes en la parte distal de la hoja. En Asia, Tanai (1961) reconoce a *B. saseboensis*. Posteriormente, Tanai y Suzuki (1963) identifican a *B. huziokai*, ambas especies del Mioceno de Japón Estas especies tienen una hoja con forma obovada, pero mientras *B. saseboensis* tiene margen entero y secundarias broquidódromas, *B. huziokai* posee margen dentado y venas secundarias tanto craspedódromas como broquidódromas (Tanai y Suzuki, 1963). De China, Liu et al. (1996) listan a *B. baiyuensis* Guo del Pleistoceno y a *B.* sp. del Mioceno. Éstos datos son importantes ya que posiblemente muestran la baja diversidad que tuvo *Berberis* antes del Pleistoceno en esa región (a reserva de nuevos registros).

Aspectos filogenéticos y paleobiogeográficos de *Mahonia* y *Berberis*

La identificación de *Mahonia* y *Berberis* en Los Ahuehuetes abre la posibilidad en la discusión sobre la evolución de ambos géneros en el continente americano.

Schorn (1961) ha propuesto un esquema de evolución de *Mahonia* en Norteamérica, basado en el registro fósil, donde uno de los aspectos más interesantes es cuando reconoce que el complejo *M. simplex* puede conducir a esclarecer la paleobiogeografía del Grupo Orientales en Asia, taxa diversificados enormemente en esta área. Schorn (1961) encuentra que el complejo de *M. simplex* se caracteriza por poseer una venación primaria de tipo actinódromo (palmado) y que este carácter puede reconocerse primero en plantas del Eoceno de Utah (Browne, 1934). Para el Oligoceno se registra un incremento en la diversidad de este grupo hacia la parte continental, pero durante el Mioceno estas formas actinódromas fueron eliminadas, primero del área actual de las Montañas Rocallosas, pero siendo abundantes en las áreas más húmedas de

Oregon y Idaho durante el Mioceno superior y Plioceno inferior. El registro fósil más al norte de esta forma es *M. deadmanensis* Fry de la Columbia Británica, planta que tiene registro también en el Mioceno superior y Plioceno inferior de la paleoflora de Oregon. Al parecer las formas palmadas fueron eliminadas de la región oeste de la Sierra Cascada en algún momento del Plioceno inferior. Los registros posteriores al Plioceno sólo se reconocen de la región de sotavento de la Sierra Nevada en California (*M., cf. M. simplex*) (Schorn, 1961).

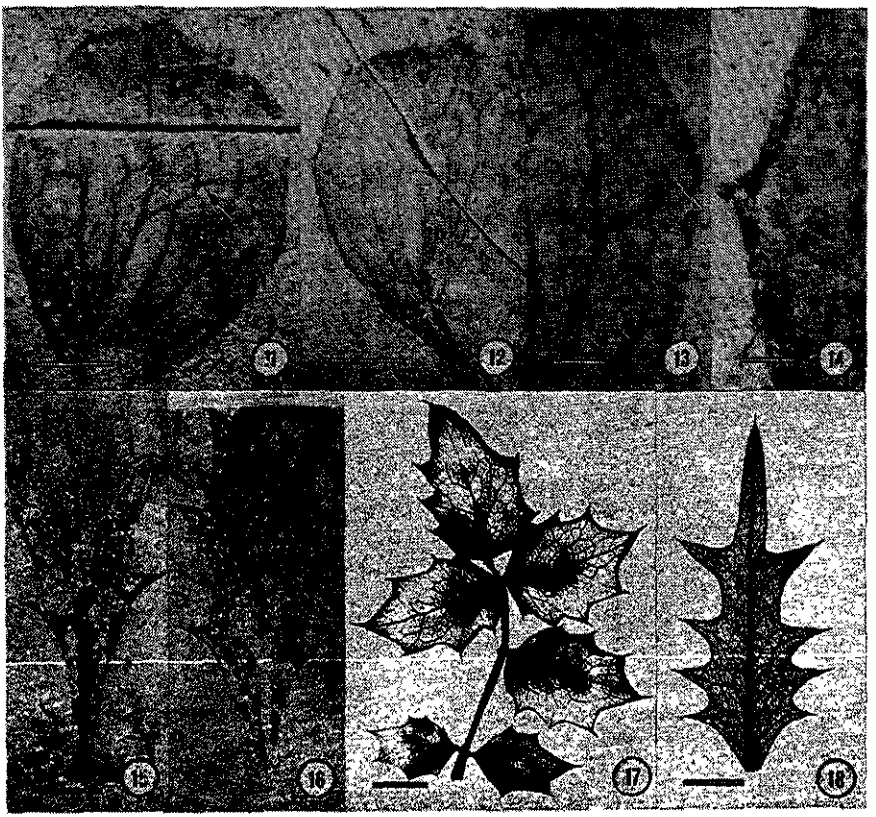
El registro de *Mahonia martinezii* en Los Ahuehuetes viene a extender considerablemente la distribución geográfica hacia el sur del grupo de *Mahonia* que tienen venación actinódroma, ya que esta especie se ha identificado a más de 2400 km. del registro más austral de EUA. Con lo cual resulta que para el Oligoceno este grupo de plantas se encontraba extendido en casi toda la parte oeste de Norteamérica, incluyendo por supuesto México.

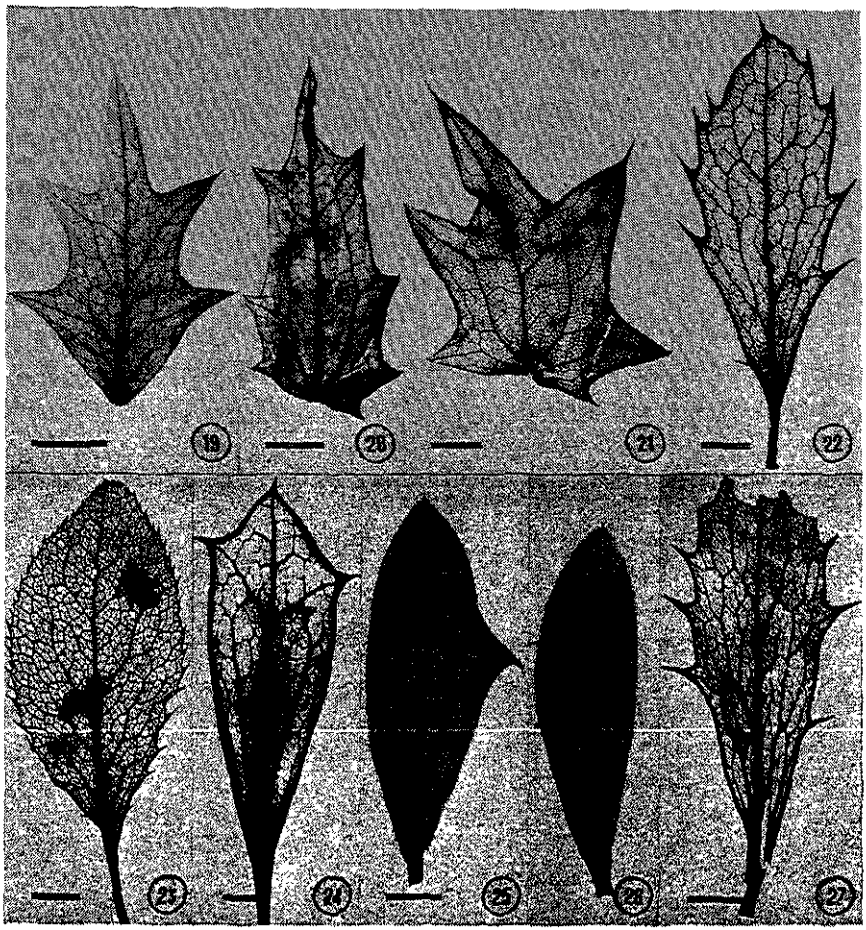
Parte de la propuesta de Schorn (1961) consiste en suponer que las especies con venación actinódroma se extendieron en el pasado hacia el norte y sur, para posteriormente distribuirse a Euroasia. Esto implicó la desaparición en Norteamérica de las especies con el tipo de venación característico del actual grupo Orientales de Asia, cuya única excepción es *M. nervosa* que habita en el sur de EUA.

Respecto a las especies fósiles de *Berberis*, a pesar de tener un registro menos abundante que *Mahonia* en Norteamérica, su presencia no es menos interesante. Las especies reconocidas impiden proponer relaciones taxonómicas basadas en los patrones de venación, sin embargo, la presencia de las plantas actuales parece indicar procesos de distribución en el pasado algo distintos a *Mahonia*. En su movimiento hacia el norte y oeste del territorio de Norteamérica no existe mucho problema para entender que tanto *Mahonia* y *Berberis* como plantas pertenecientes a la misma familia, tienen similares capacidades de establecimiento y diversificación, como lo demuestra el número de especies presentes en Eurasia. Pero hacia la porción sur del continente Americano las cosas cambian entre ambos géneros. *Mahonia* tiene varias especies actuales en EUA, una gran diversificación en México y presenta algunas especies en Centroamérica con límite austral en Costa Rica, pero sin llegar a Sudamérica. De *Berberis* por su parte, no se reconocen especies en México, pero sí en Centroamérica y en Sudamérica, áreas en que la diversificación es importante y las especies integran el Grupo Australes (Ahrendt, 1961). Por lo tanto, es interesante pensar en los procesos que debieron estar involucrados para dar como resultado esta distribución diferencial en los dos géneros hacia el sur, mismos que no demuestran mucha diferencia en su distribución hacia el noroeste.

La segunda parte de la propuesta de Schorn (1961) que señala al continente americano como el área de origen de *Mahonia* y *Berberis*, parece obtener mayor sustento con éstos registros del Oligoceno de Los Ahuehuetes ya que ayudan a explicar las rutas de intercambio, sobre todo hacia el sur del continente.


1
2
3
4
5
6
7


11
12
13
14
15
16
17
18


18
20
21
22
23
24
25
26
27

ANACARDIACEAE

Introducción

La familia Anacardiaceae es un componente importante en los bosques tropicales caducifolios, tiene una distribución pantropical, pero algunas especies se encuentran en regiones templadas (Cronquist, 1981, Terrazas-Salgado, 1994). Para algunos investigadores, México, al igual que la porción oeste de sudamérica (la región del Chaco), representan centros secundarios de diversificación debido al número de especies y endemismos en el territorio (Terrazas-Salgado, com. pers. 1995). A pesar de que la familia tiene un registro paleontológico extenso de maderas, frutos, hojas, etc. (Collinson et al., 1993; Taylor, 1993), pocos trabajos exploran el significado que éstos fósiles tienen en la explicación de la relaciones evolutivas, taxonómicas o biogeográficas.

Dos ejemplos que involucran plantas fósiles de Anacardiaceae en México hacen evidente la aseveración anterior: *Tapirira* y *Pseudosmodingium*. En la actualidad en México existen dos especies de *Tapirira*, *T. mexicana* y *T. chimalapana*, la primera con una distribución muy amplia en las selvas de la Sierra Madre Oriental y la segunda restringida a los estados de Chiapas y Oaxaca. El resto de las especies (4) se encuentran en Belice, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Ecuador, Perú y Brasil. Esta distribución sugiere como centro de diversificación el sur de América con un arribo posterior a México. Sin embargo, la presencia en EUA de fósiles de *Tapirira* tan temprana como el Eoceno, cuestiona tal suposición. Su registro fósil incluye además de la madera del Eoceno de Clarno, EUA, *Tapirira clarnoensis* (Manchester, 1977), madera del Oligoceno de Baja California y del Oligoceno/Mioceno de Baja California Sur, México, *Tapirira sp.* (Cevallos-Ferriz com. pers. 1996), así como flores del Mioceno de Chiapas, México, *T. durhamii* (Miranda, 1963). La investigación que resulta, considerando las características anatómicas de las maderas, en especies actuales y fósiles, tiene implicaciones interesantes, pues tres especies sudamericanas, *T. guianensis*, *T. obtusa* y *T. benthaniana*, junto con *T. chimalapana* comparten caracteres con *T. clarnoensis*. Estas especies actuales crecen a altitudes menores a 500 m. Por su parte el fósil de *T.* sp de la Formación el Cien en Baja California, comparte características con *T. mexicana* (=*T. macrophylla*) y en su amplia distribución se reconocen localidades superiores a los 500 m.

Mientras para el género *Tapirira* se reconoce en la actualidad una distribución amplia en América, otro género reconocido en el registro fósil de Anacardiaceae en México, *Pseudosmodingium*, hace evidente un proceso de diversificación diferente. A pesar de tener un registro relativamente antiguo en el Oligoceno de Puebla, México, *Pseudosmodingium mirandae* y *P. terrazasiae* (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz,

1997), el número de especies actuales reconocidas es de cuatro (Barkley y Merton, 1940) y se restringen a la porción sur y centronorte del país.

La importancia del territorio para la evolución de la familia es aún más evidente cuando se reconocen en la actualidad otros dos géneros monotípicos, *Actinocheita y Bonetiella,* plantas con distribución restringida a México (Barkley, 1962; Rzedowski, com. pers. 1998). El estado taxonómico de éstos géneros no está resuelto y se ignoran sus relaciones evolutivas dentro de la familia.

Por otra parte, en la localidad oligocénica Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, se ha reconocido una interesante asociación de hojas y folíolos de Anacardiaceae. A las dos especies fósiles mencionadas de *Pseudosmodingium,* en este trabajo se añaden las descripciones e identificaciones de cuatro nuevas plantas con base en sus folíolos y/o hojas, apoyados en un análisis numérico. Además, se muestran algunos folíolos que con base en su arquitectura foliar, sugieren una diversidad aún mayor de plantas de esta familia. Haciendo uso de éstos nuevos registros se hacen algunas consideraciones biogeográficas y paleoambientales.

Metodología del Análisis Fenético

El análisis fenético ha resultado una herramienta útil en el proceso exploratorio y como base para la elección de hipótesis en las relaciones de similitud de folíolos y/o hojas fósiles y actuales tomando en cuanta caracteres de la arquitectura foliar (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1997; Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1997). En este análisis las Unidades Taxonómicas Operativas (OTU's con sus siglas en inglés) que lo integran y las siglas que los identifican son: *Actinocheita potentillaefolia* (D.C.) Barkl. (Ac), *Bonetiella anomala* (Johnst.) Rzed. (Bo), *Comocladia ekmaniana* (Ek), *C. glabra* (Ga), *C. intermedia* Ramírez et Cevallos-Ferriz (Co), *Haplorhus medranoi* Ramírez et Cevallos-Ferriz (Ha), *H. peruviana* Engler (Pr), *Pistacia marqueziae* Ramírez et Cevallos-Ferriz (Pi), *Pseudosmodingium mirandae* Ramírez, Cevallos-Ferriz et Silva-Pineda (Mi), *P. multifolium* Rose (Mu), *P. perniciosum* (H.B.K.)Engl. (Pe), *P. terrazasiae* Ramírez, Cevallos-Ferriz et Silva-Pineda (Te), *Rhus aromatica* Lindh. ex Scheele (Ar), *R. glabra* L. (Gl), *R. sylvestris* (Si), *R. toxicodendron* L. (To), *Rhus* sp. Ramírez et Cevallos-Ferriz (Rh), y *Rhus toxicodendroides* Ramírez et Cevallos-Ferriz (Tf). Como parte de la prueba para decidir las técnicas más adecuadas el análisis se aplicó en dos etapas. La primera se efectúo reconociendo que no se dispone de láminas fósiles completas, condición donde el número de caracteres se reduce, pero al mismo tiempo se prueba la consistencia de los patrones de venación como caracteres que pueden resolver las relaciones de similitud entre taxa. Se usaron 19 caracteres en el análisis

(caracteres 1 a 19 en la Tabla 1). Con éstos 19 caracteres se aplicaron varios análisis exploratorios parciales a cada género fósil reconocido, que incorpora a su vez las especies actuales relacionadas a ellos (no se incluyen como figuras los fenogramas del análisis parcial a cada género). En la segunda etapa se integraron los 19 caracteres de todas las especies fósiles descritas en este trabajo y las especies actuales mencionadas al inicio de esta sección, para obtener un fenograma general. De esta manera se distinguen los cambios que en un fenograma general presentan estas agrupaciones predeterminadas. La Tabla 2 contiene la matriz básica de datos donde se observa que algunos caracteres son discretos (multiestado) y otros continuos. Se utilizaron varios coeficientes de similitud y técnicas de asociación para obtener el fenograma general. Los fenogramas parciales generados antes ayudaron a decidir cuál de ellas es la más adecuada. La elección del coeficiente de similitud de Manhattan y la técnica de asociación UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) se basa en la repetición de relaciones determinadas previamente (e.g. *Pseudosmodingium* ([Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1997]) y asociaciones cuya similitud es muy grande (e.g *Haplorhus*). El fenograma que contiene sólo los datos de patrones de venación no se incluye, ya que en una segunda etapa, con la incorporación de dos caracteres más, que se relacionan a la forma de la hoja (caracteres 20 y 21 de la Tabla 1), el fenograma que se obtiene no presenta modificación en el arreglo de los OTU's, con respecto al primer fenograma general. Debido a que dos tipos de láminas fósiles y una actual no están completos, en la codificación de caracteres de la matriz básica de similitud aparecen los dígitos 99, que refieren la ausencia de información.

El empleo de técnicas de ordenación ayudó a distinguir la contribución de los caracteres en la definición de las relaciones de similitud entre los taxa. El uso de Coordenadas Principales y Escalamiento Multidimensional, no contribuyó de manera importante para reconocer tal contribución. La técnica que permitió visualizar mayores detalles de la asociación, fue el Análisis de Componentes Principales.

Para generar los fenogramas y aplicar las técnicas de ordenación, se usó el programa NTSYS-pc versión 1.8 (Rohlf, 1993).

Descripción Sistemática (Según Cronquist, 1981)

En la diagnosis y descripción de los fósiles se considera que la organización de las hojas es similar a los géneros actuales con los que se relacionan. De esta manera se supone que en la actualidad las hojas enteras son raras y las hojas compuestas la forma dominante. En casi todos los fósiles la descripción corresponde a folíolos; sin embargo, ya

que no existe ninguna seguridad en esta designación, se utiliza el término de lámina para referir indistintamente a un folíolo o a una hoja entera.

Clase: Magnoliopsida

Orden: Sapindales

Familia: Anacardiaceae

Género: *Haplorhus* Engler

Especie: *Haplorhus medranoi* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 2 y 3.

Etimología: El epíteto específico reconoce el trabajo del M. en C. Francisco González Medrano, quien ha desarrollado una importante escuela de botánicos en México y ha expresado un marcado interés por las cuestiones históricas de la flora en el territorio nacional.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1078).

Localidad: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Láminas de forma elíptica estrecha; base decurrente, pecíolo largo; ápice agudo; margen entero; venación pinnada simple y craspedódroma; vena media notoria y muy ligeramente curva, venas secundarias con ángulo de incidencia con la vena media (AIVM) entre 33° y 57°, venas secundarias rectas hacia el borde, donde varias se dicotomizan para formar terciarias cerca del margen; venas intercostales pequeñas y escasas, algunas terciarias con dirección admedia.

Descripción: Las láminas son de forma elíptica estrecha. El ejemplar más completo mide 81 mm de largo, 9 mm de ancho, y tiene una relación largo/ancho de 9.0:1. La porción más ancha de la lámina se encuentra por arriba de los dos tercios de su longitud total. La base es decurrente (4°), el pecíolo es largo (15 mm), el ápice agudo (25°) y el margen entero. La venación es pinnada simple craspedódroma con la vena media notoria, muy ligeramente curva, y 27 pares de venas secundarias, con AIVM de 39° (33°-57°). Algunas de éstas se dicotomizan cerca del borde originando venas terciarias marginales, cortas y rectas. Otras secundarias se dividen antes de la mitad de la distancia intermarginal. Las venas de orden superior no se fusionan en la región marginal y, en la porción intercostal, son cortas y sin ramificación. Algunas terciarias tiene dirección admedia.

Género: *Rhus* (Tourn.)L., emend Moench

Especie: *Rhus toxicodendroides* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 4-6.

Etimología: El epíteto específico se refiere a la similitud del fósil con *Rhus toxicodendron*.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. (IGM-PB 1079).

Localidad: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma ovada, muy asimétrica en la base; base aguda, apeciolada; ápice agudo; margen dentado, dientes de base muy ancha; venación pinnada simple y craspedódroma; venas secundarias, ligeramente curvas hacia el margen, con AIVM entre 60° y 72° que se dicotomizan cerca del margen; venas terciarias intercostales ramificadas y algunas fusionadas para describir un patrón reticulado; venas de orden superior en el área intercostal formando un retículo; aréolas ausentes.

Descripción: La lámina es de forma ovada y muy asimétrica, sobre todo en la base. Un lado de la lámina es convexo y describe una curva muy pronunciada, el otro es ligeramente cóncavo. La lámina mide 25 mm de largo, 15 mm de ancho y tiene una relación largo/ancho de 1.6:1. La base es obtusa, asimétrica (115°), apeciolada y el ápice es agudo (58°). El margen tiene dientes simples de forma convexo-convexo y base muy amplia. La venación es pinnada simple y craspedódroma. La vena media es notoria y recta con 10 pares de venas secundarias por lado y AIVM de 67° (60°-72°). Las venas secundarias son ligeramente curvas hacia el margen, y terminan en el diente. Las venas terciarias intercostales se ramifican y algunas se fusionan entre ellas para describir un patrón reticulado. Las venas de orden superior se fusionan para formar un retículo pero no desarrollan aréolas.

Género: *Rhus* sp. Fig. 7 y 8.

Tipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1080).

Localidad: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Descripción: El fragmento de lámina mide 19 mm de largo por 13 mm de ancho. La base es aguda (85°) y posiblemente sésil. El margen es dentado, con dientes simples de forma convexo-convexo. La venación es pinnada simple y craspedódroma, con vena

media notoria y ligeramente curva, y venas secundarias sinuosas hacia el margen, que terminan en el diente, con AIVM de 52° (47°-61°). Las venas terciarias intercostales se ramifican, pero no se fusionan entre ellas. Las venas de orden superior forman un retículo con patrón aleatorio y desarrollan aréolas de tipo incompleto.

Género: *Comocladia* Loes.

Especie:*Comocladia intermedia* Ramírez y Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 9 y 10.

Etimología: El epíteto específico hace referencia a los caracteres que se comparten entre *Rhus* y *Comocladia*, presentes en el fósil.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1081).

Localidad: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Fragmentos donde se observa la porción basal de la lámina. Uno de los ejemplares más completo presenta forma elíptica; láminas ligeramente asimétricas, base redondeada o aguda (60°) y peciólulo bien diferenciado; margen serrado, dientes simples; venación pinnada simple y craspedódroma; venas secundarias rectas hasta el margen o ligeramente curvas cerca del borde de la lámina; AIVM rectos o casi rectos entre 78° y 94°; algunas se dicotomizan cerca del borde para formar venas terciarias; venas intercostales muy pequeñas, poco ramificadas y curvadas.

Descripción: Todas las láminas están incompletas, y en ellas sólo se observa la porción basal. La lámina más completa sugiere que los folíolos tenían forma elíptica. Sus dimensiones observadas alcanzan 45 mm de largo y 17 mm de ancho. La base es redondeada o aguda (60°), ligeramente asimétrica, y tiene un peciólulo de 7 mm de largo. El margen es serrado con separación regular de los dientes. Esto son simples y de forma convexo-convexo. La venación es pinnada simple y craspedódroma con vena media notoria, recta y 19 pares de venas secundarias rectas con espaciamiento muy regular, y AIVM entre 78° y 94°. Las venas secundarias son rectas hasta el margen o ligeramente curvas cerca del borde. Algunas se bifurcan en las inmediaciones del diente. Son notables varias venas intersecundarias, mientras que las venas intercostales son pequeñas, poco ramificadas y curvadas.

Género: *Pistacia* L.

Especie: *Pistacia marqueziae* Ramírez y Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 11-15.

Etimología: El epíteto específico reconoce el trabajo de la Dra. Judith Márquez Guzmán, importante promotora de la embriología e histología vegetal en México y que apoya con gran entusiasmo los trabajos anatómicos en plantas fósiles.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1082-1084).

Localidad: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55'W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Folíolos de forma lanceolada asimétrica; base decurrente apeciolada; ápice agudo; margen entero; venación pinnada craspedódroma simple; venas secundarias recurvadas, AIVM entre 35° y 77°; algunas ramificadas a un tercio de la distancia al margen; venas terciarias delgadas, ramificadas y fusionadas formando un retículo; venas de cuarto orden con diámetro similar a las de tercer orden; aréolas con desarrollo imperfecto.

Descripción: Los folíolos son de forma lanceolada asimétrica, tienen una expansión cerca de la porción media en uno de los lados, mientras que en el otro lado tienen una curvatura menos pronunciada con respecto a la vena media. Algunas láminas son ligeramente curvas en su forma general, miden 16 a 40 mm de largo, 4 a 8 mm de ancho, y tienen una relación largo/ancho de 2.8-5.0:1. La base es decurrente, 14° a 44°, y apeciolada, mientras que al ápice es agudo, 14° a 40°. El margen es entero. La venación es pinnada, craspedódroma simple. Tiene una vena media notoria y ligeramente recurvada, y 7 a 12 pares de venas secundarias recurvadas con AIVM de 57° (35°- 77°). Las venas terciarias intercostales se ramifican y fusionan formando un retículo. Las venas de cuarto orden tienen un grosor casi igual que el de las venas terciarias. La última ramificación de las venas terciarias cercana al margen se curva ligeramente.

