

132

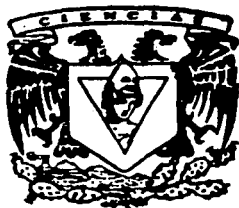


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

MADERAS DE LA FORMACION EL CIEN (OLIGOCENO-MIOCENO)
BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO. DETERMINACION TAXONOMICA
(ANACARDIACEAE Y MORACEAE) Y BIOGEOGRAFIA HISTORICA
DE MORACEAE

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
HUGO ISRAEL MARTINEZ CABRERA



Asesor Dr. Sergio R. S. Gallos-Ferriz



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur, México. Determinación Taxonómica (Anacardiaceae y Moraceae) y Biogeografía Histórica de Moraceae"

realizado por Hugo Israel Martínez Cabrera

con número de cuenta 9024281-4 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz

Propietario

Dr. Juan José Morrone Lupi

Propietario

M. en C. Aurora Zlotnik Espinosa

Suplente

M. en C. Raúl Contreras Medina

Suplente

Biol. Marcela Martínez Millán

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales

FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A Rodrigo, Graciela y José Luis.
A Virginia y Sergio.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Sergio Cevallos-Ferriz por su invaluable apoyo y dirección.

A los revisores del trabajo escrito por sus valiosas observaciones: Dr. Sergio Cevallos-Ferriz, Dr. Juan José Morrone, M. en C. Aurora Zlotnik, M. en C. Raúl Contreras y Biol. Marcela Martínez.

A los compañeros del Laboratorio de Paleobotánica por su ayuda y amistad. Debo agradecer en especial a José Luis Ramírez sus estimulantes comentarios sobre las comunidades fósiles y mis primeras lecciones de fenética y cladística. A Marcela Martínez por enseñarme los principios de los métodos biogeográficos practicados en el trabajo de tesis y por la minuciosa revisión de la misma.

A la M. en C. Aurora Zlotnik por que con sus excelentes clases hizo que me decidiera, entre tantas posibilidades que ofrece la biología, por la anatomía de la madera como tema de tesis.

A Gabriela Sánchez por su ayuda con las tablas y sobretodo por sus palabras de aliento.

A Claudia Carranza por su ayuda con la columna estratigráfica de la Formación Bridger.

Al Dr. Enrique Martínez por facilitarme el listado palinológico y bibliografía de la Formación El Cien, también por sus amenas charlas sobre geología.

A mi familia y amigos por estar a mi lado en todo momento.

El trabajo se realizó con el apoyo del proyecto de investigación DGAPA (IN208500).

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN----- | 1 |
| INTRODUCCIÓN----- | 2 |
| Anatomía ecológica de la madera y taxonomía----- | 2 |
| Evolución geológica y tectónica de Baja California Sur (Terciario)----- | 3 |
| La familia Anacardiaceae----- | 5 |
| La familia Moraceae----- | 6 |
| Registro fósil de Moraceae----- | 6 |
| Historia de la clasificación de Moraceae----- | 7 |
| OBJETIVOS----- | 10 |
| HIPÓTESIS----- | 10 |
| MATERIAL Y MÉTODO----- | 10 |
| Sitios de estudio----- | 10 |
| Determinación taxonómica----- | 11 |
| Análisis numérico de <i>Tapirira</i> ----- | 15 |
| Análisis numérico de <i>Maclura</i> ----- | 16 |
| Análisis filogenético de Moraceae----- | 18 |
| Análisis biogeográfico de Moraceae----- | 23 |
| RESULTADOS----- | 28 |
| Descripción sistemática----- | 28 |
| Análisis filogenético----- | 34 |
| Análisis biogeográfico----- | 37 |
| Análisis de parsimonia de Brooks----- | 37 |
| Análisis de áreas ancestrales de Bremer----- | 37 |
| DISCUSIÓN----- | 40 |
| Anacardiaceae----- | 40 |
| Análisis numérico de <i>Tapirira</i> ----- | 40 |
| Nota biogeográfica sobre <i>Tapirira</i> ----- | 43 |
| <i>Paleorhus fasciarius</i> ----- | 46 |
| Moraceae----- | 47 |
| <i>Maclura martinezii</i> ----- | 48 |
| <i>Maclura procumbens</i> ----- | 49 |
| <i>Ficus bajacaliforniense</i> ----- | 50 |
| Análisis numérico de <i>Maclura</i> ----- | 50 |
| Comunidad y paleoambiente de la Formación El Cien----- | 57 |
| Análisis filogenético de Moraceae----- | 62 |
| Biogeografía histórica de Moraceae----- | 66 |
| CONCLUSIONES----- | 75 |
| BIBLIOGRAFÍA----- | 76 |
| LÁMINAS----- | 84 |

RESUMEN

Se describieron y determinaron 4 maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur, y otra de la Formación Bridger (Eoceno medio), Wyoming, E.U.A. Tres de ellas son afines a la familia Moraceae: *Maclura procumbens* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz sp. nov., *M. martinezii* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz sp. nov. y *Ficus bajacaliforniense* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz sp. nov. Las dos restantes, *Tapirira peninsularis* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz sp. nov. y *Paleorhus fasciarius* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz gen. et sp. nov., pueden relacionarse con la familia Anacardiaceae. Se realizaron análisis numéricos de las especies fósiles de *Maclura* y *Tapirira* y sus parientes actuales con el fin de determinar la relación de parecido entre éstas. Se realizó un análisis filogenético y uno de biogeografía histórica de la mayoría de los géneros de familia Moraceae con base en caracteres anatómicos de la madera. La familia es reconocida como un grupo monofilético, sin embargo la delimitación de las tribus y, en muchos casos, de los géneros y secciones, difiere con respecto a la sugerida por otros autores. Los análisis de biogeografía histórica (parsimonia de Brooks y análisis de áreas ancestrales de Bremer) sugieren que la familia se originó en Gondwana; sin embargo, tal como lo evidencia el registro fósil, algunos linajes alcanzarían Laurasia desde el Cretácico superior o Paleoceno. Pueden mencionarse 5 patrones biogeográficos generales en la familia: linajes con origen en Laurasia que alcanzarían Mesoamérica y Sudamérica a través de las conexiones laurásicas del Terciario; linajes con origen en Sudamérica que dieran lugar a clados con origen en el Pacífico; linajes con origen sudamericano con representantes en África (evidenciando relaciones gondwánicas); linajes de origen sudamericano que alcanzarían Norteamérica en diferentes tiempos. Oligoceno o anterior, y en el Plioceno una vez establecido el Istmo de Panamá y; linajes con origen norteamericano con distribución actual desde México hasta sudamérica. El cladograma resuelto de áreas señala una serie de eventos que corresponden a la deriva de Gondwana en tres áreas principales: Australia-Nueva Guinea-el Pacífico, Madagascar-Seychelles y África-Mesoamérica-Sudamérica. La relación entre algunas de estas zonas puede deberse más al efecto de la dispersión que a eventos vicariantes, ya sea por dispersión a larga distancia (e.g. entre Australia y Nueva Guinea Oeste, con origen gondwánico, a las islas del Pacífico. Asia y Malasia) o por expansión del área habitada (e.g. entre Sudamérica y México).

INTRODUCCIÓN

Anatomía ecológica de la madera y taxonomía- Las tendencias evolutivas del xilema secundario se comenzaron a estudiar desde la segunda década del siglo pasado (e.g., Bailey y Tupper, 1918). En trabajos subsecuentes estas tendencias se han confirmado (Tippon, 1938) y ampliado al incorporar nuevos elementos anatómicos (e.g. radios; Kribs, 1935 y 1937), o bien haciendo un seguimiento de la abundancia relativa de caracteres de la madera a través del tiempo (Wheeler y Bass, 1991). El punto central de esta teoría es la reducción de los elementos de vaso; sin embargo, su validez se restringe a las angiospermas, particularmente a las dicotiledóneas. En otros grupos, carentes de cámbium vascular, la longitud de los elementos traqueales se relaciona más bien con el grado de elongación del órgano en el que se encuentran que a un proceso evolutivo (e.g. pteridofitas y monocotiledóneas; Carlquist, 1975). La mayoría de las especializaciones anatómicas están en función de la eficiencia conductora, ya como optimización en la conducción o como mecanismo que asegura la continuidad de la columna de agua (placa de perforación simple vs. escalariforme, parénquima axial apotraqueal vs. paratraqueal, células procumbentes vs. erectas, etc.), y en alguna medida al fortalecimiento de los ejes (punteaduras intervasculares escalariformes y opuestas vs. alternas, traqueidas vs. fibrotraqueidas o fibras libriformes).

Es extraño que a pesar de que las limitaciones en la preservación de los organismos como fósiles operan de la misma manera en cualquier órgano o estructura vegetal, la madera haya sido subutilizada como fuente de información en la reconstrucción de la historia evolutiva de las angiospermas, aun cuando los registros sean de abundancia notable (Wheeler y Bass, 1991). Tal reticencia parece originarse en el hecho que la madera es una estructura cuyos estados de carácter son sensiblemente alterados por diversas condiciones y factores ambientales como la disponibilidad de agua (Carlquist, 1988), la altitud y latitud (Van der Graaff y Baas, 1974), la temperatura (Wiemann *et al.*, 1998), o por el hábito, arquitectura foliar, y/o ploidía (Carlquist, 1988). Las características de la madera que son sensibles a las condiciones ambientales son en general poco útiles a los propósitos de la sistemática; sin embargo, no significa que aquellos atributos de utilidad sistemática no varíen con el ambiente o que no se hayan desarrollado como respuesta a presiones ambientales (e.g. cristales minerales). Por otra parte los caracteres sensibles al ambiente pueden representar diferencias taxonómicas originadas por la divergencia ecológica: todos los caracteres tienen algún grado de importancia funcional y sistemática (Carlquist, 1988).

Por esta razón, la determinación del material fósil suele ser una labor delicada en la que se deben reconocer y evaluar los caracteres (o combinación de ellos) que permiten la asignación taxonómica a un grupo con relación al valor diagnóstico dentro del mismo. En este sentido, los trabajos sistemáticos (anatómicos y

morfológicos) que incluyen en las descripciones de la madera; individuos de las diferentes áreas geográficas en las que habitan son importantes pues ayudan a reconocer en que grado la variabilidad de los caracteres puede ser atribuida al ambiente. Desafortunadamente los trabajos de esta índole son pocos, destacando los realizados por Baas et al., (1988) con Oleaceae; Noshiro y Baas (1998), con Cornaceae; Richter (1981), con Lauraceae; Terrazas (1994) con Anacardiaceae; y Koek- Noorman *et al.*, (1984 a, b y c) y ter Welle *et al.*, (1986 a y b) con Moraceae.

Debido a esta influencia ambiental se reconoce en el xilema secundario un alto grado de convergencia; existe gran similitud entre estados de carácter de tipos de vegetación con condiciones ambientales similares, sin embargo, también existen diferencias que se originan en la composición taxonómica de las floras, es decir, las condiciones ambientales modelan la estructura de la madera, pero la diferencia (o parecido) entre dos floras con ambientes análogos tiene un componente histórico determinante (e.g. composición florística, proporción de elementos taxonómicamente cercanos). Esta condición hace de la madera un apropiado marcador de paleoambientes (Wiemann *et al.*, 1998), especialmente a partir del Eoceno, cuando todos los caracteres presentes en las maderas actuales ya estaban presentes (e.g., porosidad anular, alto grado de agrupamiento de los vasos, patrones elaborados de parénquima paratraqueal, etc.).

Las paleofloras mexicanas representadas por maderas están insuficientemente estudiadas, sólo figuran algunos registros aislados principalmente de leguminosas (Unger, 1845 y 1857; Felix y Nathorst, 1899; Müller-Stoll y Mädél, 1967; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994), palmeras (Unger, 1845; Felix y Nathorst, 1899; Cevallos - Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995) y *Paraphyllantoxylon* (Cevallos-Ferriz y Weber, 1992). En este sentido la diversidad del material fósil recolectado en la formación El Cien (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994) ofrece una oportunidad extraordinaria para robustecer el conocimiento que se tiene de las plantas con flor que habitaron el territorio nacional durante el Terciario. Las implicaciones de estos registros son variadas y se extienden a diversos ámbitos (e.g. evolutivos, paleobiogeográficos, paleoecológicos).

Evolución geológica y tectónica de Baja California (Terciario)- Cualquier evento evolutivo es guiado por la interacción de dos grandes grupos de factores. De manera simplista, en el primero caben todos aquellos procesos que propician la diferencia genética, el segundo, en la mayoría de los casos, funciona como tamiz de los cambios genéticos. Entre los segundos, los fenómenos que tienen que ver con la evolución de la corteza terrestre son fundamentales para entender muchos de los procesos biológicos. Disciplinas tan importantes para la biología como la biogeografía, evolución y ecología se sirven y retroalimentan de los conocimientos generados por la geología. Por ejemplo, el estudio de la tectónica de placas y deriva continental es de importancia en la biología porque sólo a través de ella pueden explicarse muchos de los patrones biogeográficos de los organismos

actuales; sin embargo, en algún momento de la historia estos patrones biogeográficos, así como la distribución disyunta de grupos faunísticos y florísticos fósiles y actuales, le dieron solidez a la deriva continental. De manera más local, los cambios topográficos alteran las condiciones microclimáticas y en consecuencia condicionan la presencia de los organismos a su capacidad de enfrentar las nuevas presiones selectivas, o bien propician el establecimiento de taxones cuyos requerimientos les permitan enfrentar las condiciones ambientales, creándose nuevas comunidades. La diversidad topográfica ha sido reconocida como un factor que se relaciona directamente con las tasas evolutivas de los organismos. Así, la evolución de los organismos está unida invariablemente a la evolución geológica por lo que es necesario realizar un breve recuento de la historia geológica y evolución tectónica de Baja California durante el Terciario.

El Terciario de Baja California estuvo marcado por episodios de actividad geológica y tectónica particulares. Mientras la Placa de Farallón subducía por debajo de la placa de Norteamérica (Terciario temprano), Baja California todavía formaba parte del continente y recibía los sedimentos volcánicos provenientes de la actividad del arco volcánico que entonces formaba la Sierra Madre Occidental. El arco volcánico se movía en dirección oeste hasta llegar al este de Baja California (hace 24 m.a.a.p) coincidiendo con el levantamiento de la península (Hausback, 1984).

Wegener (1922) propone que Baja California estuvo adosada al extremo occidental de México. Es sólo posteriormente cuando son ilustrados los cambios tectónicos que involucran el desplazamiento de Baja California hasta ubicarse en su posición actual. El primero de estos eventos tectónicos se da hacia el inicio del Terciario cuando la Placa Farallón se impacta contra la Placa Norteamericana, la colisión provocó una extensión en el fallamiento de la zona de subducción entre ambas placas, creando una zona de desplazamiento que se extendió a lo largo de la línea de costa de Baja California que entonces permanecía unida al oeste mexicano (McKenzie y Morgan, 1969; Mammerlick y Klitgard, 1982). Entre los 25 y 12.5 m.a.a.p el extremo sur de la Placa Farallón (Placa Guadalupe) se rompe y gira sobre sí misma para subducir por debajo de Baja California (Mammerlick y Klitgard, 1982). La zona con mayores tasas de subducción se localizaba hacia el sur, en lo que hoy es Bahía de La Paz, por lo que la magnitud de la actividad se extendía de manera decreciente hacia el norte donde se ubicaba el eje de rotación de la placa, originando un gradiente en el depósito de silice volcánico a lo largo de la península: menor al norte para incrementarse hacia el sur (Hausback, 1984).

Al inactivarse la Placa Guadalupe (hace 12.5 m.a.a.p) la subducción cesó dejando a varios de sus fragmentos varados a lo largo de la costa oeste de Baja California, y los productos finales del arco volcánico se depositaron en la parte sur de la península (Hausback, 1984). Sincrónicamente se produjo un desplazamiento lateral entre Baja California y el Pacífico por acción de la recientemente formada Falla de Tosco-Abreojos (localizada frente a la costa de Baja California). Posteriormente y gracias a un cambio en el movimiento relativo de las Placas de Norteamérica y del Pacífico, la placa de Tosco-Abreojos quedó inhabilitada (3.5 m.a.a.p). La

mayor parte del movimiento entre la Placa Norteamericana y México se transfirió al protogolfo, desarrollándose después a lo largo del este de Baja California. Este traslado del movimiento posibilitó el corte de la península de la Placa Norteamericana para su posterior incorporación a la Placa del Pacífico. A partir de ese momento Baja California se dirige en el mismo sentido que en el presente (Hausback, 1984).

La familia Anacardiaceae- La familia Anacardiaceae es cosmopolita (Taylor, 1990), cuenta con más de 60 géneros distribuidos en todas las regiones tropicales y se extiende a zonas templadas hasta los 55° N y 40° S (Terrazas, 1994). Sus integrantes crecen desde el nivel del mar hasta elevaciones que rebasan los 2500 m.s.n.m. La familia ocupa diferentes hábitats y tiene múltiples formas de crecimiento.

Las anacardiáceas forman una parte importante de la flora mexicana debido a su gran diversidad y taxones endémicos (México es el sitio con mayor número de endemismos genéricos: *Actinocheita*, *Bonetiella*, *Malosoma*, *Pseudosmodingium* y *Pachycormus*). Son diversas las causas por las que la familia Anacardiaceae ha cobrado en México especial atención. El registro fósil de la familia representa uno de estos factores. Se reconocen elementos pertenecientes a la familia desde el Cretácico, sin embargo, su incidencia en el registro fósil se acentúa a partir del Eoceno. A juzgar por la abundancia en registros de las anacardiáceas en México, la familia pudo haber constituido un elemento importante en algunas paleocomunidades Terciarias. El mejor ejemplo es la Formación Pie de Vaca del Oligoceno de Puebla, en la que se han reconocido, a partir de hojas, folíolos y maderas, cinco géneros de Anacardiaceae: *Pseudosmodingium* (Ramírez-Garduño, 1996; Ramírez-Garduño *et al.*, 2000), *Rhus*, *Haplorhus*, *Pistacia* y *Comocladia* (Ramírez-Garduño, 1999), *Loxopterygium* y *Pseudosmodingium* (Martínez-Millán com. pers., 2001). El género *Tapirira* se registra del Mioceno de Baja California Sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño, 1998; Ramírez-Garduño, 1999) y Chiapas (Miranda, 1963). Además de contar con no pocos registros en el Terciario mexicano, la familia Anacardiaceae tiene al representante más antiguo en la Formación Olmos del Cretácico superior del estado de Coahuila (Martínez-Millán 2000).

Al observar la abundancia de los representantes de la familia en México (actuales y fósiles) es natural suponer que su historia en el territorio nacional es larga. En este sentido Martínez-Millán (2000) en un análisis biogeográfico basado en la filogenia con caracteres anatómicos de la madera de la familia, encuentra que dos grupos se originaron en México (*Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias* y *Haplorhus-Pistacia*) o en Laurasia, de la que México fue la extensión suroccidental (*Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia-Rhus-Toxicodendron*).

La familia Moraceae- La familia Moraceae es la más diversa del orden Urticales, cuenta con aproximadamente 50 géneros y más de mil especies. Se distribuye ampliamente en regiones tropicales, su incidencia es menor en zonas templadas (Tippo, 1938; Berg, 1983; Corner, 1962; Cronquist, 1981). Su hábito es principalmente arbóreo, sin embargo, los arbustos y lianas son comunes.

Entre sus características principales se cuentan las hojas enteras con venación principalmente pinada, también las hay opuestas o alternas; las flores reducidas (que se asocian a polinización por el viento, sin embargo muchas de ellas son entomófilas, como es el caso de *Ficus*), pequeñas, unisexuales, y se disponen en inflorescencias axilares; anteras tetrasporangiadas; estambres numerosos; flores femeninas bicarpeladas, ovario súpero o infero, la mayoría uniloculados; óvulos solitarios, apicales o subapicales, anátropos a hemítropos, bitégmicos; los frutos con exocarpo dehiscente, varían de drupas verdaderas con pirenos a siconos carnosos (Cronquist, 1981). Uno de los atributos más distintivos es el androecio con liberación explosiva de polen (Berg, 1989).

En el territorio nacional actualmente habitan ocho géneros (*Brosimum*, *Poulsenia*, *Olmedia*, *Pseudolmedia*, *Ficus*, *Maclura*, *Trophis* y *Dorstenia*). La mayoría de ellos forman parte de los bosques tropicales húmedos de las tierras bajas del sur de México, sin embargo otros son más tolerantes y se las encuentra en sitios templados.

Registro fósil de Moraceae- El registro fósil temprano, así como el patrón de distribución geográfica que observa la familia en la actualidad (Raven y Axelrod, 1974), sugieren que las moráceas ya se habían diferenciado como grupo hacia el Cretácico superior. El alcance estratigráfico de la familia Moraceae se remonta al Senoniano de Holanda y Camerún con hojas de *Debeya serrata* y *Combretiphillum acuminatum*, respectivamente. Sin embargo, estos reportes son frecuentemente cuestionados (Benton, 1993).

El género *Ficus* es el mejor representado en el registro fósil. Se ha recolectado en sedimentos referidos del Cretácico superior al Plioceno de China (Li *et al.*, 1984); Eoceno medio de Tennessee, E.U.A. (Potter, 1976); cf. *Ficus* del Eoceno superior de Panamá (Graham, 1985) y; en el cuaternario de Centro y Sudamérica (Burnham y Graham, 1999). El registro fósil de este género es en gran medida foliar y precisa de un nuevo examen debido a que posee características similares a las de Myrtaceae, Icacinaceae y Euphorbiaceae; en consecuencia muchos de los fósiles que se presumían afines al género han sido reasignados a estos grupos (Collinson, 1989).

Broussonetia se ha encontrado en el Terciario de Europa (Chandler, 1925; Ruffle, 1963; Mai y Walther, 1985; Takhtajan, 1983; Knoblock, 1981; Palamarev y Petkova, 1987; Lancucka-Srodoniowa, 1979) y en el Plioceno de China (Li *et al.*, 1984). Posibles frutos y hojas de *Morus* y *Artocarpus* se reportan del Paleoceno-Oligoceno del sureste asiático (Taylor, 1990) y Estados Unidos de Norteamérica (MacGinitie, 1953; Becker, 1961; Brown, 1962).

Ovicarpum y *Beckonia* son hallados con frecuencia en el Eoceno europeo (Chandler, 1961). Algunos otros fósiles remitidos a géneros actuales poseen rangos estratigráficos más estrechos, son más recientes y sus registros son aislados, por ejemplo: *Castilla* en el Eoceno de Estados Unidos (Manchester, 1981), *Chlophora* del Eoceno medio del sur de Inglaterra (Chandler, 1961), *Cuadrana* en el Plioceno de China (Li *et al.*, 1984) y Mioceno de Bulgaria (Palamarev, 1968) y *Dorstenia* del Cuaternario de Centroamérica (Burham y Graham, 1999).

El registro fósil de la familia Moraceae en México es todavía más exiguo, el primero de ellos refiere hojas similares a *Artocarpus* de la Formación Olmos del Cretácico superior de Coahuila (Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño, 1998), y polen de los géneros *Dorstenia* y *Ficus* en el Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). Al registro de *Ficus* anteriormente mencionado se le suma una hoja más reciente de la Formación Tehuantepec en el Estado de Oaxaca (Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño, 1998).

El registro fósil de las moráceas tiene dos dificultades, es mínimo y la mayoría de los reportes, especialmente el de las formas tempranas, han sido reconsiderados (Tippo, 1938; Raven y Axelrod, 1974; Taylor, 1990; Collinson, 1989). Ya Tippo (1938) hizo notar que muchos de los registros cretácicos de hojas y frutos mencionados como *Ficus* y *Artocarpus* eran sospechosos o definitivamente erróneos. Sin embargo, no duda en afirmar que *Ficus* y formas similares a *Artocarpus* existían en el Cretácico superior. En la revisión más reciente (Collinson, 1989) sólo se reconocen como válidos algunos géneros (incluyendo formas como *Ficus*, *Morus* y *Broussonetia* modernos) con base en endocarpos y aquenios del Eoceno temprano de Eurasia.

Historia de la clasificación de Moraceae- La primera propuesta de clasificación de la familia Moraceae fue hecha por Trécul en 1847 (Berg, 1973), en este esbozo inicial se reconocen seis tribus como miembros del grupo: Artocarpeae, Moreae, Urticeae, Ulmeae, Celtideae y Cannabineae. En Artocarpeae incluye la mayoría de los taxones que a la fecha se reconocen como miembros de la familia Moraceae, sólo *Morus* y taxones cercanos son excluidos y colocados dentro de Moreae (Humphries y Blackmore, 1989). En el esquema de Trécul, Artocarpeae esta formada por seis subfamilias (Conocephaleae, Pouroumeae, Euartocarpeae, Olmedieae, Ficeae y Brosimeae); la subdivisión obedece a la posición del óvulo, caracteres de las flores, inflorescencias y receptáculos. En adelante las modificaciones en la sistemática de la familia han sido de manera gradual y siempre otorgando importancia central a los caracteres florales. Bentham y Hooker (1880; en Humphries y Blackmore, 1989; Berg, 1989) separan a *Cecropia* de Artocarpeae (subfamilia Conocephaleae) reconociéndola como un taxón del mismo rango. Adicionalmente, subdividen en dos grupos principales las subfamilias propuestas por Trécul (1847) diferenciando aquellas que poseen óvulos péndulos (Ulmeae, Celtideae, Cannabineae, Moreae y Artocarpeae) de las que tienen óvulos ortótropos (Conocephaleae, Thelygoneae y

Urticeae). Posteriormente Engler (1889; en Humpries y Blackmore, 1989) incluye en la subfamilia Moroideae a las tribus Fatoueeae, Moreae, Broussonetieae, Strebleae y Dortenieae, y a las tribus Euartocarpeae, Olmedieae, Brosimeae y Ficeae en la subfamilia Artocarpoideae (Humphries y Blackmore, 1989). De los estudios sobre moráceas asiáticas realizados por Corner (1962) se desprenden toda una serie de cambios en el ordenamiento interno de la familia. Divide a la familia Moraceae en seis tribus: Moreae, Artocarpeae, Dorstenieae, Brosimeae, Olmediae, y Ficeae (Berg, 1977); la transferencia de Conocephaloideae (que incluye los géneros africanos *Myrianthus* y *Musanga*) a la familia Urticaceae es, probablemente, la modificación más notable. Las razones que obligaron a Corner (1962) a realizar la reubicación se encuentran en la condición ortótropa de los óvulos y la ausencia de látex en hojas e infrutescencias, estados que comparte con la familia Urticaceae. Berg (1977 y 1978) expresa una opinión favorable en la separación de *Cecropia* (y Conocephaloideae en general) de la familia Moraceae; sin embargo, considera que el grupo en disputa no es más cercano a las urticáceas de lo que podría serlo a las moráceas, y en consecuencia propone brindarle la categoría de familia (Cecropiaceae). Según expresa Berg (1978), Cecropiaceae es una entidad intermedia entre Moraceae y Urticaceae. En 1973 Berg asume que las tribus Brosimeae y Dorstenieae propuestas por Corner (1962) no son diferentes entre si y las une en la tribu Dorstenieae. Sucede lo mismo con los miembros de las tribus Artocarpeae y Moreae que juntas constituyen la tribu Moreae. Posteriormente el mismo autor (1977) pone en juicio la ubicación de los géneros *Antiaropsis*, *Olmedia* y *Sparattosyce*, que hasta entonces formaban parte de la tribu Olmedieae, y decide incluirlos en la tribu Moreae. La transferencia del género tipo (*Olmedia*) tuvo por resultado la formación de la tribu Castilleae. En el esquema de clasificación actual la familia Moraceae incluye cuatro tribus: Castilleae, Dorstenieae, Moreae y Ficeae. En la última revisión que Berg (1983) hizo, distingue a los miembros de la tribu Moreae en aquellos que poseen estambres urticáceos de aquellos que no, y divide en consecuencia a la tribu en dos grupos informales. La mayoría de los géneros y tribus tal y como son reconocidos por Berg (1983) se listan en la Tabla 1.

La familia Moraceae es una de las seis que agrupa el orden Urticales (Cannabaceae, Cecropiaceae, Berbeyaceae, Ulmaceae, Urticaceae y Moraceae; Cronquist, 1981). A todas ellas se las relaciona con el grupo de las amentíferas (Hamamelidales; Tippo, 1938 y Cronquist, 1981); sin embargo, en la opinión de otros autores el orden se encuentra más cercanamente relacionado con las Malvales (Weddell 1856; Berg, 1977, 1989). En el contexto de la clasificación de APG (1998) las ubican, junto a todas las urticáceas, dentro de las Rosales.

Tabla 1. Tribus, géneros y secciones de la familia Moraceae, según Corner (1962), Berg (1973, 1977, 1978 y 1983). Los autores de las especies fueron tomados de Tropicós, página electrónica del Jardín Botánico de Missouri. www.mobot.org.

| TRIBU | GÉNERO | SECCION |
|---------------------------------|---|---|
| Moreae con estambres urticáceos | <p><i>Ampalis</i> Bojer ex Bureau <i>Bleekrodea</i> Blume <i>Broussonetia</i> L' Her. ex Vent.</p> <p><i>Fotua</i> Gaudich. <i>Maclura</i> Nutt.</p> <p><i>Malaisia</i> Blanco <i>Milicia</i> T. R. Sim. <i>Morus</i> L. <i>Pachytrophe</i> Bureau <i>Streblus</i> Lour.</p> <p><i>Sloetiopsis</i> Engler <i>Trophis</i> P. Browne subgénero <i>Trophis</i> Corner</p> <p>subgénero <i>Prototrophis</i> Corner <i>Olmedia</i> Ruiz y Pav.</p> | <p><i>Broussonetia</i> (Vent.) Corner <i>Allaeanthus</i> (Thwaites) Corner</p> <p><i>Cardiogyne</i> (Bureau) Corner <i>Chlorophora</i> (Gaudich) Baill. <i>Cudrania</i> (Trécul) Corner <i>Maclura</i> Nutt. <i>Plecosperrum</i> (Trécul) Berg</p> <p><i>Paratrophis</i> Blume (Corner) <i>Phyloclamis</i> Bureau (Corner) <i>Sloetia</i> Teysmann ex Kurz <i>Streblus</i> Lour.</p> <p><i>Calpidoclamys</i> (Diels.) Corner <i>Maillardia</i> (Frapp. & Duch.) Corner</p> |
| Moreae sin estambres urticáceos | <p><i>Antiariopsis</i> <i>Artocarpus</i> J. R. Forst y G. Forst. <i>Bagassa</i> Aubl. <i>Batocarpus</i> H. Karst. <i>Clarisia</i> Ruiz y Pav. <i>Parartocarpus</i> Baill. <i>Poulsenia</i> Eggers <i>Prainea</i> King ex Hook. F. <i>Sorocea</i> A. St.- Hil. <i>Sparattosyce</i> Bureau <i>Treculia</i> Decne.</p> | |
| Ficeae | <i>Ficus</i> L. | |
| Castilleae | <p><i>Antiaris</i> Lesch. <i>Castilla</i> Sessé <i>Helicostylis</i> Trécul <i>Maquira</i> Aubl. <i>Mesogyne</i> Engler <i>Naucleopsis</i> Miq. <i>Perebea</i> Aubl. <i>Pseudolmedia</i> Trécul</p> | |

| | | |
|--------------------|--|--|
| Dorstenieae | <i>Bosqueiopsis</i> E. De Wildeman & T. Durand <i>Brosimum</i> SW. <i>Dorstenia</i> Plum. ex L. <i>Helianthostylis</i> Baill. <i>Trilepsium</i> Thouars <i>Trimatococcus</i> Poepp. y Endl. <i>Scyphosyce</i> Baill. <i>Utsetela</i> Pellegr. | |
|--------------------|--|--|

OBJETIVOS

- Describir y determinar las maderas fósiles de las Formaciones El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur, México y Bridger (Eoceno medio), Wyoming, E.U.A.

- Analizar la filogenia de la familia Moraceae con base en caracteres anatómicos de la madera con el objeto de determinar su historia biogeográfica.

HIPÓTESIS

- La mayor parte de las especies de la familia Moraceae se distribuyen en las regiones tropicales, principalmente Sudamérica, África y Asia. Con base en dicho patrón biogeográfico diversos autores han propuesto a Gondwana oeste (Sudamérica) como el centro de origen de la familia, seguido de una diversificación e introducción temprana desde Sudamérica a África. Con el análisis biogeográfico se espera confirmar dicho patrón.

MATERIAL Y MÉTODO

Sitios de estudio- La Formación El Cien, así llamada por su cercanía al poblado con el mismo nombre, se expone aproximadamente a 100 km. al noroeste de La Paz, Baja California Sur (Fig.1) (Applegate, 1986). La Formación El Cien, inicialmente referida como la extensión sur de la Formación Monterrey (Darton, 1921; Heim, 1922), es una secuencia sedimentaria depositada durante el Oligoceno tardío-Mioceno temprano. El límite inferior está marcado, en discordancia, por la Formación Tepetate, y sobre ella yacen

areniscas y sedimentos volcánicos que generalmente son referidos a la Formación Comondú (Applegate, 1986; Fischer *et al.*, 1995).

Applegate (1986), quien propone a la Formación El Cien como nueva secuencia estratigráfica, divide la Formación en tres miembros: Cerro Tierra Blanca, San Hilario y Cerro Colorado. Por otra parte el consenso general es considerar a los dos miembros basales como una sola unidad, ya sea como una formación (la Formación Monterrey de Darton (1921), Heim (1922), Beal (1948), Mina (1957), Ojeda (1959) y Alatorre (1988) o la Formación San Gregorio de Hausback (1984), y Kim y Barron(1986)), o bien como un solo miembro de la Formación El Cien (el miembro San Juan de Fischer *et al.*, 1995).

La secuencia de rocas del miembro San Juan sensu Fischer corresponde a múltiples ciclos sedimentarios de transgresiones y regresiones que terminaron hacia el límite Oligoceno-Mioceno. Litológicamente está caracterizado por conglomerados, limolitas laminadas parcialmente tobáceas, con sílice y diatomitas o lodolitas fosfóricas, fosforita granular, areniscas y tobas.

Las maderas estudiadas en la presente tesis se recolectaron cerca de Rancho Matanzas y Cañada El Canelo (Cevallos-Ferriz com. pers. 2001). El miembro Cerro Colorado aflora extensamente en esta zona (Applegate, 1986) por lo que la madera puede ser referida a este. Los sedimentos están compuestos principalmente por areniscas de grano fino a grueso, coquina y material tobáceo (Fig. 2; Applegate, 1986; Fischer *et al.*, 1995); éstos representan una secuencia progradacional de ambientes marinos a no marinos (Gidde, 1992). El cambio de ambiente de depósito (de lagunar a terrestre) es evidente cuando se considera que hacia la base del miembro existen estructuras primarias e icnofósiles, mientras que en la cima se tienen moldes de raíces y caliche fósil. El cambio en el ambiente de depósito no es producto de la tectónica local, representando, en su lugar, el aumento global en el nivel del mar que caracterizó al límite Oligoceno-Mioceno (Haq *et al.*, 1987).

No existen dataciones radiométricas del miembro Cerro Colorado, sin embargo, la parte superior del miembro San Juan (o San Hilario) indica una edad de $25.5 \pm .4$ m.a.a.p (Hausback, 1984), mientras que la parte inferior de la Formación Comondú tiene $21 \pm .4$ m.a.a.p (Hausback, 1984). Se puede concluir que los sedimentos del miembro Cerro Colorado se depositaron entre los 25 y 22 m.a.a.p (Mioceno temprano; Fischer *et al.*, 1995).

La Formación Bridger se ubica al suroeste del estado de Wyoming, E.U.A., es una secuencia sedimentaria depositada durante el Eoceno medio. Se compone de calizas con lodolitas y lutitas de origen lacustre Fig. 3 (spot.colorado.edu., 2002).

Determinación taxonómica- Cuatro de las maderas aquí descritas se recolectaron en las proximidades del Rancho Matanzas y la Cañada El Canelo (Fig.1). El primero se ubica a 5 km. al noroeste del pueblo El Cien; el segundo se encuentra a 3.5 Km al sureste del mismo punto (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994). Dos

ejemplares más fueron prestados por el Museo de Historia Natural de Florida. *Tapirira clarnoensis* del Eoceno de Oregon (Manchester, 1977), se usó para compararla con uno de los ejemplares de El Cien; el segundo ejemplar, afín a la familia Anacardiaceae, se recolectó en el condado Sweet Water de la Formación Bridger del Eoceno medio de Wyoming, E.U.A.

Las maderas están conservadas como permineralizaciones de sílice, por lo tanto para hacer posible la observación de todas las características anatómicas se realizaron cortes radiales, tangenciales y transversales empleando la técnica de lámina delgada. Las dimensiones celulares y todos aquellos atributos cuantitativos se dan como el resultado de 25 mediciones expresando los valores máximos y mínimos. La terminología usada es la sugerida por el comité de la IAWA (1989).

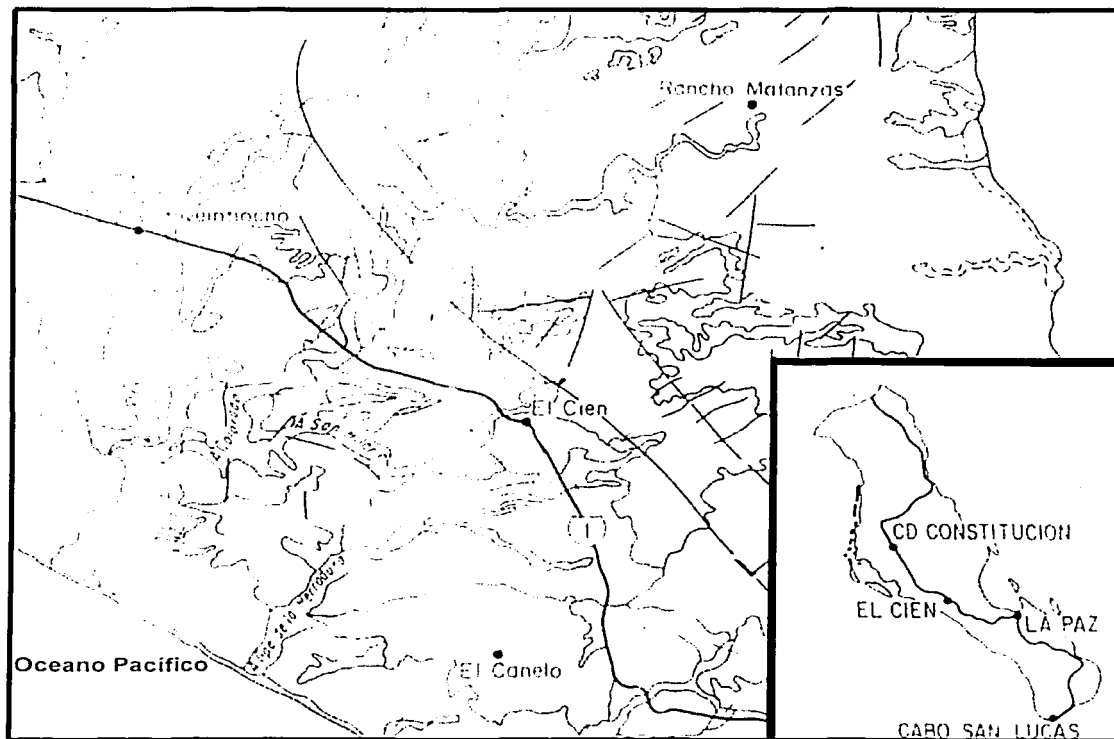


Fig. 1. Mapa de la ubicación de la Formación El Cien. Modificado de Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994.

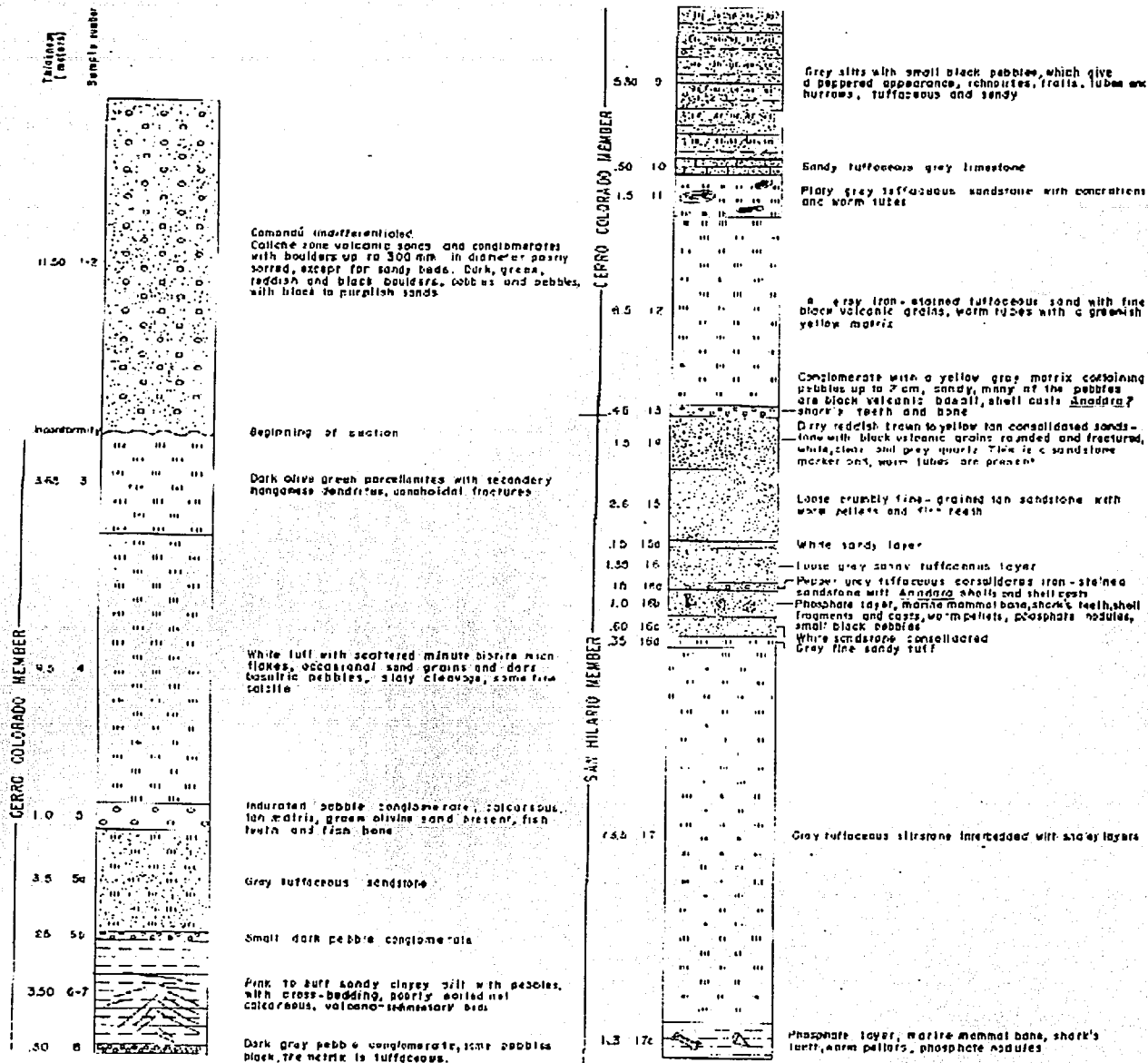


Fig. 2. Columna estratigráfica de los dos Miembros superiores de la Formación El Cien (Cerro Colorado y San Hilario). Tomado de Applegate, 1985.