Asignación Taxonómica

Las caracteres foliares diagnósticos de algunos miembros de la familia Anacardiaceae, que comparte el material fósil de los Ahuehuetes, son láminas foliares asimétricas, venación pinnada craspedódroma, con las venas secundarias sin fusionarse en el margen, tendencia al adelgazamiento de las venas terciarias y desarrollo imperfecto de aréolas (Wolfe, com. escr. 1997).

Entre las hojas de especies actuales de Anacardiaceae en México las de *Bonetiella anomala* (Fig. 16 y 17) son las más parecidas a las de *Haplorhus medranoi*. La cercana relación geográfica parece un indicador de similitud, ya que *B. anomala* se ha recolectado en la región árida del norte de México, en los estados de San Luis Potosí, Tamaulipas, Durango e Hidalgo como límite más austral (González-Medrano, com. pers. 1998). El menor tamaño de *Bonetiella* con respecto al fósil se adjudicó, en primera instancia, a diferencias en las condiciones ambientales del pasado, pensando que la disponibilidad de agua era mayor a las actuales de semiaridez en las que crece *Bonetiella*. Sin embargo, al revisar hojas aclaradas de Anacardiaceae de otras partes del mundo, se encontró que la especie peruana *Haplorhus peruviana* (Fig. 18 y 19) tiene mayor afinidad morfológica con *H. medranoi*. Las hojas de las tres plantas presentan las siguientes características en común: margen entero, venación pinnada tendiente a cladódroma, con venas secundarias rectas que no se fusionan en el margen, AIVM agudos, venas de orden superior libres en el área intercostal sin formar aréolas, y una relación largo/ancho mayor a 4.0:1. No obstante estas similitudes, la densidad de venas secundarias es diferente entre *H. peruviana y B. anomala*, siendo mayor el número de las secundarias, con espaciamiento regular en *Haplorhus* (Fig. 2). Además, en algunos fragmentos de los fósiles hay venas terciarias con dirección admedial (Fig. 3), similares a las que se observan en hojas aclaradas de *H. peruviana*, (Fig. 19), mientras que las venas terciarias de *B. anomala* siguen una trayectoria paralela o ligeramente oblicua a la vena media (Fig. 17).

Se reconocen alrededor de 150 especies actuales del género *Rhus*, principalmente en zonas cálido-templadas de ambos hemisferios, pero extendiéndose a regiones tropicales y frío-templadas de Asia, Europa y América. Las Anacardiaceae fósiles del género *Rhus* tienen una distribución muy amplia tanto geográfica como temporalmente. Miller registra polen de este género desde el Paleoceno de Francia (Collinson, et al., 1993), en tanto que Taylor (1990) resume el registro de hojas y folíolos en el Paleógeno de EUA. Por su abundancia y amplia distribución, es posible suponer que desde su origen este género se distinguiera por una alta adaptabilidad a varios ambientes y un gran potencial de diversificación.

Con base en la observación de las plantas actuales de Anacardiaceae, se puede asegurar que es en los caracteres de la morfología foliar de *Rhus* donde su diversidad se observa más acentuada. Esta situación puede deberse a su presencia en varios ambientes y a los mecanismos de diversificación a que han estado sujetas sus especies a través del tiempo y el espacio. Esta misma condición puede en opinión de Brizicky (1962), extenderse a otras Anacardiaceae en las que las relaciones parecen ser reticuladas, con

especies que muestran transiciones en muchas de las características usadas para la delimitación genérica.

En *Rhus* casi todas las hojas son pinnadas compuestas, algunas tienen arreglo ternado y otras como *R. stordleyi* Barkley tienen hojas simples. Sin embargo, en las características de forma de los folíolos, dientes (tamaño, espaciamiento, etc), tipo de base y sobre todo en los patrones de venación existe una enorme diversidad. No obstante, el margen serrado y el comportamiento variable de las venas secundarias, entre otros, son caracteres indicativos de *Rhus* (Wolfe, 1987). Esta variabilidad foliar se demuestra en la asociación de Anacardiaceae de los Ahuehuetes, en la que tres diferentes folíolos tienen similitud con el género.

El primer tipo, *Rhus toxicodendroides,* con forma ovada, margen lobulado y apeciolado (Fig. 4-6), tiene mayor similitud con *R. toxicodendron* (Fig. 20 y 21). Los caracteres importantes que se comparten entre el fósil y los folíolos actuales son, base obtusa, alrededor de 7 venas secundarias por lado, algunas de las cuales terminan en el ápice del diente, siguiendo una trayectoria ligeramente curva. En ambos existen venas intersecundarias con diferente grado de desarrollo (Fig. 4 y 20). Las terciarias intercostales se disponen en ángulos agudos y se dirigen hacia el margen (Fig. 5), son poco ramificadas, y el retículo que forman las venas de orden superior tiene arreglo aleatorio. Las diferencias entre los dos tipos de folíolos se encuentran en la forma del ápice, y el tamaño de los lóbulos, los cuáles son más pequeños en el fósil. Además, en *R. toxicodendron* el desarrollo del retículo de venas de orden superior es mayor, sin embargo, esta diferencia puede deberse al efecto de la fosilización, misma en la que se pierde información. La estrecha similitud foliar entre el fósil y *R. toxicodendron* sugiere que al igual que la especie actual, la planta a la que pertenece el fósil tuviera un hábito de crecimiento de enredadera, o por lo menos semipostrado.

El segundo de ellos, *Rhus* sp. (Fig. 7 y 8), a pesar de ser sólo un fragmento de la parte basal del folíolo, posee las características distintivas del género: margen serrado con dientes pequeños, venas secundarias sinuosas que terminan en el diente y venas de orden superior poco diferenciadas (Fig. 8). Este tipo se asemeja a los folíolos de la especie norteamericana *Rhus glabra* en la forma de los dientes y arreglo de los patrones de venación (Fig. 22). Al igual que el fósil, *Rhus glabra* tiene venas secundarias sinuosas que llegan hasta la cúspide del diente y las venas de orden superior forman aréolas de tipo incompleto.

La dificultad de reconocer al fósil como una especie ya descrita o nueva radica en que es sólo un fragmento pero, más importante, es que muchas de las descripciones de las especies fósiles de *Rhus* se basan en la forma general de los folíolos y muy pocas veces se

ha atendido con precisión los detalles de los órdenes altos de la venación. Por otro lado, aunque éstos detalles se tomaran en cuenta, desligarlos de las características generales de los folíolos no tendría mucho valor para la identificación, ya que la gran variación en los patrones de venación de *Rhus*, que han resultado de diversos factores, no se han analizado con profundidad para disponer de ellos como caracteres consistentes de comparación.

El tercer tipo foliar con características semejantes a *Rhus*, tiene venas secundarias con ángulos de inserción en la vena media casi rectos, característica que entre los géneros actuales de Anacardiaceae es rara (Fig. 9 y 10). Esta característica lo asocia, en forma poco clara tanto con *Rhus sylvestris*, como con especies del género *Comocladia* y en menor medida con el género *Actinocheita*. Se descarta en la comparación de *Comocladia intermedia* al género monotípico y endémico de México *Actinocheita*, porque los folíolos de esta especie (Fig. 23) poseen un margen lobulado con espaciamientos muy regulares (que no presenta otro género en la familia), mientras que *Comocladia intermedia* tiene dientes muy pequeños (Fig. 10)

Del género *Rhus*, la especie con características más similares a *Comocladia intermedia* es *R. sylvestris* (Fig. 24). Las características generales de la hoja (forma, relación largo/ancho, forma de la base, etc.), no son parecidas a las del fósil; sin embargo, los ángulos casi rectos de las venas secundarias y el patrón de los órdenes altos de la venación son muy similares a los del fósil. Además de los ángulos de divergencia casi rectos con respecto a la vena media, *Rhus sylvestris* y el fósil comparten las venas secundarias con un patrón principalmente semialternado, aunque en algunos segmentos de la lámina las venas son casi opuestas, y en las venas terciarias se distingue una pobre ramificación (Fig. 24). Las diferencias entre ambos son las siguientes: el margen del fósil es aserrado con dientes pequeños y espaciamiento regular, el de *R. sylvestris* tiene pequeñas emergencias apenas distinguibles como dientes. Las venas secundarias, aunque divergen de la vena media aproximadamente en ángulos rectos en las dos láminas, en el fósil la trayectoria es recta hasta la división a órdenes superiores, en las inmediaciones del margen; mientras que en *R. sylvestris* la mayoría de las venas están ligeramente curvadas en su trayectoria hacia el margen. En ambas láminas existen venas intersecundarias, pero en el fósil el número es mayor. Existe menos variabilidad en los ángulos de divergencia de las venas terciarias con respecto a la vena media en *R. sylvestris*, que en el fósil.

Comocladia es otro de los géneros con los que el fósil tiene semejanza (Fig. 25-30). Los ángulos de divergencia de las venas secundarias entre las especies de *Comocladia* actuales y el fósil son diferentes, ligeramente más agudos entre las actuales, sin embargo, las características del patrón de las terciarias son semejantes y mantienen una estrecha

similitud. Un carácter similar entre las especies actuales y el fósil es la aparente ramificación escasa de las venas terciarias intercostales (Fig.10 y 27).

En el intento por comprobar una afinidad entre las hojas de la planta fósil y las actuales se encuentra que existen algunas diferencias entre las especies de *Comocladia* insulares de la región caribeña (e.g. *C. glabra*) y las especies de distribución continental en México (e.g. *C. ekmaniana*). Las especies del Caribe tienen grandes dientes espinosos en el margen (Fig. 25), mientras que las de México tienen bordes completamente lisos o con pequeños dientes (Fig. 26 y 27). *Comocladia glabra* tiene las venas secundarias muy rectas hasta el margen, mismas que se continúan para formar el diente espinoso (Fig. 25). Las venas secundarias de *C. ekmaniana* son ligeramente recurvadas y algunas se ramifican antes de llegar al margen. En esta misma especie el número de intersecundarias es muy alto (Fig. 26). Al parecer la afinidad más estrecha se reconoce con respecto a las especies con caracteres similares a *C. mollissima*, especie que se encuentra en selva baja caducifolia al sur del país. En esta especie las venas secundarias son rectas y se ramifican en las inmediaciones del diente, pero la rama principal termina en la cúspide del mismo. Las venas de orden superior por su parte son poco ramificadas y difícilmente se observan de quinto orden, además que las venas intersecundarias son escasas y poco desarrolladas. Por último, el margen es dentado, aunque los dientes son anchos en su base.

Un carácter importante que posee *C. glabra*, y está ausente en el fósil, en *C. ekmaniana* y en *C. mollissima*, es la fusión de algunas de la venas terciarias adyacentes, inclusive entre las que se derivan de la vena secundaria y las originadas en las venas intersecundarias (Fig. 25), que señala las diferencias en la organización del patrón de venación entre las especies de *Comocladia*. Otra diferencia importante que se observa entre varias especie de *Comocladia* con respecto a *C. intermedia*, es la trayectoria de las venas terciarias (Fig. 28-30). En *C. engleriana*, *C. mollissima* y *C. palmeri*, las venas terciarias al parecer cambian su trayectoria original, con ángulo agudo, para exhibir un patrón ortogonal. Como se observa en las Figs. 28-30, las venas terciarias se curvan hacia la vena secundaria y corren paralelas a ella por un distancia corta, luego se curvan de nuevo y se dirigen en forma recta hacia el área intercostal. En *C. intermedia*, a pesar de compartir algunas características con especies del género *Comocladia* no se observa un comportamiento similar de las terciarias. En el fósil las venas terciarias surgen de la vena secundaria sin modificar su trayectoria, al área intercostal. No obstante las diferencias que se reconocen, *C. intermedia* se ha relacionado a *Comocladia* por ser el género más parecido a esta, aunque es claro que encontrar la afinidad taxonómica de este

fósil es difícil, tal como lo muestra la Tabla 3, en la que se nota la forma en que los caracteres se traslapan, aun entre géneros aparentemente distantes.

Los caracteres que se tomaron en cuenta para la asociación de la cuarta y última lámina foliar fueron, la forma lanceolada, el margen entero y el ápice atenuado (Fig. 11). Varias láminas recuerdan por su forma a veces lanceolada y su margen entero a algunas variantes de la morfología foliar de *Sapindus*. Sin embargo, la observación del patrón de venación en algunos ejemplares de este mismo género, encontrados en la localidad como fósiles, permite descartarlo como miembro de las Sapindaceae. Asimismo aunque existen varias especies de *Rhus* que poseen folíolos con margen entero (e.g. *R. virens* Lindh.), la forma de la lámina, del ápice y la relación largo/ancho es diferente al fósil. Otro género de la familia cuyos folíolos son más similares al fósil es *Pistacia*, género con registros fósiles en Europa y en América. En México existen dos especies de *Pistacia*, *P. texana* y *P. mexicana*. Ambas especies tienen limitada similitud con el fósil en cuanto a la forma general, la variabilidad foliar y la forma del ápice. *Pistacia texana* además tiene el margen aserrado con dientes cortos, mientras que el fósil presenta el margen entero y, aunque *P. mexicana* tiene el margen entero, las relaciones largo ancho entre los folíolos de ambas plantas son diferentes. Además, varias venas terciarias en *P. mexicana* tienen trayectoria exmedial (Fig. 31), característica que no se presenta en *P. marqueziae*.

Entre las especies actuales de *Pistacia*, *P. chinensis* Bunge, que crece en Asia occidental (incluyendo la región Himalaya Occidental) comparte con *P. marqueziae* una gran similitud en la morfología (Fig. 33). Entre los caracteres más importantes para establecer su asociación se encuentra la forma lanceolada, base aguda, condición apeciolulada, una marcada asimetría en la porción basal del folíolo, margen entero, ápice atenuado (muy raro entre las especies fósiles y actuales de *Pistacia*), ligera ramificación de las venas secundarias a dos tercios de la distancia de la vena media al margen. Sin embargo, un carácter que resulta distinto entre éstos dos taxa es el comportamiento de las venas secundarias que son broquidódromas en *P. chinensis* (Fig. 34) y que no se observa en *P. marqueziae* (Fig. 13). En los órdenes superiores de venación el patrón es muy similar, ya que en las dos se observa el desarrollo de un retículo de tipo aleatorio (Fig. 13 y 34) y las dos tienen aréolas de tipo incompleto.

Akhmetiev (1992) refiere a *Pistacia zaisanica* Iljinskaja del Oligoceno inferior del Monte Kiin-Kerish, en la Cuenca Zaisan, Rusia y el registro resulta interesante porque se compara con la especie actual *P. chinensis*. Weylan (1941) también encontró que los folíolos de *Pistacia rottensis* del Oligoceno de Alemania comparten una gran similitud con los de *P. chinensis*, *P. philippinensis* M. & R. y *P. khinjuk* Stoks. La dificultad en ese momento para decidir cuál de estas actuales tenía mayor similitud al fósil, se debió a

que las dos primeras de las tres especies y otras más fueron ubicadas en un arreglo taxonómico posterior en una sola, *P. chinensis*. Luego del arreglo taxonómico, *P. chinensis* presenta una distribución muy amplia en el este y sudeste asiático y tomando en cuenta las asociaciones con los registros anteriores, se puede suponer que las plantas fósiles similares a *P. chinensis* tuvieron una distribución muy amplia en Eurasia (Alemania y Rusia) y México durante el Paleógeno.

Tal como lo ilustra Weylan (1941), las hojas casi completas en Rott, permiten suponer que las hojas de *Pistacia* desde hace varios millones de años tienen, como hasta la actualidad, hojas imparipinnadas, por tanto se sugiere que *P. marqueziae* tiene este mismo tipo de hojas. También se observa que la variabilidad morfológica en *P. rottensis* es muy alta, similar a la que presentan los folíolos de *P. marqueziae* en los Ahuehuetes. Debido a la escasa descripción del patrón de venación en los fósiles de *P. rottensis*, no se incluye un análisis detallado de la similitud entre ambas especies. En el caso de disponer del patrón de venación, la observación detallada de las Fig. 12 y 13 con respecto a 14 y 15 en *P. marqueziae*, parece indicar que existe una variabilidad foliar muy grande o la presencia de más de una especie en la localidad. Las diferencias morfológicas (Fig. 12 y 14), pueden explicarse como parte de la variabilidad foliar de la especie, sin embargo, cuando se encuentra que a los morfotipos similares a la Fig. 14 se les asocia el patrón de venación de la Fig. 15, la afinidad entre morfotipos no resulta tan clara. En la Fig. 15 se nota que el patrón de venación es distinto al que se presenta en la Fig. 13, ya que en la primera las venas secundarias tienen más marcada la condición cladódroma, se nota inclusive un mayor diámetro de las ramificaciones, y se observa una ligera diferencia en la orientación de las venas terciarias y de cuarto orden en el área intercostal. La suma de caracteres parecen asociar a este morfotipo con *P. mexicana* (Fig. 31), más que con el resto de morfotipos (e.g. Fig. 11 y 12). Debido a que no se ha entendido bien la variabilidad de *P. marqueziae*, todos los morfotipos integran una sola especie.

La dificultad de explicar las diferencias en los patrones de venación de alto orden de los fósiles con respecto a las plantas actuales radica en distinguir los procesos que alteran los grados de organización de éstos patrones. Hickey (1972) opina que entre los factores que determinan la modificación de las tendencias evolutivas se encuentra la introducción de plantas a ambientes xéricos, para lo cual se reconoce una regresión a niveles de organización menores. Si se acepta que en la localidad Los Ahuehuetes diferentes evidencias, (e.g. morfología de las hojas) sugieren un ambiente xérico, se pueden explicar con base en estas hipótesis, las diferencias en el patrón de venación de alto orden entre los folíolos de *P. marqueziae* y *P. chinensis*, o la variación de la trayectoria de las venas terciarias en *Comocladia*, donde se adopta un patrón ortogonal, que al parecer es

derivado; aunque sin excluir en ambos ejemplos, las diferencias debidas al proceso de diversificación y evolución inherente a cada taxon.

Otros fósiles encontrados en los Ahuehuetes (Fig. 35 y 36), apoyan la idea de un intenso proceso de diversificación en la localidad. La razón por la que no se incluyen en la parte de la identificación taxonómica es porque no presentan los suficientes caracteres significativos, no obstante los caracteres que presentan los diferencian de los taxa descritos antes. La Fig. 35 muestra un folíolo con dos formas diferentes de dientes, uno con forma redondeada y otro de menor tamaño y agudo. Las opciones para explicar este hecho parecen indicar que se trata de una forma extinta, ya que no se reconoce en otra Anacardiaceae un asociación de dientes similar, o bien que representa el proceso de diferenciación entre especies. Por otra parte, la Fig. 36 presenta un ejemplar cuya patrón de venación es muy similar al de *Comocladia intermedia*, sin embargo, a diferencia de esta última especie, el fósil de la Fig. 36 tiene margen entero, además de una proyección basal que puede ser un folíolo que no se separó completamente de una hoja dividida o representa una hoja con expansión basal, característica atípica entre las Anacardiaceae actuales.

Análisis Fenético.- El análisis fenético ha permitido explorar las relaciones de similitud entre los taxa involucrados, además de valorar los caracteres que resultan importantes para su asociación. De esta manera se apoya o se discute la asociación de cada una de las láminas fósiles con la de los representantes actuales.

Los caracteres para el análisis fenético y de ordenación se obtuvieron a partir de los datos de la Tabla 2. De la misma resultan 18 OTU's y 20 caracteres, algunos de los cuales se codificaron como continuos y otros como multiestado. En un primer ensayo se obtuvieron fenogramas parciales para distinguir por separado el grado de asociación entre los grupos aislados (taxa) y observar su cambio cuando se integran a un fenograma general. Las relaciones entre los tipos foliares de *Pseudosmodingium* y *Haplorhus* no cambiaron de los fenogramas parciales al general. Este antecedente sirvió para elegir como índice de similitud el de Manhattan y como técnica de asociación UPGMA (Unweighted pair-group method, arithmetic averages).

Un primer fenograma (que no se incluye como figura) se obtuvo a partir de 18 OTU's y 18 caracteres, ya que no incluyó los caracteres forma de la lámina y relación largo/ancho. El fenograma (Fig. 37) que se obtuvo luego de la inclusión de éstos no modifica de manera importante al primero. A pesar de considerar a los caracteres forma de la lámina y forma del ápice como datos perdidos, en *Rhus* sp. y *C. intermedia*, el arreglo de OTU's no se modifica de forma importante en los dos fenogramas. Esta

situación parece indicar la consistencia de los caracteres que involucran datos del patrón de venación.

El fenograma final (Fig. 37) muestra una división clara en tres grupos: un grupo integrado por varias especies de *Rhus, Pseudosmodingium, Comocladia* y *Actinocheita* (plantas caracterizadas por poseer hojas compuestas), un segundo grupo compuesto por *Haplorhus* y, *Bonetiella* (caracterizados por poseer hojas enteras) y un tercer grupo que incluye a *Pistacia* y *Rhus* (fósiles).

Destaca en el primer grupo el conjunto que forman los folíolos de *Pseudosmodingium*. Las dos especies fósiles, *P. mirandae* y *P. terrazasiae*, presentan el índice de similitud más alto entre todos los pares enlazados, dicha similitud ha sido discutida en Ramírez y Cevallos-Ferriz (1996).

Otra agrupación interesante es entre *Rhus sylvestris, Comocladia ekmaniana* y *C. glabra*. No obstante de las muchas características en común entre las especies de *Comocladia* la asociación más estrecha se establece entre *R. sylvestris* y *C. ekmaniana*. El aspecto importante de este agrupamiento es que uno de los fósiles, *Comocladia intermedia*, a simple vista presenta una gran similitud con los OTU's de este conjunto; sin embargo, su posición en el fenograma no apoya esta similitud posiblemente por que los caracteres aparentemente similares entre los tres taxa, difieren significativamente.

Con *Rhus glabra* y *R. toxicodendron* se observa que a pesar de las diferencias morfológicas de los folíolos de estas dos especies actuales, los caracteres de la venación los mantienen en un grupo definido, esto se esperaba, ya que son especies diferentes de un mismo género. Sumado a este comportamiento se encuentra *Actinocheita*. No se sabe con certeza cual es la relación taxonómica de este taxon con otras Anacardiaceae, pero se ha mencionado una relación estrecha con *Rhus* o un taxon cercano a este (Terrazas Salgado, com.pers. 1996), al parecer debido a los caracteres de la venación. En el arreglo del fenograma, *Actinocheita* se ubica cercana de *R. glabra* y *R. toxicodendron*, sin considerar la morfología tan disímil que presentan entre sí los tres morfotipos foliares.

Ya se había mencionado antes la similitud entre *Haplorhus peruviana* y *Haplorhus medranoi*, no extraña por tanto que en el fenograma éstos dos OTU's aparezcan muy cercanos. No así la limitada similitud en la asociación que se observa entre *Haplorhus* con *Bonetiella anomala*, donde la posición en el fenograma puede deberse a que entre el conjunto de OTU's, las características de *B. anomala* son más similares a las especies de *Haplorhus* que al resto de los OTU's, ya que comparten hojas simples, características que las separa del resto de los taxa incluidos en el análisis.

Al parecer las características de *Pistacia* son lo suficientemente diferentes para distanciarla del resto de los OTU's.

La Tabla 4 muestra los resultados del análisis de Componentes Principales en la que se incluyen los caracteres con más peso en la definición de asociaciones. Debido a que en el sexto componente, de veinte, es decir menos de un 30% del total de componentes, se alcanza un valor significativo (83.931), se asume que la variabilidad en el grupo es alta.

En el primer componente, con 27.8% de variabilidad, el carácter tipo de venas secundarias discrimina a Bo, Ha y Pr del resto de los OTU's ya que los tres primeros poseen una tendencia de las venas secundarias a ser cladódromas, mientras que en el resto de los OTU's su tendencia es a ser principalmente craspedódroma (Tabla 3).

El valor promedio de AIVS discrimina al par Pr y Ha ya que es el valor más bajo (53.0° y 56.5°) con respecto al resto.

En el carácter tipo de margen, el estado margen entero separa a los OTU's Bo, Ha, Pr y Pi, aunque en la gráfica no se distingue una agrupación, debido a la influencia de otros caracteres (e.g. valor promedio del AIVM, modelo de venas terciarias, presencia de venas quinquenarias); de este mismo carácter el estado lobado-crenado mantiene la similitud de To, Tf y Ac, mientras que el estado margen serrado agrupa a Rh, Pe, Mi, Ga, Te y Co, ubicados al centro de los cuadrantes.

El siguiente carácter con más peso, forma de la lámina, explica tres agrupaciones, Ek-Si, Ac-Gl y Ha-Pr (Fig. 38). Los primeros dos pares poseen forma elíptica, mientras que el tercer par tiene forma elíptica estrecha. La relación largo/ancho es el último carácter, con más peso del primer componente, y mantiene a los pares Ac-Gl y Ha-Pr a partir de sus similitudes morfológicas.

En el segundo componente, del carácter trayectoria de venas cuaternarias, tiene importancia el estado relativamente orientadas al azar, ya que se comparte entre varios OTU's, y adquiere más importancia el estado ortogonal porque se comparte sólo entre 4 OTU's, entre ellos el par Ek-Si.

La presencia de venas quinquenarias es un carácter cuya distribución de sus dos estados es muy variable, por lo que no se representan agrupaciones importantes en la Fig. 38. Sin embargo, entre los OTU's que comparten el mismo estado, ausente, el par Si-Ek si se mantiene junto.