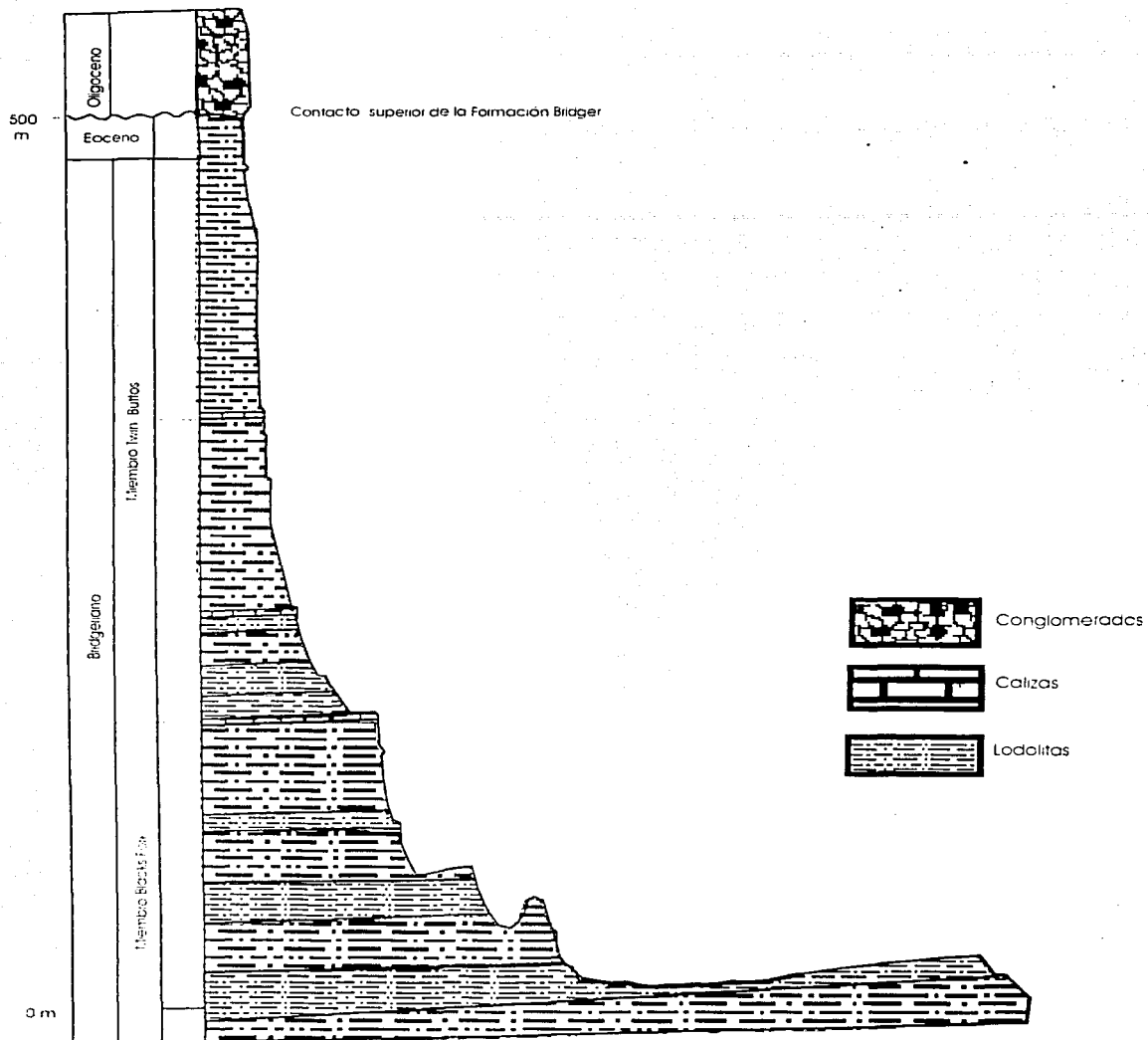


Fig. 3. Columna estratigráfica de la Formación Bridger, Wyoming. Modificado de Spot.colorado.edu. 2002.

La determinación del material fósil se logró a partir de una amplia revisión bibliográfica, sobresaliendo los trabajos de Metcalfe y Chalk (1950), Koek-Noorman *et al.* (1984 a, b y c), ter Welle *et al.* (1986 a y b) y Terrazas (1994). Además, el material fósil se comparó directamente con la madera de plantas actuales, depositadas en la Xiloteca Nacional (Instituto de Biología, UNAM), y con la base de datos del programa Guess (Wheeler *et al.*, 1986; LaPasha y Wheeler, 1987). Desafortunadamente, no fue posible obtener todo el material actual deseado. Sin embargo, la serie de trabajos de Koek- Noorman *et al.*, (1984 a, b y c) y ter Welle *et al.*, (1986 a y b) sobre moráceas y la tesis doctoral de Terrazas (1994) sobre la familia Anacardiaceae describen la mayoría de los géneros de la familia, incorporando en su revisión material de las diferentes regiones geográficas habitadas por cada género, así, los datos son un reflejo aproximado de la variabilidad genérica:

Los nombres científicos con los que aquí se alude a los fósiles cumplen sólo el objetivo de reconocer su afinidad taxonómica, pues la nominación es válida únicamente cuando el trabajo ha sido publicado (Greunter *et al.*, 1988). Los fósiles estudiados se encuentran depositados en la Colección Nacional de Paleontología con sede en el Instituto de Geología de la UNAM y en el museo de Historia Natural de Florida, Universidad de Florida, E.U.A.

Análisis numérico de *Tapirira*- Los caracteres considerados en el análisis (Tabla 2) son aquellos que en el trabajo de Terrazas y Wendt (1995) resultaron con mayor peso en el análisis canónico ("canonical discriminant analysis") y de factores. El fundamento del análisis de componentes principales es encontrar combinaciones de variables que producen nuevos índices (de variación) no relacionados y por tanto representativos de las diferentes dimensiones de la variación, sin embargo, cuando las variables originales están correlacionadas la variación es mejor explicada, y por menor número de variables transformadas (componentes principales) (Sokal y Sneath, 1973). Es decir, cuando la variación es al azar es difícil encontrar patrones de asociación y se necesitarán un mayor número de variables transformadas para explicarla. En el análisis de factores realizado por Terrazas y Wendt (1995) los cuatro primeros factores explican apenas el 70% de la variación. La razón por la que se escogieron los nueve caracteres con mayor carga (Tabla 2) es, entonces, porque son los que mejor explican la variación.

Las especies actuales consideradas en la comparación son las mismas a las empleadas por Terrazas y Wendt (1995), y las medidas de los atributos elegidos para el análisis fueron tomados íntegramente del mismo trabajo. Todos los caracteres son el resultado del valor medio del conjunto de datos.

La matriz básica de datos se estandarizó con las opciones STD y \bar{Y} . El coeficiente de similitud empleado fue la distancia taxonómica promedio y distancia euclidiana. No hubo diferencias entre los árboles que

resultaron de ambos análisis. Los dendrogramas fueron construidos usando UPGMA. El coeficiente de correlación cofenética se usó para medir la distorsión de la matriz del árbol. El procesamiento de los datos para los análisis numéricos de *Tapirira* y *Maclura* se realizó con el paquete estadístico NTSyS versión 2.01 (Rohlf, 1997).

La matriz estandarizada también fue empleada en el análisis de componentes principales. La matriz de correlación entre caracteres se usó para el análisis eigen. La carga de los eigenvectores fue usada, junto con la matriz estandarizada para proyectar a las OTUs en dos dimensiones (primer CP vs. segundo o tercer CP).

Tabla 2. Matriz básica de datos empleada en los análisis de conglomerados y ordenación practicado a las especies fósiles y actuales de *Tapirira*. *T. mexicana*= Mex, *T. chimalapana*= Chi, *T. guianensis*= Gui, *T. obtusa*= Obt, *T. bajacaliforniense*= Tap y *T. clarnoensis*= Cla.

| Carácter | Estado de Carácter | | | | | |
|--|--------------------|-----|-----|-----|------|------|
| | Mex | Chi | Gui | Obt | Tap | Cla |
| 1 Diámetro tangencial de los vasos (μm) | 122 | 143 | 140 | 132 | 154 | 145 |
| 2 Grosor de la pared del vaso (μm) | 4 | 2 | 2 | 3 | 4.8 | 5 |
| 3 Longitud del elemento de vaso (μm) | 562 | 664 | 675 | 594 | 345 | 425 |
| 4 Grosor de la pared de la fibra (μm) | 5 | 3 | 2 | 2 | 3.9 | 2.5 |
| 5 Diámetro del lumen de la fibra (μm) | 10 | 16 | 22 | 20 | 10.4 | 14.3 |
| 6 % de radios con canales | 2 | 7.5 | 8 | 10 | 1.4 | 10 |
| 7 Altura de radios con canales (μm) | 367 | 480 | 464 | 315 | 678 | 628 |
| 8 Ancho de radios con canales (μm) | 57 | 88 | 68 | 58 | 124 | 72 |
| 9 Diámetro de canales radiales (μm) | 19 | 56 | 42 | 39 | 50 | 35 |

Análisis numérico de *Maclura*- Con el fin de evaluar la relación de parecido que existe entre los fósiles de El Cien asignados a *Maclura* con las especies actuales se realizaron análisis de ordenación y de conglomerados. En éstos se incluyen especies de las cuatro secciones reconocidas para el género (*Maclura africana*, sección *Cardiogyne*; *M. tinctoria*, sección *Chlorophora*; *M. conchinchensis*, sección *Cudrania*; *M. pomifera* y *M. brasilensis*, sección *Maclura*), además de *Plecosperrum spinosum*, cuya estructura ha servido como base para sugerir su inclusión dentro de *Maclura* (Berg, 1977). Los caracteres de las especies actuales empleados en los análisis se obtuvieron de las descripciones que ter Welle *et al.* (1986 a) hace del género. Para

tomaron en cuenta 28 caracteres, de estos 10 son cualitativos binarios, 2 cualitativos multiestado y 16 cuantitativos continuos (Tabla 3). Catorce caracteres fueron excluidos del análisis debido a que no presentaban variación entre los organismos estudiados (la relación de caracteres inicialmente definidos esta consignada en la matriz de datos del análisis filogenético, Tabla 4).

Tabla 3. Matriz básica de datos de 8 OTUs y 28 caracteres empleada en el análisis numérico de las secciones recientes y los fósiles del género *Maclura* y *Plecosperrum*. Car= *Maclura africana*, Chl= *M. tinctoria*, Cud= *M. conchinchensis*, Pom= *M. pomifera*, Bra= *M. brasilensis*, Mar= *M. martinezii*, Pro= *M. procumbens* y Ple= *Plecosperrum spinosum*. 9999= valores no disponibles.

| Carácter | Car | Chl | Cud | Pom | Bra | Ple | Mar | Pro |
|--|----------|----------|---------------|---------------|----------|---------------|--------------|----------|
| 1 Anillos de crecimiento | Ausente | Ausente | Presente | Presente | Ausente | Presente | Presente | Presente |
| 2 Porosidad | Difusa | Difusa | Anular | Anular | Difusa | Difusa | Difusa | Difusa |
| 3 Frec vasos por mm ² | 12 | 7 | 12.5 | 7.5 | 30 | 50 | 12.5 | 15 |
| 4 % vasos solitarios | 25 | 47.5 | 35 | 60 | 60 | 5 | 78 | 75 |
| 5 Agrupaciones (N° vasos) | 4.5 | 3 | 3 | 3 | 3 | 6 | 3 | 3 |
| 6 Diámetro del poro (µ) | 145 | 142.5 | 170 | 150 | 170 | 160 | 159 | 160 |
| 7 Longitud elementos vaso (µ) | 300 | 285 | 220 | 215 | 345 | 305 | 190 | 195 |
| 8 Diámetro punteaduras (µ) | 9 | 7.5 | 9.5 | 8.5 | 10.5 | 9 | 8.5 | 6 |
| 9 Cristales en vaso | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Presente | Ausente | Ausente |
| 10 Fibras gelatinosas | Ausente | Presente | Presente | Presente | Presente | Ausente | 9999 | 9999 |
| 11 Longitud fibras (µ) | 1020 | 925 | 845 | 840 | 1070 | 1120 | 9999 | 9999 |
| 12 Radio (f/v) | 3.4 | 3.4 | 3.7 | 4.2 | 3.1 | 3.7 | 9999 | 9999 |
| 13 Grosor pared fibras (µ) | 3.5 | 3.5 | 2.5 | 3.5 | 3.5 | 2.5 | 1.5 | 3.5 |
| 14 Diámetro lumen fibras (µ) | 5 | 6.5 | 6 | 6 | 6 | 6.5 | 7.5 | 5 |
| 15 Parénquima vasocéntrico | Ausente | Ausente | Ausente | Presente | Ausente | Presente | Presente | Presente |
| 16 Parénquima aliforme | Presente | Presente | Presente | Presente | Ausente | Presente | Presente | Presente |
| 17 Parén bandas onduladas | Presente | Presente | Presente | Presente | Presente | Presente | Ausente | Ausente |
| 18 Parénquima marginal | Ausente | Presente | Presente | Presente | Ausente | Presente | Presente | Presente |
| 19 Cordones par axial N° max cel | 4 | 7 | 5 | 5 | 9999 | 2 | 9999 | 9999 |
| 20 Cordones par axial N° min cel | 3 | 2 | 2 | 2 | 9999 | 1 | 9999 | 9999 |
| 21 Tipo radio | HetIII | Hom | Hom y het III | Hom y het III | HetIII | Hom y het III | Hom y het II | Hom |
| 22 Frecuencia radios (mm) | 9 | 7.5 | 5.5 | 6 | 6 | 5.5 | 4 | 3.5 |
| 23 Altura máx rad uniseriados (cel) | 6 | 5 | 12 | 12 | 5 | 5 | 11 | 15 |
| 24 Altura mín rad multiseriados (cel) | 6 | 2 | 3 | 3 | 2 | 5 | 5 | 3 |
| 25 Ancho rad multiseriados (cel) | 3 | 3.5 | 3.5 | 4 | 2 | 4 | 3.5 | 2.5 |
| 26 Extensiones red multiseriados (cel) | 1.5 | 0 | 2.5 | 1 | 1 | 1 | 9999 | 9999 |
| 27 Vaina en radio | Ausente | Ausente | Presente | Presente | Presente | Presente | Presente | Ausente |
| 28 Canales radiales | Ausente | Presente | Presente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente |

La matriz básica de datos fue estandarizada con el fin de eliminar el efecto de la escala. La transformación fue hecha bajo un método lineal, se usó como opción de división STD y como opción de substracción Y bar. La matriz estandarizada resultante fue usada como base para ambos análisis.

Para medir la similitud entre taxones se usó como coeficiente la distancia euclidiana. Los dendrogramas se construyeron usando el método UPGMA. En el caso del análisis de componentes principales se midió la correlación entre caracteres y se obtuvo una matriz triangular que sirvió como base para el análisis eigen. Con la matriz resultante de eigenvectores y la matriz estandarizada se proyectaron las OTUs en el espacio de los caracteres originales mediante el programa PROJECTION del paquete estadístico NTSyS ver.2.01 (Rohlf, 1997).

Análisis filogenético de Moraceae- En el análisis filogenético se tomaron en cuenta 46 OTUs y 41 caracteres (Tablas 4 y 5). Las OTUs están representadas por diferentes niveles taxonómicos, 33 géneros, 2 subgéneros (*Trophis* y *Prototrophis*), 8 secciones (de los géneros *Streblus*, *Maclura* y del subgénero *Trophis* y *Prototrophis*) y tres especies. Las descripciones de la madera de los géneros y secciones se obtuvieron a partir de los trabajos de Koek- Noorman et al., (1984 a, b y c) y ter Welle et al., (1986 a y b), muchas de estas se hicieron con base en más de una especie. Los géneros *Utselea*, *Scyphoscyce*, *Hullettia*, *Ampalis*, *Bleekrodea* y *Pseudostreblus* no fueron considerados en el análisis pues no se contó con sus descripciones.

Los caracteres cuantitativos se codificaron en estados de carácter según las discontinuidades observadas en la distribución de las medias de cada carácter para cada OTU. La matriz de datos se presenta en la Tabla 5.

Aunque la categorización de los caracteres cuantitativos intenta plasmar la variabilidad de los caracteres en los organismos de la familia es probable que éstas no correspondan a un patrón de variación natural (en el sentido de que puedan representar un patrón filogenético), especialmente para aquellos caracteres que tienen influencia ambiental. Caracteres que son claramente dependientes del ambiente como los anillos de crecimiento marcados y porosidad anular fueron excluidos del análisis; otros cuya variabilidad dependiente del ambiente también ha sido documentada se consideraron bajo el entendido de que su variabilidad podría derivar, en la familia, de un patrón filético y no de un patrón de plasticidad ambiental, en este sentido resultarían informativos (e.g., no parece existir relación entre el diámetro y longitud del miembro de vaso con la variación latitudinal o con la disponibilidad de agua). Sin embargo, no se les dio tratamiento estadístico para corroborar dicha condición. Los caracteres no informativos, autapomórficos y caracteres no variantes, se excluyeron después de un primer análisis.

Tabla 4. Lista de caracteres y estados de carácter empleados en el análisis filogenético.

| Carácter | Estado de carácter | | | |
|--|--------------------|----------------|-------------|----------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 |
| 1 Anillos de crecimiento | inconspicuo | presente | | |
| 2 Distribución vasos | difuso | anular | diagonal | ---- |
| 3 Frecuencia vasos por mm ² | menor 13 | mayor 13 | ---- | ---- |
| 4 Vasos solitarios % | 51-100% | menor 50% | ---- | ---- |
| 5 Grupos radiales (N° células) | 2-3 | mayor a 3 | ---- | ---- |
| 6 Forma del poro | circ-oval | circ-oval-ang | ---- | ---- |
| 7 Diámetro del poro (µm) | menor 130 | mayor 130 | ---- | ---- |
| 8 Longitud Vaso (µm) | menor 320 | 321-420 | mayor 420 | ---- |
| 9 Forma punteaduras intervascuales | circ-ovales | circ-oval-poli | ---- | ---- |
| 10 Sílice en vaso | ausente | presente | ---- | ---- |
| 11 Cristales en vaso | ausente | presente | ---- | ---- |
| 12 Tilides | pared delg | pared gruesa | | |
| 13 Fibras | septadas | sept y no sep | no septadas | ---- |
| 14 Fibras gelatinosas | ausente | presente | ---- | ---- |
| 15 Punteaduras en pared | radial | rad y tang | ---- | ---- |
| 16 Longitud fibras (µm) | menor 1110 | 1111-1400 | mayor 1400 | ---- |
| 17 Radio f/v | menor 3.1 | mayor 3.1 | ---- | ---- |
| 18 Pared de la fibra (µm) | menor 3 | mayor 3 | ---- | ---- |
| 19 Lumen de la fibra (µm) | menor 6.5 | 6.51-11 | 11.1-15 | mayor 15 |
| 20 Cristales en fibra | ausente | presente | ---- | ---- |
| 21 Sílice en fibra | ausente | presente | ---- | ---- |
| 22 Parénquima axial | paratraqueal | para y apo | apotraqueal | ---- |
| 23 Bandas concéntricas | ausente | menor 6 cel | mayor 6 cel | ---- |
| 24 Bandas por mm | ausente | menor 3.5 | mayor 3.5 | ---- |
| 25 Bandas marginales | ausente | presente | ---- | ---- |
| 26 Long max de cordones (N° cel) | menor 4 | mayor 4 | ---- | ---- |
| 27 Long min de cordones (N° cel) | menor 2 | mayor 2 | ---- | ---- |
| 28 Cristales en parénquima axial | ausente | presente | ---- | ---- |
| 29 Sílice par axial | ausente | presente | ---- | ---- |
| 30 Tipo de radios | hetero | homo | hetero-homo | ---- |
| 31 Frecuencia radios por mm | menor 6 | mayor 6 | ---- | ---- |
| 32 Tipo células en radios uniseriados | cuad-erec | cua-ere-pro | ---- | ---- |
| 33 Altura máxima radios uniseriados | menor 10 cel | mayor 10 cel | ---- | ---- |
| 34 Altura mínima radios uniseriados | menor 5 cel | mayor 5 cel | ---- | ---- |
| 35 Ancho radios multiseriados | menor 4 cel | mayor 4 cel | ---- | ---- |
| 36 Tipo células radios multiseriados | cuad-erec | cua-ere-pro | ---- | ---- |
| 37 Células en colas de radios multi | menor 3 cel | mayor 3 cel | ---- | ---- |
| 38 Vaina en radios | ausente | presente | ---- | ---- |

Continuación de la tabla 4.

| | | | | | |
|----|---------------------|---------|----------|------|------|
| 39 | Cristales en radios | ausente | presente | ---- | ---- |
| 40 | Canal radial | ausente | presente | ---- | ---- |
| 41 | Canal axial | ausente | presente | ---- | ---- |

Algunos caracteres cualitativos se codificaron en estados de carácter según las sugerencias de la IAWA (1989), sin embargo, en otros casos no fue posible debido a las particularidades del grupo o bien porque las descripciones no lo permitieron. En el caso del parénquima axial, las moráceas, en la mayoría de los géneros, se expresa una combinación de gran variedad de tipos, lo que deriva en la imposibilidad de definir estados de carácter adecuados. En lugar de considerar a cada tipo como un carácter independiente (e.g., vasicéntrico, aliforme, escaso, etc.), y definido por presencias o ausencias, se decidió codificar al parénquima axial usando su condición más general: apotraqueal y paratraqueal. En este sentido se usó la definición seguida por Carlquist (1988), en la que considera a las bandas como un tipo de parénquima apotraqueal y que se define por la independencia de su trayectoria con respecto a los vasos, mientras que el confluyente (paratraqueal), aun resultando en un patrón bandeado, siempre es intersectado por los vasos. Así la condición apotraqueal puede estar representada por parénquima difuso (extremadamente raro en la familia) y bandeado. El parénquima axial paratraqueal es definido por los tipos usuales. Los radios se definieron como homocelulares y heterocelulares sin seguir las categorías propuestas por Kribs (1935) debido a que no todas las descripciones consultadas seguían dicho formato.

Se ha propuesto que entre las familias Ulmaceae, Urticaceae, Cannabinaceae o Cecropiaceae puede estar el grupo hermano de Moraceae (Berg.1989). Sin embargo, al no existir certeza sobre su identidad, se empleó a *Ulmus canescence* únicamente con el objeto de polarizar los caracteres.

En el análisis cladístico se usó el programa Winclada versión 0.9.99 (Nixon, 1999) y NONA versión 2.0 (Goloboff, 1993). Todos los caracteres multiestado se trataron como no ordenados. La búsqueda del árbol más parsimonioso se realizó de manera heurística usando la opción multiple TBR+TBR del método "branch-swapping", en la secuencia de adición al azar se consideraron como mínimo 100 réplicas y 10 árboles de inicio.

Tabla 5. Matriz de datos empleada en el análisis filogenético. - = caracteres perdidos.

| OTUS | Caracteres | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------|------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 2 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 4 | 1 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>U. Canescens</i> | 1 | - | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | - | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | - | - | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | | | | | | |
| <i>Alleanthus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | | 1 | | | | | | |
| <i>Antiariopsis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Antiaris</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | | | | | | |
| <i>Artocarpus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | - | 1 | | | |
| <i>Bagassa</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | |
| <i>Batocarpus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Bosqueiopsis</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Brosimum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | - | - | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Broussonetia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | - | 1 | | | |
| <i>Cardiogyne</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | - | 1 | | |
| <i>Castilla</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Chlorophora</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Clarisia</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Cudrania</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Dorstenia</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Ficus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>Helianthostylis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Helicostylis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Maclura</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>Maquira</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | - | - | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Malasia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>Mesogyne</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Milicia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | - | 1 | | | |
| <i>Morus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Naucleopsis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |

Continuación Tabla 5.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Olmedia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Pachytrophe</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Parartocarpus</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Perebea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| <i>Plecosperrum</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Poulsenia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Prainea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Prototrophis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | |
| <i>Pseudolmedia</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | | | |
| <i>Sloetiopsis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Sorocea</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Sparatosyce</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>Streblus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>S. glaber</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>S. pendulinus</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Treculia</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Trilepsium</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Trophis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Tr. calpidoclamys</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| <i>Tr. maillardia</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | | |
| <i>Trymatococus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | - | - | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |

Análisis biogeográfico de Moraceae-A partir de la hipótesis filogenética resultante, se realizaron dos análisis biogeográficos. Para los análisis de parsimonia de Brooks (Brooks y McLennan, 1991) y el de áreas ancestrales de Bremer (Bremer, 1992) se tomaron en cuenta 18 áreas diferentes, definidas por los rangos de distribución de los géneros, barreras físicas o bien por geografía histórica (Tabla 6 y Fig. 4). Las áreas que corresponden al sureste asiático no continental y a las islas del Pacífico sur se definieron con base en el trabajo de Veillon y MacKee (1981).

En el análisis de parsimonia de Brooks, la hipótesis de relación entre áreas se obtiene mediante la sobreposición de estas en el cladograma filogenético según la distribución de los taxones terminales. En este caso, y dado que existen taxones con amplia distribución y áreas de simpatria, el cladograma taxonómico de áreas se convirtió en un cladograma resuelto de áreas (Morrone y Carpenter, 1994). Esto se logra mediante la suma de las distribuciones para conseguir las áreas de los ancestros y taxa terminales. Las sumas de las áreas para cada internodo y taxones terminales en el cladograma filogenético se codificarán como presencias o ausencias con 1 y 0 respectivamente, según sea el caso, como nuevos caracteres (componentes) con respecto a las áreas. En la matriz biogeográfica resultante (Tabla 7) consideraron 18 áreas (taxones) y 91 componentes (caracteres) que representan los taxones terminales e internodos.

Tabla 6. Áreas consideradas en ambos análisis biogeográficos.

| |
|--|
| NAM= Norteamérica. |
| MEX= México |
| CEN= Centroamérica, de Guatemala a Panamá |
| NSA= Norte de Sudamérica, Guayana Francesa, Surinam, Guyana, Venezuela Colombia, Ecuador y Perú. |
| BRA= Brasil |
| WSA= Argentina, Bolivia y Chile |
| AW= Oeste de África |
| AE= Este de África |
| SA= Sudáfrica. |
| MAD= Madagascar |
| SEY= Seychelles |
| EUR= Europa |
| ASI= Asia continental y Japón, excluyendo a la Península de Malasia e India. |
| IND= India y Sri Lanka |
| MAL= Península de Malasia, incluyendo Filipinas, Borneo, Sumatra, Java y Célebes. |
| NGU= Nueva Guinea, Archipiélago Bismarck y las islas Aru. |
| AUS= Australia y Tasmania |
| PAC= Pacífico, Islas Salomón, Lord Howe, Northfolk, Nueva Zelanda, Pacífico norte (e.g., Hawaii), Polinesia, Samoa, Tonga y Nueva Caledonia. |

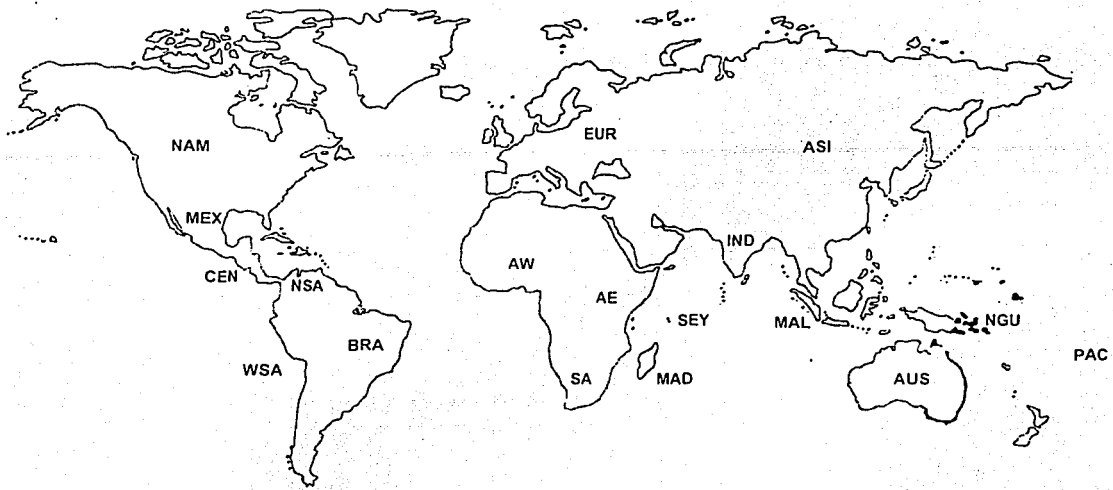


Fig. 4. Mapa de las áreas definidas para los análisis biogeográficos. Acrónimos en la Tabla 6.

Cabe hacer notar que con el análisis de parsimonia de Brooks se busca obtener un cladograma general de áreas a partir de cladogramas taxonómicos o resueltos de áreas de diferentes grupos taxonómicos. En el presente trabajo se busca analizar la biogeografía de la familia Moraceae con base en la hipótesis filogenética, en este sentido, y dadas las fuentes de ambigüedad presentes en la familia (taxones ampliamente distribuidos y áreas de simpatria), el método de Brooks se empleó únicamente con el objeto de resolver el cladograma taxonómico de áreas. Los resultados presentados aquí podrán ser utilizados en futuras comparaciones con otros cladogramas.

Se incluyeron, caso contrario al del análisis filogenético, las simplejomorfias y autapomorfias, que corresponden, respectivamente, a los taxa con distribución cosmopolita (*Ficus* y *Morus*) y los endémicos (e.g., *Bagassa*, *Sparatosyce* y *Pachytrope*). El análisis se realizó empleando el programa Winclada (Nixon, 1999) usando las mismas opciones de búsqueda que en el análisis filogenético.

En el análisis de áreas ancestrales de Bremer las distribuciones ancestrales son el resultado de las probabilidades de origen según la distribución actual de los taxones que conforman los grupos monofiléticos. Se observa en el cladograma las ganancias y pérdidas para cada uno de los taxones que conforman el clado y el cociente de estos dos valores representa las probabilidades del área ancestral; el valor más alto de entre los taxones que pertenecen al grupo monofilético en cuestión, será escogido como el área ancestral más probable para el grupo.

Tabla 7 Matriz empleada en el análisis de parsimonia de Brooks. En la hileras, representando los OTUs, las 18 áreas consideradas; el las columnas, los 91 componentes representan los internodos y taxa terminales. 0= ausencia y 1= presencia del taxon o clado en el área

| AREA | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| NAM | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| MEX | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| CEN | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| NSA | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| BRA | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| WSA | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| AW | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| AE | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| SA | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| MAD | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| SEY | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| EUR | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| ASI | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| IND | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| MAL | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| NGU | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| AUS | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| PAC | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ? | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

| AREA | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 |
|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| NAM | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MEX | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| CEN | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| NSA | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| BRA | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| WSA | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| AW | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| AE | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| SA | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Continuación de la Tabla 7.

| | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 |
|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| MAD | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| SEY | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| EUR | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ASI | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| IND | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| MAL | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| NGU | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| AUS | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| PAC | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |

| AREA | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 |
|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| NAM | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| MEX | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| CEN | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| NSA | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| BRA | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| WSA | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| AW | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| AE | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| SA | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| MAD | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| SEY | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| EUR | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ASI | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| IND | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| MAL | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| NGU | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| AUS | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| PAC | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |

Continuación de la tabla 7.

| ÁREA | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 | 81 | 82 | 83 | 84 | 85 | 86 | 87 | 88 | 89 | 90 | 91 |
|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| NAM | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| MEX | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| CEN | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| NSA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| BRA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| WSA | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| AW | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| AE | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| SA | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| MAD | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| SEY | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| EUR | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| ASI | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| IND | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| MAL | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| NGU | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| AUS | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| PAC | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

RESULTADOS

Descripción sistemática (Cronquist, 1981).

Clase- Magnoliopsida

Subclase- Rosidae

Orden- Sapindales

Familia- Anacardiaceae

Género- *Tapirira*

Especie- *Tapirira peninsularis* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz sp. nov. (Lámina 1)

Derivación: El epíteto específico hace referencia a la Península de Baja California, área geográfica en la que el fósil fue colectado.

Holotipo: Depositado en la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, de la Universidad Nacional Autónoma de México. (LPB 112-125).

Localidad: Rancho Matanzas y Cañada El Canelo, Formación El Cien, Baja California Sur, México.

Edad: Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Probablemente la madera corresponda al miembro Cerro Colorado (Mioceno temprano). sin embargo no es posible afirmarlo categóricamente.

Diagnosis: Porosidad difusa, anillos de crecimiento ausentes; vasos solitarios y en múltiples radiales (2-4 células); placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, ovales y bordeadas; punteaduras vaso-radio con bordes reducidos y simples, circulares ovales y elongadas; fibras con 1-3 septos; radios heterogéneos tipo IIA; parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico; canales radiales con una capa de células epiteliales y 2-4 células de la vaina.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: Anillos de crecimiento indistintos o ausentes. Porosidad difusa.

-Vasos: Los vasos son solitarios (36-85 %) y en múltiples radiales de 2-4 células (esporádicamente mayores); 7-13 por mm², redondos a ovales, diámetro tangencial 110-230 μm , y la longitud del miembro de vaso es de 190-450 μm . la placa de perforación es simple, y de transversal a ligeramente oblicua. Las punteaduras intervasculares son bordeadas, alternas y de circulares a ovales, y tienen diámetro que varía de 6-12 μm . Las punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima tienen bordes reducidos y simples; son circulares, ovales y horizontalmente elongadas, su diámetro oscila entre 6-11 μm . Presentan tilides de pared delgada.

-Fibras: Son septadas, con 1-3 septos por fibra; las punteaduras están presentes únicamente en la pared radial, su diámetro se encuentra entre 1.5 y 2.5 μm ; las paredes tienen un grosor de 2-5 μm , el lumen tiene 3-19 μm de diámetro, la longitud es de 500-700 μm .

-Radios: los hay uniseriados y multiseriados, heterocelulares tipo IIA, 8-12 por mm.

Los radios uniseriados (14-41 %) están formados por células procumbentes, cuadradas y erectas, y tiene 3-15 células de alto. Los radios multiseriados están formados por células procumbentes en las porciones multiseriadas y 1-12 hileras de células (frecuentemente 1-6 hileras) cuadradas y erectas en las extensiones uniseriadas; tienen 2-3 células de ancho y tienen 220-800 μm de alto, los radios que poseen canales radiales tienen hasta 6 series de ancho.

-Parénquima axial: El parénquima es paratraqueal vasicéntrico (que cubre, en algunos casos, sólo parcialmente a los vasos) y escaso con una célula de extensión; los cordones de parénquima axial son de 4-9 células. Hay cristales prismáticos en las células procumbentes y de los márgenes de los radios.

-Canales: Los canales se encuentran únicamente en los radios multiseriados, su diámetro varía entre 45-65 μm y están revestidos por una cubierta de células epiteliales y por 2-4 células de la vaina. Ocasionalmente se encuentran dos canales por radio.

Género- *Paleorhus*

Especie- *Paleorhus fasciarius* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz gen. et sp. nov. (Lámina 2)

Derivación: El nombre genérico hace referencia al parecido anatómico y probable relación del fósil con el género *Rhus*. El epíteto específico *fasciarius*, con forma de banda, se refiere a las bandas apotraqueales delgadas de parénquima axial.

Holotipo: depositado en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida. E.U.A (29501)

Localidad: Formación Bridger, Blue Rim. Sweet water County, Wyoming, U.S.

Edad: Eoceno medio

Diagnosis: Porosidad semianular; anillos de crecimiento marcados por fibras de madera tardía y vasos dispuestos de manera tangencial; vasos solitarios y en radiales múltiples (2-5 células); placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, redondas o poligonales, apertura lenticular; punteaduras radio-vaso reducidas a simples, redondas, irregulares o elongadas; fibras con o sin septos; traqueidas vasculares; radios heterogéneos tipo ¿II?; parénquima escaso, vasicéntrico y en bandas apotraqueales; cristales en el parénquima axial; canales radiales en los radios multiseriados.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: Anillos de crecimiento marcados por la presencia de 2-3 hileras de fibras aplanadas de la madera tardía, y por los primeros vasos de la madera temprana que forman un patrón tangencial. La porosidad es semianular, existe diferencia mínima entre los vasos de la madera temprana y los de la madera tardía.

-Vasos: Los vasos son solitarios (41-83%) y en múltiples radiales de 2-5 células; 25-53 por mm^2 , la mayoría son ovales, sin embargo los redondos también se presentan, su diámetro tangencial oscila entre 25-80 μm , y los elementos de vaso miden 210-490 μm de largo, la placa de perforación es simple y su inclinación es menor a los 20° . Las punteaduras intervasculares son alternas, pueden ser redondas o poligonales y con aperturas lenticulares, tienen un diámetro que varía entre 4-6 μm . Las punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima son reducidas y simples, redondas o de forma irregular y algunas están elongadas a lo largo del eje vascular. En los vasos hay contenidos oscuros y tilides de pared delgada.

-Fibras: Las fibras son septadas y no septadas, es posible que las no septadas sean el tipo dominante, sin embargo, es difícil asegurarlo debido a la deficiencia de la preservación, las punteaduras simples se ubican sólo en la pared radial; las fibras tienen pared de 1-4 μm de grueso, mientras que el lumen oscila entre 3-10 μm . Hay traqueidas vasculares rodeando los vasos.

-Radios: Los radios son uniseriados y multiseriados, heterogéneos tipo II. Los radios uniseriados son abundantes, están compuestos principalmente por células procumbentes, mientras que las cuadradas y erectas son escasas (en corte tangencial da la apariencia de que los tipos dominantes son las cuadradas y erectas, sin embargo, en el corte radial la proporción de células procumbentes es mucho mayor), tienen (3)8-15(19) células de alto. Los radios multiseriados tienen en el cuerpo células procumbentes, mientras que las extensiones uniseriadas están formadas por 1-12 hileras de células cuadradas y erectas; 2-4 células de ancho, los biseriados son por mucho los predominantes, tienen 175-510 μm de alto.

-Parénquima axial: El parénquima es paratraqueal escaso, muy raramente vasicéntrico, aparentemente existen bandas delgadas de parénquima apotraqueal de 1-3 células de ancho; es difícil determinarlo debido a lo grueso del corte y a que no existe diferencia clara entre la forma y tamaño de las fibras y el parénquima, salvo en la tonalidad de sus contenidos. Cristales prismáticos presentes en el parénquima axial, con frecuencia hay dos cristales por cámara.

Canales: Los canales radiales se presentan únicamente en los radios grandes, sólo un canal por radio. Su diámetro varía de 30-40 μm .

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Hamamelidae

Orden: Urticales

Familia: Moraceae

Tribu: Moreae

Género: *Maclura*

Especie: *Maclura martinezii* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz sp. nov. (Lámina 3)

Derivación: El epíteto específico reconoce la contribución del Dr. Enrique Martínez Hernández al entendimiento del origen de la flora mexicana a través del estudio de las palinofloras del Cretácico y Terciario.

Holotipo: Depositado en la Colección del Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (LPB 201. 212, 213, 215- 218, 220-223).

Localidad: Rancho Matanzas y Cañada El Canelo, Formación El Cien, Baja California Sur, México.

Edad: Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Es probable que las maderas correspondan a la parte del Mioceno de la formación, sin embargo no es posible afirmarlo.

Diagnosis: Porosidad difusa; anillos de crecimiento marcados por parénquima terminal; vasos solitarios y en múltiples radiales (2-4); placa de perforación simple y transversal; punteaduras intervasculares alternas redondas a poligonales; punteaduras parénquima- vaso con bordes reducidos, mayores a las intervasculares; fibras no septadas; radios homocelulares y heterocelulares tipo IIA, multicelulares con células envainantes; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme, abaxial, confluyente, con frecuencia unilateral; cristales romboidales en parénquima axial.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: Porosidad semianular en las primeras etapas de crecimiento. Los anillos de crecimiento están marcados por parénquima marginal. se nota una ligera diferencia en el tamaño de los vasos en las primeras etapas de desarrollo, esta diferencia se pierde conforme se avanza hacia la periferia del eje.

-Vasos: Los vasos son solitarios (65-92%) o en múltiples radiales y grupos irregulares de 2-4 (esporádicamente grupos mayores); 5-9 por mm², redondos a ovales. diámetro tangencial 100-225 μm , longitud del miembro de vaso 130-250 μm , la placa de perforación es simple y casi transversal. Las punteaduras intervasculares son alternas, de redondas a poligonales, 7-10 μm . Las punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima tienen los bordes de reducidos a simples, su forma algo irregular y mayores a las intervasculares. Tilides de pared delgada en abundancia.

-Fibras: Fibras no septadas, punteaduras simples en las paredes radiales; paredes 1-2 μ m de espesor, lumen 4-11 μ m, longitud no determinada.

-Radios: los radios son uniseriados y multiseriados, homocelulares y, ocasionalmente, heterocelulares tipo IIA, 2-6 por mm. Los radios uniseriados (11-28 %) están formados principalmente por células procumbentes y, de manera ocasional, cuadradas y erectas, altura 5-11 células (250 μ m). Los radios multiseriados se componen básicamente por células procumbentes, las células cuadradas y erectas se localizan en los márgenes uniseriados; 2-5 células de ancho, 200-1000 μ m de alto, ocasionalmente con células envainantes.

-Parénquima axial: El parénquima paratraqueal es de tipo vasicéntrico, aliforme, confluyente en algunas regiones, además presenta tendencia a ser unilateral (abaxial) y bandas de parénquima terminal. Los cristales romboidales abundan en el parénquima axial, y cada agregado contiene al menos 10 cristales, un solo cristal por cámara.

Género: *Maclura*

Especie: *Maclura procumbens* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz sp. nov. (Lámina 4)

Derivación: el epíteto específico hace referencia al tipo celular presente en los radios.

Holotipo: Depositado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (LPB 128-132, 135-146). Paratipos (LPB 152-162, 163-169; 147-150, 170-177).

Localidad: Rancho Matanzas y Cañada El Canelo, Formación El Cien, Baja California Sur, México.

Edad: Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Las maderas podrían corresponder al miembro superior de la formación. Mioceno temprano.