Al igual que el carácter anterior, la trayectoria de las venas quinquenarias tiene una distribución muy variable entre los OTU's (Fig. 38). El grupo que se distingue al centro Mi, Pe y Co, comparte la ausencia de las venas quinquenarias, por lo que sus relaciones de similitud se derivan del carácter anterior. Aunque a primera vista el carácter trayectoria de las venas quinquenarias parece redundante con el anterior, la codificación del carácter sin considerar los OTU's en que se encuentra ausente, resulta difícil.

El carácter tipo de base no resulta tan importante para agrupar a los OTU's a excepción de los pares Ek-Si y Ac-Gl, quienes poseen base redondeada, mientras que Pr-Ha la tienen decurrente al igual que Pi.

En el tercer componente, que no se representa como figura, del carácter modelo de venas terciarias el estado ramificado exmedial se comparte entre Ha y Pr. En el resto de los OTU's el estado ramificado transversal es relativamente común.

El carácter tipo de venación última marginal aparece con una carga alta, aunque en casi todos los OTU's, es de tipo incompleta, a excepción de Pi, Rh y Ac, que comparten el estado formando arcos. Sin embargo, esta condición no es tan determinante en la gráfica para mostrar a éstos últimos OTU's asociados por su similitud.

El resultado de este análisis apoya observaciones anteriores sobre Anacardiaceae realizadas con *Pseudosmodingium* (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1998). En este trabajo se observó que mientras algunos caracteres mantienen las relaciones de similitud entre algunos OTU's por su morfología más general, probando a su vez su consistencia, otros resultan insuficientes para distinguir taxa cuyas relaciones taxonómicas son relativamente distantes (e.g. *Rhus* y *Pseudosmodingium*).

Tanto en el fenograma como en la gráfica de componentes principales se distinguen dos pares de OTU's interesantes de analizar: Ha-Pr y Ek-Si. En el caso de Ha- Pr, se ha discutido arriba que una serie de caracteres hacen a ambas hojas muy distintivas entre las Anacardiaceae y los detalles de su morfología las ubican a una distancia considerable del resto del grupo analizado.

La comparación de varios caracteres entre los folíolos de Ek y Si, requiere precaución al momento de incorporar y evaluar caracteres de Anacardiaceae. De inmediato llama la atención el hecho que exista una gran semejanza en los patrones de venación de alto orden, caracteres que se están asumiendo como muy consistentes en la distinción de taxa. La búsqueda de afinidad de *Comocladia intermedia* resultó en el reconocimiento de una posible convergencia entre taxa cuyas relaciones taxonómicas son distantes. Una posible solución para segregar taxa podría ser la incorporación de la mayor cantidad de caracteres posibles. Sin embargo, en el caso de los fósiles esto no siempre es posible, pues los caracteres que presentan siempre están sujetos a los procesos de fosilización. En el caso particular de *Comocladia*, todos los ejemplares que se conocen están incompletos y no se puede relacionar su posición en la hoja, de la cual para algunas especies, se puede reconocer la simetría. Este último carácter al parecer es bastante importante en el género *Comocladia* ya que los folíolos son muy simétricos, a diferencia del resto de las Anacardiaceae, donde existe una marcadisima asimetría de hojas y folíolos.

El hecho de incorporar fósiles que muy seguramente sean folíolos es una posible fuente de incongruencias, pues se ha observado que en muchos folíolos de Anacardiaceae existe una alta variabilidad morfológica por su posición en la hoja (e.g. folíolos terminales y laterales). De esta forma sí no se dispone de los datos de variabilidad de un taxa, tanto actual como fósil, la comparación resulta incompleta y los resultados incongruentes. No así para aquellos taxa que debido a los valores bajos de sus tasas evolutivas o de su variabilidad, presentan caracteres más constantes y permiten una identificación más precisa (e.g. Ha-Pr).

TABLA 1. Codificación de estados de carácter usados en el análisis fenético.

A) **Venas secundarias** Craspedódromas (1) Cladódromas (2)	L) **Trayectoria de venas cuaternarias** Ortogonal (1) Relativamente orientado al azar (2)
B) **Valor promedio del Angulo de Incidencia con la Vena Media (AIVM)(°)**	M) **Presencia de venas quinquenarias** Presentes (0) Ausentes (1)
C) **Desviación estándar del valor promedio de AIVM**	N) **Trayectoria de las venas quinquenarias** Ortogonal (0) Relativamente orientadas al azar (1)
D) **Recorrido de venas secundarias** Recto (1) Curvo (3) Recurvado (2) Sinuoso (4)	O) **Venación última marginal** Incompleta (1) Formando arcos (2)
E) **Condición de venas intersecundarias** Simple (1) Compuesto (2)	P) **Tipo de margen** Entero (1) Lobado-crenado (3) Serrado (2)
F) **Valor promedio de Angulo de Incidencia con la Vena Secundaria (AIVS)**	Q) **Aréolas** Ausentes (0) Incompletas (1)
G) **Desviación estándar del valor promedio de AIVS**	R) **Tipo de base** Redondeada (1) Decurrente (4) Aguda (2) Obtusa (5) Redondeada y aguda (3)
H) **Modelo de venas terciarias** Ramificado al azar (1) Reticulado ortogonal (4) Ramificado exmedial (2) Reticulado al azar (5) Ramificado transversal (3)	S) **Angulo de la base (°)**
I) **Disposición de venas terciarias** Alterna (1) Opuesto (3) Alterno y opuesto (2) Difícil de determinar (4)	T) **Forma de la lámina** Linear (1) Ovada (3) Elíptica (2) Ovada amplia (4)
J) **Resolución de las venas de orden superior** Órdenes de venación distinguibles (1) Órdenes de venación no distinguibles (2)	U) **Relación largo/ancho** 3:2 (1) 2.5:2 (3) 6.5:1 (5) +8:1 (7) 2:1-2.5:1 (2) 6:1 (4) 8:1 (6)
K) **Presencia de venas cuaternarias** Presentes (0) Ausentes (1)	

TABLA 2. Registro de caracteres y estados en especies de Anacardiaceae usados en el análisis fenético (basado en la Tabla 1).

Venas secundarias	Si Craspedódromas	Ar Craspedódromas	Gl Craspedódromas	To Craspedódromas	Rh Craspedódromas	Ga Craspedódromas
Valor promedio de AIVM (°)	69.4	67.0	66.5	65.7	51.3	71.6
Desviación estándar de VPAIVM	6.6	5.5	7.4	6.8	5.3	5.2
Recorrido de venas secundarias	Curvo	Curvo	Recurvado	Recurvado	Sinuoso	Recto
Condición de venas intersecundarias	Simple	Simple	Simple	Simple	Compuesto	Simple
Valor promedio de AIVS	73.8	74.5	74.5	76.1	71.6	78.8
Desviación estándar de VPAIVS	8.0	9.8	10.0	8.2	10.1	6.1
Modelo de venas terciarias	Ramificado transversal	Ramificado al azar	Ramificado transversal	Reticulado ortogonal	Ramificado transversal	Ramificado transversal
Disposición de venas terciarias	Opuesta	Alterna y opuesta	Opuesta	Opuesta	Opuesta	Opuesta
Resolución de venas de orden superior	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles
Presencia de venas cuaternarias	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Trayectoria de venas cuaternarias	Ortogonal	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Ortogonal
Presencia de venas quinquenarias	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes
Trayectoria de venas quinquenarias	Ausentes	Ortogonal	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Ausentes
Venación última marginal	Incompleta	Formando arcos	Incompleta	Incompleta	Formando arcos	Incompleta
Tipo de margen	Entero	Serrado	Serrado	Lobado-crenado	Serrado	Serrado
Tipo de base	Redondeada	Redondeada	Redondeada	Aguda	Aguda	99
Angulo de la base (°)	0.0	0.0	0.0	82.0	85.0	0.0
Forma de lámina	3	4	3	4	99	99
Relación largo/ancho	2	3	2	1	99	99

TABLA 2. Continuación.

Venas secundarias	Pe Craspedódromas	Mi Craspedódromas	Mu Craspedódromas	Pr Cladódroma	Ha Cladódroma	Ac Craspedódromas
Valor promedio de AIVM	54.1	63.0	53.3	36.2	39.2	74.0
Desviación estándar de VPAIVM	5.4	7.8	5.8	6.4	6.7	8.7
Recorrido de venas secundarias	Recto	Recto	Recurvado	Recto	Recto	Recto
Condición de venas intersecundarias	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Valor promedio de AIVS	63.4	63.6	71.9	53.0	56.5	78.1
Desviación estándar de VPAIVS	9.9	10.6	10.7	7.9	14.0	7.7
Modelo de venas terciarias	Ramificado transversal	Ramificado transversal	Ramificado transversal	Ramificado exmedial	Ramificado exmedial	Ramificado transversal
Disposición de venas terciarias	Alterna	Alterna	Alterna y opuesta	Alterna	Alterna	Opuesta
Resolución de venas de orden superior	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación distinguibles
Presencia de venas cuaternarias	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Trayectoria de venas cuaternarias	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar
Presencia de venas quinquenarias	Ausentes	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes
Trayectoria de venas quinquenarias	Ausentes	Ausentes	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Ausentes	Relativamente orientada al azar
Venación última marginal	Incompleta	Incompleta	Incompleta	Incompleta	Incompleta	Incompleta
Tipo de margen	Serrado	Serrado	Serrado	Entero	Entero	Lobado-crenado
Tipo de base	Aguda	Aguda	Aguda	Decurrente	Decurrente	Redondeada
Angulo de la base (°)	68.0	42.0	48.0	12.0	4.0	0.0
Forma de lámina	2	3	3	1	1	3
Relación largo/ancho	1	2	2	7	7	2

TABLA 2. Continuación.

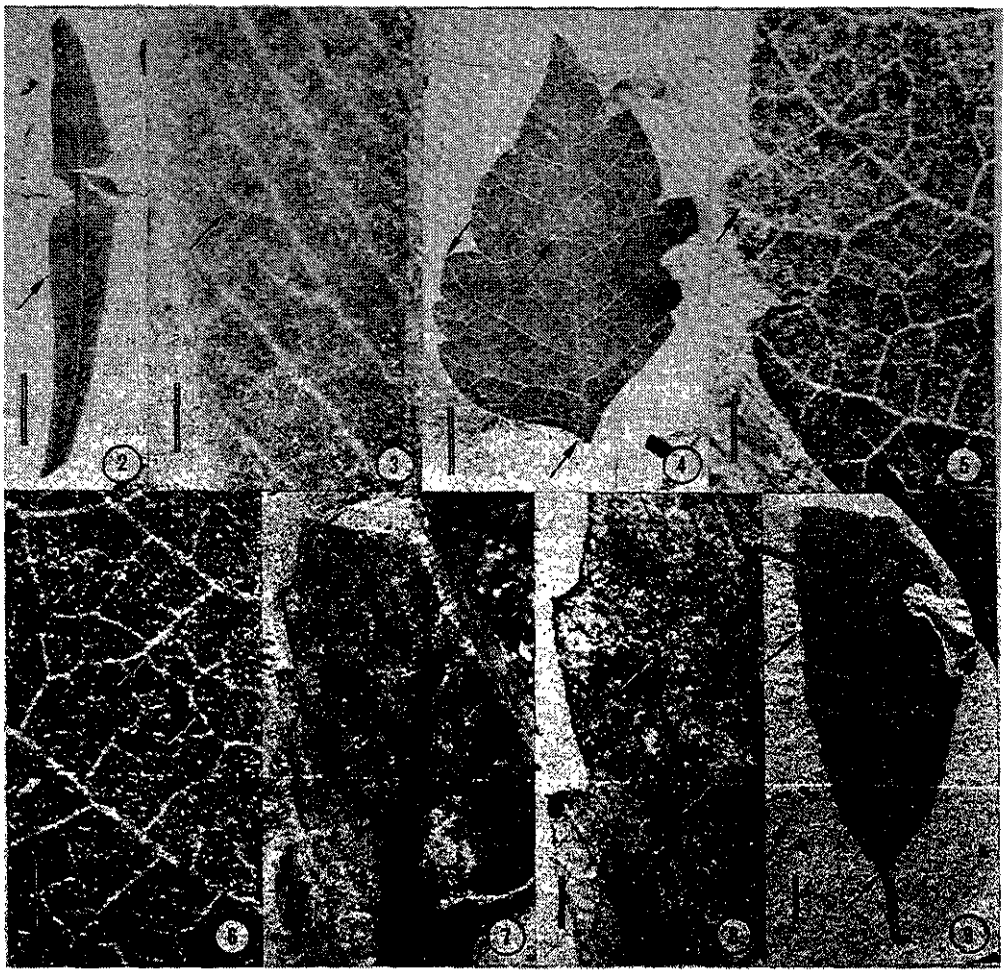
Venas secundarias	Ek Craspedódromas	Co Craspedódromas	Te Craspedódromas	Pi Craspedódromas	Tf Craspedódromas	Bo Cladódromas
Valor promedio de AIVM	78.2	77.0	56.0	57.5	65.7	34.2
Desviación estandar de VPAIVM	8.2	5 5	7.3	9 6	6.9	7.7
Recorrido de venas secundarias	Recurvado	Recurvado	Recto	Recurvado	Recurvado	Recto
Condición de venas intersecundarias	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Valor promedio de AIVS	79.8	69.0	72.5	69.5	76.1	62.6
Desviación estándar de VPAIVS	6.3	11.5	11.5	10.1	8.3	11.0
Modelo de venas terciarias	Ramificado transversal	Ramificado transversal	Ramificado transversal	Ramificado al azar	Reticulado al azar	Ramificado transversal
Disposición de venas terciarias	Opuesta	Alterna	Alterna	Alterna	Alterna	Difícil de determinar
Resolución de venas de orden superior	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación no distinguibles	Órdenes de venación distinguibles	Órdenes de venación no distinguibles	Órdenes de venación no distinguibles	Órdenes de venación distinguibles
Presencia de venas cuaternarias	Presentes	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes
Trayectoria de venas cuaternarias	Ortogonal	Ortogonal	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar	Relativamente orientada al azar
Presencia de venas quinquenarias	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Presentes
Trayectoria de venas quinquenarias	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Relativamente orientada al azar	Ausentes	Relativamente orientada al azar
Venación última marginal	Incompleta	Incompleta	Incompleta	Formando arcos	Incompleta	Incompleta
Tipo de margen	Entero	Serrado	Serrado	Entero	Lobado-crenado	Entero
Tipo de base	Redondeada	Redondeada y aguda	Aguda	Decurrente	Obtusa	Aguda
Angulo de la base	0.0	60.0	32.0	29.0	115.0	24.0
Forma de lámina	3	99	2	1	4	1
Relación largo/ancho	4	99	1	5	1	6

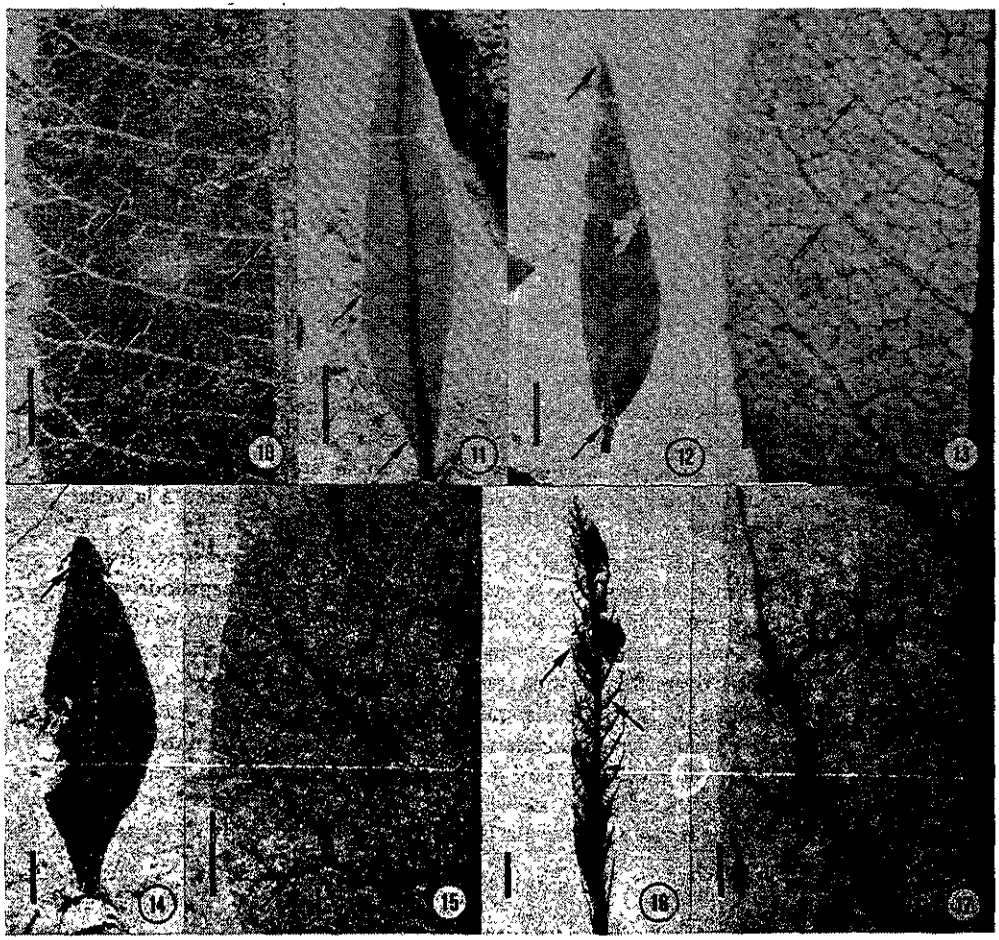
TABLA 3. Comparación de carácteres entre *Comocladia intermedia*, *C. ekmaniana*, *C. glabra* y *R. sylvestris*.

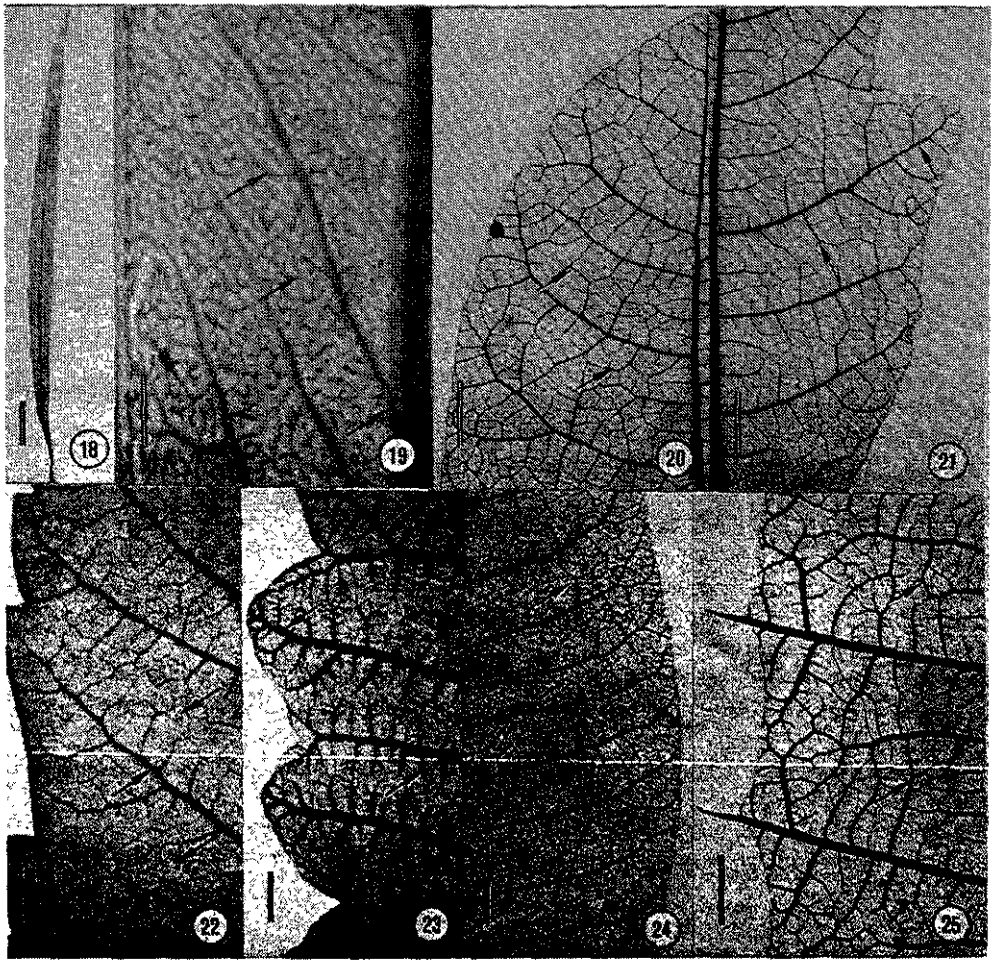
	C. intermedia	*R. sylvestris*	*C. glabra*	*C.ekmaniana*
Venas secundarias	Rectas	Curvadas	Rectas	Curvadas
Margen	Aserrado	Dientes escasos	Espinoso	Entero
Terciarias intercostales	Sin fusión	Sin fusión	Fusionadas	Sin fusión
# de intersecundarias	Alto	Bajo	Bajo	Alto
Espaciamiento entre sec.	Menor	Mayor	Mayor	Menor

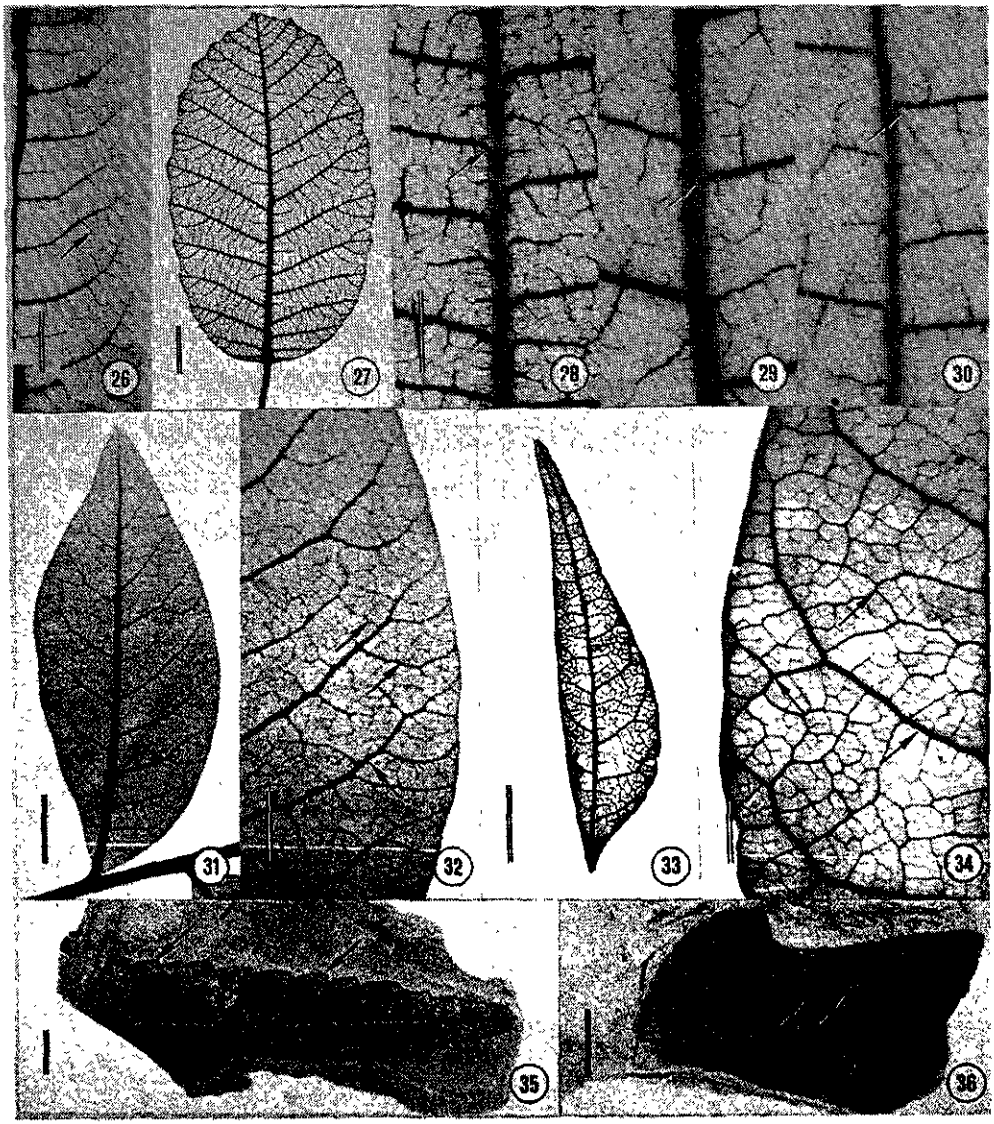
TABLA 4. Variación explicada de los primeros Tres Componentes Principales.