Diagnóstico: Porosidad difusa; anillos de crecimiento marcados por parénquima marginal; vasos solitarios y en múltiples radiales (2-4 células); placa de perforación simple y casi transversal; punteaduras intervasculares alternas, redondas y poligonales; punteaduras parénquima-vaso con bordes reducidos y mayores a las intervasculares; traqueidas vasicéntricas; fibras no septadas; radios homogéneos; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente; cristales en parénquima axial.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: La porosidad es difusa. Los anillos de crecimiento están marcados por parénquima marginal, únicamente en los primeros estadios de crecimiento.

-Vasos: Los vasos son solitarios (51-94 %) o en múltiples radiales y grupos irregulares de 2-4; 7-23 por mm², redondos a ovales. diámetro tangencial 100-200 μ m, longitud 130-260 μ m. La placa de perforación es

-Fibras: Fibras no septadas, punteaduras simples en las paredes radiales; paredes 1-2 μ m de espesor, lumen 4-11 μ m, longitud no determinada.

-Radios: los radios son uniseriados y multiseriados, homocelulares y, ocasionalmente, heterocelulares tipo IIA, 2-6 por mm. Los radios uniseriados (11-28 %) están formados principalmente por células procumbentes y, de manera ocasional, cuadradas y erectas, altura 5-11 células (250 μ m). Los radios multiseriados se componen básicamente por células procumbentes, las células cuadradas y erectas se localizan en los márgenes uniseriados; 2-5 células de ancho, 200-1000 μ m de alto, ocasionalmente con células envainantes.

-Parénquima axial: El parénquima paratraqueal es de tipo vasicéntrico, aliforme, confluyente en algunas regiones, además presenta tendencia a ser unilateral (abaxial) y bandas de parénquima terminal. Los cristales romboidales abundan en el parénquima axial, y cada agregado contiene al menos 10 cristales, un solo cristal por cámara.

Género: *Maclura*

Especie: *Maclura procumbens* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz sp. nov. (Lámina 4)

Derivación: el epíteto específico hace referencia al tipo celular presente en los radios.

Holotipo: Depositado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (LPB 128-132, 135-146). Paratipos (LPB 152-162, 163-169; 147-150, 170-177).

Localidad: Rancho Matanzas y Cañada El Canelo, Formación El Cien, Baja California Sur, México.

Edad: Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Las maderas podrían corresponder al miembro superior de la formación, Mioceno temprano.

Diagnos: Porosidad difusa; anillos de crecimiento marcados por parénquima marginal; vasos solitarios y en múltiples radiales (2-4 células); placa de perforación simple y casi transversal; punteaduras intervasculares alternas, redondas y poligonales; punteaduras parénquima-vaso con bordes reducidos y mayores a las intervasculares; traqueidas vasicéntricas; fibras no septadas; radios homogéneos; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente; cristales en parénquima axial.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: La porosidad es difusa. Los anillos de crecimiento están marcados por parénquima marginal, únicamente en los primeros estadios de crecimiento.

-Vasos: Los vasos son solitarios (51-94 %) o en múltiples radiales y grupos irregulares de 2-4; 7-23 por mm², redondos a ovales, diámetro tangencial 100-200 μ m, longitud 130-260 μ m. La placa de perforación es

simple y casi transversal. Las punteaduras intervasculares son alternas, de redondas a poligonales, 4-8 μ m. Punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima con bordes reducidos a simples, irregulares, y de mayor tamaño que las intervasculares. Tíldes de pared delgada en abundancia.

-Fibras: Fibras no septadas con punteaduras simples en la pared radial; pared de 2-5 μ m, de espesor, lumen 1-9 μ m, la longitud no fue determinada debido a la mala preservación de la madera.

-Radios: Los radios son uniseriados y multiseriados, homocelulares, 2-5 por mm. Radios uniseriados (30%) están compuestos por células procumbentes 6-13 células de alto (60-150 μ m.). Los radios multiseriados están formados exclusivamente por células procumbentes, ocasionalmente con hileras uniseriadas de 3-12 células, frecuentemente estas regiones uniseriadas alternan con otras multiseriadas; 2-3 células de ancho y 200-520 μ m de alto.

-Parénquima axial: El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico a aliforme con alas muy cortas, ocasionalmente confluyente (cuando los vasos están muy cercanos entre sí), algunas bandas delgadas de parénquima, marginal. Cristales romboidales abundantes en el parénquima axial, en conjuntos de por lo menos 10 cristales, un cristal por cámara.

Tribu: Ficeae

Género: *Ficus*

Especie: *Ficus bajacaliforniense* Martínez-Cabrera et Cevallos-Ferriz sp nov. (Lámina 5)

Derivación: El epíteto específico se refiere al estado de la república en el que el ejemplar fue recolectado.

Holotipo: Depositado en la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (LPB 1206-1209).

Localidad: Rancho Matanzas y Cañada El Canelo. Formación El Cien, Baja California Sur, México.

Edad: Oligoceno tardío-Mioceno temprano. Las maderas podrían corresponder al miembro superior de la formación, Mioceno temprano.

Diagnos: Porosidad difusa; anillos de crecimiento no distinguibles; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas; punteaduras vaso-radio, vaso-parénquima de mayor tamaño que las intervasculares; fibras no septadas; radios homocelulares y heterocelulares tipo IIB, estos últimos con células envainantes; parénquima axial en conspicuas bandas apotraqueales con 4-12 células de ancho, 2-3 bandas por mm² y paratraqueal vasicéntrico; cristales romboidales en parénquima axial y radial.

Descripción.

-Anillos de crecimiento: la porosidad es difusa y no hay anillos de crecimiento visibles.

-Vasos: Los vasos son solitarios (12-83%) o en múltiples radiales y grupos irregulares de 2-4; 2-4 por mm², de redondos a ovales, diámetro tangencial 100-200 μm, la longitud del miembro de vaso es de 180-340 μm la placa de perforación es simple y transversal. Las punteaduras intervasculares alternas tienen formas redondas y poligonales, 5-9 μm de diámetro. Las punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima de mayor tamaño que las intervasculares. Tíldes ausentes.

-Fibras: las fibras no poseen septos, no fue posible observar las punteaduras; paredes 2.5-7.5 μm, lumen 2-13 μm.

-Radios: los radios son uniseriados y multiseriados, homogéneos y heterogéneos tipo IIB. Los radios uniseriados están compuestos por células cuadradas, erectas y procumbentes, 4-8 células de alto. Los radios multiseriados están formados por células procumbentes y, sólo ocasionalmente, tienen márgenes uniseriados compuestos de 2-12 células procumbentes, erectas y cuadradas; tienen 3-6 células de ancho; células envainantes presentes.

-Parénquima axial: El parénquima axial es abundante, el parénquima apotraqueal se presenta como bandas concéntricas de 4-12 células de ancho, 2-3 bandas por mm; el parénquima paratraqueal es de tipo vasicéntrico. Los cristales son abundantes en el parénquima axial y se encuentran en menor medida en el parénquima radial. Hay contenidos oscuros en ambos tipos de parénquima.

Análisis filogenético- La búsqueda de la hipótesis filogenética resultó en tres árboles, su longitud fue de 292 pasos, y los índices de consistencia y retención fueron de 17 y 55, respectivamente. Uno de los tres árboles obtenidos se muestra en la (Fig. 5). Las diferencias entre ellos se observa en la posición del grupo basal formado por los géneros *Treculia*, *Parartocarpus*, *Malasia*, *Prainea*, *Artocarpus* y *Poulsenia*; *Bagassa* se ubica de manera alternativa como género hermano del clado *Milicia-Chlorophora* o *Sparatocyse-Naucleopsis* y; la posición de *Trophis maillardia* con respecto a los subgéneros *Trophis*, *Prototrophis* y al género *Sorocea*, *T. maillardia* puede ser el grupo hermano del género *Trophis* o bien de *Sorocea*. El árbol de consenso se muestra en la figura 6. Como lo indica el índice de consistencia el grado de homoplasias fue alto, en consecuencia todos los clados están soportados únicamente por este tipo de atributos. Solamente el carácter 27 (número mínimo de células en los cordones de parénquima axial) corresponde a un carácter no homoplásico que soporta el clado en el que diverge *Treculia* del resto de las especies (Fig. 5).

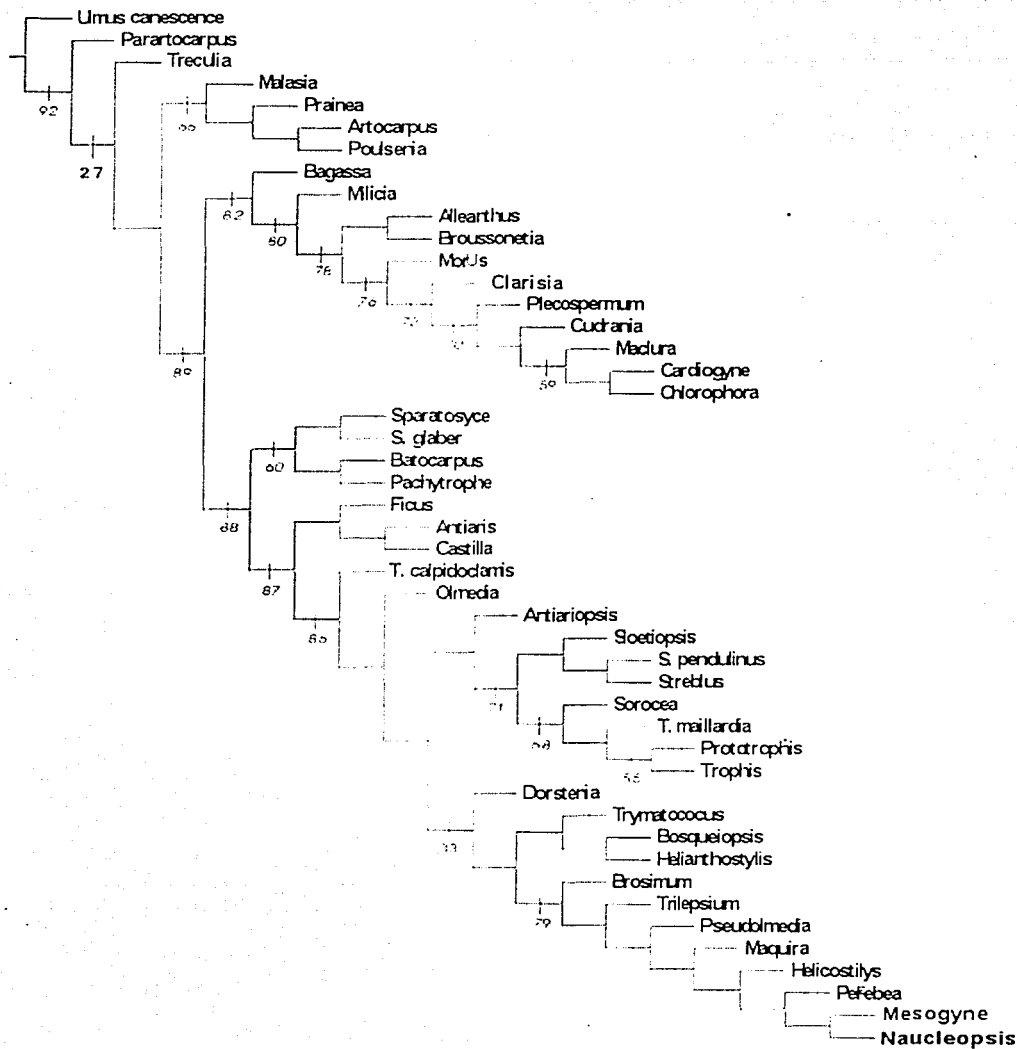


Fig. 5. Cladograma de la familia Moraceae. El número en negritas representa el único carácter no homoplásico (27). Los demás números señalan los internodos tomados en cuenta en el análisis de áreas ancestrales de Bremer. Los valores de probabilidad de origen para los clados representados por los números pueden observarse en la Tabla 8 Longitud= 292, IC=17 e IR=55.

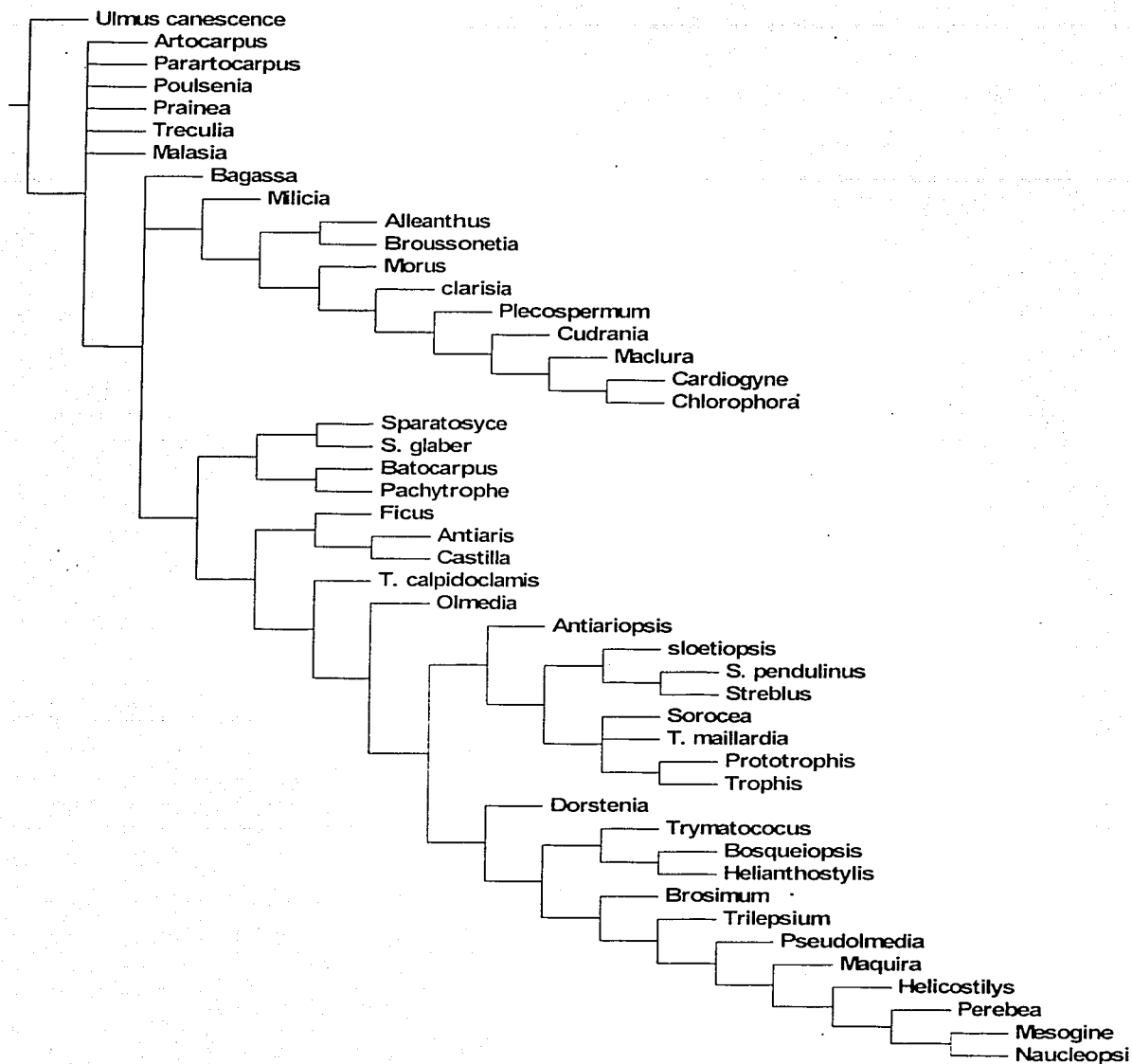


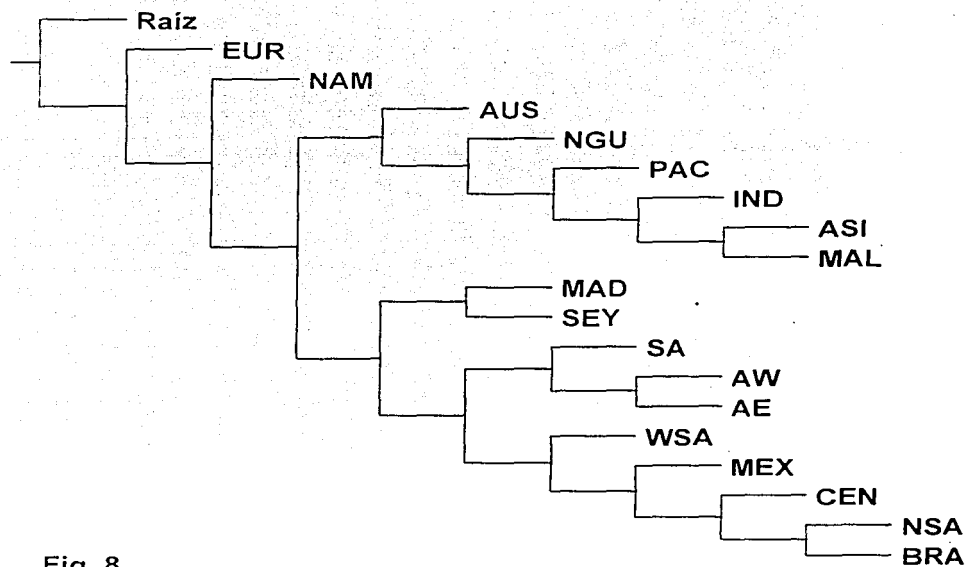
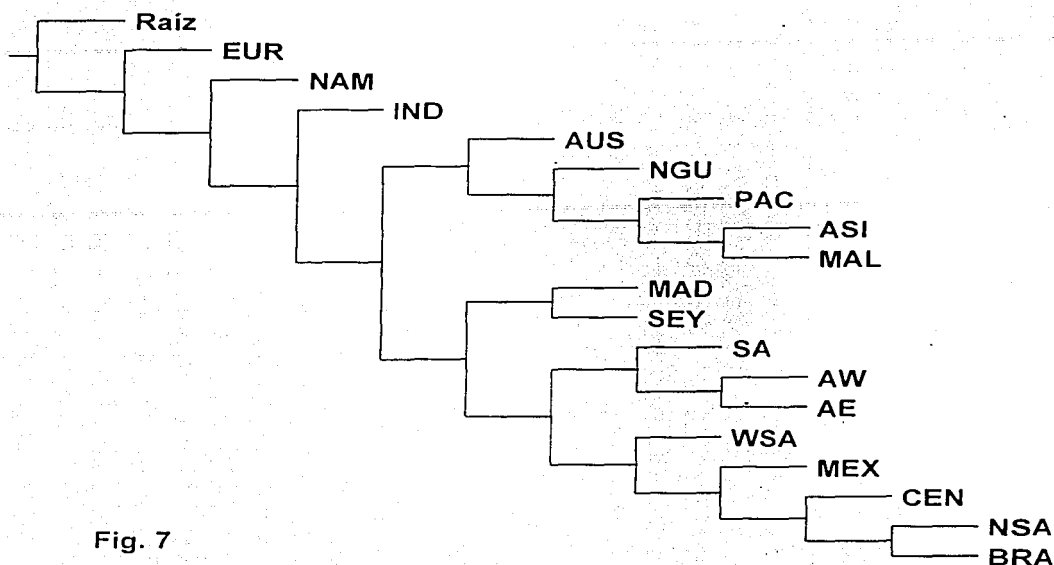
Fig. 6. Árbol de consenso estricto.

Análisis biogeográfico

-Análisis de parsimonia de Brooks- En el análisis se obtuvieron dos cladogramas igualmente parsimoniosos (Figs. 7 y 8). La diferencia entre ambos se relaciona con la posición de la India. En el cladograma de la figura 7 India y Sri Lanka aparecen como grupo hermano de todas las demás regiones, con excepción de Norteamérica y Europa. En el segundo cladograma (Fig. 8), la India y Sri Lanka son el grupo hermano de Asia continental y Malasia. El árbol de consenso se muestra en la figura 9, las ramas colapsadas son aquellas que corresponden a las áreas del Pacífico y la India.

A pesar de las inconsistencias, es posible distinguir dos grupos principales (Figs. 7 y 8). Las áreas que corresponden a Asia y el Pacífico, y que incluyen a Australia, India, Nueva Guinea, Asia continental, Malasia e islas del Pacífico, se reconocen, en conjunto, como el grupo hermano de las áreas de África y América. Este último grupo se subdivide, a su vez, en tres. Madagascar y las Seychelles conforman el grupo hermano del clado formado por África y América. Europa y Norteamérica se ubican como ramas basales en ambos cladogramas.

-Análisis de áreas ancestrales de Bremer- Los valores de probabilidad de las áreas ancestrales para la mayoría de los clados de la familia Moraceae, reconocidos a través del análisis filogenético, están consignados en la Tabla 8. Con respecto al origen de la familia, existen dos áreas con igual probabilidad de representar el área ancestral: Malasia y Brasil. Este patrón de origen se repite sistemáticamente a lo largo del cladograma; la mayoría de los grupos poseen áreas ancestrales referidas a Sudamérica (particularmente Brasil y Norte de Sudamérica) o bien a Malasia. Los grupos monofiléticos *Sparatosyce-Streblus glaber-Batocarpus-Pachytrophe* y *Prototrophis - Trophis* (Fig. 5; Tabla 8) escapan a este patrón, las áreas con mayor probabilidad de representar sus áreas ancestrales son el Pacífico y México respectivamente.



Figs. 7 y 8. Muestran los dos cladogramas resueltos de áreas más parsimoniosos del Análisis de parsimonia de Brooks. En la figura 7 el área que corresponde a la India y Sri Lanka se ubica como el grupo hermano de las áreas que están incluidas en tres grandes clados (Asia-el Pacífico, Madagascar-Seychelles y África-América). En la figura 8 la India y Sri Lanka forma parte del clado de Asia y el Pacífico: es el área hermana de Asia continental y Malasia. L= 170, IC= 54, IR= 70.

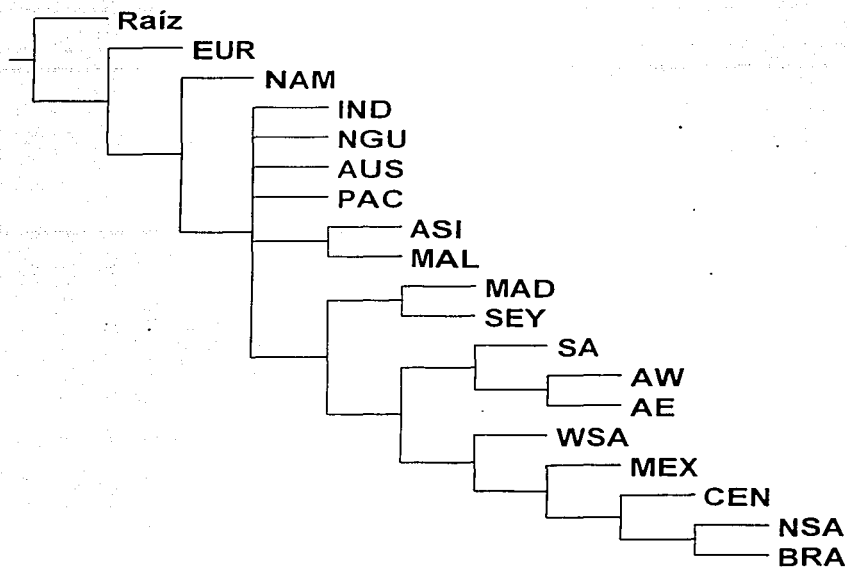


Fig. 9. Árbol de consenso estricto basado en los dos cladogramas de áreas del análisis de parsimonia de Brooks. L= 183, IC= 50, IR= 65.

Tabla 8. Resultados del análisis de áreas ancestrales de Bremer. Muestra los sitios con mayor probabilidad de representar el área ancestral de diferentes grupos reconocidos como monofiléticos en el análisis cladístico. Los números que preceden a los nombres genéricos en la primera columna, pueden ser observados en el cladograma filogenético (Fig. 5). Todas las áreas presentes en la tabla tienen probabilidad 1

| Clado | Área |
|--|---|
| 92 <i>Moraceae</i> | Malasia y Brasil |
| 66 <i>Malasia-Poulsenia</i> | Malasia |
| 89 <i>Bagassa-Naucleopsis</i> | Brasil |
| 82 <i>Bagassa-Chlorophora</i> | norte de Sudamérica y Malasia |
| 80 <i>Milicia-Chlorophora</i> | Malasia |
| 78 <i>Alleanthus-Chlorophora</i> | Malasia |
| 76 <i>Morus-Chlorophora</i> | India y Malasia |
| 73 <i>Clarisia-Chlorophora</i> | norte de Sudamérica, Brasil, India y Malasia |
| 70 <i>Plecosperrum-Chlorophora</i> | India y Malasia |
| 59 <i>Maclura-Chlorophora</i> | México, Centroamérica, norte de Sudamérica y Brasil |
| 88 <i>Sparatosyce-Naucleopsis</i> | Brasil |
| 60 <i>Sparatosyce-Pachytrophe</i> | Pacífico |
| 87 <i>Ficus-Naucleopsis</i> | Brasil |
| 86 <i>T. calpidoclamis-Naucleopsis</i> | Brasil |
| 71 <i>Sloetiopsis-Trophis</i> | Centroamérica y norte de Sudamérica |
| 68 <i>Sorocea-Trophis</i> | Centroamérica, norte y oeste Sudamérica y Brasil |
| 55 <i>Prototrophis-Trophis</i> | México |
| 83 <i>Dorstenia-Naucleopsis</i> | Norte Sudamérica y Brasil |
| 79 <i>Brosimum-Naucleopsis</i> | Centroamérica, Norte Sudamérica y Brasil |

DISCUSIÓN

Anacardiaceae

-**Análisis numérico de *Tapirira***- Terrazas y Wendt (1995) señalan que es posible reconocer dos grupos con tendencias anatómicas distintas en las especies del género: *T. guianensis*, *T. bethaniana*, y *T. obtusa*, con distribución centro y sudamericana, y *T. chimalapana*, endémica del Istmo de Tehuantepec, conforman un conglomerado bien definido denominado grupo *T. guianensis*. La otra tendencia está representada por *T. mexicana*, con distribución restringida al sur de México.

Los caracteres importantes en la diagnosis de los grupos son frecuencia y diámetro de los canales radiales, diámetro del lumen de las fibras, grosor de las paredes de fibras y vasos, y porcentaje de radios biseriados (Terrazas y Wendt, 1995).

La estructura del xilema secundario del fósil de *Tapirira peninsularis* es diferente a las especies actuales sólo en características cuantitativas. A primera vista, el fósil de El Cien comparte atributos con ambos grupos: con *T. mexicana* comparte las paredes gruesas, fibras con diámetros menores y baja proporción de canales radiales, mientras que los radios (principalmente) biseriados, mayor diámetro de las vasos y canales radiales son características que lo acercan al grupo *T. guianensis*.

Tapirira peninsularis tiene una fisonomía particular, no compartida con ninguna de las especies modernas. Con el fin de corroborar esta hipótesis, o aceptar su parecido con alguno de los dos grupos, se realizaron análisis de conglomerados y de componentes principales.

En el fenograma de la figura 10 se observa, como era de esperarse, que se forman los mismos grupos que Terrazas y Wendt (1995) reconocieron en su análisis. La distancia entre *Tapirira mexicana* y el grupo *T. guianensis* es de aproximadamente 4.5. Los caracteres de *T. clarnoensis* la hacen ubicarse en el grupo *T. guianensis* como Manchester (1977) y Terrazas y Wendt (1995) ya lo habían sugerido. El fósil de Baja California ocupa una posición aislada dentro del género. La matriz de similitud se presenta en la Tabla 9.

En el análisis de componentes principales, los tres primeros componentes explican 96.3% de la variación (Tabla 10). A lo largo del primer componente, se separan las especies *T. clarnoensis*, *T. peninsularis* y *T. mexicana* (Fig. 11 y 12), que se caracterizan por tener paredes de los vasos gruesas, menor longitud del miembro de vaso (aunque los dos fósiles tienen los elementos de vaso marcadamente más cortos), fibras de lumen pequeño, y sólo en el caso de los fósiles *T. clarnoensis* y *T. peninsularis* los radios con canales radiales son más altos y anchos.

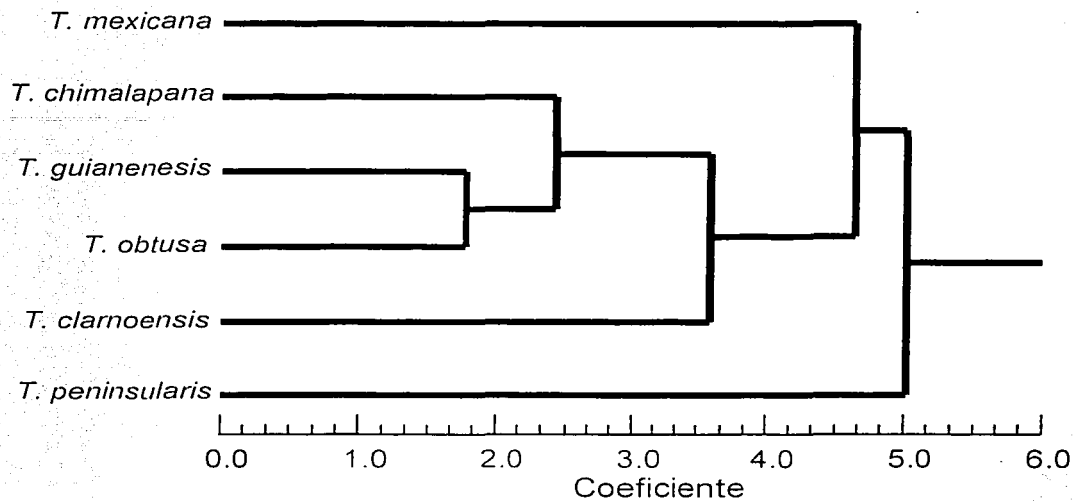


Fig. 10. Fenograma (UPGMA) de las 6 especies de *Tapirira* resultado del análisis de conglomerados basado en distancia taxonómica promedio. $r = 0.9041$.

Tabla 9. Matriz de similitud (distancia taxonómica promedio) Para las 6 especies de *Tapirira*. Los acrónimos se presentan en la Tabla 2.

| | Mex | Chi | Gui | Obt | Tap | Cla |
|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Mex | 0.0000 | | | | | |
| Chi | 1.6028 | 0.0000 | | | | |
| Gui | 1.6371 | 0.6759 | 0.0000 | | | |
| Obt | 1.4434 | 0.9484 | 0.5951 | 0.0000 | | |
| Tap | 1.8192 | 1.4810 | 1.8523 | 1.9673 | 0.0000 | |
| Cla | 1.5167 | 1.2138 | 1.2208 | 1.1583 | 1.2439 | 0.0000 |

En el plano superior del segundo componente principal se ubican todas las OTUs a excepción de *Tapirira mexicana* (Fig. 11). Las especies que se colocan en esta parte del plano tienen vasos y canales radiales de diámetro mayor y fibras de pared delgadas (Tablas 2 y 10).

La carga de todos los eigenvectores en el tercer componente principal es baja, únicamente el porcentaje de radios con canales radiales es relativamente significativo y el grosor de la pared del vaso (caracteres 6 y 2 respectivamente; Tabla 10). En la gráfica de proyección (Fig. 12) sólo *T. obtusa* y *T. clarnoensis* son discriminados en el sentido del tercer componente, sin embargo, *T. guianensis* y *T. chimalapana* tienen porcentajes (altos) comparables de radios con canales, mientras que en *T. peninsularis* y *T. mexicana* las paredes de los vasos son más gruesas que las de *T. obtusa*. Esta topología seguramente obedece al efecto que tienen otros caracteres en la distribución de la variación total.

En las gráficas de proyección (Figs. 11 y 12) es evidente que, como se apuntó anteriormente, algunos caracteres (grosor de paredes de vasos, longitud de los mismos, lumen de fibras) sitúan al fósil de El Cien con *T. mexicana*, en este caso a lo largo del primer componente principal. En el mismo componente principal *T. clarnoensis* y *T. peninsularis* son más parecidas entre sí que a *T. mexicana* en el tamaño de los radios con canales radiales. Por otro lado, con el segundo componente principal *T. peninsularis* se agrupa junto con las especies del grupo *T. guianensis* por la presencia de vasos y canales radiales con diámetro tangencial mayor, y fibras de pared delgada.

Tabla 10. Eigenvalores y eigenvectores del análisis de componentes principales para las especies de *Tapirira*. Los eigenvalores, columna de la izquierda, se dan como porcentaje y porcentaje acumulado de la variación explicada por los componentes principales. A la derecha, la carga de los caracteres de los tres primeros componentes principales. Car/Com= Car es el número del carácter el la columna de los eigenvectores; Com es el número de componente en la columna de los eigenvalores. Los caracteres pueden observarse en la Tabla 2.

| Car/Com | Eigenvalor | Porcentaje | Acumulado | Componentes principales | | |
|---------|------------|------------|-----------|-------------------------|---------|---------|
| | | | | 1 | 2 | 3 |
| 1 | 4.47 | 49.62 | 49.62 | 0.5672 | 0.8199 | 0.0273 |
| 2 | 2.98 | 33.15 | 82.77 | 0.7726 | -0.2794 | 0.5637 |
| 3 | 1.22 | 13.52 | 96.29 | -0.8909 | -0.0020 | -0.4101 |
| 4 | 0.17 | 1.88 | 98.18 | 0.5865 | -0.7057 | -0.3807 |
| 5 | 0.16 | 1.82 | 100 | -0.8246 | 0.4978 | 0.0927 |
| 6 | ---- | ---- | 100 | -0.6681 | 0.4641 | 0.5275 |
| 7 | ---- | ---- | 100 | 0.8011 | 0.4834 | 0.1836 |
| 8 | ---- | ---- | 100 | 0.7925 | 0.4961 | -0.3357 |
| 9 | ---- | ---- | 100 | 0.1158 | 0.8899 | -0.3906 |

De esta manera, el análisis de conglomerados así como el de ordenación reconocen la diferencia del patrón anatómico de *T. peninsularis*. Sin embargo, existen preguntas interesantes que se dejarán abiertas, pues sus respuestas están más allá de los alcances del presente análisis. En algunos caracteres, como diámetro tangencial, grosor de la pared del vaso, longitud de los elementos de vaso y la altura de los radios con canales radiales las especies fósiles son más parecidas entre sí. La mayoría de estos caracteres son reconocidos por el primer componente principal. En este sentido, ¿la similitud entre algunas de las características de los fósiles es la expresión de tendencias evolutivas del xilema secundario en el grupo, obedece sólo a la variación en el hábitat, o bien, sólo es el efecto del tamaño de la muestra? (los valores de las medidas en la especie actuales fueron hechas con base en varios ejemplares, mientras que en los fósiles los mismos atributos se midieron sólo en un ejemplar). Los elementos de vasos más cortos en los fósiles *T. peninsularis* y *T. clarnoensis*, por ejemplo, hablarían de incremento (no en una progresión lineal de eventos de reducción de los elementos traqueales sucesivos en el tiempo) de la longitud de estos elementos con respecto al tiempo. Sin embargo, es difícil determinar si la longitud de los fósiles de *Tapirira* obedece a una tendencia dentro del grupo o a condiciones ambientales similares. Para poder elegir entre alguna de las dos posibilidades se necesitarían fósiles de diferentes edades. Por otra parte, llama la atención que las especies fósiles tengan elementos de vaso más cortos que los de *T. mexicana* que prospera en sitios más elevados (no mayores a 500 m s n m) y con características que, sólo en sentido comparativo, se considerarían xeromórficas dentro del grupo. Las condiciones en las que prosperaron los fósiles pudieron haber sido distintas, aunque, por lo menos *T. clarnoensis* crecía en Oregon bajo un clima tropical o templado-caliente; sin embargo posee vasos cortos propios de ambientes más secos o estacionales.

Sin duda el análisis filogenético del género ayudaría a dar luz a este respecto, al reconocer cuáles estados de carácter son homólogos en el grupo y cuáles producto de la convergencia ecológica.

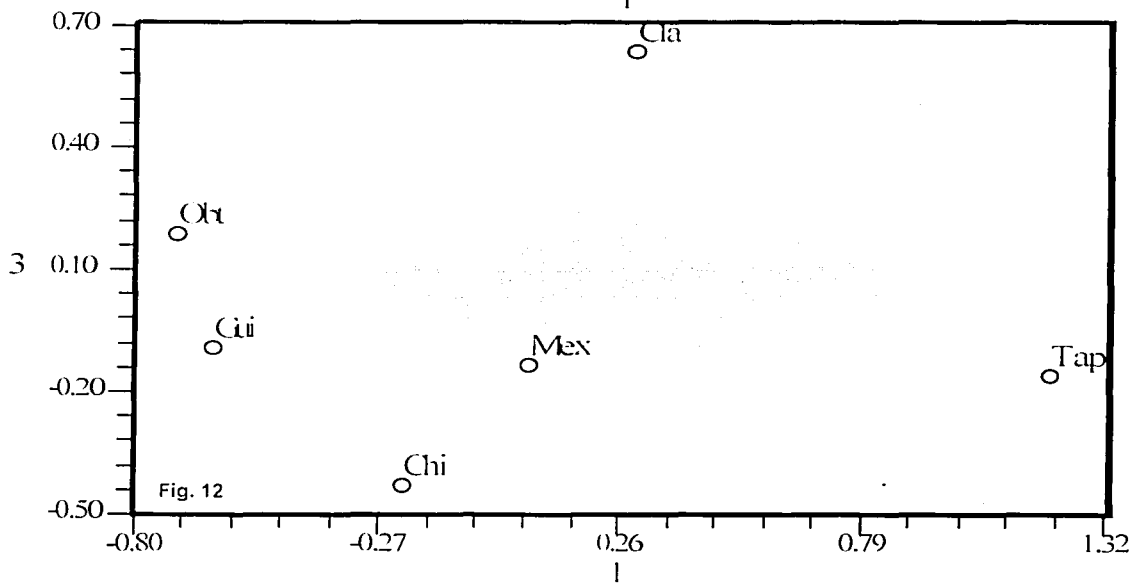
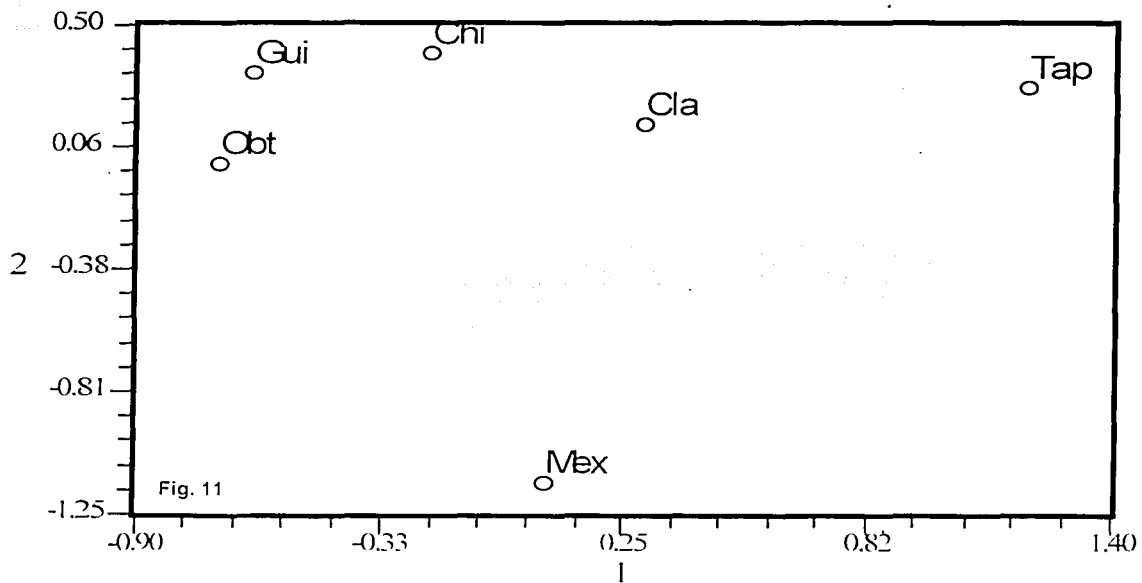
-Nota biogeográfica sobre *Tapirira*- El registro fósil de *Tapirira* muestra un patrón de distribución geográfico y temporal del que se desprenden conclusiones interesantes. Manchester (1977), Ramírez-Garduño (2000) y Cevallos-Ferriz (com. pers., 2001) hacen notar que los fósiles de *Tapirira* que se encuentran hacia el sur del continente pertenecen a estratos más jóvenes. El fósil más antiguo del género pertenece a sedimentos del Eoceno medio de Oregon *Tapirira clarnoensis* (Manchester, 1977), *T. durhamii* (Miranda, 1963) del ámbar de Simojovel y el presente registro, son del límite Oligoceno-Mioceno, mientras que *T. trinitaria* (Berry, 1925) de Trinidad y Tobago, así como otra mención de Later (1936 en Manchester, 1977) para Colombia han sido referidas a estratos miocénicos.

Esta aparente progresión hacia el sur ha servido como criterio para discernir entre hipótesis encontradas con respecto al sitio de origen de *Tapirira* y géneros cercanos. Martínez-Millán (2000) con base en un análisis filogenético propone como géneros hermanos de *Tapirira* a *Cyrtocarpa* y *Spondias*; éstos se distribuyen en la actualidad en el Neotrópico y *Spondias*, además, se encuentra en Asia. En su análisis de áreas ancestrales las probabilidades de origen del clado son las mismas para Brasil y México, sin embargo, el registro fósil apoya el origen norteamericano y su eventual introducción al sur del continente.

El registro de El Cien además de apoyar la hipótesis del origen norteamericano del género en el sentido de la progresión, aporta evidencia usando a la diversidad como criterio de centro de origen.

Como fue señalado con anterioridad son dos los patrones anatómicos presentes en *Tapirira* (Terrazas y Wendt, 1995). Las especies centro y sudamericanas y *T. chimalapana* forman un grupo, mientras que *T. mexicana* representa al segundo patrón. Ahora, si bien es cierto que la diversidad específica de Centro y Sudamérica supera dos a uno a la de México, sólo en este último existen los dos patrones que corresponderían a categorías taxonómicas más inclusivas. Terrazas y Wendt (1995) proponen la división de *Tapirira* en dos subgéneros, dado el reconocimiento de los patrones.

A estos dos patrones se le debe sumar un tercero representado por el fósil de El Cien (Figs. 10, 11 y 12). Así, la diversidad de formas más inclusivas observada en América del Norte, como fósiles o como organismos actuales, correspondería a eventos evolutivos anteriores (dado su carácter inclusivo), y por lo tanto más cercanos al origen del grupo. Siguiendo esta lógica la diversidad específica observada en Centro y Sudamérica sería posterior a la señalada para Norteamérica, aunque su patrón general corresponda a aquel con mayor antigüedad (*T. clarnoensis*). Así, es probable que Norteamérica haya albergado una mayor diversidad de especies que eventualmente se extinguirían de la región.