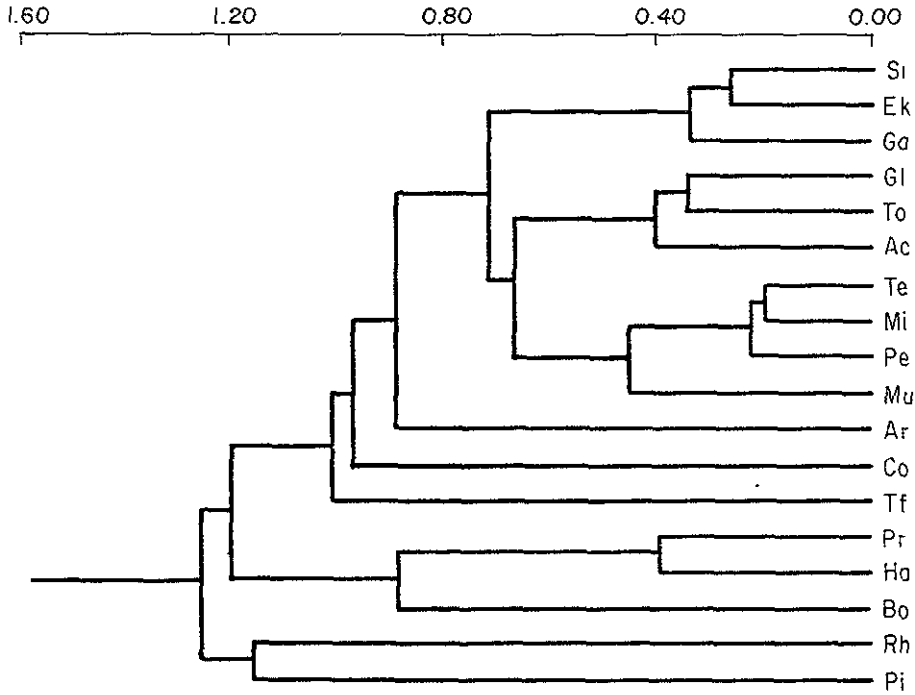
Componente Principal	Eigen valores	Porcentaje % Varianza	Acumulado	Carácteres con carga alta
CP 1	5.8504	27.86	27.86	Tipo de venas secundarias (1)
				Valor promedio de AIVS (6)
				Tipo de margen (16)
				Forma de la lámina (20)
				Relación largo/ancho (21)
CP 2	3.6191	19.048	42.153	Trayectoria de venas cuaternarias (12)
				Presencia de venas quinquenarias (13)
				Trayectoria de venas quinquenarias (14)
				Tipo de base (18)
CP 3	2.5927	13.646	55.799	Modelo de venas terciarias (8)
				Venación última marginal

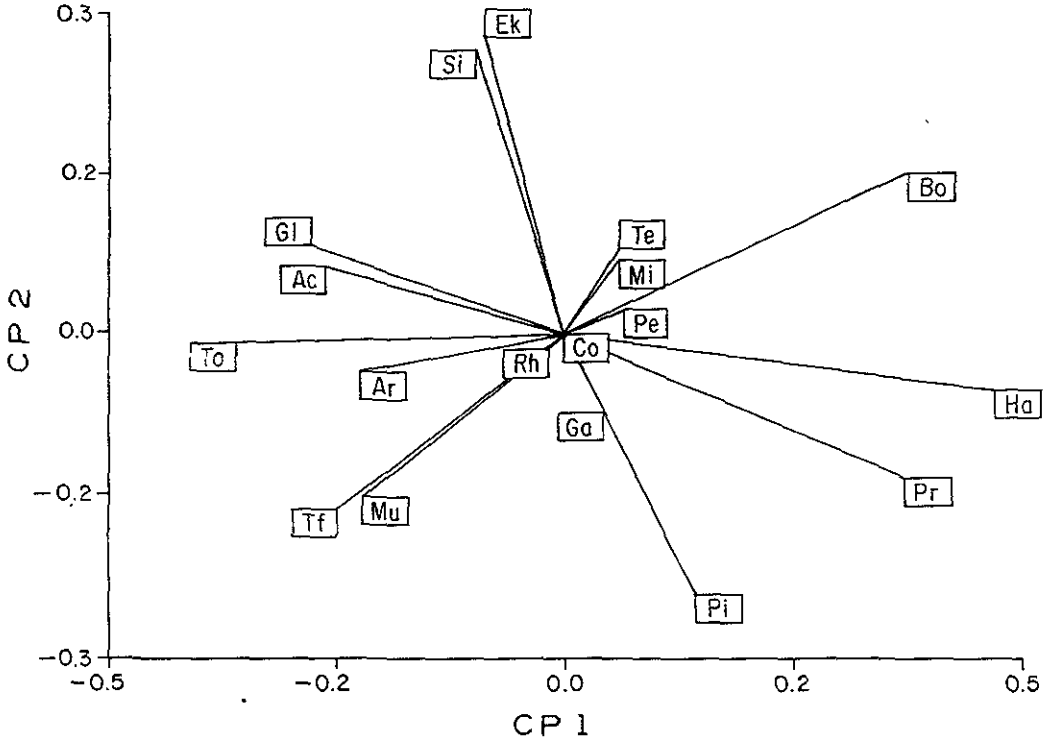

2
3
4
5
6
7
8
9


10
11
12
13
14
15
16
17


18
19
20
21
22
23
24
25


26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36


1.60
1.20
0.80
0.40
0.00
Si
Ek
Ga
Gl
To
Ac
Te
Mi
Pe
Mu
Ar
Co
Tf
Pr
Ha
Bo
Rh
Pi


0.3
0.2
0.0
−0.2
−0.3
CP 2
−0.5
−0.2
0.0
0.2
0.5
CP 1
Ek
Si
Bo
Gl
Te
Ac
Mi
Pe
To
Co
Rh
Ar
Ha
Ga
Pr
Tf
Mu
Pi

SALICACEAE

Introducción

La familia Salicaceae tiene un amplio registro fósil en el Terciario, ya que se ha identificado con seguridad a *Populus* en el Paleoceno Superior y a *Salix* en el Eoceno temprano (Collinson et al., 1993). De los variados órganos que se han identificado como maderas (Wheeler y Matten, 1977), inflorescencias y frutos (Manchester et al. 1986), la hoja, al igual que para muchas familias, es el órgano más abundante que ha permitido identificaciones muy precisas a nivel genérico y permite al mismo tiempo reconocer su gran diversidad a través del tiempo.

El carácter distintivo para la identificación de la familia Salicaceae con base en hojas es sin duda la presencia de dientes tipo Salicoide, que entre las dicotiledóneas sólo se presenta, además de las Salicaceae en el género *Idesia* (Flacourtiaceae). Sin embargo, existen otros caracteres de importancia taxonómica, útiles en las especies con margen entero o en aquellas donde los dientes no están bien diferenciados. Con referencia a la forma, muchas especies de *Salix* son estenófilas, i.e. la lámina es estrecha y alargada. En el género *Populus* por su parte, aunque generalmente presenta láminas más amplias, la equivalencia morfológica estenofílica posiblemente corresponda al largo pecíolo que caracteriza a muchas especies de este género (e.g. *P. mexicana, P. sargentii, P. tremuloides*) ya que, cuando la hoja es estrecha como la de *Salix*, el pecíolo de *Populus* tiende a ser muy corto (e.g. *P. balsamica*). La estenofilia está asociada a hábitats con corrientes de agua y se reconoce en muchas familias; presumiblemente la lámina ofrece poca resistencia a las fuertes corrientes durante las inundaciones (Wolfe, com. escri. 1997).

El patrón de venación a su vez tiene un conjunto de caracteres que combinados con la forma de la hoja permiten buenas identificaciones. En *Salix*, por ejemplo, la venación es pinnada, con venas secundarias que varían de eucamptódromas a broquidódromas, llegando a desarrollar vena fimbrial. *Populus* tiene una venación basal subactinódroma que se vuelve pinnada; venas secundarias broquidódromas, semicraspedódromas o a veces eucamptódromas. Entre los criterios de la venación para distinguir a *Salix* de *Populus*, (cuando ambas presentan láminas estrechas) y aun de otros géneros similares, se considera la presencia de uno o dos pares de venas secundarias fuertes y decurrentes, que se originan en la porción basal de la lámina (Manchester et al., 1986, Wolfe y Schorn, 1990); esta arquitectura pudo derivarse de la condición actinódroma encontrada en algunas especies del género y en las relacionadas Flacourtiaceae (Wolfe y Schorn, 1990).

Contrariamente a la relativa facilidad para distinguir a los géneros de Salicaceae, la identificación a nivel específico de los fósiles presenta varias dificultades. Una de las más importantes es el hecho de que las hojas exhiben heteromorfismo, tanto heteroblastia relacionada con la edad, como heterofilia estacional. Como se observa en determinadas especies actuales de *Populus*, las hojas pueden variar en forma y tamaño, mientras que los dientes varían en forma, tamaño y espaciamiento a lo largo de una rama (Wolfe y Schorn, 1990). Eckenwalder (1980) ha resaltado esta condición en el género *Populus* para señalarla como fuente de error en la identificación de fósiles en el pasado (aproximadamente anteriores a la década de los años setenta).

Descripción Sistemática

Clase: Magnoliopsida

Orden: Salicales

Familia: Salicaceae

Género: *Salix* L.

Especie: *Salix aranguthyiorum* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 2-5.

Etimología: El epíteto específico reconoce la importante labor de rescate, conservación y exploración de localidades fosilíferas que realiza la familia Aranguthy en el sur de Puebla.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1087-1089).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno

Diagnosis: Lámina de forma elíptica; base redondeada, peciolada; ápice agudo; margen serrado, dientes salicoides pequeños y espaciados; venación pinnada, vena media recta y gruesa, 7 a 9 pares de venas secundarias camptódromas, muy ligeramente curvas con un desarrollo muy prolongado cerca del margen, diámetro marcadamente más delgado que el de la media, ángulo de inserción con la vena media (AIVM) entre 24° y 58°; algunas venas terciarias se unen en las áreas intercostales con trayectorias rectas, las venas de orden superior forman un retículo con patrón aleatorio.

Descripción: La forma de las hojas es elíptica, con 16.0-28.0 mm de largo, 5.0-7.0 mm de ancho y una relación largo/ancho de 3.2-4.0:1. La base es aguda, tiene un pecíolo de 1.5-2.0 mm de largo, y el ápice es agudo. El margen es serrado y tiene dientes

salicoides pequeños y espaciados. La venación es pinnada, con vena media recta y gruesa, 7 a 9 pares de venas secundarias camptódromas, *muy ligeramente curvas* y con desarrollo muy prolongado cerca del margen, y el AIVM es de 39°(24°-58°). Las venas terciarias son escasas en las áreas intercostales, algunas se unen y describen diferentes trayectorias. Las terciarias cerca del margen forman varios arcos de forma estrecha con respecto a la secundaria adyacente. No hay una diferenciación clara entre las venas terciarias y las de cuarto orden.

Especie: *Salix poblana* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 6-9.

Etimología: El epíteto específico hace referencia al estado de Puebla, importante área de investigación paleontológica.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1090-1092).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja de forma lanceolada; base redondeada, peciolada; ápice agudo; margen serrado, dientes salicoides pequeños y espaciados; venación pinnada, vena media gruesa, ligeramente curva, 7-10 pares de venas secundarias camtódromas marcadamente más delgadas que la media, desarrollo variable de las secundarias antes de llegar al margen, algunas ligeramente curvas hacia la base, otras más rectas, trayectoria prolongada y tortuosa cerca del margen; AIVM entre 30° y 68°; venas terciarias en las áreas intercostales con un desarrollo bastante irregular, algunas percurrentes, venas de orden superior forman retículo con patrón aleatorio.

Descripción: La hoja es de forma lanceolada, tiene 39.0-47.0 mm de largo y 11.0-14.0 mm de ancho, con una relación largo/ancho de 3.3-3.5:1. La base es aguda, con un pecíolo de 6.0-9.0 mm de largo y ápice agudo (38°). El margen es serrado. La venación es pinnada con vena media recta y gruesa, 7 -10 pares de venas secundarias camptódromas, marcadamente más delgadas que la media. El desarrollo de las secundarias antes de llegar al margen, es variable, algunas son ligeramente curvas hacia la base, aunque otras son rectas. Su trayectoria es muy prolongada y tortuosa cerca del margen y tiene un AIVM de 49.7°(30°-68°). Las venas terciarias en las áreas intercostales son percurrentes, y tienen trayectoria tortuosa. Las venas de cuarto orden se distinguen de las terciarias y forman un reticulo con patrón aleatorio.

Especie: *Salix mixteca* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 10 y 11.

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la Sierra Mixteca Poblana, donde se encuentra ubicada la localidad fosilífera Los Ahuehuetes.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1093).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja de forma elíptica; base redondeada, peciolada; margen serrado, dientes salicoides pequeños; venación pinnada, vena media recta y gruesa, 5-7 pares de venas secundarias camptódromas, curvas, con trayectoria prolongada cerca el margen, algunas marcadamente tortuosas; AIVM entre 42° y 76°; venas terciarias en las áreas intercostales con desarrollo bastante irregular, algunas rectas, otras sigmoides; arcos cercanos al margen grandes y de forma rectangular; distinción entre órdenes superiores de venación muy variable. Venas de orden superior forman retículo con patrón aleatorio.

Descripción: Todas las hojas están incompletas no obstante parecen tener forma elíptica, la parte conservada tiene 31.0-33.0 mm de largo, 21.0-26.0 mm de ancho, y relación largo/ancho de 1.4-1.2:1. La base es redondeada, y tiene pecíolo de 5.0 mm de largo en un ejemplar, pero está ausente en los demás. Por el diámetro basal de la vena media se intuye que el pecíolo es muy grueso. No se observa el ápice en ninguno de los ejemplares encontrados. El margen es serrado con dientes salicoides pequeños. La venación es pinnada, con vena media recta y gruesa, 5-7 pares de venas secundarias camptódromas, curvas, con una trayectoria prolongada cerca del margen. Algunas son marcadamente tortuosas y tienen AIVM de 61.9° (42°-76°). Las venas terciarias en las regiones intercostales tienen desarrollo bastante irregular, siendo algunas rectas y otras sigmoides. Estas forman arcos grandes de forma rectangular cerca del margen. La distinción entre los órdenes superiores de venación es difícil, sólo a veces se distinguen. Las venas de orden superior forman un retículo con patrón aleatorio.

Especie: *Salix balsana* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 12-16.

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la región fisiográfica de la Cuenca del Río Balsas, al sur de México, donde se ubica la localidad Los Ahuehuetes y a la relación geológica entre la Formación Balsas con la Formación Pie de Vaca.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1094-1096).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja de forma elíptica; base redondeada a semicordada desigual, peciolada; ápice redondeado; margen con algunos dientes salicoides pequeños muy espaciados; venación pinnada, vena media gruesa ligeramente curvada, 5-6 pares de venas secundarias camptódromas, muy ligeramente recurvadas cerca de la vena media, AIVM entre 16° y 56°; los arcos que se forman de las venas secundarias cerca del margen son redondeados; venas terciarias en las áreas intercostales ligeramente curvadas hacia la base de la hoja; venas de orden superior forman retículo con patrón aleatorio.

Descripción: La hoja tiene forma elíptica, 18.0-37.0 mm de largo y 6.0-15.0 mm de ancho, con relación largo/ancho 2.4-3.0:1. La base es redondeada y semicordada marcadamente desigual, tiene pecíolo de 1.0-2.0 mm de largo y el ápice es redondeado. El margen tiene sólo algunos dientes muy pequeños. La venación es pinnada, con la vena media ligeramente recurvada, y 5 - 6 pares de venas secundarias camptódromas, con AIVM de 37.1° (16°-65°). Los arcos que forman las venas secundarias cerca del margen tienen los márgenes redondeados. Las venas terciarias en las áreas intercostales son percurrentes con una curva dirigida hacia la base de la hoja.

Especie: *Salix alencasterae* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 17-19.

Etimología: El epíteto específico es un reconocimiento al trabajo de la Dra. Gloria Alencaster Ibarra, orgullosa formadora de varias generaciones de paleontólogos en México.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1097-1098).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Forma elíptica muy estrecha; base redondeada estrecha; ápice agudo; margen entero o con escasos dientes salicoides; venación pinnada, vena media recta y gruesa, 8-14 pares de venas secundarias camptódromas con un desarrollo muy prolongado cerca del margen, AIVM entre 30° y 75°; los arcos que forman las

secundarias cerca del margen son de forma rectangular muy angulados; presentes venas intersecundarias ligeramente curvas que parten de la vena media hacia las venas secundarias; varias venas terciarias percurrentes en las áreas intercostales con trayectoria tortuosa; las venas de orden superior forman un retículo con patrón aleatorio.

Descripción: Las hojas son de forma elíptica muy estrecha, tienen 42.0-99.0 mm de largo y 8.0-13.0 mm de ancho, con relación largo/ancho de 5.2-7.6:1. Tienen la base redondeada estrecha, y el pecíolo muy grueso con 2.6-8.0 mm de largo. El ápice es agudo 32° (20°-36°). El margen es entero o con pequeños dientes salicoides. La venación es pinnada, con vena media recta y gruesa en la parte basal, disminuyendo el diámetro hacia el ápice, y 8-14 pares de venas secundarias camptódromas, con un desarrollo muy prolongado cerca del margen, y AIVM de 50.3° (30°-75°). Los arcos que forman las secundarias cerca del margen son de forma rectangular muy angulados. Se encuentran algunas venas intersecundarias ligeramente curvas que parten de la vena media hacia las venas secundarias. Las venas terciarias en las áreas intercostales son percurrentes y tienen trayectoria tortuosa. Las venas de orden superior describen un patrón aleatorio.

Especie: *Salix perrilliatiae* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 20 y 21.

Etimología: El epíteto específico reconoce el trabajo paleontológico de la Dra. María del Carmen Perrilliat Montoya, quien se encuentra a cargo de la colección paleontológica del Museo de Geologia, UNAM.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geologia de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1099).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja incompleta de forma elíptica estrecha; ápice agudo; margen con dientes salicoides muy pequeños; venación pinnada, vena media recurvada, 14 pares de venas secundarias camptódromas, muy ligeramente recurvadas, casi rectas, AIVM entre 29° y 67°; patrón de las venas terciarias en las áreas intercostales muy variable; escasas terciarias percurrentes; venas intersecundarias abundantes a veces tan gruesas como las secundarias.

Descripción: La hoja está incompleta pero se distingue la forma elíptica estrecha, con 77.0 mm de largo y 10.0 mm de ancho. Aunque no está completa la relación

largo/ancho parece indicar tendencia a la linearidad (7.7:1). Su base está ausente y el ápice es agudo (32°). El margen es dentado, con dientes salicoides muy pequeños y espaciados. La venación es pinnada, con vena media ligeramente recurvada, venas secundarias camptódromas, delgadas, con trayectoria tortuosa, y AIVM de 48.7° (29°-67°). Los arcos que forman las venas secundarias cerca del margen son de forma variable. Las venas terciarias en las áreas intercostales tienen un patrón muy variable, y son raras las percurrentes. Las venas intersecundarias son abundantes, a veces tan gruesas como las secundarias, por lo que es difícil distinguirlas.

Género: *Salix* sp. Fig. 22 y 23.

Tipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1100).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Descripción: El fragmento de hoja es al parecer de forma elíptica estrecha, tiene 51.0 mm de largo y 5.0 mm de ancho. Aunque no esta completa la relación entre el largo y ancho parece indicar tendencia a la linearidad. La base y el ápice están ausentes. El margen es dentado, con dientes salicoides muy pequeños y espaciados. Venación pinnada, vena media ligeramente recurvada. 10 pares de venas secundarias camptódromas, delgadas y recurvadas, con trayectoria tortuosa, y AIVM de 64.7° (53°-77°). Los arcos que forman las secundarias cerca del margen son de forma variable pero tienen el margen redondeado. Venas terciarias en las áreas intercostales con patrón muy variable, algunas percurrentes rectas.

Género: *Populus* L.

Especie: *Populus dentiacuminata* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 24 y 25.

Etimología: El epíteto específico hace referencia al carácter tan distintivo de la condición marcadamente acuminada y la presencia de dientes en el ápice de la hoja.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1101).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina con ápice largamente acuminado; margen serrado, dientes salicoides pequeños, curvados hacia la parte media de la hoja; venación pinnada, vena media notoria, ligeramente curva, 6 pares de venas secundarias broquidódromas formando arcos largos y estrechos, la curvatura es muy cercana al margen y oblicua a la vena media; AIVM entre 38° y 61°; vena fimbrial a lo largo del ápice; venas terciarias en las áreas intercostales con desarrollo variable, baja percurrencia.

Descripción: Se conocen dos ejemplares incompletos que conservan la porción apical de la hoja por lo que se supone que la forma de la hoja posiblemente sea lanceolada. La parte conservada alcanza 82 mm de largo y 39 mm de ancho. Su ápice es largamente acuminado. El margen es aserrado, con dientes salicoides pequeños dirigidos hacia la parte media de la hoja. La venación es pinnada, con vena media notoria y ligeramente curva, 6 pares de venas secundarias broquidódromas, que forman arcos largos y estrechos, el AIVM es de 53.5° (38°-61°). La curvatura de los arcos es muy cercana al margen y es oblicua a la vena media. Tiene una vena fimbrial a lo largo del ápice. Las venas terciarias se ramifican en las áreas intercostales y se distribuyen en un patrón aleatorio, son raras las percurrentes. Las venas terciarias cerca del margen forman varios arcos de forma variable.

Especie: *Populus mutreloides* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 26-29.

Etimología: El epíteto específico es un anagrama que hace referencia al parecido de este fósil con *P. tremuloides* Michx.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1102-1104).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja de forma elíptica amplia; base obtusa asimétrica; margen aserrado, con dientes salicoides pequeños y delgados, dirigidos hacia la parte externa de la hoja; venación acródroma imperfecta, vena central notoria y recta; 2 venas principales laterales con ángulo de inserción a la vena central de 37° y 31°; 2 pares de venas secundarias con AIVM de 31° y 66°; numerosas venas intersecundarias con trayectoria sigmoide que unen la parte basal de las venas laterales principales con la central; abundantes venas terciarias, en las áreas intercostales percurrentes, con trayectoria curva dirigida hacia el ápice;

órdenes superiores de venación difíciles de distinguir; las venas de orden superior forman un retículo algo regular.

Descripción: Los ejemplares reconocidos están incompletos y tienen 32.0-36.0 mm de largo y 12.0-22.0 mm de ancho, pero posiblemente tengan forma elíptica amplia. Su base es obtusa y asimétrica con uno de los lados cóncavo, no se observa el ápice. El margen es serrado con dientes salicoides pequeños y delgados dirigidos hacia la parte externa de la hoja. La venación es acródroma imperfecta, ya que se observa el desarrollo de una de las venas principales y ésta forma un arco estrecho con la vena secundaria adyacente. La vena central es notoria y recta. Un par de venas laterales principales tienen ángulo de inserción a la vena central de 37° y 31°. Dos pares de venas secundarias tienen AIVM de 50° (31°-66°). Hay numerosas venas intersecundarias con trayectoria sigmoide que unen la parte basal de las venas laterales principales con la central. También son abundantes las venas terciarias percurrentes en las áreas intercostales que tienen curvatura dirigida hacia el ápice. Los órdenes superiores de venación son difíciles de distinguir. Las venas cuaternarias forman un retículo algo regular.

Especie: *Populus silvae* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 30-32.

Etimología: El epíteto específico reconoce el trabajo de la Dra. Alicia Silva Pineda en el área de paleobotánica del Paleozoico y Mesozoico en México.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1105-1107).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Lámina de forma elíptica amplia; base redondeada; margen serrado con dientes salicoides pequeños, curvados hacia el ápice; venación acródroma, vena central notoria y recta, 6 pares de venas secundarias broquidódromas, la curvatura del arco casi paralela a la vena media; AIVM entre 44° y 68°; venas terciarias en las áreas intercostales escasas.

Descripción: Lo tres ejemplares reconocidos son diferentes por el tamaño. La hoja tiene forma elíptica amplia, con 54-98 mm de largo, 31-74 mm de ancho, y relación largo/ancho de 1.7-1.3:1. La base es redondeada en el ejemplar más grande, y forma un ángulo recto en otro (90°). En ese mismo ejemplar el peciolo es de 6.0 mm de largo. Dos hojas están incompletas en la porción del ápice, la hoja completa tiene ápice obtuso.

El margen es serrado con dientes salicoides pequeños dirigidos hacia el ápice de la hoja. La venación es acródroma, con vena central notoria y recta, 6 pares de venas secundarias broquidódromas, con trayectoria ligeramente curva, el AIVM es de 52.8° (36°-68°). La curvatura del arco es casi paralela a la vena media. Sólo se observan algunas terciarias percurrentes en las áreas intercostales.

Especie: *Populus hernandezii* Ramírez et Cevallos-Ferriz sp. nov. Fig. 33-35.

Etimología: El epiteto específico reconoce el trabajo del Dr. Efraím Hernández-Xolocotzi, importante promotor de la investigación botánica en México.

Holotipo: Depositado en la colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, (IGM-PB 1108).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la ribera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, (18°35'N, 97°55W).

Edad: Oligoceno.

Diagnosis: Hoja de forma lanceolada; ápice agudo; base redondeada, peciolada; margen aserrado con dientes salicoides pequeños; venación pinnada, vena media notoria, ligeramente recurvada, 10 pares de venas secundarias camptódromas, con desarrollo prolongado cerca del margen y trayectoria tortuosa, las dos primeras opuestas, AIVM entre 36° y 72°; venas terciarias en las áreas intercostales con patrón percurrente y trayectorias variables.

Descripción: Se conoce una sola hoja de forma lanceolada, con 29.0 mm de largo, 6.0 mm de ancho, y relación largo/ancho de 4.8:1. El ápice es agudo (22°). El margen es aserrado, con dientes salicoides espaciados. La venación es pinnada, con vena media notoria y ligeramente recurvada con 10 pares de venas secundarias. La venas secundarias son camptódromas con desarrollo prolongado cerca del margen y trayectoria tortuosa. El AIVM es de 55.9° (36°-72°). Las venas terciarias en las áreas intercostales son percurrentes y tienen trayectorias variables.

Asignación Taxonómica

Las comparaciones que se hicieron para encontrar alguna afinidad taxonómica entre los fósiles con especies actuales u otras fósiles, estuvieron limitadas por la disponibilidad del material en los herbarios de México y el registro paleobotánico publicado. Evidentemente la representación global de especies de Salicaceae en los herbarios es baja,

pero de cualquier manera se discuten aspectos más generales en las tendencias morfológicas que presentan las plantas actuales y que a veces se pueden reconocer entre los fósiles.

Para la comparación de las Salicaceae (*Salix* y *Populus*) de Los Ahuehuetes se consideraron 53 especies de Norteamérica (algunas se comparten entre Alaska, Canadá y EUA) y 27 de México (algunas con distribuciones amplias entre EUA y México) y un menor número de Europa y Asia, además, con base en la literatura se revisó el registro fósil.

Como se comentó antes, los caracteres diagnósticos de Salicaceae son los típicos dientes salicoides, la venación secundaria camptódroma y en muchas ocasiones la forma de la hoja. Aunque no todas las hojas fósiles de Salicaceae están completas, para la separación de especies alguna de estas características ha sido suficiente, pero en la mayoría de los ejemplares, la combinación de varios de ellos permite diferenciarlas muy claramente.

Existen dos grandes tendencias morfológicas entre las hojas de *Salix*, una en la que las hojas exhiben tendencia a la linearidad (e.g. *S. alencasterae* Fig. 17 y 18), y otra en que las hojas se observan con una relación largo/ancho menor a 5.0:1 (e.g. *S. balsana* Fig. 12 y 14). Es importante tomar en cuenta estas tendencias, ya que el desarrollo de varios caracteres de la venación se encuentran íntimamente correlacionadas con la forma de las hojas. Entre las características que se consideran al mismo tiempo con las diferencias en la forma de las hojas se encuentran el número y longitud de las venas secundarias, mismas que influyen en la delimitación de áreas intercostales, que a su vez se relacionan a las variaciones de la condición de las venas terciarias.

A pesar que los ejemplares incluidos en *Salix Aranguthyiorum* son algo variables entre sí, la organización de las venas secundarias permite relacionarlos a las especies actuales *Salix babylonica* L. (Fig. 36) y *S. lasiandra* Benth. (Fig. 37). Ambas especies tienen al igual que el fósil, forma elíptica, base redondeda estrecha y dientes espaciados en forma regular, pero son distintas en el patrón de venación y en la forma del ápice. *S. babylonica* tiene un patrón de las secundarias menos regular que *S. lasiandra* (Fig. 37), mientras que *S. babylonica* tiene un ápice agudo (Fig. 36) y en *S. lasiandra* tiende a acuminado. Por la organización del patrón de venación *S. Aranguthyiorum* es más similar a *S. lasiandra*, pues *S. babylonica* se diferencia de ambas especies por el mayor número de venas intersecundarias gruesas y las trayectorias tan variables de las terciarias que en conjunto otorgan un aspecto de menos regularidad a su patrón de venación.

Pocas especie de *Salix* tienen forma lanceolada estrecha y base redondeada como *S. poblana* (Fig. 6 y 7). Además, sumando su característico diámetro menor de las venas secundarias con respecto a la vena media, este fósil es completamente diferente a cualquier especie de México. Otras especies fuera de México tienen forma lanceolada, por ejemplo *S. longipes* Hook (que habita de Virginia a Florida, EUA, pero presente también en Cuba), *S. lucida* Muhlenb. (New Jersey, Kentucky, Nebraska y varios estados del Noroeste de EUA) y *S. eriocephala* Michx. (Columbia Britanica, Virginia, Montana, Colorado y California, EUA) (Newsholme, 1992), sin embargo, estas hojas son más anchas y la similitud con el fósil es limitada.

En *Salix mixteca* la forma elíptica amplia, la base redondeada y las venas secundarias que describen curvas amplias con trayectoria tortuosa por influencia de las venas terciarias, son caracteres que permiten su distinción con respecto a las otras especies de Los Ahuehuetes. La comparación con las especies actuales de México indica que no existen formas que se parezcan a ella pues las más similares tienen forma elíptica con relación largo/ancho de 2 9:1, la base es aguda y las venas secundarias no tienen una curvatura tan marcada (e.g. *S. paradoxa* H.B.K. Fig. 38). Igual resultado se obtienen al compararla con las especies conocidas, fósiles y actuales de otras partes del mundo.

Resulta difícil comparar a *S. balsana* con otras especies para establecer alguna similitud, ya que tanto la forma de la hoja como la disposición de la venación es muy distinta a lo reportado en hojas de plantas actuales y fósiles. La hoja presenta un número muy pequeño de venas secundarias, una base asimétrica y el ápice redondeado, caracteres que no están presentes en los otros fósiles. La suma de caracteres resultan en una hoja con características poco típicas en *Salix*, sugiriendo la posible presencia de una especie endémica y extinta.

Las hojas de *S. alencasterae* son elípticas, pero varían las relaciones largo/ancho, de esta forma los diferentes morfotipos pueden dividirse en dos grandes grupos, donde la diferencia más importante entre ellas la otorga la posibilidad de distinguir o no, venas de orden superior. Este criterio es útil cuando se presentan hojas incompletas que son similares, a simple vista, a hojas lineares de otras especies, pero que pueden asociarse al grupo de *S. alencasterae* en el que no se distinguen venas de orden superior. El riesgo que se asume al relacionar éstos dos grupos de hojas con diferentes morfotipos, basados en algunos caracteres, es que realmente sean dos especies diferentes y no una como se propone en este momento. Debido a la ausencia de caracteres que permitan esclarecer

sus relaciones, se descarta la posibilidad de asumir el error de nombrar dos especies cuando en realidad es una sola.

A diferencia de otros fósiles de los Ahuehuetes, en este abundante número de ejemplares, que puede considerarse el primer grupo de *S. alencasterae*, no se distinguen más que las venas secundarias, pues son muy escasas las venas de orden superior (Fig. 18). Este criterio es útil cuando se presentan hojas incompletas que son similares, a simple vista, a hojas lineares de otras especies, pero que pueden asociarse al grupo de *S. alencasterae* en el que no se distinguen venas de orden superior. Como fósil, una explicación posible para esta situación puede aducirse a la condición esclerosada de la hoja, que en combinación con el proceso de fosilización impide observar detalles de la venación, o en otra explicación, la condición puede deberse al limitado desarrollo de los componentes vasculares de la hoja, como carácter propio de la especie. Esta última propuesta tiene validez cuando se reconoce que esta condición del patrón de venación es raro, pero no desconocido en Salicaceae. Entre las especies actuales con este comportamiento se encuentran *S. interior* Row. de la región noroeste de Norteamérica (Fig. 39 y 40) y *S. exigua* Nutt. del noroeste de México (Fig.41). Las dos especies actuales y *S. alencasterae* tienen varios caracteres en común, las hojas son estrechas, aunque más lineares en *S. interior* y en *S. exigua*, además, en ambas las venas secundarias tienen trayectorias curvas que parecen anguladas. En *S. exigua* el número y el tamaño de los dientes es menor (Fig. 41). En esta especie actual se distinguen varios morfotipos y el pecíolo es grueso, con lo cual resulta que existe una gran similitud con *S. alencasterae*.

El segundo grupo de hojas de *S. alencasterae*, se caracteriza por tener una relación largo/ancho de 7.6:1 y un número pequeño de dientes en el margen (Fig. 17). Debido a que las venas secundarias también se presentan en un pequeño número, tiene grandes áreas intercostales. Otra carácter relacionado a la amplitud de las áreas intercostales amplias es que las venas terciarias, que en este grupo sí aparecen, son percurrentes y tienen un desarrollo muy extenso (Fig. 19). Se observa que tomando en cuenta las características anteriores las relaciones de similitud de esta hoja son diferentes al morfotipo anterior. Las relaciones de similitud toman en cuenta que en las hojas lineares, se identifican dos tendencias, en la primera las venas secundarias se unen cerca del margen y forman una vena intramarginal (e.g. *S. chilensis* Molina Fig. 42, *S. humboldtiana* Willd. Fig. 43 y *S. nigra* Marsh. Fig. 44), en la segunda las venas secundarias son libres y aunque corren paralelas al margen por una distancia larga, no llegan a unirse (e.g. *S. bonplandiana* Schneid. Fig. 45, *S. hartwegii* Benth. Fig. 46 y *S.*

goodingii Ball. Fig. 47). *Salix alencasterae* es más parecida al segundo grupo, pues se nota en la porción del margen, que las secundarias no se unen entre sí y no forman vena intramarginal. Además, las venas secundarias no tienen trayectoria tortuosa (Fig. 19) como en otras especies (Fig. 11), cuyo origen puede marcarse a partir de la influencia de las terciarias sobre las secundarias, cuando se forman los arcos en la cercanía del margen. No obstante, la trayectoria y número de secundarias es muy diferente entre las especies actuales de México (e.g. *S. hartwegii* de Durango) y a otras especies fósiles fuera de México. En la literatura, a partir de diagramas de los patrones de venación se encuentra que *S. viminalis* L., que habita en La Gran Bretaña y el oeste de Europa (Krüssman, 1986), es muy similar en la forma y el patrón de venación, considerando el arreglo de las venas secundarias y las áreas intercostales que se forman. Sin embargo, no se puede constatar esta similitud a partir de otros caracteres, como los órdenes superiores de la venación, ya que los diagramas no incluyen en detalle éstos datos.

Otra de las especies con tendencia a la linearidad, *Salix perilliatae*, a pesar de no estar completa se diferencia entre las actuales por la baja organización en el arreglo de las venas secundarias, donde no se distingue un espaciamiento muy regular, además de la forma variable en que las venas secundarias terminan en el margen de la hoja (Fig. 21). La abundancia de venas intersecundarias es una característica de esta hoja, donde éstas tienen diámetros similares a las venas secundarias y la distinción entre ellas es difícil. Las venas secundarias pueden ramificarse y cuando se presentan arcos, la amplitud de los mismos es variable, así como la distancia a la que se encuentran del margen. Entre las especies actuales el arreglo de las venas de *S. perrillatae* es similar a *S. bonplandiana* (planta con amplia distribución, desde Sudamérica hasta el sur de Norteamérica Fig. 45) y *S. hartwegii* (región centronorte de México Fig. 46). En las dos especies actuales el número de venas intersecundarias varía, siendo mayor en *S. bonplandiana*, pero la condición de mayor ramificación de las venas secundarias en *S. hartwegii*, que a su vez se unen a otras secundarias adyacentes otorga un aspecto desorganizado en el patrón de venación, muy similar al de *S. perrilliatiae*. Entre las especies fósiles algunos morfotipos de *S. pelvigata* del Mioceno de Nevada (Wolfe, 1964, Lámina 8, fig. 8), tienen una cierta semejanza en la organización variable de las venas secundarias, pero no se puede discutir la similitud entre ambos fósiles por no contar con los detalles de la venación de alto orden.

Para la distinción del último tipo de hoja de *Salix*, *Salix* sp., se toma en cuenta la porción que logra observarse de la forma foliar (Fig. 22) y algunos caracteres del patrón

de venación. La razón de cambio entre el ancho y largo del segmento parece ser una indicación de la marcadísima linearidad de la hoja, que está relacionada a la estrecha área entre la vena media y el margen, y el hecho de que las venas secundarias tienen una longitud muy corta antes de curvarse cerca de margen (Fig. 23). Las venas secundarias curvas y las áreas intercostales tan estrechas, en las que por otro lado se presentan pocas venas intersecundarias, son las características que diferencian a *Salix* sp. de *S. alencasterae* y *S. perrilliatiae*. Distinguirla como especie por éstos pocos caracteres no sirve de mucho al momento de compararla con las actuales o con otros fósiles pues para descartar la similitudes se requieren más datos morfológicos. Estas diferencias pueden reflejar la variabilidad aún no entendida de alguna especie similar, por lo que se prefiere en este momento referirla tan sólo al género.

Dentro de la variabilidad foliar del género *Populus,* se pueden encontrar hojas estrechas, menos comunes que aquellas con las láminas amplias (e.g. *Populus balsamica* Fig. 48), que son más parecidas a hojas de *Salix* (e.g. *S. mexicana* Fig. 49 y *S. amigdaloides* Fig. 50), sin embargo, aun cuando la forma de las láminas es muy similar, ambos géneros se pueden diferenciar por el criterio del primer o los dos primeros pares de venas (Manchester et al., 1986, Wolfe y Schorn, 1990).

Se reconoce en *Populus dentiacuminata* como un carácter determinante el ápice atenuado muy largo y con dientes en el margen (Fig. 24). Esta misma característica se reconoce en parte de la Sección Abaso y es más marcada en *P. mexicana* Wesm., especie endémica de México, que tiene una área amplia de distribución en la región norte del territorio. En *Populus mexicana* se reconocen dos morfotipos foliares. En el primero (Fig. 51), el ápice es más acuminado, sin embargo, el patrón de venación es diferente al fósil, ya que en las hojas de la planta actual los ángulos de las venas secundarias a la vena media son más agudos y la trayectoria de estas venas es recta, que dá como resultado la forma muy estrecha de los arcos cerca del margen. En cambio, las hojas del segundo morfotipo (Fig. 52) tienen el ápice menos largo, pero el ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media tienen una amplitud mayor, y la trayectoria de estas venas es curva, de tal manera que los arcos cercanos al margen son más amplios. Además, la forma de los dientes también varía entre los dos morfotipos. En el primer morfotipo son más pequeños y cercanos entre sí, que en el segundo. *Populus dentiacuminata* parece ser la hoja de una planta que combina características de dos morfotipos actuales aparentemente bien establecidos. La relación entre *P. dentiacuminata* y *P. mexicana* hace evidente un importante proceso de diversificación para el género en el suroeste de

Norteamérica, ya que *P. wilmattae* Cockerell de la Formación Green River (Eoceno Medio), se ha relacionado con la especie endémica mexicana (Manchester et al., 1986). Las tres especies comparten la presencia de dientes a lo largo de los flancos en el extremo apical de la hoja, característica que no ocurre en otros *Populus* actuales (MacGinitie, 1969; Manchester et al. 1986). La similitud entre *P. wilmattae* y *P. dentiacuminata*, tomando en cuenta los patrones de venación, es bastante limitada, ya que *P. wilmattae* tiene una venación primaria marcadamente acródroma y las venas primarias y secundarias tienen ángulos agudos con respecto a la vena central. Además al tener venación acródroma, el número de venas secundarias es pequeño y las que se encuentran cercanas al ápice son delgadas y cortas. La venación de *P. dentiacuminata* por el contrario parece ser pinnada, tal como lo indican los ángulos de las venas secundarias, que son más amplios que las principales de *P. wilmattae* y más gruesas que las secundarias en la misma especie. La conclusión de Manchester et al. (1986) es que *P. wilmatae* represente a una planta extinta con afinidad a la actual *P. mexicana* y que su tendencia a la venación palmada tal como lo ha mencionado Wing (1981) puede reflejar una "ancestría palmado-dillenida". Por la condición tendiente a palmada (actinódroma-acródroma) que se reconoce en las especies del Eoceno (Wing, 1986), *P. wilmattae* parece representar el estado ancestral o basal de la línea evolutiva de *P. mexicana*, mientras que *P. dentiacuminata* podría representar un estado de evolución más cercano a las especies actuales

Populus mutreloides se distingue de las otras especies de Los Ahuehuetes por la condición acródroma incompleta, los dientes muy delgados y el bajo número de venas secundarias (Fig. 26). Además, las venas principales laterales que se unen a la secundaria superior, forman un arco muy estrecho y agudo cerca del margen y el hecho de que en las grandes áreas intercostales que se forman existen varias venas intersecundarias con trayectoria variable, que van de la vena media a las laterales con ángulos casi rectos, permite afirmar que pocas especies pueden relacionarse a *P. mutreloides* (Fig. 26). Las más parecidas son la especie actual *P. tremuloides* Michx. (Fig. 53) y los fósiles de Norteamérica: *P. tremuloides* del Mioceno de Nevada (Wolfe, 1964, Lámina 8, fig.5-7), *P. cedrusensis* Wolfe del Mioceno de Nevada (Wolfe, 1964, Lámina 7, fig. 4,5,8) y *P. wyomingiana* MacGinitie del Eoceno de Wyoming (Mac Ginitie, 1982).

Aunque las semejanzas son bastantes, pueden marcarse diferencias importantes entre las hojas de la nueva planta de Los Ahuehuetes y *P. tremuloides* y *P. cedrusensis*. En las dos últimas especies, las venas laterales principales no se unen a la secundaria

adyacente, sino que se dirigen hacia el margen describiendo una curva (Fig. 53), además en un morfotipo de *P. cedrusensis* estas mismas venas principales se dicotomizan. La base en las dos especies es redondeada, forma que contrasta con la obtusa de *P. mutreloides*. La dirección de las venas intersecundarias de *P. cedrusensis*, hacia el ápice (debido al ángulo agudo en que se originan), no es similar a *P. mutreloides*, pues en ésta se dirigen hacia los lados para conectar la vena lateral principal. Por último el número de venas laterales que se originan en la zona externa de las laterales principales es bajo en *P. cedrusensis* comparado a *P. mutreloides*.

Las características de *P. wyomingiana* que la hacen similar a *P. mutreloides*, son la forma de los dientes delgados, poco curvados, con su cúspide dirigida hacia el ápice, el número pequeño de venas secundarias y la dirección lateral de las venas intersecundarias, que conectan la vena central con las laterales principales. Sin embargo, también se reconocen varias diferencias. Las más importantes son que la vena lateral no se une a la secundaria adyacente y que el número de venas laterales que se originan de las principales es menor que en *P. mutreloides*. Además, una diferencia bastante relevante es que mientras en *P. wyomingiana* los órdenes de venación superior pueden diferenciarse, en *P. mutreloides* éstos órdenes de venación tienen diámetros similares. Sin embargo, un aspecto interesante entre estas dos especies, es que puede señalarse alguna similitud morfológica con respecto a hojas que se distinguen por diferencias en la fenología (Fig. 28). Esta afirmación se sustenta por las diferencias morfológicas tan marcadas en especímenes que se atribuyen a la misma especie y que se piensa, corresponden a hojas que aparecen a lo largo del ciclo de vida de la planta.

A pesar de los caracteres en común entre *P. tremuloides*, *P. cedrusensis* y *P. wyomingiana* con *P. mutreloides*, la suma de diferencias indica una limitada similitud entre estas especies. De entre las diferencias la más importante se encuentra la fusión de la vena principal con la secundaria superior que forma un arco estrecho, característica que la distingue entre el género *Populus*.

Populus Silvae (Fig. 30 y 31) parece relacionarse con la actual *Populus monticola* Brge. (Fig. 54 y 55), otra especie endémica del occidente de México. Las características de *P. monticola* que permiten relacionarla al fósil son la venación primaria acródroma, las secundarias rectas, con ángulos cercanos a 45°, con la formación de un arco muy discreto y estrecho en una porción muy cercana al margen de la hoja. Los dientes aunque varían de tamaño tienen la misma forma y ubicación de la cúspide. Debido a la alta variabilidad morfológica de *P. monticola*, las Fig. 54 y 55 no constituyen los morfotipos más

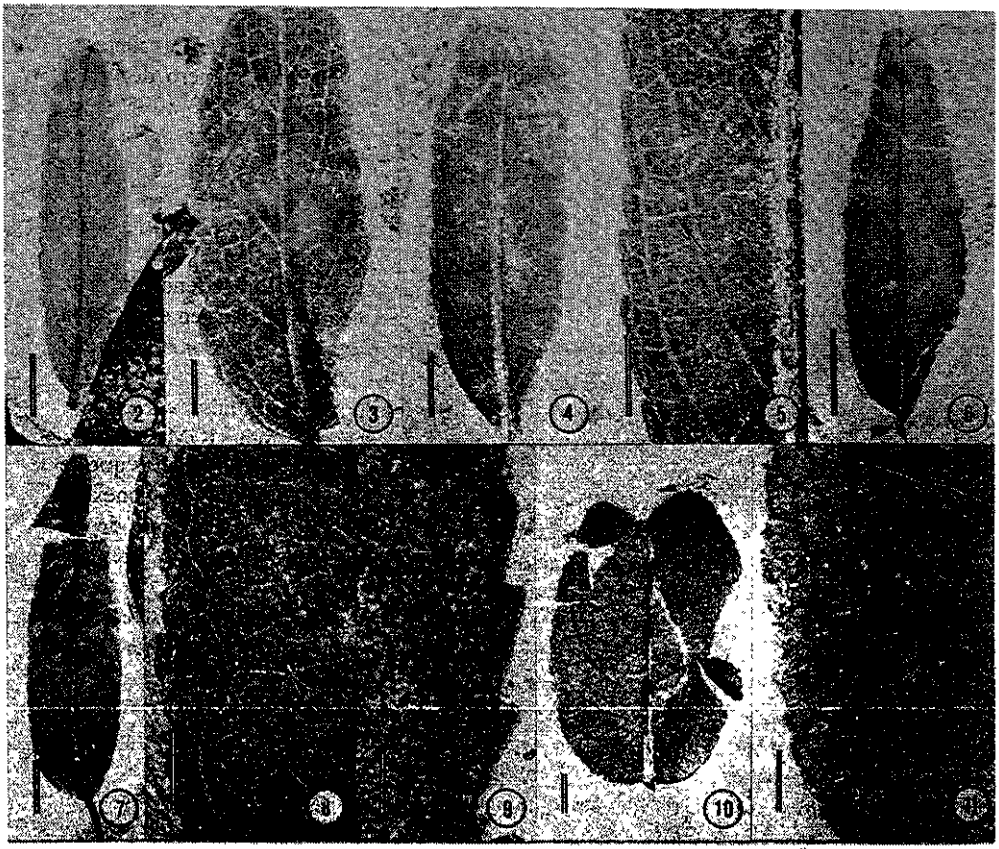
parecidos a *P. monticola*, pero una de las formas más similares aparece en el trabajo de Eckenwalder (1980 fig. 6). A pesar que las hojas aclaradas (Fig. 54 y 55) difieren mucho en la forma de los dientes y el ápice, son útiles para ilustrar las mismas variaciones que aparecen en la base de las hojas de los morfotipos de *P. silvae* (Fig. 30 y 31).

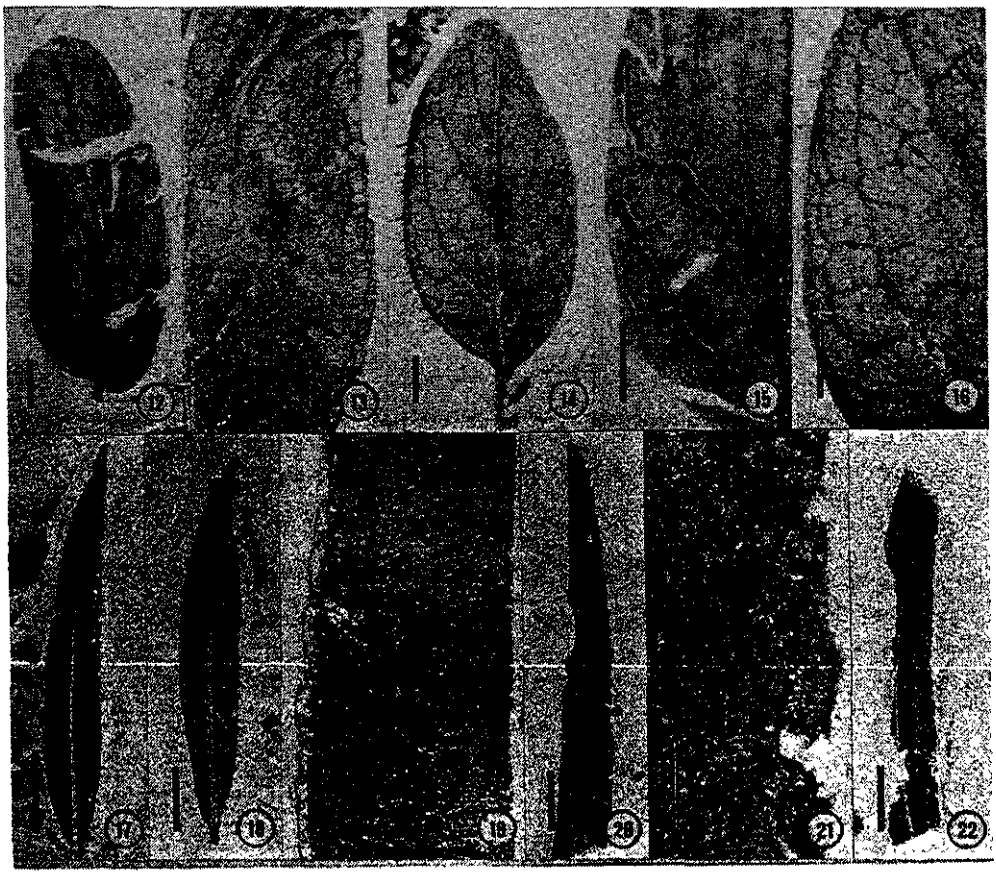
La hoja de *Populus hernandezii* (Fig. 33) puede confundirse con las hojas de *Salix poblana* (Fig. 7), pues las hojas de ambas especies tienen forma lanceolada, además de que algunos morfotipos de *S. poblana* tienen la base redondeada como este fósil (Fig. 7). Pero la confusión se resuelve observando los primeros dos pares de venas (Fig. 34), que son opuestos como en el resto de especies de *Populus*. Aunque por este carácter se puede afirmar que la hoja pertenece a *Populus*, entre las especies actuales con hojas lanceoladas y venación pinnada que se han revisado del género, se encuentra que la base redondeada es muy rara, o posiblemente no se encuentre, y sean más comunes las hojas que combinan venación acródroma y base redondeada (e.g. *P. euphratica*, *P. yunnanensis*, *P. sieboldii;* Krüssman, 1986), hojas con venación acródroma y base aguda [e.g. *P. balsamifera* var. trichocarpa (T. & G.) Bingsh Fig. 56] y hojas con venación pinnada y base aguda (e.g. *P. angustifolia* James Fig. 57). Otro de los caracteres que hace diferente a *P. hernandezii* de las especies que pudieran parecerse a ella es el prolongado desarrollo de las venas secundarias a lo largo del margen (Fig. 33).