Figs. 11 y 12. Muestra las gráficas de proyección del análisis de PCA. Se grafican las OTUs con respecto a los ejes del primero y segundo componentes principales (Fig. 11) y Primero contra el tercero (Fig. 12). El código de las especies se encuentra en la matriz básica de datos de la Tabla 2

-Paleorhus fasciarius- La fisonomía de la madera de Wyoming es similar a la encontrada en algunos géneros de familias como Anacardiaceae, Julianaceae y Apocynaceae. Con las julianáceas comparte diversos caracteres, sin embargo, la diferencia más notable es el tamaño de los radios multiseriados. En éstas son invariablemente anchos, por arriba de seis series (Metcalfe y Chalk, 1950), mientras que en el fósil los radios uniseriados dominan y los multiseriados no son mayores de cuatro series. Las julianáceas habían sido consideradas como miembros de la familia Anacardiaceae, particularmente se las ha relacionado con el género *Rhus* (Ramírez-Garduño, com. pers., 2001), con el cual el fósil guarda cierto parecido.

Los radios uniseriados o multiseriados con pocas series (2-3), el parénquima axial poco desarrollado, elementos de vasos pequeños y con alta frecuencia por mm², fibras septadas, canales radiales y traqueidas vasculares acercan al fósil con algunos géneros de la familia Apocynaceae. Sin embargo, la madera de Apocynaceae tiene, en muchos casos, estructuras anómalas como xilema en surcos con floema en ellos, inclusiones de floema, además de trazas de látex (asociadas a hojas y brotes axiales) y espacios intercelulares conspicuos en los radios. Las punteaduras intervasculares son pequeñas, ornamentadas y las punteaduras vaso-radio y parénquima son similares a las intervasculares.

Ninguno de los atributos anteriores son compartidos con el fósil. El criterio con mayor fortaleza para rechazar la afinidad del fósil con las apocináceas lo constituye la dimensión y características de las punteaduras; éstas, de valor diagnóstico para la familia, son claramente diferentes a las encontradas en el fósil (punteaduras intervasculares son relativamente grandes y las que comunican a los vasos con el parénquima tienen los bordes reducidos o simples).

Por la combinación de caracteres es claro que la madera de Wyoming es una Anacardiaceae; sin embargo, no es posible asignarla a alguno de los géneros o especies modernos. Por otra parte, resulta factible, por la evidencia anatómica, acotar la relación del fósil a un grupo particular de anacardiáceas.

A través de análisis filogenéticos con caracteres moleculares y anatómicos (Terrazas, 1994; Martínez Millán, 2000), las traqueidas vasicéntricas han sido reconocidas como un carácter sinapomórfico para *Schinus*, *Cotinus*, *Haplorhus*, *Pistacia*, *Rhus* y *Toxicodendron*. Entonces la presencia de éstas en el fósil parece restringir su afinidad a este grupo. *Rhus* y *Schinus* difieren en varias características de *Cotinus*, *Haplorhus*, *Pistacia* y *Toxicodendron*, la más significativa es, quizás, la presencia de canales radiales.

La combinación de canales radiales, traqueidas vasculares, anillos de crecimiento marcados por fibras de madera tardía, elementos de vaso con diámetros pequeños y muchos por mm² le confieren cierta semejanza con algunas de las especies de *Rhus* y *Schinus*.

La alta proporción de radios uniseriados y los multiseriados de entre 2 y 4 series es una condición que comparte con muchas de las especies de *Rhus*. En *Schinus* los radios uniseriados son escasos y no llegan, por lo tanto, a ser el tipo dominante. Una de las características que diferencia al fósil de las especies modernas de *Rhus*

y *Schinus* es la mayor cantidad de células procumbentes. Los radios, en corte tangencial, dan la impresión de estar formados por células erectas; sin embargo, al observarlos en vista radial muchas de las células son más grandes en el sentido radial que en el axial, por lo tanto las células que en corte radial podían calificarse como erectas son en realidad procumbentes y su proporción es relativamente alta. Si se asume la clasificación de los radios propuesta por Kribs (1937) se encuentra que, como en muchos casos, los radios de la madera de Wyoming representan una forma transicional, pues los radios uniseriados son más pobres en células erectas y las alas uniseriadas son de mayor longitud que el tipo heterogéneo IIB, que es el tipo que exhiben *Rhus* y *Schinus*. Así los radios presentan tendencias opuestas en el sentido de Kribs. Por un lado la proporción de células procumbentes muestran una tendencia, rebasada, hacia los heterogéneos tipo IIB, mientras que las grandes extensiones uniseriadas son comparables a las presentes en los heterogéneos de tipo I.

El fósil de Wyoming se suma a una larga lista de ejemplares, relacionados con *Rhus* o géneros hermanos, recolectados en el Terciario de Norteamérica. Comparado con el registro fósil del hemisferio sur, el del hemisferio norte es mucho más extenso, particularmente el de Norteamérica. El nuevo registro sustenta la idea de que Norteamérica ha constituido un centro importante de evolución y diversificación de la familia, en especial para el grupo monofilético del que *Rhus* y, muy probablemente, el fósil de Wyoming son miembros.

Moraceae

Los fósiles de la Formación El Cien antes descritos tienen características (o combinación de estas) que permiten relacionarlos con la familia Moraceae o Anacardiaceae. Entre éstas se pueden citar, para Moraceae, a los elementos de vaso que son de talla mediana a corta, predominando los solitarios y pocos por mm², placa de perforación simple, punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima de mayor tamaño que las intervasculares, parénquima paratraqueal (aunque no exclusivamente, como es el caso de *Ficus*), radios ligeramente homogéneos a heterogéneos (en algunas especies son marcadamente heterogéneos), y pocos y pequeños radios uniseriados (Metcalf y Chalk, 1950; Koek-Noorman *et al.*, 1984 a, b y c; ter welle *et al.*, 1986 a y b)

No existe una característica o conjunto de estas que definan a la tribu Moreae. Ésta limitación no sólo se circunscribe a la madera (ter Welle *et al.*, 1986 a y b), en cambio se extiende a los caracteres diagnósticos tradicionales (florales) y está perfectamente documentada por los continuos cambios en la definición de los límites de las tribus. Sin embargo, con base en la anatomía de la madera, es posible identificar géneros y grupos de ellos (ter Welle *et al.*, 1986a). Así que sólo por extensión los fósiles de género *Maclura* que aquí se reportan pertenecen a la parte de la tribu Moreae que presenta estambres urticáceos (sensu Berg, 1977).

El género *Maclura* s.l. incluye cinco secciones: *Cardiogyne*, *Chlorophora*, *Cuadrana*, *Maclura* y *Plecosperrum*. Los atributos taxonómicos que vinculan a las secciones, y que son relevantes en la identificación

del material fósil, incluyen: grandes hileras de cristales encapsulados en el parénquima axial, radios homogéneos a ocasionalmente heterogéneos tipo II y III (con la excepción de la sección *Cardiogyne* y *Maclura brasilensis* de la sección *Maclura*), el tipo básico de parénquima axial es aliforme, confluyente y marginal (ter Welle *et al.*, 1986a), y los elementos de vaso son de dimensiones inferiores a los del resto de la familia.

Ninguna de las maderas fósiles del género *Maclura* encajan perfectamente con alguna sección o especie actual. Por el contrario, sus características representan una combinación de patrones anatómicos sin semejantes contemporáneos, y por lo tanto sólo referibles a ellas mismas a nivel específico. Esta condición es evidente y relevante cuando se considera que las descripciones que sirvieron como base para la comparación con los fósiles (ter Welle *et al.*, 1986a) se basan en ejemplares de la mayoría de las especies muestreadas en las varias zonas geográficas en las que habitan (salvo tres especies de la sección *Cudrania*) y, en consecuencia, se da por sentado que éstas comprenden una buena parte de la variabilidad de la madera presente en las secciones del género.

-Maclura martinezii- Aunque *M. martinezii* es similar cuantitativa y cualitativamente a *Maclura conchinchensis* (sección *Cudrania*), otras características la acercan a *Maclura tinctoria* (sección *Chlorophora*). Con la primera comparte características tales como la dimensión de los elementos de vaso, los radios multiseriados con 2-5 células de ancho, la frecuencia de los radios y la altura de los radios uniseriados.

Si bien las dimensiones de los elementos de vaso del fósil concuerdan con las de *Maclura conchinchensis*, su presencia, en las mismas magnitudes, no constituye un elemento de juicio sólido que permita identificarla con este relativo actual, debido a que la dimensión de esta estructura se relaciona con diversos factores (e.g. hábito, hábitat, temperatura, ploidía, etc), y en consecuencia se podrían alcanzar estados de carácter similares si cualesquiera de los factores que los afectan fueran, en algún grado, parecidos. La variación anatómica dependiente del ambiente en los demás caracteres es probablemente más limitada y su presencia en el fósil es reflejo, entonces, de atributos que le son intrínsecos al organismo.

Entre las características que insinúan parentesco con *Maclura tinctoria* se pueden ubicar aquellas relacionadas con la distribución del parénquima axial; la más notable es, quizá, la tendencia a la unilateralidad y el poco desarrollo del parénquima aliforme. Por otra parte, el tamaño de las punteaduras intervasculares, si bien parecido en ambas especies (7-10 μm) rebasa el límite superior de *Maclura pomifera* y *M. conchinchensis* no llega a tener punteaduras tan pequeñas.

Las características, como conjunto, presentadas por el fósil, resultan únicas y aunque muchas de ellas son compartidas por *M. conchinchensis* y *M. pomifera*, los elementos son los suficientes para considerar que la madera de El Cien representa una planta nueva para la ciencia. Se tiene entonces a una especie con

características anatómicas de secciones con distribución en el sureste asiático una (*Cudrania*) y otra con representantes en América tropical y templada.

-*Maclura procumbens*- *M. procumbens* posee características que permiten relacionarla con varias especies actuales. Con *Maclura tinctoria* comparte atributos referentes al parénquima, los radios son homogéneos, y no presentan células envainantes, sin embargo, el ancho de éstos es más parecido al de *M. conchinchensis*. La distribución del parénquima axial puede compararse con el de *M. tinctoria* y *M. pomifera*, pero la primera no muestra el tipo vasicéntrico y en la segunda puede estar ausente o pobremente desarrollado. En general el género *Maclura* s.l. no tiene parénquima vasicéntrico y sólo llegan a desarrollarse en *Plecosperrum* y *M. pomifera*. Las especies actuales tienen parénquima axial más masivo que el mostrado por el fósil. En éste, el desarrollo de parénquima paratraqueal confluyente parece ser el resultado de la proximidad de los vasos debido a su frecuencia, así lo sugiere la mínima longitud de las alas de parénquima aliforme, cuando lo llega a presentar. El parénquima aliforme está escasamente desarrollado, cuando presente, en *M. brasilensis*, mientras que las bandas onduladas gozan de la misma condición en *M. pomifera* y *M. tinctoria*. En el fósil no hay bandas onduladas. El diámetro y longitud de los elementos de vaso es comparable a todas las especies (los más pequeños en la familia). Por la longitud podría relacionarse con *M. conchinchensis*, sin embargo, en *M. procumbens* son todavía más pequeños. Con *M. brasilensis* también comparte el porcentaje (alto) de radios uniseriados y las largas extensiones uniseriadas de los radios multiseriados.

Otra característica de *M. procumbens* como es la gran cantidad de vasos por mm², sólo tiene paralelo con la frecuencia que presenta *M. conchinchensis*. Muchas de las maderas que exhiben altas frecuencias de vasos por mm² desarrollan porosidad anular, sin embargo, esta combinación de características sólo la presenta el fósil en estadios tempranos del desarrollo.

La frecuencia de los vasos y las traqueidas vasicéntricas del fósil hacen pensar, a priori, que se trata de una liana, hábito que no es extraño en las moráceas, de hecho varias especies del género *Maclura* tienen esta forma de crecimiento (*M. conchinchensis* y *Plecosperrum* son trepadoras; *M. brasilensis* es liana). Por otra parte, las lianas y trepadoras se caracterizan por tener vasos grandes (Obaton, 1960); sin embargo, el diámetro de *M. procumbens*, se puede comparar perfectamente a las especies que exhiben este tipo de crecimiento (dentro del género). Las lianas también tienen como característica distintiva una cantidad importante de parénquima (entre otras razones porque les confiere cierta flexibilidad), y en el fósil la abundancia de este tejido es limitada (axial y radial). La madera de El Cien arroja información contradictoria a este respecto. Por un lado el número de radios por milímetro es, en general, menor que para las especies actuales, pero las grandes extensiones uniseriadas de los radios multiseriados son sólo cotejables a las de *M. brasilensis*, que es una liana. La combinación de alta

frecuencia de vasos y traqueidas vasicéntricas es, sin embargo, una característica no privativa de las lianas, por el contrario, tal combinación se deja ver más en plantas que están sujetas a estrés hídrico (Carlquist, 1988). Su papel funcional es el brindar seguridad a la columna de agua: las traqueidas vasicéntricas forman una vía alterna en caso de embolismos, los vasos estrechos son menos vulnerables a éstos y se recuperan más fácilmente una vez que los adquieren. Se tiene entonces una combinación de características que podrían sugerir el hábito de liana, sobre todo si se comparan con las del género - que son en general atípicas-; sin embargo, no es posible distinguir a través de patrones anatómicos a las especies de *Maclura* que manifiestan este hábito de las que no. Por lo tanto sería aventurado afirmar que a *M. procumbens* le corresponde este tipo de crecimiento.

Las punteaduras intervasculares son más pequeñas que en las especies actuales, las más grandes son del mismo tamaño (8 μm) que las más pequeñas de *M. tinctoria*, *M. pomifera* y *M. conchinchensis*.

-*Ficus bajacaliforniense* - el género *Ficus* es el único representante de la tribu Ficeae. La anatomía de la madera de *Ficus* es homogénea a pesar del gran número de especies y diversidad de hábitos y ambientes en los que crece (Koek- Noorman *et al.*, 1984c). La madera de *Ficus* se caracteriza por tener parénquima axial en bandas concéntricas apotraqueales con 3-15 células de ancho y parénquima paratraqueal vasicéntrico; radios heterogéneos tipo III, algunas veces tendiendo a heterogéneos tipo II, u homogéneos; los vasos son pocos y grandes; fibras libriformes (casi) exclusivamente no septadas; y cristales romboidales en las células marginales de los radios y parénquima axial (Koek-Nooeman *et al.*, 1984c).

El fósil de El Cien es cualitativa y cuantitativamente similar al género actual. Sólo existen desviaciones en las dimensiones del lumen y paredes de las fibras: las paredes son más gruesas y el lumen más pequeño en el *Ficus* de Baja California. Los límites dentro de los que varía el grosor de las paredes de los elementos traqueales imperforados es amplio y se le relaciona, sin muchos elementos, al fortalecimiento mecánico de los ejes (Carlquist, 1988).

Otra de las diferencias se observa al comparar la extensión de los márgenes uniseriados de los radios multiseriados: el fósil tiene más células que los representantes actuales de *Ficus*. La presencia de canales radiales en *Ficus* no es un carácter de ocurrencia universal, por lo tanto la falta de éstos en el fósil no constituye ningún problema en la identificación.

-Análisis numérico de *Maclura*- El patrón de asociación de las OTUs que resulta de los dos análisis practicados es semejante. En el dendrograma producto del análisis de conglomerados (Fig. 13) pueden distinguirse tres patrones anatómicos. *Maclura africana* (Car) y *M. brasilensis* (Bra) forman un grupo que se

separa del grupo formado por *M. conchinchensis* (Cud), *M. pomifera* (Pom), *M. martinezii* (Mar), *M. procumbens* (Pro) y *M. tinctoria* (Chl) a una distancia fenética de 7, el tercer patrón está representado por *Plecosperrum* (Ple) que se encuentra claramente aislado del género *Maclura*.

Dentro del segundo grupo, *M. pomifera* y *M. conchinchensis* son más parecidas entre si que alguna de ellas a cualquier otra especie (distancia fenética 4.25; Fig. 13). Las dos especies fósiles se ubican en el mismo grupo; sin embargo, *M. martinezii* es más parecida a *M. pomifera* y *M. conchinchensis* (5) que a *M. procumbens* (5.75), *M. tinctoria* se encuentra a una distancia mayor (6.25).

En lo que se refiere a los fósiles de *Maclura* los análisis concuerdan con lo planteado en la discusión de la determinación taxonómica: ambos tienen características que los hacen más parecidos a *M. pomifera*, *M. conchinchensis* y *M. tinctoria* y, de la misma manera, *M. procumbens* y *M. martinezii* representan dos formas del género no reconocidas en el presente. Por otro lado, como se observa en la matriz de similitud (Tabla 11), ambos fósiles guardan mayor parecido con *M. pomifera*, que entre ellos. De la misma manera, *M. martinezii* es más parecida a *M. conchinchensis* que a *M. procumbens*. Esta condición corrobora la decisión de tratar a ambos ejemplares como especies diferentes.

Tabla 11. Matriz de similitud anatómica de la madera de 6 especies actuales y los fósiles de El Cien del género *Maclura* (Distancia Euclidiana).

| | Car | Chl | Cud | Pom | Bra | Ple | Mar | Pro |
|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Car | 0.0000 | | | | | | | |
| Chl | 6.3356 | 0.0000 | | | | | | |
| Cud | 7.7675 | 6.4290 | 0.0000 | | | | | |
| Pom | 7.4469 | 5.7123 | 4.4152 | 0.0000 | | | | |
| Bra | 6.4580 | 7.0658 | 7.3517 | 7.4489 | 0.0000 | | | |
| Ple | 7.8554 | 8.5525 | 7.6081 | 7.3871 | 8.1274 | 0.0000 | | |
| Mar | 8.1366 | 6.9237 | 5.4559 | 4.9374 | 7.6770 | 6.8315 | 0.0000 | |
| Pro | 7.1342 | 6.2504 | 6.4671 | 5.1517 | 7.4704 | 8.1025 | 5.5146 | 0.0000 |

En el análisis de componentes principales se reproduce una distribución de OTUs (Figs. 14 y 15) muy semejante, sino igual, a la obtenida en el análisis de conglomerados (Fig. 13). Los tres primeros componentes principales explican el 73% de la variación (Tabla 12)

Al observar los caracteres con mayor carga en la matriz de eigen vectores y comparar sus valores con la matriz básica de datos (Tablas 12 y 3 respectivamente) se tiene que *M. pomifera*, *M. conchinchensis*, *M. procumbens*, *M. martinezii* y *M. tinctoria* se caracterizan, dado el primer componente principal, por tener mayor porcentaje de vasos solitarios, menor grado de agrupamiento (medidas que al final son complementarias), vasos y fibras cortas, y radios uniseriados más altos. Por otro lado, aunque *M. brasiliensis* se agrupa con *M. africana* y

Plecosperrum, los vasos solitarios y agrupaciones son más parecidos a los presentes en el primer grupo; mientras que en *M. tinctoria* la altura máxima de los radios uniseriados es comparable a la de las especies que se ubican del lado contrario del primer componente principal.

El segundo componente principal discrimina a las especies que tienen radios homogéneos y heterogéneos tipo III, presencia de anillos de crecimiento: *M. pomifera*, *M. conchinchensis*, *M. martinezii*, y *Plecosperrum*. *M. procumbens* aunque tiene anillos de crecimiento se ubica muy cerca del cero, está sólo un poco por debajo del lado contrario del grupo antes mencionado. El grosor de la pared de las fibras tienen cargas altas. En *M. pomifera*, las paredes son tan gruesas como en las especies que se ubican en el lado contrario del segundo componente principal, seguramente su posición se debe a la influencia de otros caracteres como los anillos de crecimiento.

En el tercer componente principal agrupa a las especies *M. africana*, *M. tinctoria*, *M. procumbens*, *M. pomifera* y *Plecosperrum*. Los caracteres con mayor carga son diámetro del poro (pequeño), radio fibra/ vaso y presencia de parénquima aliforme. Sin embargo, sólo el diámetro del poro es, en alguna medida, explicativo de la posición de las OTUs: *M. brasiliensis* y *M. conchinchensis* tienen diámetro mayor y en consecuencia son discriminados por debajo del tercer componente. aunque *M. martinezii*, con diámetros menores (comparables a las especies que se ubican por encima del componente), se agrupa con estos. El comportamiento de las OTUs en la gráfica con respecto a los el radio f/v y el parénquima aliforme es errático: la topología no es explicada por el valor de los caracteres en la matriz básica de datos. y este sentido la posición de las OTUs parece deberse a la influencia de otro caracteres. El tercer componente principal, parece ser efectivo sólo en la discriminación de *M. brasiliensis* por las altas cargas: es la única sin parénquima aliforme, el radio f/v es el más pequeño y el diámetro del poro es grande.

De lo anterior resalta que los caracteres más importantes en la asociación de las OTUs son aquéllos que se relacionan con las características de los elementos traqueales y en menor grado los del parénquima radial. En todos los componentes principales, especialmente en el primero, se reconoce la importancia del primer grupo de elementos anatómicos. En cambio, el segundo componente principal asocia a las OTUs en relación a las características de los radios, anillos de crecimiento y pared de la fibra. La mayoría de ellas son características cuya expresión es mediada por el ambiente, razón por la cual es prudente orientar la discusión en este sentido.