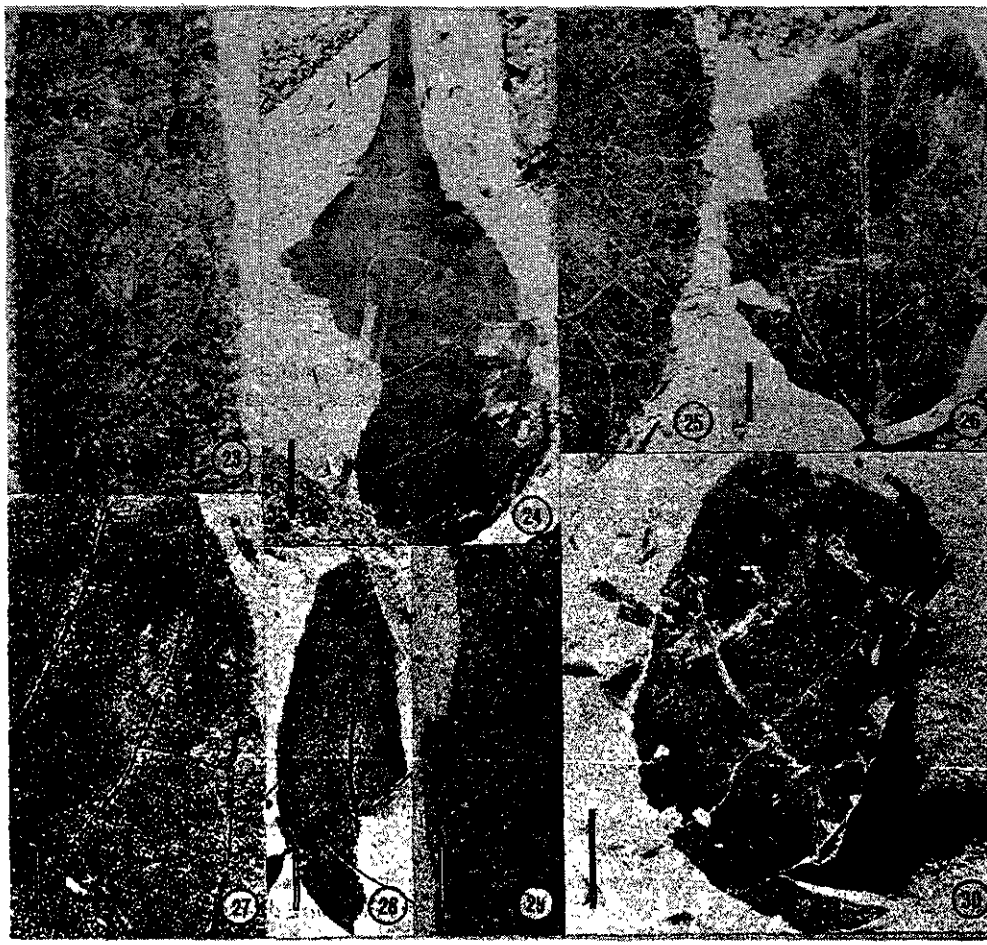
Wolfe comenta (com. escr. 1998), que efectivamente, la forma lanceolada y la venación pinnada es rara entre las hojas de *Populus*, y agrega que un criterio adicional para asegurar la identificación es distinguir glándulas en la porción basal de la hoja, que son características del género. En *P. hernandezii* no se distinguen tales glándulas. Entre los fósiles similares a *P. hernandezii* se ha reportado a *P. payattenssis* Axelrod del Mioceno-Plioceno de Nevada (Axelrod, 1957; lámina 5, fig. 8). Esta especie con una amplia variabilidad, tiene forma lanceolada-elíptica con relación largo/ancho de 6.5:1, base redondeada, margen con dientes escasos y pequeños, venación acródroma suprabasal, venación secundaria pinnada y los dos primeros pares de venas opuestos. El arreglo de las venas principales y secundarias, así como su trayectoria son caracteres que determinan la similitud entre ellas, desafortunadamente las ilustraciones en el trabajo de Axelrod (1957) no presentan detalles del orden superior de venación y con esto se reducen las posibilidades de discutir posibles relaciones taxonómicas entre ellas. Entre las características que hacen diferentes a las especies se encuentra la relación largo/ancho, que en *P. payattensis* resulta en hojas más lineares que en *P. hernandezii*.

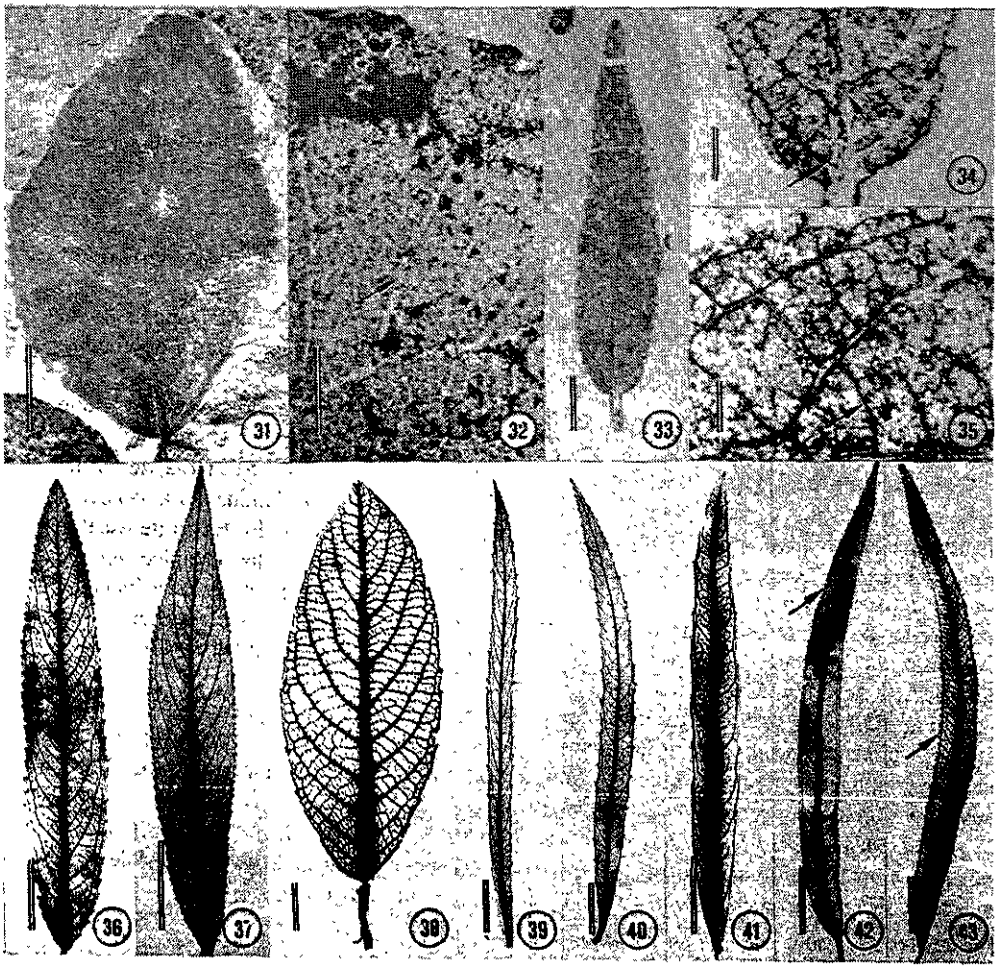
Las asociaciones de especies de Salicaceae en Los Ahuehuetes, junto con otros ejemplos de localidades en el oeste de Norteamérica, donde el número de especies fósiles es alto, expresa la importancia en su diversificación que ha significado este territorio para *Salix* y *Populus*. Este importante proceso de diversificación y las asociaciones con varias especies pueden reconocerse desde Alaska, donde Wolfe (1966) distingue 5 especies de *Salix* y 3 de *Populus* en la parte media de la Formación Kenai (posiblemente del Mioceno medio) de la región Cook Inlet, o en latitudes tan bajas como los Ahuehuetes. Esta misma importancia se refleja en la actualidad por el número de representantes que crecen en EUA y México, varios de los cuales tiene distribuciones geográficas entre ambas áreas.

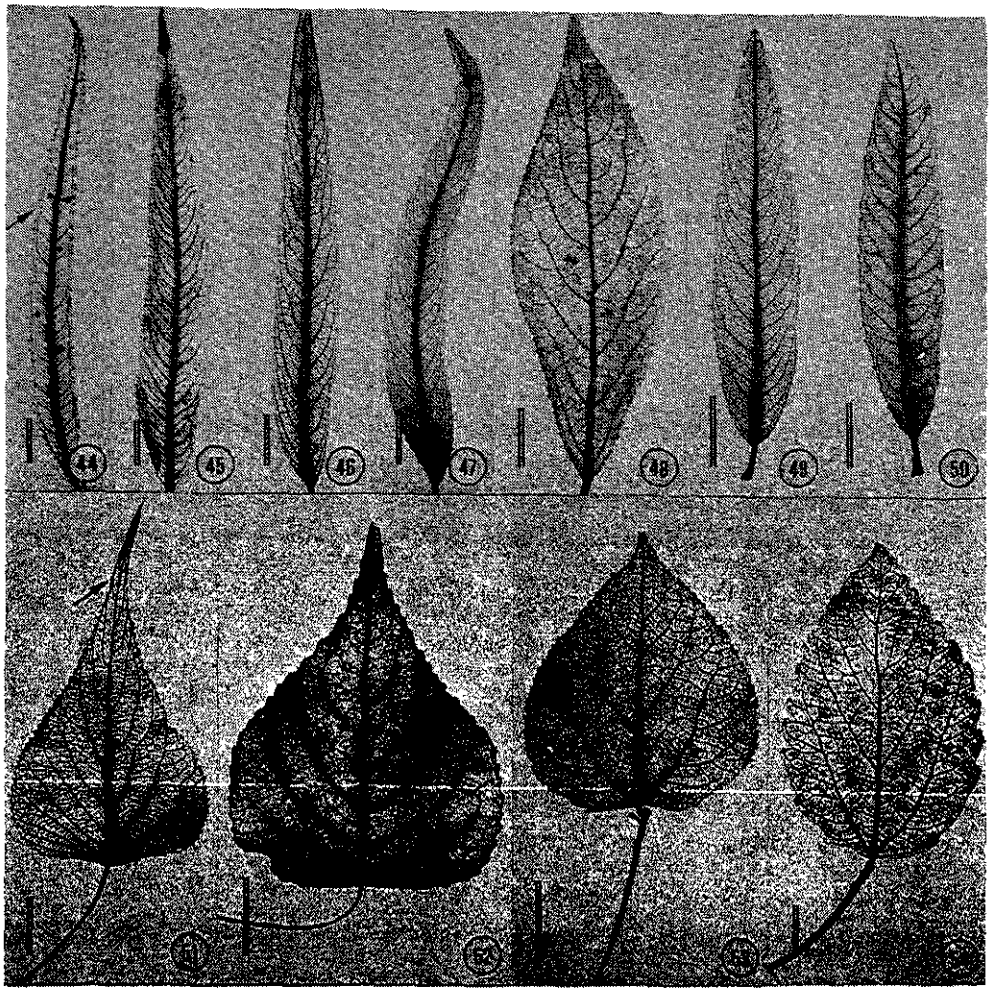
La expresión de este proceso de evolución puede observarse claramente en las características del patrón de venación de *Salix* en Los Ahuehuetes, cuyas especies se ajustan a la secuencia de cambios propuesta por Wolfe (com. pers. 1998). Este investigador ha señalado que las especies del Eoceno tienen una organización muy regular de la venación (incluyendo venas terciarias percurrentes), así como órdenes de venación altos (e.g. quinto orden) y la presencia de dientes bien diferenciados, características que pueden reconocerse en *S. Aranguthyiorum*, por ejemplo. Por otro lado las especies del Oligoceno tienen un patrón de venación menos regular, los órdenes de venación no son tan altos y los dientes tienden a desaparecer o no se encuentran (e.g. *S. balsana*). Resulta por tanto que entre las especies de Los Ahuehuetes se pueden reconocer ejemplares que exhiben una condición derivada, pero también se presentan otros con caracteres ancestrales. Esto es importante con respecto a las especies actuales, pues como se mostró en las comparaciones anteriores no se ha encontrado una relación taxonómica clara entre los fósiles descritos y las actuales, situación que posiblemente refleje una fuerte diversificación de la familia en varios episodios. Esta condición de Salicaceae tal vez tenga un significado importante al momento de tratar de distinguir los grandes eventos de especiación en el pasado de México, ya que posiblemente sea una clara indicación de que en el territorio está presente una vegetación con características muy particulares desde el Neogeno o mucho tiempo atrás.

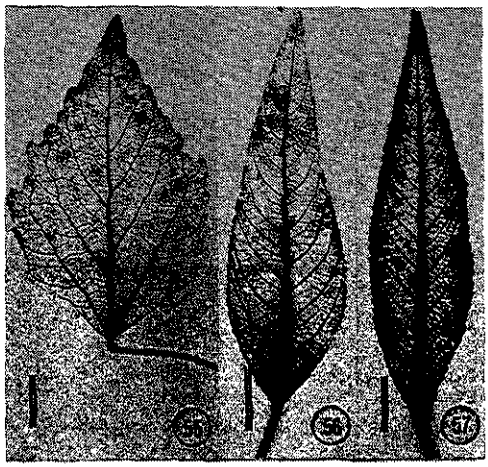

2
3
4
5
6
7
8
9
10
11


12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22


23
24
25
26
27
28
29
30


31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43


44
45
46
47
48
49
50
51
52
53


55
56
57

DISCUSION

Relaciones Sinecológicas de los Taxa

Al momento no existe una idea clara acerca del tipo de paleocomunidad integrada en la localidad de Los Ahuehuetes durante el Oligoceno. Sin embargo, se pueden inferir varias condiciones del lugar de acuerdo con los datos que aporta la composición florística, las características que se observan en los diferentes órganos fósiles, así como la información geológica de que se dispone. Para esto se debe considerar que las plantas responden desde el pasado, al igual que en el presente, a factores particulares del medio que son determinantes, algunos de los cuales se mantienen presentes a lo largo de mucho tiempo.

El conocimiento actual de la composición paleoflorística en la localidad los Ahuehuetes indica que los taxa más diversos y abundantes son Leguminosae, Anacardiaceae y Salicaceae. Las leguminosas se han reconocido a partir de cinco frutos (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994), pero existen otros diferentes no descritos aún que pueden asociarse a la familia, además de un gran número de folíolos dispersos sin identificar. Respecto a Anacardiaceae aparte de los tipos foliares descritos de *Pseudosmodingium* (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1996) y las nuevas especies descritas en la presente tesis, existen varias láminas difíciles de asociar debido a su pobre conservación. A pesar de no reconocer su afinidad, distinguir láminas diferentes a las descritas hace evidente que esta familia, al igual que Leguminosae, es un taxon bien representado en Los Ahuehuetes. Las especies reconocidas de Salicaceae (*Salix* y *Populus*) indican que el proceso de diversificación de esta familia también fue importante en el sur de México. Aunque en menor número también destacan las Rosaceae de las que se han reconocido varios taxa como *Cercocarpus* (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1997), y otros determinados de manera informal (e.g. *Holodiscus*, *Fallugia*, *Vauquelinia*, *Sorbus*, etc). Con menor número de especies se encuentran representadas las Eucommiaceae, Ulmaceae, Berberidaceae, Rhamnaceae y Sapindaceae.

Considerando la distribución en comunidades actuales de varios taxa similares a los reconocidos en Los Ahuehuetes (*Pseudosmodingium*, *Pistacia*, *Mimosa*, *Lysiloma* y *Sophora*) es sugerente la existencia de un bosque tropical caducifolio en el Oligoceno de Tepexi de Rodríguez. Las determinaciones preliminares de madera fósil, colectada en sedimentos que pertenecen a la Formación Pie de Vaca, en las cercanías del poblado de Cuayuca de Andrade (a 30 Km. de Tepexi de Rodríguez), confirman esta composición pues al momento se reconoce tentativamente a *Pithecollobium*, *Prosopis*, *Cecropia* y

otras leguminosas, una monocotiledónea, una Salicaceae y una Euphorbiaceae. Por un lado, *Eucommia* y *Cedrelospermum* (género extinto) son plantas que se asocian a bosques mesofíticos, aunque tal vez con un carácter caducifolio. Sin embargo, a *Cedrelospermum* se le reconoce una alta capacidad para establecerse junto con plantas de diferentes afinidades, por ejemplo asociarse con plantas consideradas netamente tropicales o con elementos señalados como boreales y templados. En los Ahuehuetes se han encontrado también varios componentes que han sido señalados desde su diversificación temprana como integrantes de chaparral (Axelrod, 1978), *Cercocarpus, Berberis, Mahonia, Rhus, Pistacia* (en lugares protegidos como cañadas) y algunas Rhamnaceae (en este caso puede señalarse a *Karwinskia*). Pero no faltan los elementos que evidencian típicamente la vegetación de zona árida (Axelrod, 1978): *Prosopis, Cardiospermum, Sapindus, Ephedra* y *Vauquelinia*, además de un género propio en la actualidad de la zona árida de Perú (*Haplorhus*). Se ve entonces que utilizando el criterio del taxon más cercano la conjunción de los taxa reconocidos en Los Ahuehuetes resulta en una asociación que no se corresponde con ninguna reconocida en la actualidad.

En la localidad de Los Ahuehuetes la abundancia de Salicaceae y plantas como *Typha* y *Equisetum*, además de evidencias diversas (peces, caracoles, ostrácodos, una larva de un organismo acuático, etc.), confirman la idea de un extenso sistema de cuencas lacustres durante el Oligoceno. Esta afirmación es importante porque permite suponer que las plantas se encontraban creciendo cerca de los cuerpos de agua. Partir de esta idea, el análisis de los caracteres foliares requiere cautela en la interpretación cuando se busca que algunos de ellos refieran condiciones climáticas del medio, o sean útiles en la taxonomía. Las hojas, como la madera, son fuente de información altamente influenciadas por las variaciones del ambiente, y la misma asociación de plantas en condiciones ambientales distintas puede encontrar diferente explicación si se valoran algunos factores sobre otros. La presencia de agua en esta extensa área puede ser el factor que integre la gran diversidad de plantas con diferentes afinidades (observadas de la actualidad), cuya existencia en la localidad estuvo determinada por las condiciones que imprimió al ambiente el sistema de cuerpos acuáticos.

A pesar de que se ha dicho que la relación entre el conjunto de fósiles de los Ahuehuetes y alguna comunidad actual no es tan directa, el reconocimiento de las capacidades y posibilidades en el establecimiento y desarrollo bajo condiciones muy particulares, de algunos grupos de plantas, permiten explicar su presencia en algunas localidades fosilíferas, cuando por supuesto se toma en cuenta la información geológica y

biológica. Como en numerosas localidades del Terciario alrededor del mundo, están presentes los géneros *Salix* y *Populus*, taxa asociados a ambientes riparios o cuerpos de agua someros, aunque a *Salix* se le reconocen también altas posibilidades para establecerse en hábitats bajo un alto disturbio. Es bien conocido e inobjetable su papel como pionero en variados escenarios como inundaciones fluviales estacionales, disturbios por fuego, morrenas glaciares, heladas en la tundra alpina y ártica y lugares bajo el efecto de disturbio humano. Las características que le permiten un rápido establecimiento incluyen la abundante producción de semillas, con bajo peso, y que disponen de largos y delicados tricomas que facilitan su dispersión por viento. Además, la propagación vegetativa es muy importante en este género ya que muchas especies de *Salix* se propagan por fragmentos de rama, mismos que se dispersan por las corrientes de agua *Salix interior* es un colonizador muy agresivo de riberas arenosas, se propaga por yemas de las raíces, disribuyéndose rápidamente hasta formar densas colonias. Este tipo de propagación se conoce en la sección Longifoliae. Otra posibilidad que tiene frente a otras plantas es que cerca del 40% de las especies de *Salix* son poliploides, lo que posiblemente aumenta su variabilidad morfológica y ecológica que le facilitan una amplia distribución geográfica. Estos cambios pueden ser explicados en términos de una alta diversidad ambiental o por repetidos cambios intergenómicos a través del tiempo (Argus, 1973).

En el trabajo previo de *Pseudosmodingium* (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 1996), se discutió la relación que guarda la presencia de piroclastos en la localidad con el establecimiento de *Cedrelospermum*, una planta reconocida por su capacidad pionera en sitios disturbados (Manchester, 1986). Otros taxa que se suman en su carácter de pioneros son Rosaceae y Salicaceae (Myers,1996), tal como lo muestra el establecimiento casi inmediato de estas plantas en lugares fuertemente disturbados como las áreas circunvecinas al Monte Santa Elena, EUA. Hay evidencia en varias localidades fosilíferas que soportan fuertemente éstos hechos en el oeste de Norteamérica durante el Terciario (Myers,1996). Esta aseveración se va fundamentando en la localidad de Los Ahuehuetes con la presencia de Leguminosae y Anacardiaceae, taxa que exhiben una buena representación en el afloramiento. Se ha reconocido para las leguminosas un importante proceso de diversificación, especialmente en México (Delgado y Sousa, 1993). La evidencia paleontológica en Los Ahuehuetes sugiere que, una de las razones importantes para explicar este proceso de diversificación, que es extensivo para otras familias, es la capacidad para enfrentar las condiciones adversas del medio (e.g. *Prosopis, Mimosa*). El continuo disturbio por la caída de ceniza durante el Oligoceno de Tepexi de Rodríguez

debió ser un factor importante para la selección de taxa resistentes y con las estrategias necesarias (crecimiento, reproductivas y de dispersión) para continuar su evolución.

Similar capacidad de establecimiento y desarrollo puede reconocerse en Anacardiaceae, taxa en el que algunos de sus miembros actuales pueden crecer en condiciones extremas en México (e.g. *Bonetiella*, *Rhus*, *Pseudosmodingium* y *Pistacia*), Sudamérica (*Haplorhus* y *Schinus*) y en la zona del Mediterráneo (*Pistacia*). De esta manera, las plantas que crecieron en la localidad de Los Ahuehuetes tuvieron, por la presencia de los cuerpos de agua, condiciones que aparentemente favorecieron su establecimiento; pero el constante disturbio en la zona a través del vulcanismo generó una gran selección y posiblemente diversificación de plantas que después se reorganizaron para formar las asociaciones que conocemos en la actualidad.

Registro Paleobotánico en México

En varios trabajos recientes se ha presentado un panorama sobre lo que se conoce de las plantas fósiles de México, y en algunos de ellos se refleja una visión preliminar sobre las ideas que se podían generar con relación a la historia de la vegetación de México (Weber y Cevallos-Ferriz, 1994; Cevallos-Ferriz y Silva-Pineda, 1996; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996; Lozano-García, 1996). De ellos resalta, en primer término que aunque cada vez hay mayor información sobre las plantas que habitaron el territorio de lo que hoy es México, son muchos los vacíos que persisten, además de que en ellos se contemplan ideas distintas acerca de la historia de la vegetación del país.

Esta situación encuentra explicación en el enfoque que los distintos autores proponen para explicar esta historia. Cuando se utiliza como marco de referencia a la vegetación actual existe una tendencia a describir a la vegetación del pasado bajo los mismos parámetros, lo que se traduce en que se describan selvas siempre verdes, caducifolias, subcaducifolias, bosques de pino-encino, sabanas, chaparrales, etc., que tienen connotaciones particulares dentro de la vegetación actual, aunque en ocasiones los verdaderos límites de éstos tipos de vegetación son difíciles de precisar. Si contando con toda la información potencial para interpretar y definir a las comunidades actuales existen problemas para lograr un consenso en cuanto a lo que éstas son y significan, es aún más difícil equiparar a las comunidades fósiles de las cuales contamos con información relativamente parcial para su interpretación.

Esta práctica se ha basado en el principio del actualismo biológico, que orienta a los estudios paleontológicos sobre la premisa de que los fenómenos que observamos en la actualidad pueden ser estudiados en el pasado. Los fenómenos o procesos biológicos son semejantes a los registrados en el pasado geológico, es decir existe una uniformidad de procesos entre pasado y presente. Lo que varía o va cambiando es la naturaleza de los organismos (e.g. características genotípicas y fenotípicas) y las condiciones cambiantes dinámicas del ambiente a lo largo de grandes periodos de tiempo Si bien, este actualismo biológico es real y sigue vigente en los estudios paleobiológicos, su interpretación debe ser cuidadosa. Por ejemplo, se debe aceptar que cuando se habla de angiospermas, o algún otro grupo de plantas, éstas deben cumplir con una serie de características que las incluyan en el grupo haciendo de su edad geológica un factor secundario a su definición, pero la forma en la que interactuaban con otros organismos las angiospermas del Cretácico comparadas con las actuales, sí puede presentar cambios importantes, o aún más, la manera en que eran seleccionadas las plantas pudo haber sido un proceso muy distinto, comparada con las formas reconocidas en la actualidad. Baste señalar que los estudios paleoecológicos basados en la fisionomía de las hojas del Cretácico y parte del Paleógeno requieren de ser calibrados para ser comparados con aquellos del resto del Terciario y Cuaternario, que los anillos de crecimiento de la madera de las plantas con flor aparecen hasta el Eoceno, casi 80 millones de años después del origen de este grupo, o que el tamaño de las semillas se incrementa notablemente del Cretácico al Paleógeno (Crane, 1987; Upchurch y Wolfe, 1987).

Como alternativa a la sobrevaloración del actualismo biológico, una segunda opción es reconstruir a la vegetación del pasado haciendo uso del registro fósil como la fuente de información primaria. Mientras que conocer y entender los distintos aspectos de la biología de las plantas actuales es importante para entender la biología del pasado, el ir demostrando las diferencias que a través del tiempo existieron requiere aumentar la cautela en las interpretaciones con base en el material fósil. Los ejemplos del párrafo anterior demuestran grandes diferencias entre las plantas del Cretácico y las actuales, pero se puede añadir por ejemplo, el hecho de que la dispersión de frutos o semillas por medio de animales fue importante sólo hasta el Eoceno. Los frutos de las Zingiberales del Cretácico respaldan esta idea, pues se ha notado que a diferencia de sus contrapartes actuales éstos tenían muchas semillas de tamaño pequeño, carecían de arilo y la capa mecánica de la semilla ocupaba un lugar distinto en la cubierta tegumentaria (Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994). Los frutos cretácicos de Pandanaceae también

sugieren diferencias importantes en cuanto a la biología de la dispersión y germinación de sus propágulos comparados con los mecanismos que se observan en las plantas actuales del grupo (Cevallos-Ferriz et al., 1992). En las Haloragaceae también se han detectado diferencias importantes en la construcción del fruto de las plantas fósiles y actuales (Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1998b). En conjunto, la información sugiere cambios importantes entre las plantas del Cretácico y las actuales, aún más, entre las plantas del Cretácico y las del Paleógeno. Si a esta información se añade el conocimiento que se tiene sobre la evolución de las modificaciones de la flor durante el Cretácico el panorama es aún más complejo, pero apoya la idea de que los procesos que moldearon a las angiospermas fueron los mismos que influyen sobre estas plantas en la actualidad, siendo el resultado de su actuación sobre las plantas lo que varía.

Las localidades del Cretácico de México mejor estudiadas son las de Coahuila, aunque una propuesta sobre la organización de las comunidades basados en las angiospermas es aún prematura, pero existe evidencia suficiente para afirmar que la diversidad era considerable, que había organismos acuáticos y otros que crecían cerca de extensos cuerpos de agua. Es importante señalar la presencia de coníferas que crecían en zonas bajas, en las cercanías de los cuerpos de agua, aparentemente bajo condiciones distintas en las que se desarrollan la mayoría de sus representantes actuales. No se puede descartar que existieran plantas que crecían en zonas altas, alejadas de las zonas de depósitación fosilífera, pero el trabajo y la información disponible de las localidades mexicanas no permiten hacer esta distinción. Discusiones paleoecológicas basadas en los fósiles del Cretácico superior de Coahuila han sido sugeridas por Martínez-Hernández (1980), Weber (1972), y Hernández-Rivera (1995), pero éstas basan mucho de la interpretación en ambientes y comunidades actuales.

Comparando lo poco que se conoce de las floras Cretácicas del occidente y oriente de México se sabe que durante este tiempo compartieron la presencia de algunos géneros. Como sucede con las plantas actuales, las especies de un mismo género pueden estar adaptadas a ambientes con características distintas, o bien, una misma especie puede tener una amplia tolerancia ambiental. El hecho de que en ambas zonas geográficas hayan convivido plantas de palmeras (Ricalde-Moreno y Cevallos-Ferriz, 1996), *Podocarpus*, Taxodiaceae (*Metasequoia*?) o Cupressaceae y *Paraphyllanthoxylon* (Cevallos-Ferriz, 1992) tan sólo señala la necesidad de aumentar nuestro conocimiento sobre la sinecología de estas plantas. Por ejemplo, el suelo en el que se desarrollaron las plantas en cada una de estas zonas debió de haber sido distinto, pues la roca madre del que éste se originó es

distinta en las dos regiones, y del estudio de plantas actuales es bien sabido que el suelo puede jugar un papel importante en su selección. Resulta más importante comparar, por el momento, a los organismos acuáticos encontrados en las dos zonas fosilíferas. Mientras que en la región de Coahuila la secuencia sedimentaria y su contenido fósil apoya que el material se depositó en una planicie costera en la que ambientes marinos, salobres y dulceacuícolas han sido documentados, los depósitos vulcano-sedimentarios con sus fósiles en Sonora, y probablemente en Baja California, sugieren ambientes dulceacuícolas únicamente (Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1998b; Ricalde-Moreno y Cevallos-Ferriz, 1996). El conocimiento geológico del área no permite, por el momento, conocer que tan alto, respecto al nivel del mar, se desarrollaron las cuencas en las que el material vulcano-sedimentario y las plantas fósiles fueron depositadas. Sin embargo, es importante tener presente que cierta influencia oceánica debió existir sobre las comunidades que dieron origen a éstos yacimientos fosilíferos, pues mientras que unos se encontraban cerca de la costa este del mar epicontinental (Cannon Ball Sea) otras estuvieron influenciadas por el océano Pacífico.

A pesar de lo poco que puede decirse de las floras cretácicas mexicanas, varias de las plantas estudiadas con detalle sugieren fuertemente que la cercanía de Laurasia y Gondwana influyó de manera determinante en la integración florística de México, y/o que su historia es más larga que la sugerida por su registro fósil conocido. La postulación de cercanía de estas masas continentales no es nueva, sobre todo porque el registro polínico así lo sugería. En la Formación Tepalcatepec del estado de Colima y Michoacán la presencia de *Afropollis* (Winteraceae) en estratos del Albiano refuerza la proximidad de las regiones ecuatoriales de Gondwana y Laurasia a través del Tethys (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996). De manera semejante, en las calizas del Aptiano temprano de la Formación Tlayua, la presencia de *Retimonocolpites* (Laurales) sugiere que la diversificación temprana de este grupo, con más de 2500 especies actuales con centros de diversificación importantes en el Sudeste Asiático y Brasil, comenzó cuando los continentes del norte y sur se encontraban relativamente cerca uno de otro. Otros ejemplos que apoyan esta proximidad son *Tricolpites* sp. (Hamamelidae) y *Jugella* Srivastava (Araceae) en la Formación Gran Tesoro en Durango. Aunque la edad de esta Formación se ha considerado Jurásica, la presencia de éstos granos de polen sugieren que hay que reevaluarla pues ahora se considera que la presencia de estas plantas ayudará a correlacionar a los sedimentos portadores de los granos de polen con una hemerozona de Norte América con edad albiana (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996).

Los macrofósiles del Cretácico en México, Zingiberales (en donde se incluye Musaceae), Pandanaceae, Araceae y Haloragaceae, también aporta evidencia para discutir la presencia de plantas que se postula tienen origen en el hemisferio sur, pero como fósiles tienen representantes en la parte sur de Laurasia (e.g Coahuila y Sonora; Cevallos Ferriz, com. pers., 1998; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1998b; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994), y en ocasiones más hacia el norte, como lo demuestra la presencia de frutos de Musaceae en el territorio actual de Carolina del Norte (Friis, 1988), o polen de Pandanaceae en sedimentos del Cretácico superior al sur de Canadá (Jarzen, 1978, Norton y Hall, 1969; Oltz, 1969).

Desde el punto de vista biogeográfico los fósiles ubicados en ambas zonas son interesantes pues las posibilidades para explicar una distribución geográfica tan extensa en aquel tiempo, son reducidas, sobre todo si se considera que esta distribuciones incluyen a Africa, Australia o la India

Con respecto a Musaceae y Araceae, África, se ha postulado como centro de origen, pues la máxima diversidad de los taxa actuales se encuentra en esa región, sin embargo, los frutos fósiles de Musaceae parecen indicar que la familia se originó en el Hemisferio Norte, ya que en éste se han encontrado varias especies de *Spirematospermum* y *Striatornata*. Aún más, de acuerdo con Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1994), se requiere una revisión de los frutos fósiles de Musaceae pues los que se incluyen en *Spirematospermum* podrían pertenecer a varios géneros de Musaceae. En Araceae los fósiles más antiguos se han reportado de Coahuila (Weber, com. pers. 1997).

En Pandanaceae, examinando el registro fósil del Campaniano y asumiendo de nuevo que la mayor diversidad posiblemente señala el centro de origen o un centro secundario de diversificación, este se ubicaría en la India donde varias especies (aprox. 5) basadas en frutos han sido descritas como pertenecientes a *Virocarpum*. Aunque el número de especies en este grupo sigue en discusión, otros registros fósiles del grupo sólo se conocen de Norte América e incluyen polen de Canadá, una hoja de Nuevo México y el fruto de Coahuila (Cevallos-Ferriz et al. 1992). Para Haloragaceae la máxima diversidad de plantas actuales se reconoce en Australia, pero el registro más antiguo es del Cretácico superior de Sonora (Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1998b).

Sí se considera que la India y Australia son dos terrenos que migraron de posiciones diferentes a las que ocupan actualmente y que durante su trayecto tuvieron escaso contacto con floras de otras regiones, la posibilidad que queda para explicar la

distribución actual de algunas de sus plantas es pensar en el tiempo durante el Cretácico inferior, o posiblemente antes durante el Mesozoico cuando existió el máximo contacto entre Laurasia y las regiones de latitudes hacia el sur, lo que posiblemente propició la distribución de Pandanaceae y Haloragaceae entre otros de los taxa mencionados arriba. Si estas situaciones se llegaran a comprobar, sugerirían en primer término que cualquiera que haya sido el medio que permitió la distribución de plantas durante el Campaniano podía funcionar en ambas direcciones (norte-sur, sur-norte), y segundo, que si bien un taxon puede originarse en un sitio, miembros de éste pueden diferenciarse posteriormente en otros lugares, con la extinción en el área original muchas veces implícita.

Varios macrofósiles que se conocen del Terciario, y plantas actuales, sugieren procesos biogeográficos similares al documentado por el registro palinológico y de macrofósiles del Cretácico. En este grupo de plantas se incluyen géneros propios de "tierra caliente" de México que se relacionan con Sudamérica como *Tapirira, Anthurium, Aspidosperma, Brosimum, Byrsonima, Castilla, Cecropia, Chamaedorea, Jacobinia, Lasiacis, Maranta, Maxillaria, Piptadenia, Pseudolmedia, Psidium, Theobroma, Zamia* e *Hymenaea*, así como numerosos taxa de Leguminosae. Otro grupo de plantas mantiene también esta relación aunque es más propia del bosque mesófilo, incluyen, *Alloplectus, Billia, Brunellia, Cavendishia, Centropogon, Clusia, Deppea, Drymonia, Fuchsia, Hedyosmum, Hoffmania, Hypocyrta, Macleania, Oreopanax, Podocarpus, Roupala, Satyria, Tibouchina, Topobea y Weinmannia* (Rzedowski, 1972).

Los nexos de Africa-México y Sudamérica-México relacionan plantas actuales cuya distribución tan distante puede indicar también un origen o dispersión cuando las masas terrestres estaban juntas. Su permanencia hasta la actualidad en todas estas áreas ha dependido de la capacidad de establecimiento y evolución en los ambientes en donde se presentan (e.g., *Carpodiptera, Ceiba, Chlorophora, Erblichia, Guarea, Hirtella, Lonchocarpus, Lippia, Swartzia, Trichilia, Urera* y *Vismia*).

Aunque es mucho lo que nos falta por conocer de las plantas y vegetación del Paleoceno en lo que hoy es México, es importante comprender que el registro fósil apoya la idea de continuidad de la flora de altas latitudes de Norte América hacia bajas latitudes de Norte América. Esta continuidad tiene implicaciones fitogeográficas importantes, pues si en las latitudes altas de Norte América se ha demostrado que sus paleofloras tienen nexos importantes con la vegetación de Europa y Asia (Tiffney, 1985a, 1985b; Manchester, 1994), es de esperarse que estas plantas tengan al menos algunos representantes en latitudes bajas de Norte América. Si comparamos a las plantas del

Eoceno con las del Cretácico es obvio que hay una "modernización" de ellas, que seguramente puede ser detectada en las comunidades del Paleoceno. Se debe tener claro que para el establecimiento de las plantas en México durante el Paleógeno existían condiciones de orografía, hidrografía, climatología, etc., completamente distintas a las actuales En términos muy generales puede afirmarse que mientras en el occidente los terrenos volcánicos dominaban, seguramente generando prominencias de diferentes alturas, en el oriente las amplias planicies costeras con elevaciones poco prominentes daban forma al paisaje. En la fisiografía del Paleógeno no existía el Eje Neovolcánico Transversal, ni las sierras al sur de éste, y lo que hoy se conoce como Península de Baja California estaba unida a la porción occidental del continente. Desde luego, dentro de este panorama no se puede descartar la presencia de algunas elevaciones producto del vulcanismo en el centro y oriente de México. Estas condiciones permiten pensar en que las plantas y floras establecidas en latitudes más altas de Norte América pudieron con relativa facilidad aumentar su área de distribución hacia el sur. En el límite del Paleoceno-Eoceno de Tamaulipas, en la Cuenca de Burgos, Martínez-Hernández et al. (1980) reportan la presencia de *Engelhardtia* y *Platycaria*. Al analizar la distribución de éstos taxa y tomar en cuenta al registro fósil, resulta que la distribución disyunta actual de *Engelhardtia*, por ejemplo, puede explicarse mediante su extinción en varias regiones del hemisferio norte, subsistiendo ahora sólo en Asia y México (Tamaulipas, Veracruz y Oaxaca). Si se acepta esta situación, muchos de los taxa con afinidad asiática que crecen ahora en México (e.g. *Meliosma, Turpinia, Liquidambar*) pudieron haber llegado tan temprano como el Paleoceno-Eoceno al territorio nacional, a través de los puentes del este y oeste de Norte América y su subsecuente desplazamiento hacia el sur.

Los estudios palinológicos de los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, sugieren que la vegetación que allí se estableció durante el Paleoceno-Eoceno era semejante a la del este de los Estados Unidos. Aún más, aparentemente esta flora alcanzó sitios más al sur, como lo sugiere el estudio palinológico del Eoceno-Oligoceno de la región de Ixtapa, Chiapas, realizados por Tomasini y Martínez-Hernández (1984). Los macro y microfósiles de Puebla también atestiguan la expansión de las floras de altas latitudes hacia las bajas latitudes de Norte América. Este panorama de la vegetación de México que comienza a documentarse hace pensar en los parámetros que regían la distribución de estas floras.

El oeste de Norte América se caracteriza por una intensa actividad volcánica que formó enormes depósitos fosilíferos que contienen desde el Eoceno, o antes, muchos taxa

de la llamada flora boreotropical (Wolfe, 1975; Schorn y Wolfe, 1986). En la propuesta de la hipotética flora boreotropical se ha documentado que durante la mayor parte del Eoceno existió un clima relativamente estable y uniforme en el hemisferio norte, que aunado a la cercanía de los continentes o a la presencia de puentes formados por islas que los conectaban, permitieron la expansión de la distribución de las plantas más allá de su lugar de origen. La importancia de éstos nexos resalta cuando se quiere explicar la presencia de plantas con afinidades asiáticas, africanas o europeas en la vegetación actual de México, pues ésta se puede remontar a los diferentes tiempos de desplazamiento de la flora boreotropical hacia latitudes bajas de Norte América.

El concepto de la flora boreotropical propone también que si bien se puede reconocer cierta homogeneidad en las floras terciarias, especialmente durante el Eoceno, las comunidades detectadas en diferentes momentos geológicos, y distintas áreas geográficas, se asociaron por el movimiento individual de las especies, dependiendo de la capacidad particular de migración y establecimiento de cada una (Wolfe, 1975). Este contrasta con el modelo de las geofloras que por mucho tiempo se utilizó para explicar la distribución pasada y actual de las plantas y su forma de asociarse. Esta propuesta sugiere que las comunidades actuales tienen mucho tiempo de haberse formado (posiblemente desde el Cretácico) y que de acuerdo con los cambios climáticos, ambientales o geológicos se movieron como un todo de un área geográfica a otra (Axelrod, 1978).

Este punto es importante para el entendimiento del origen de la vegetación de México, pues la vegetación durante el Paleógeno puede entenderse, a partir de la presencia de elementos comunes, que significa la extensión hacia el sur de la flora boreotropical, pero reconocida al mismo tiempo como una extensión con características propias. El carácter distintivo lo otorga la forma en cómo se asocian las plantas representantes de la flora de latitudes mayores en conjunto con los elementos propios de las floras del sur de Norte América y las posibilidades evolutivas de cada uno de los taxa.

El conjunto de micro y macrofósiles en la Formación Pie de Vaca están documentando varias ideas importantes para conocer la paleobiogeografía de plantas establecidas en el sur de México durante el Paleógeno. Una de las características más importantes de esta paleoflora es que permite documentar el particular estado de una comunidad integrada por elementos que evolucionaron directamente de los componentes de la flora boreotropical. Éstos elementos son el antecedente más directo a taxa actuales cuya distribución en el territorio permite considerarlos como endémicos, *Pseudosmodingium*, *Comocladia* (Anacardiaceae), *Reinweberia*, *Lysiloma*

(Leguminosae) y *Karwinskia* (Rhamnaceae). Pero no faltan taxa que se comparten con otras regiones y que han desarrollado un importante proceso de diversificación en el territorio, *Bursera* (Burseraceae), *Pinus* (Pinaceae), *Quercus* (Fagaceae), Agavaceae, Anacardiaceae, Clethraceae, Gramineae Lamiaceae y Leguminosae (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996). Entre estas plantas destaca *Eucommia* (Eucommiaceae) planta con una marcada afinidad a la flora boreotropical que tiene un extenso registro fósil en Europa, Norteamérica y Asia, pero restringida actualmente a los bosques del centro y oeste de China. Con una distribución menos restringida actualmente, pero con un patrón similar en el pasado, se reconoce al género *Pistacia*.

Algunas de las plantas fósiles reconocidas en Los Ahuehuetes también se han encontrado en Europa en donde tienen un excelente registro fósil (e.g. *Cedrelospermum, Eucommia, Pistacia, Rhus, Mimosa*), pero una planta, *Statzia* (inserta sedis), llama la atención pues sólo se le conoce de dos zonas geográficas, en Alemania se le ha recolectado en Rott, y en México en los alrededores de Tepexi de Rodríguez. Otros fósiles de plantas comunes a estas dos localidades se han recolectado en otras partes de Europa y latitudes altas de Norte América. La distribución disyunta de esta planta introduce interesantes problemas biogeográficos y biológicos. Aún más, si la posible edad de Eoceno que indica el registro polínico para los sedimentos poblanos es correcta (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996), este registro sugiere que *Statzia* se originó en México y pasó a Europa, en donde se ha encontrado en sedimentos más jóvenes, oligocénicos.

Bajo esta perspectiva, la presencia en México de plantas con origen en África puede postularse a través de conexiones entre África-Asia-Norte América, o África-Asia-Europa-Norte América. Desde luego que no se puede descartar la posibilidad de que el intercambio de algunas plantas se realizara vía Sur América, por las posibles vías que hoy ocupan Centro América o las Antillas. Por el momento las vías de intercambio mejor documentadas son aquellas que se dan por medio de los continentes del hemisferio norte. Importante en esta discusión es la presencia de *Copaiferoxylon* (Leguminosae) en Baja California Sur, pues representa con base en su madera una planta que se relaciona a *Copaifera*, género que en la actualidad sólo crece en África y este de Sur América (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994). Su registro fósil, basado en maderas, señala que también vivió durante el Oligoceno en Túnez y en el Mioceno en Somalia (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994), aunque debe aclararse que en el material de Túnez se describieron canales radiales, mismos que no se conocen de la planta actual, por lo que el

único otro registro confiable es el de Somalia. Su distribución actual en el este de Sur América sugiere que esta pudo haber sido una vía de intercambio entre los hemisferios, sin embargo, su arribo a México por el Norte no puede ser descartado. La ausencia de registro fósil fuera de las áreas mencionadas hace indispensable esperar a conocer un poco más sobre los lugares en que a través del tiempo habitó esta planta, para entender cómo logró su distribución en ambos continentes y hemisferios. Sin embargo, su registro más antiguo se conoce hacia el norte de México mientras que el más reciente hacia el sur.

Similar patrón se reconoce en los géneros *Maclura* y *Chlorophora* (Moraceae) identificados también de madera fósil de la Formación el Cien (Cevallos-Ferriz, com. pers., 1998). Su presencia obviamente refleja nexos entre estas plantas de Baja California y las actuales de África y Sur América.

La continuidad y amplia distribución, temporal y espacial, de la flora boreotropical en latitudes bajas de Norte América es también apoyada por el registro de macrofósiles del Oligoceno de la Península de Baja California, Oaxaca y Chiapas, así como los microfósiles de Chiapas. Por ejemplo, plantas relacionadas con *Tapirira, Mimosa* y *Acacia* son conocidas de ambas regiones geográficas y las dos primeras están bien documentadas en latitudes altas de Norte América. Para este tiempo los primeros esbozos del Eje Volcánico Transversal ya se habían manifestado, lo que sugiere que estas plantas atravesaron esta zona geográfica con anterioridad, o bien que fueron costeando hasta alcanzar la zona sur de México. Cualquiera que haya sido la vía, para la discusión actual lo importante es que elementos de la flora boreotropical estaban presentes hasta el sur de México en el Oligoceno, hace aproximadamente 20-25 millones de años. *Tapirira* es una planta interesante pues aunque a la familia se le ha supuesto un origen gondwánico, el primer registro de *Tapirira* es del Eoceno de Oregon, muestras nuevas demuestran su presencia en el Eoceno de Wyoming, siguiendo una serie de reportes del Oligoceno y Oligoceno-Mioceno de Baja California, Baja California Sur y Chiapas, respectivamente. Esto es, a través del tiempo muestra un desplazamiento hacia el sur.

También importante para visualizar este movimiento hacia el sur de algunas plantas es la presencia de *Haplorhus* en el Oligoceno de Puebla. *Haplorhus* es en la actualidad una planta endémica de Perú, por lo que su presencia allá sugiere que de alguna forma se trasladó de México a su actual lugar de desarrollo. Esto implica pensar en una distribución más amplia del género en el pasado geológico y su extinción en algún momento en las zonas al norte del Perú. Aunque esta idea resulta atractiva hay que encontrar una explicación a la forma en que la planta franqueó la separación que existía en

aquel momento entre Norte y Sur América. Los modelos tectónicos actuales para la zona sugieren que las posibilidades de intercambio norte-sur, o en sentido contrario se redujeron a la presencia de un arco volcánico en el Paleógeno en la zona de la actual Centroamérica, cuya extensión y características para permitir este intercambio no se han entendido todavía, o con el establecimiento del estrecho de Panamá que como posibilidad es más factible y se inicia hace 3.5 m.a.

Haplorhus parece un caso con implicaciones biogeográficas similares al género *Larrea*, importante componente de las zonas áridas del norte del país. Varios autores (Axelrod, 1950; Raven, 1963; Wells y Hunziker, 1976) opinan que *Larrea* arribó a México durante el Cuaternario. Esta relación entre las zonas áridas de Norte y Sudamérica, se supone a partir de considerar que el origen de las zonas áridas de México es relativamente reciente. Aunque la explicación de la presencia de varios taxa en estas zonas parece lógica, considerando que el factor ambiental determinó el desplazamiento de las plantas, existen varios problemas inherentes a la propuesta. Entre los más importantes destaca el hecho de que para el Pleistoceno ya se encontraban bien conformadas diferentes barreras geográficas a lo largo del continente (sierras, cadenas montañosas, ejes volcánicos, depresiones), por tanto la dispersión de estas plantas tuvo que enfrentar grandes obstáculos. La dispersión, por otro lado, supone una serie de condiciones bióticas que faciliten el movimiento de los elementos. A pesar de que en la actualidad existen otras zonas áridas al sur del límite más austral en Norteamérica, paralelo 21°, (e.g. Caatinga en el noreste de Brasil, Istmo de Tehuantepec, Tehuacán), no se registran en ellas más poblaciones de *Larrea*. Una explicación alternativa, en opinión de Rzedowski (1991), es que los nexos florísticos entre Norte y Sudamérica, basados en la distribución de especies de *Condalia*, *Fagonia*, *Hoffmanseggia*, *Lycium*, *Menodora*, *Nicotiana*, *Prosopis*, *Ziziphus* y varios linajes de Cactaceae, indican que las relaciones entre zonas áridas de ambos hemisferios acusan una antigüedad mayor.

Documentar la presencia de la flora boreotropical en México es importante pues aunque existe la tendencia en los trabajos neobotánicos para aceptar que muchas de las plantas actuales del sur de México tienen una historia en el país mucho más larga que la postulada hace algunos años, aún es común escuchar y leer que la presencia de plantas con afinidad con el sureste de los Estados Unidos se debe a su desplazamiento hacia el sur durante las glaciaciones pleistocénicas. La presencia de elementos de la flora boreotropical combinados con elementos más típicos de México está bien documentada para el Eoceno del país (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996) y el Mioceno y

Plioceno del sureste Veracruz y Chiapas (Graham, 1976; Palacios-Chávez, 1985; Langenheim et al., 1967). Sus antecedentes históricos mencionados en los párrafos anteriores dan como resultado el vislumbrar una historia larga en el que los componentes de la flora boreotropical estaban bien establecidos en México. Conforme se entienda mejor la manera en que la vegetación de México fue adquiriendo su estado actual, el concepto de refugio (en el concepto boreotropical o neotropical) tan usado para explicar a los componentes actuales de la vegetación del sur de México, deberá adecuarse. De esta manera, debemos encontrar plantas con una amplia distribución y otras con distintos grados de restricción, aún más, es de esperar que aparezcan en el registro fósil plantas históricamente endémicas (aquellas que a través del tiempo sólo se conocen de una región determinada; e.g. *Reinweberia*, *Pseudosmodingium*), mismas que se deben diferenciar de las plantas que representan refugios endémicos (aquellas que se conocen sólo de una región debido a que se extinguieron en otras; e.g. *Engelhardtia*, *Haplorhus*; Manchester, 1994). Trabajos neobotánicos recientes (e.g. Rzedowski 1992; Wendt 1993) sugieren un panorama similar para el establecimiento de la vegetación actual de México.

El registro fósil para México señala la necesidad de abandonar algunas ideas muy arraigadas. Por ejemplo, que la presencia de gimnospermas, tanto fósiles como actuales, se deba relacionar necesariamente con elevaciones prominentes y climas fríos. Esta relación no necesariamente funciona en el pasado, y tiene importantes excepciones en la actualidad. En otro ejemplo, géneros como *Ilex*, *Quercus*, *Populus*, *Salix*, *Alnus*, etc., se han relacionado históricamente a condiciones climáticas que permiten el establecimiento de elementos típicamente boreales. Sin embargo, en el caso de *Ilex* por ejemplo, se observa en el registro fósil que ha estado presente en el territorio nacional a lo largo de mucho tiempo y se ha asociado con diversos conjuntos de plantas. Así mismo existen especies de *Quercus* y *Pinus* en regiones tropicales. La conclusión luego de observar asociaciones de fósiles tan complejas, es que los tipos de comunidades que se conocen en la actualidad no tienen por que encontrarse en el pasado. Esto debido al constante cambio de factores bióticos y abióticos que intervienen en el establecimiento y evolución de las plantas a lo largo del tiempo.

La migración y evolución de los linajes sólo puede comprenderse si se incorpora a la investigación el entendimiento de la evolución geológica del país, ya que la evolución de taxa puede relacionarse a la diferencia en cambios geológicos del occidente, comparada con los sucesos en el oriente del territorio. Los sucesos geológicos más determinantes en la evolución vegetal de México son el intenso vulcanismo de las

regiones oeste y centro del país, la generación de la Sierras Madre Oriental y la del Sur, además de la migración de terrenos durante el Terciario.

Aun es mucho lo que se debe documentar para dar firmeza a las ideas expuestas arriba, pero existen trabajos palinológicos realizados en el centro del país, que permiten ejemplificar la importancia del vulcanismo en la evolución de los taxa y las comunidades. Posiblemente el vulcanismo durante el Cretácico y Paleógeno seleccionó la permanencia de algunos grupos y propició el origen y evolución de otros, dando sentido a hipótesis, como en la que figuran los pinares y encinares que dominan las regiones altas de las sierras en Norte América. Entre los factores que pudieron intervenir en la evolución de estos grupos, puede mencionarse a los constantes fuegos (producidos por actividad volcánica) a los que fueron sujetos desde el inicio de su diversificación biológica (e.g. *Pinus*). El siguiente ejemplo refuerza la evidencia de cómo el volcanismo puede ser una fuente de importante trascendencia en la generación de la diversidad biológica que se está documentando en el Oligoceno de Tepexí de Rodríguez, Puebla, y que posiblemente represente una secuencia de cambio en las comunidades, de las muchas registradas principalmente a lo largo de la historia de la Sierra Madre Occidental y del Eje Neovolcánico Transversal.

A partir de un registro polínico preliminar del barreno Texcoco # 1 con una profundidad de 2065 m una interesante sucesión de la flora en la Cuenca del Valle de México puede ser evidenciada. La sección estudiada comprende del Mioceno (2065 - 830 m) al Plioceno (830 - 300 m). El conjunto florístico comenzando en la base de la sección (2065 - 2000 m) sugiere un clima tropical en el que se desarrollaron Malpighiaceae, Rubiaceae y Leguminosae, que no vuelven a presentarse en el resto de la columna. Éstos elementos parecen indicar la presencia de una cuenca de depósito muy cercana al nivel del mar (Martínez-Hernández y Lozano-García, 1997). A los 1970 m, el conjunto polínico representa un bosque mesófilo con *Engelhardtia*, *Ilex* y *Anemia*, así como elementos boreales que comienzan a aparecer con baja frecuencia como *Pinus*, *Alnus* y *Quercus*. Luego de la introducción de éstos elementos boreales, otros empiezan a ser más frecuentes y se asocian a Chenopodiaceae-Amaranthaceae, gramíneas y compuestas. La abundancia de *Pinus* y *Quercus* es muy variable, sin embargo, éstos cambios en la zona se asocian al intenso vulcanismo que favorece la selección de éstos taxa y no permite el restablecimiento del bosque mesófilo. A partir de los 725 m (Plioceno) parecen estabilizarse las condiciones del ambiente por disminución de la actividad volcánica que permiten el restablecimiento del bosque mesófilo integrado por *Ilex*, *Betula*,

Engelhardtia, Juglans, Carya y *Liquidambar*. Sin embargo, la presencia de éstos bosques es intermitente con intercalaciones de bosque mixto de *Pinus* y *Quercus*, donde las composiciones varían y aun es posible encontrar elementos mesófilos (e.g., *Liquidambar*) coexistiendo. Éstos cambios sugieren el establecimiento del bosque mesófilo en condiciones de mayor humedad, afectado en mayor o menor grado por la intensidad de los eventos volcánicos.

La migración de terrenos, que reflejan el movimiento de placas, debe señalarse como un importante mecanismo de integración de comunidades en la historia de las plantas (e.g. Terrenos de Alaska, India, Madagascar, Australia). En México dentro de este contexto hay que señalar que los movimientos hacia el norte del bloque que va a formar a la península de Baja California, y hacia el sudeste del Bloque Chortis, posibilitaron la dispersión de un grupo muy grande de plantas cuya evolución estuvo bajo la influencia del vulcanismo en el occidente del país. En el caso de la protopeninsula, entender su posición en una latitud más al sur hace posible considerar al registro fósil en la parte norte de ese territorio como perteneciente a México, por ejemplo el Eoceno de lo que hoy es San Diego, California (Frederiksen, 1989). De esta forma se pueden conocer a las plantas que crecieron en México en el Eoceno o antes, aunque en la actualidad este registro se encuentre fuera de los límites políticos del país. La localidad de El Cien ubicada en la parte sur de la península es otro ejemplo que contiene un conjunto florístico del Oligoceno-Mioceno cuya ubicación ancestral refiere un contacto con plantas de la vertiente del Pacífico, y que puede asumirse como un conjunto tropical fuertemente influenciada por el mar. Seguramente la comunidad se extendió a lo largo de la costa como lo muestra la bien conocida flora del Oligoceno-Mioceno de Chiapas, misma que es compleja en términos de su composición, reflejo de un proceso de integración igual de complejo a través del tiempo.

El movimiento de la Placa de Farallón tuvo un efecto adicional sobre el Arco Volcánico que se estableció durante el Paleógeno en la región de la actual Mesoamérica, propiciando un desplazamiento de las islas hacia el noreste (Mar Caribe) (Guerrero-García y Herrero-Bervera, 1993). La gran cantidad de plantas antillanas compartidas con la flora de la Costa del Pacífico de México (Stanley,1936), y no con la flora del Golfo de México, además de la presencia de algunos taxa en las Islas Revillagigedo relacionados con la flora del Caribe (Johnston, 1931), se puede explicar a partir de la posición que guardaban en el pasado con respecto a las costas del Pacífico. Es muy probable que antes de su desplazamiento las islas ya contuvieran una importante cantidad de plantas comunes

a la parte continental y occidental del territorio nacional, aunque al adoptar su posición actual los taxa continuaron evolucionando. *Comocladia intermedia* sugiere que este proceso pudo efectuarse, pues la distribución en México y las Grandes Antillas de las especies actuales de *Comocladia* relacionadas al fósil, parece indicar una afinidad paleogeográfica.

En el caso del desplazamiento del Bloque Chortis, el prolongado contacto con las costas al sur del Pacífico parece que facilitó un intenso intercambio de plantas entre el bloque en movimiento y el continente. El contacto del bloque con la parte continental al sur del país, luego de su establecimiento incrementó la complejidad fisiográfica de esa región, de tal manera que el origen de la Sierra Madre del Sur puede considerarse como resultado de ese proceso. Este esquema de desplazamiento de plantas tal vez pueda explicar, en primer lugar, la mayor diversidad vegetal del Estado de Chiapas y Oaxaca frente a todas las demás regiones fisiográficas del país, donde la conjunción de plantas con diferentes afinidades se ha mantenido como un misterioso proceso de integración florística. En segundo lugar, explica la distribución con límite en Centro América de plantas que tienen una muy relevante diversificación en la vertiente occidental de México (e.g., *Pinus, Quercus, Karwinskia,* etc.). De hecho, la Depresión de Nicaragua (el extremo austral del bloque emplazado), marca el límite meridional de la distribución de *Pinus* y las demás coníferas consideradas boreales, así como de varios elementos holárticos como *Acer*, *Arbutus*, *Arceuthobium*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Mahonia*, *Ostrya* y *Platanus* (Rzedowski, 1972).

Aunque falta mucho por conocer en la historia de la vegetación de México, la acumulación o reinterpretación de la información permite la formulación de hipótesis mejor fundamentadas.

BIBLIOGRAFIA

Ahrendt, L. W. A. 1961. *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision. The Journal of The Linnean Society of London. Botany. 57(369): 410 p.

Akhmetiev, M. A. 1991. Early Oligocene flora of Kiin-Kerish and its comparison with the other Paleogene flora. en Development of the Flora in Kazakhstan and Russian Plain from the Eocene to the Miocene. Editado por Zhilin, S. G. Quest Bursa Scientifica, Leningrado. (en Ruso con resumen en Inglés).

Argus, G. W. 1973. The genus Salix in Alaska and the Yukon. Publication in Botany 2. Ottawa.

Axelrod, D.I. 1950. The evolution of desert vegetation in western North America. Carnegie Institution of Washington Publication 590: 215-306.

---------- 1956. Mio-Pliocene flora from west-central Nevada. University of California Publications in Geological Sciences 33: 322 p.

---------- 1979. Age and origin of sonoran desert vegetation. Occasional papers of the California Academy of Sciences 134: 74 pp.

---------- 1987. The late Oligocene Creede flora, Colorado. University of California Publications in Geological Sciences 130: 235 p.

Becker, H. F. 1969. Fossil plants of the Tertiary Beaverhead basins in southwestern Montana. Palaeontographica-B 127: 142 p.

Barkley, F.A.1937. A monographic study of *Rhus* and its immediate allies in North and Central America, including the West Indies. Annals of the Missouri Botanical Garden 24: 265-498.

---------- y Merton, J. R. 1940. *Pseudosmodingium* and *Mosquitoxylum*. The American Midland Naturalist. 24: 666-679.

Brizicky, G. K. 1963. The genera of Sapindales in the Southeastern United States. Journal of The Arnold Arboretum 44: 462-465.

Browne, R. W. 1934. The recognizable species of the Green River flora U. S. Geological Survey Professional Paper 154 J: 279-299.

Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1994. Permineralized fruit with in situ seeds from campanian sediments near Coahuila, Mexico. A type similar to Araceae. BSA, American Journal of Botany 81(6): 90.

---------- y Barajas-Morales J. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California sur: Leguminosae. IAWA Journal 15(3): 229-245.

----------, Gómez-Nuñez, R. y Aguilar-Martínez, M. C. 1992. Upper Cretaceous fruits from General Cepeda, Mexico: a type similar to Pandanaceae. IV I.O.P. Conference Contribution Papers and Poster Sessions, Paris. pp: 134.

---------- y Ricalde-Moreno, O. S. 1995. Palmeras fósiles del norte de México. Anales del Instituto de Biología. UNAM. México, Serie Botánica 66(1): 37-106.

---------- y Silva-Pineda, A. 1996. Aspectos de la historia de la vegetación de México con base en macrofósiles de angiospermas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 99-111.

---------- y Weber, R. 1992. Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Coahuila. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista. 10(1): 65-70.

Collinson, M., Boulter, M. y Holmes, P. 1993. Magnoliophyta (Angiospermae) en The Fossil Record 2. Editado por M. J. Benton. Chapman y Hall. London. pp: 811-812.

Crane, P.R. 1987. Vegetation consequences of the angiosperm diversification. en Friis, E. M. et al. "The origins of angiosperms and their biological consequences". Cambridge University Press, Cambridge. pp: 121-129.

Cronquist, A. 1964. Berberidaceae. en Hitchcock, C. L.. et al. "Vascular plants of the Pacific North West" part 2, University of Washington publication of Biology 17. pp: 37-71.

----------1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.

Eckenwalder, J.E. 1980. Foliar heteromorphism in *Populus* (Salicaceae), a source of confusion in the taxonomy of Tertiary leaf remains. Systematic Botany 5(4):366-383.

Engebretson, D. C., Cox, A. and Gordon, R. G. 1985. Relative motions between oceanic and continental plates in the Pacific Basin. Geological Society of America Special Paper 206: 56 p.

Frederiksen, N. O. 1983. Middle Eocene palynomorphs from San Diego, California. Part II. Angiosperm pollen and miscellanea. American Association of Stratigraphy and Palynology Contribution Service 12: 32-155.

Friis, E. M. 1988. *Spirematospermum chandlerae* sp. nov., an extinct species of Zingiberaceae from the North American Cretaceous. Tertiary Research 9:7-12.

González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 129-136.

Graham, A. 1976. Studies in Neotropical Paleobotany, part 2, The Miocene communities of Veracruz, Mexico. Annals of The Missouri Botanical Garden 63: 787-842.

Guerrero-García, J. y E. Herrero-Bervera, 1993. Timing of break-up and sense of motion along the pacific margin of southwestern Mexico. First Circum Pacific and Circum Atlantic Terrain Conference Proceedings. Canterbury. pp: 58-60.

---------- y ---------- 1997. The position of the Kula-Farallon ridge against North America during the Late Cretaceous. International Conference on Terrain Geology. Conference abstracts. Edited by J.D. Bradshaw and S.D. Weaver. pp: 77.

Hernández-Castillo, G. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1998a. Gimnospermas fósiles del Cretácico Superior de Sonora y del Eoceno-Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Memorias del VI Congeso Nacional de Paleontología. Faculad de Ciencias, UNAM. México D.F., México. pp:30.

---------- y ---------- 1998b. A plant permineralized with Haloragaceae affinity from the Upper Cretaceous of Sonora, Mexico. American Journal of Botany (abstracts) 84(6): 134 .

Hernández-Rivera R. 1995. Dinosaurios. Secretaria de Educación Pública de Coahuila. Coahuila. pp: 86.

Hickey, L.J. 1972. Stratigraphy and Paleobotany of the Golden Valley Formation (Erly Tertiary) of Western North Dakota. Geological Society of America Memoirs 52:

---------- 1973. Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. American. Journal of Botany 60: 17 - 33.

Jarzen, D.M. 1978. Some Maestrichtian palynomorphs and their phytogeographical and paleoecological implications. Palynology 2:29-38.

Johnston, I..M. 1931. The flora of Revillagigedo Islands. Proceedings of the California Academy of Sciences IV 20: 9-104.

Krüsman, G. 1986. Manual of Cultivated broad-leaved trees and shrubs. "*Salix*" vol. 3: 273-300 London.

Langenheim, J. H., Hackner, B. L. y Bartlett, A. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. Botanical Museum Leafts, Harvard University 21: 289-324.

Liu, Y. S., Guo, S. N. y Fergurson, D. K. 1996. Catalogue of Cenozoic megafossil plants in China. Paleontographica Abt. B 283: 141-179.

Lozano-García, S. 1996. La vegetación del Cuaternario tardío en el Centro de México: registros palinológicos e implicaciones paleoclimáticas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 113-127.

MacGinitie, H. D. 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. University of California Publications in Geological Sciences 83: 1-140.

Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz S. 1993. A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the Late Cenozoic of Puebla, Mexico. American Journal of Botany. 80(10): 1162 - 1167.

---------- y ---------- 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteari* from Mexico. Review of Palaeobotany y Palynology 81: 115 - 128.

---------- y ---------- 1994b. Fossil legume fruits from tertiary strata of Puebla, Mexico. Canadian Journal of Botany 72: 1027 - 1038.

---------- y ---------- 1994c. *Eucommia constans* n.sp. Fruits from upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: Morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. International Journal of Plant Science 155(1): 80 - 95.

Manchester, S.R. 1977. Wood of *Tapirira* (Anacardiaceae) from the Paleogene Clarno Formation of Oregon. Review of Palaeobotany and Palynology 23: 119-127.

---------- 1987. Extinct ulmaceus fruits from the Tertiary of Europe and western North America. Review of Paleobotany and Palinology 52: 119-129

---------- 1989a. Attached reproductive and vegetative remains of the extinct American-European genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the early Tertiary of Utah and Colorado. American Journal of Botany 76: 256-276.

---------- 1989b. Phytogeographic significance of eastern Asian "endemic" woody genera with paleobotanical records in the Tertiary of North America. American Journal of Botany (Supplement) 81(6): 136-137.

----------, Dilcher, D.L. y Tidwell, W.D. 1986. Interconnected reproductive and vegetative remains of Populus (Salicaceae) from the Middle Eocene Green River Formation, northeastern Utah. American Journal of Botany 73(1): 156-160.

Martínez-Hernández, E., Hernández-Campos, H. y Sánchez-López, M. 1980. Palinología del Eoceno en el Noreste de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista 4: 155-166 p.

---------- y Lozano-García 1996. Volcanismo, cambios climáticos y sucesión de floras, durante el Neogeno de la Cuenca de México. IX Coloquio de Paleobotánica y Palinología. Resumen in extenso. pp: 48-49.

---------- y Ramírez-Arriaga, E. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 58: 87-97.

Marroquín, F. J. S. 1972. A monographic study of the Genus *Berberis* L. in Mexico. Ph. D. Thesis, Northeastern University, Boston, Massachusetts. 177 p.

Miranda, F. 1963. Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico area. Journal of Paleontology 37: 611-614.

Myers, J. A. 1996. Volcanic arcs and vegetation. Washington Geology 24(2): 37-39.

Newsholme, Ch. 1992. Willows the genus *Salix*. B. T. Batsford Ltd., London. 224 pp.

Norton, H.J. y J.W. Hall. 1969. Palynology of the Upper Cretaceous and Lower Tertiary in the type locality of the Hell Creek Formation, Montana, USA. Palaeontographica, Abt. B. 125:1-64.

Oltz, D.F., Jr. 1969. Numerical analyses of palynological data from Cretaceous and early Tertiary sediments in east central Montana. Paleontographica, Abt. B, 128:90-166.

Palacios-Chávez, R. 1985. Estudio palinológico y paleoecológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principio del Mioceno Medio, de la región de Pichucalco, Chiapas, México. Tesis doctoral, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional pp:261.

Payne, W. W. 1969. A quick method for clearing leaves. Ward's Bulletin 61: 4-5.

Ramírez-Garduño. J. y Cevallos-Ferriz, S. 1997. Association of Anacardiaceae in Oligocene strata of Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexico. American Journal of Botany (abstracts) 84(6): 140.

----------, ---------- y Silva, A. (submited). Reconstruction of the leaves of two new species of *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae) from Oligocene strata of Puebla, Mexico. International Journal of Plant Sciences.

Raven, P. H. 1963. Amphitropical relationships in the floras of north and south America. Quart. Rev. Biol. 38: 151-177.

Rodríguez de la Rosa, R y Cevallos-Ferriz, S. 1994. Upper Cretaceous zingiberlean fruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico. International Journal of Plant Science 155(6): 786-805.

---------- y ---------- 1998. Una pluma fósil del Eoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Memorias del VI Congreso Nacional de Paleontología. Faculad de Ciencias, UNAM. México D.F., México. pp: 61.

Rohlf. J. 1993. Numerical taxonomy and multivariate analysis system for the IBM PC microcomputer (and compatibles). Version 1.8. Applied Biostatistics Inc., New York.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. Mexico. 432 p.

---------- 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana 14:3-21.

Schorn, H. E. 1961. Revision of the fossil species of *Mahonia* from North America. Master Thesis in Paleontology, University of California, Berkeley. 151 p.

Sousa, M. y Delgado A. Mexican Leguminosae: Phytogeography, Endemism, and Origins. in Biological diversity of Mexico. Editado por Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. Oxford University Press New York 1993.

Standley, P. C. 1936. Las relaciones geográficas de la flora mexicana. Anales del Instituto de Biología, México 7:9-16.

Styles, B. T. 1993. *Genus Pinus:* a Mexican perview. en Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Editado por Ramamorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. Oxford University Press, New York. pp: 397-420.

Tanai, T. 1961. Neogene floral change in Japan. Journal Fac.of Sciences. Hokkaido University Ser. 4. 11(2): 119-398.

--------- y Suzuki, N. 1963. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the Geological Survey of Japan. pp: 9-216.

Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of Angiosperms from the Cretaceous and early Tertiary of the North America area. The Botanical Review 56(4): 393.

Terrazas, S.T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation. Ph. D. thesis, Department of Biology of University of North Carolina. Chapel Hill. 350 pp.

Tiffney, B. H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. Journal of the Arnold Arboretum 66: 73-94.

----------1985b. The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. Journal of the Arnold Arboretum 66: 243-273.

Tomassini-Ortíz, A.C. y Martínez-Hernández E 1984. Palinología del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana 50:61 p.

Upchurch, G.R. Jr. y Wolfe J.A. 1987. Mid-Cretaceous to Early Tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and woods. en Friis, E. M. et al. "The origins of angiosperms and their biological consequences". Cambridge University Press, Cambridge.

Velasco de León, P. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 1997. Leaves of *Cercocarpus* (Rosaceae) in Tertiary sediments of Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexico. American Journal of Botany (abstracts) 84(6):144

---------- y---------- 1998. Estudio fisionómico de una asociación de hojas fósiles de angiospermas del Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Memorias del VI Congreso de Paleontología, UNAM, Mexico pp:74.

----------, ---------- y Silva-Pineda, A. 1998. Leaf of *Karwinskia oxamilpense* n.p. (Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexico. Canadian Journal of Botany 76:410-419.

Weber, R. 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 33: 5-19.

---------- y Cevallos-Ferriz, S. 1994. Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 55: 141-148.

Wells, P. V. y Hunziker, J. H. 1976 Origin of the Creosote bush (*Larrea*) desert of southwestern North America. Annals of the Missouri Botanical Garden 63: 843-861.

Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. en Biological diversity of Mexico: origins and distribution, editado por Ramamorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. Oxford University Press, New York. pp: 595-680.

Weylan, H. 1941. Beitrage zur Kenntnis der rheiniscehin Tertiarflora: V. *dritte* Erganzungen und Berichtigungen zur Flora der Blatterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebirge Paleontographica Abt.B Bd. 86: 93-94.

Wheeler, E. A y Matten, L. C. 1977. Fossil wood from Upper Miocene locality in northeastern Colorado. Botanical Gazette 138: 112-118

Wing, S. L. 1981. A study of paleoecology and paleobotany in the Willwood Formation (early Eocene), Wyoming. Ph. D. dissertation, Yale University, New Haven.

Wolfe, J A. 1964. Miocene floras from Fingerrock Wash, Southwestern Nevada: U.S. Geological Survey Professional Paper 454-N.

---------- 1966. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska. U.S. Geological Survey Professional Papers 398-B. 1-31.

---------- 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. Annals of the Missouri Botanical Garden 62: 264-279.

---------- y Schorn, H. E. 1990. Taxonomic revision of the Spermatopsida of the Oligocene Creed flora, Southern Colorado. U S. Geological Survey Bulletin 1923: 15-20.

----------y Wehr, W. 1987 Middle Eocene dicotyledonous plants from Republic, Northeastern Washington. U.S. Geological Survey Bulletin 1597. pp: 17.

----------, Forest, CH E. y Molnar, P. 1998. Paleobotanical evidence of Eocene and Oligocene paleolatitudes in midlatitude western North America. Geological Society of America Bulletin 110(5): 664-678.

Woods, M. T. y Davis, G F. 1982. Late Cretaceous genesis of the Kula plate. Earth and Planetary Science Letters 58.161-166.