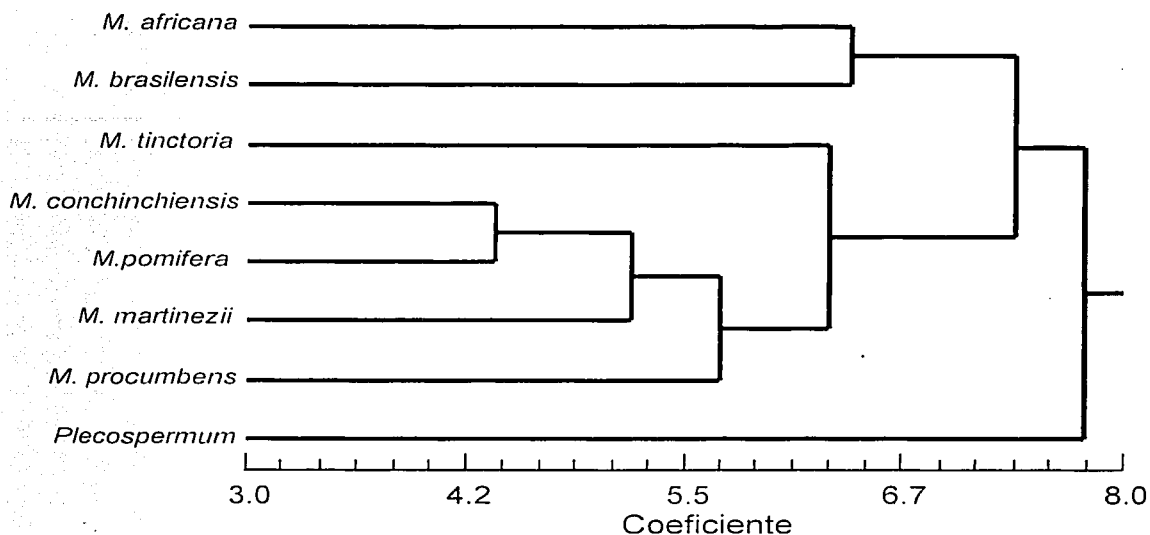


Fig. 13. Fenograma (UPGMA) resultado del análisis de conglomerados de las especies actuales y fósiles del género *Maclura* y *Plecospermum*. Coeficiente de correlación cofenética $r = 0.9024$

Los fósiles de El Cien, *M. martinezii* y *M. procumbens*, se caracterizan entonces por poseer mayor proporción de vasos solitarios y por tanto menor agrupamiento, longitud de fibras y elementos de vasos menores (aunque en los fósiles no se midió la longitud de la primera) así como diámetro de los vasos comparativamente menores, y anillos de crecimiento. *M. pomifera* y *M. conchinchensis* pertenecen a distintas secciones del género; Berg (en ter Welle *et al.*, 1986a) reconoce la afinidad de las especies americanas *M. pomifera* y *M. brasiliensis* y las ubica como especies de la sección *Maclura*, mientras que *M. conchinchensis* es parte de la sección *Cudrania*, confinadas a Asia continental, Japón, Sri Lanka y el Archipiélago Malayo. *M. pomifera* crece en sitios templados y *M. conchinchensis* puede hacerlo en tierras bajas, o bien en lugares con estacionalidad marcada. Los ejemplares de esta última que prosperan en estos sitios se distinguen por presentar porosidad anular y engrosamientos en espiral, de tal manera que, por lo menos en esta especie puede reconocerse el papel del ambiente en la expresión de los estados de carácter.

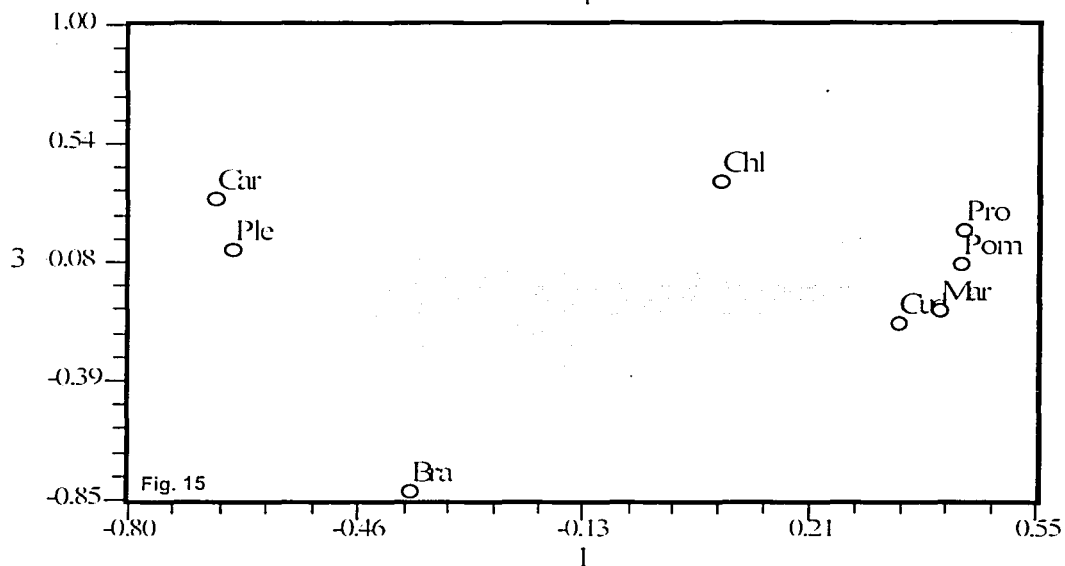
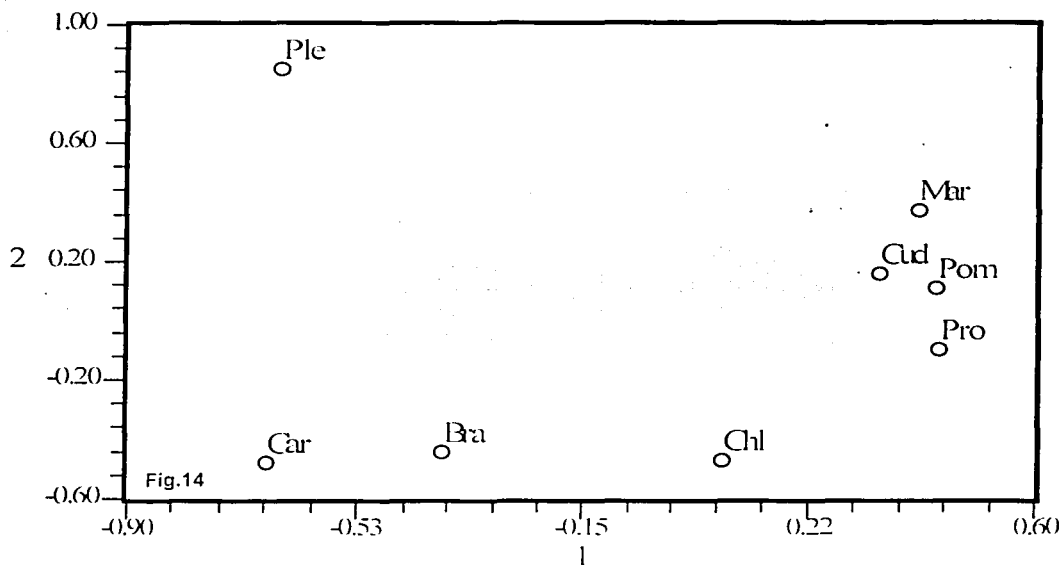
Tabla 12. Eigenvalores y eigenvectores del análisis de componentes principales de las especies actuales y fósiles del género *Maclura* y *Plecosperrum*. El valor de los eigenvalores se muestra en la columna de la izquierda, también se muestra el porcentaje y porcentaje acumulado de la variación explicada por cada uno de los componentes principales. A la derecha, las cargas de los caracteres en los tres primeros componentes principales. Car/Com= Car corresponde al número de los caracteres en la columna de los eigenvectores; Com corresponde al número del componente en la columna de los eigenvalores. Caracteres en la matriz datos (Tabla 3).

| Car/Com | Eigenvalor | Porcentaje | Acumulado | Componentes principales | | |
|---------|------------|------------|-----------|-------------------------|--------|--------|
| | | | | 1 | 2 | 3 |
| 1 | 8.42 | 30.07 | 30.07 | 0.512 | 0.794 | 0.043 |
| 2 | 7.53 | 26.91 | 56.98 | 0.408 | 0.384 | -0.072 |
| 3 | 4.50 | 19.07 | 73.05 | -0.641 | 0.548 | -0.290 |
| 4 | 3.82 | 13.66 | 86.71 | 0.909 | -0.300 | -0.133 |
| 5 | 2.99 | 10.66 | 97.38 | -0.772 | 0.508 | 0.289 |
| 6 | 1.62 | 5.77 | 100% | -0.260 | 0.357 | -0.839 |
| 7 | 1.17 | 4.19 | ----- | -0.911 | -0.245 | -0.228 |
| 8 | 0.43 | 1.55 | ----- | -0.513 | 0.099 | -0.711 |
| 9 | 0.19 | 0.67 | ----- | -0.529 | 0.725 | 0.126 |
| 10 | 0.15 | 0.55 | ----- | 0.766 | -0.333 | -0.446 |
| 11 | 0.11 | 0.38 | ----- | -0.915 | 0.173 | -0.189 |
| 12 | 0.06 | 0.20 | ----- | 0.440 | -0.250 | -0.866 |
| 13 | 0.05 | 0.18 | ----- | -0.139 | -0.739 | 0.164 |
| 14 | 0.03 | 0.12 | ----- | 0.203 | 0.484 | -0.222 |
| 15 | 0.02 | 0.07 | ----- | 0.295 | 0.695 | 0.168 |
| 16 | 0.00 | 0.03 | ----- | 0.285 | 0.348 | 0.839 |
| 17 | 0.00 | 0.01 | ----- | -0.491 | -0.157 | -0.045 |
| 18 | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.661 | 0.571 | 0.361 |
| 19 | 0.00 | ----- | ----- | 0.632 | -0.768 | 0.133 |
| 20 | -0.02 | ----- | ----- | -0.078 | -0.952 | 0.163 |
| 21 | -0.05 | ----- | ----- | 0.497 | 0.799 | 0.138 |
| 22 | -0.09 | ----- | ----- | -0.569 | -0.546 | 0.327 |
| 23 | -0.18 | ----- | ----- | 0.842 | 0.035 | -0.334 |
| 24 | -0.21 | ----- | ----- | -0.679 | 0.256 | -0.023 |
| 25 | -0.31 | ----- | ----- | 0.107 | 0.677 | 0.492 |
| 26 | -0.62 | ----- | ----- | 0.106 | 0.253 | -0.304 |
| 27 | -0.71 | ----- | ----- | 0.080 | 0.210 | -0.776 |
| 28 | -0.89 | ----- | ----- | 0.281 | -0.216 | 0.175 |

El análisis de componentes principales y el de conglomerados parecen ordenar a los OTUs en relación a los tipos ecológicos. En las figuras 13 y 14 puede observarse que *M. pomifera* y *M. conchinchensis*, aunque miembros de secciones distintas, son los más parecidos entre sí, forman además un grupo compacto en la gráfica de proyección. El que los fósiles se agrupen con las especies de ambientes templados sugiere que éstos prosperaban en ambientes similares. Sin embargo, tal supuesto debe tomarse con cautela debido a que los anillos de crecimiento observados en los fósiles se restringen únicamente a las primeras etapas de desarrollo, y, por otro lado, la manifestación de estos en los fósiles y en *M. pomifera* y *M. conchinchensis* es diferente. En *M. martinezii* y *M. procumbens* se presentan como bandas de parénquima marginal, mientras que en *M. pomifera* y

M. conchinchensis, además, están marcados por la porosidad de tipo anular. Esta diferencia no es trivial ya que la porosidad anular se asocia con climas templados o al hábito caducifolio, si bien no siempre es de esta manera, su predominio en altas latitudes es notable (Woodcock e Ignas, 1994). El papel funcional de la porosidad anular se asocia con la periodicidad de factores que afectan el desarrollo; la dimensión de los elementos de vaso suele ser diferente, ya que en la temporada en la que se presenta la madera temprana la conducción debe ser eficiente y en consecuencia los vasos más grandes, mientras que en la temporada seca o fría la estrategia es mantener la integridad de la columna de agua reduciendo el diámetro y aumentando el grado de agrupamiento (Carlquist, 1988). Así, en las maderas de El Cien es evidente el cese de la actividad cambial, sin embargo, no existe distinción alguna entre el tamaño de los elementos traqueales a lo largo del anillo de crecimiento. Más aún, *M. procumbens* presenta traqueidas vasicéntricas que son propias de ambientes secos (chaparrales, "desert scrubs"), más que de ambientes templados (como lo es la porosidad anular), en consecuencia la fisonomía de las maderas de El Cien parece resultar de estrategias de adaptación diferente a condiciones de estrés similares en cuanto a su efecto, pero que se consiguen a través de diferentes vías: en los fósiles la continuidad de la columna de agua se logra a partir del incremento en la redundancia (mayor número de vasos por mm² y elementos traqueales imperforados que acompañan a los vasos), mientras que en sus parientes modernos *M. pomifera* y *M. conchinchensis*, los vasos pequeños y frecuentes de la madera tardía, cumplen el mismo papel en la época menos favorable del periodo de crecimiento anual. Parece entonces que la fisonomía de *M. procumbens* y *M. martinezii*, xeromórfica en general, tiene origen en la desecación más que en la condición templada. Una condición similar puede observarse en *Plecosperrum*, que prospera en sitios tropicales pero secos. *Plecosperrum* se encuentra en el mismo plano en el sentido del segundo componente principal, presenta al igual que el grupo anterior, anillos de crecimiento, sin embargo, difiere en que la gran mayoría de sus vasos se agrupan y la longitud de sus fibras y vasos es mayor. Aquí el papel funcional de los grupos suple al de las traqueidas vasicéntricas, por lo tanto se reconoce nuevamente una estrategia diferente.

Maclura brasilensis y *Plecosperrum* tienen hábitos similares, la primera es una liana y la segunda trepadora. Con el primer componente principal se reconoce que éstas, junto con *M. africana*, tienen mayor grado de agrupamiento en los vasos, los elementos de vaso y fibras son largas y la frecuencia de los vasos. Sin embargo, difieren en que *M. brasilensis* tiene vasos con mayor diámetro. La suma de estas características concuerdan en *M. brasilensis* con el patrón anatómico que muestran las lianas, donde en general se observa adaptación en dos sentidos: eficiencia en la conducción e integridad de la columna de agua. *Plecosperrum* se desvía únicamente en que el diámetro del poro es menor, lo que se explica por que en general la reducción de la eficiencia en la conducción (representada por el diámetro de los vasos) en lugares expuestos a estrés hídrico se da a expensas de un mayor grado de agrupamiento.



Figs 14 y 15. Resultados del análisis de PCA para las seis especies de Maclura y Plecospermum. Se proyectan los OTUs con respecto a los ejes del primero y segundo componente principal (Fig.14) y primero y tercero (Fig.15). El código de las especies se encuentra en la matriz básica de datos. Tabla 3.

Comunidad y paleoambiente de la Formación El Cien- La caracterización de paleoambientes a través de elementos florísticos es una práctica que enfrenta dificultades particulares, por ejemplo: la presencia de determinado taxón en un tipo de vegetación o ambiente en el presente no necesariamente supone que en el pasado haya crecido bajo las mismas condiciones. De la misma manera, la amplitud ecológica puede ser diferente y estar supeditada a factores históricos como distribución y filesis. Además, el registro de los macrofósiles está sesgado hacia elementos que crecen en vecindad de los ambientes de depósito, en general cercanos a cuerpos de agua y por lo tanto representativo, en muchas ocasiones, de estas condiciones. En este sentido, es necesario ser cuidadoso en cuanto a las inferencias ambientales que se hacen a partir de los fósiles, así como incorporar la mayor cantidad de evidencia de diversa índole, como la arrojada por el ambiente de depósito.

La identidad taxonómica de estos nuevos registros, además de fortalecer el conocimiento sobre la composición y diversidad paleoflorística de México en general y de esta taoflora en particular, permite cierta acotación y caracterización (aunque parcial, por lo fragmentario de las evidencias) de la paleocomunidad en cuestión. A esta fuente de evidencia se le suma la proveniente del ambiente sedimentario y, de manera muy general, la correlación que tienen ciertos atributos anatómicos con algunas variables ambientales.

Se pueden citar dos aproximaciones para determinar la paleoecología-paleoambiente a través de la madera. La primera la comparte con la paleontología en general y consiste en identificar al pariente vivo más cercano. En ésta el criterio fundamental de caracterización ambiental es taxonómico, es decir, a partir del reconocimiento de la afinidad taxonómica se sugiere el posible ambiente a partir de los requerimientos ecológicos del relativo actual del fósil. La técnica de aproximación por coexistencia igualmente involucra al pariente vivo más cercano y las magnitudes de las variables climáticas en las que habita. La diferencia con el método anterior es que en sus aproximaciones están acompañadas de un valor para las variables climáticas. Bajo este método es posible la reconstrucción de algunas variables climáticas, pero su empleo requiere, como mínimo, diez taxones (Mosbrugger y Utescher, 1997).

El segundo método es el fisonómico, su uso está restringido a aquellas estructuras cuya expresión es dependiente del ambiente. Como se ha mencionado a lo largo del trabajo la madera cumple con esta condición, sin embargo se ha empleado, si acaso, marginalmente. Caso contrario el de las hojas cuya fisonomía ha sido más utilizada en la construcción de modelos de predicción climática de algunos conjuntos fósiles (Woodcock e Ignas, 1994).

El conocimiento de la composición florística de la Formación El Cien está en una etapa prematura. Además de algunas especies cuya identificación se encuentra en estado preliminar, Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales (1994) identificaron tres diferentes especies de leguminosas. Por lo tanto no existe certeza del tipo de comunidad que conformaban estos elementos. Se ha propuesto, sin embargo, (Cevallos-Ferriz com. pers., 2001)

que la comunidad podría ser referida a una selva baja o mediana, y que las condiciones imperantes eran probablemente tropicales; la proporción de características anatómicas de la madera en el conjunto fósil tales como parénquima axial abundante y la dimensión de los vasos sugieren un ambiente relativamente húmedo y sin estacionalidad pronunciada (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994).

La identidad taxonómica de los fósiles descritos aquí concuerdan, en general, con esta idea, sin embargo, es conveniente hacer algunas observaciones. La paleocomunidad representada por las maderas tuvo sin duda un componente arbóreo importante, pero la fisonomía general y el grado de estacionalidad es difícil determinarlo con los elementos disponibles. *Ficus* y *Maclura* se desarrollan con frecuencia en los bosques tropicales perennifolios al sur de México, sobre todo en las costas cercanas al Golfo de México y en las del Pacífico; es común su presencia en los bosques subperennifolios y caducifolios. Se distribuyen también, arropados por cuerpos de agua, en condiciones de mayor aridez. *Ficus*, y en general las moráceas, son un componente importante en los bosques tropicales húmedos de dosel mexicanos (Wendt, 1998), su diversidad específica las ubica sólo por debajo de las leguminosas, aunque *Ficus* es el género más diverso.

La ausencia de características anatómicas que distinguen a las especies de *Ficus* que prosperan en sitios estacionales y su presencia común en tipos de vegetación decidua e incluso con especies desérticas (Axelrod, 1978), plantean un problema cuando se trata de caracterizar el paleoambiente a partir de este género. *Maclura*, por otra parte, sólo tiene dos especies en la República y una de ellas, *M. pomifera*, prospera en sitios templados y posee porosidad anular y engrosamientos en espiral. *M. martinezii* y *M. procumbens* desarrollan anillos de crecimiento, este hecho es interesante pues señalaría estacionalidad.

México cuenta con sólo dos especies de *Tapirira*, prosperan principalmente en bosques perennifolios, "montane forest" (Terrazas y Wendt, 1995), aunque pueden encontrarse en vegetación semidesértica (Axelrod, 1978).

En los listados florísticos reunidos por Rzedowski (1978) para México, no existe registro de los tres géneros viviendo en una misma comunidad, sin embargo, por la coincidencia en los tipos de vegetación en los que habitan, no resultaría extraño encontrarlos en un mismo sitio. En la Sierra Madre de Chiapas, varias especies de *Ficus* crecen con *Tapirira mexicana* en bosque tropical perennifolio, mientras que con *Maclura* comparten el espacio en Yucatán en bosques caducifolios y perennifolios; en Córdoba, Veracruz, crecen en bosques subperennifolios, y pueden encontrarse también en zonas secas pero sólo en áreas riparias. Por lo anterior es evidente que si bien los taxones representados por la madera son perennifolios, se pueden asociar en comunidades que tienen elementos caducifolios en diferentes proporciones. Esta condición no sólo se percibe al observar elementos florísticos aislados, sino que es extensiva, incluso, a las asociaciones. Wendt (1998) observa que la relación florística entre los bosques tropicales húmedos y los secos de México es tan estrecha, que

muchas veces comparten una buena cantidad de elementos codominantes. Algunas de estas especies tienen ámbitos de tolerancia amplios que les permiten desempeñarse bien en ambos ambientes (Toledo, 1982).

Considerando los registros de leguminosas fósiles de la Formación El Cien (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994) es posible suponer que el paisaje no era dominado por elementos perennifolios, los parientes modernos de tres de los fósiles *Mimosoxylon tenax*, *Bajacalifornioxylon cienense* y *Pithecellobium* (preliminar) son elementos caducifolios que prosperan en tipos de vegetación característicos de zonas áridas o semiáridas.

Del conjunto palinológico (Martínez-Hernández, com. pers., 2001) de las fosforitas de la Formación San Gregorio (miembro San Juan de la Formación El Cien sensu Fischer et al., 1995) se desprende una idea de la composición de la comunidad que contrapone las conclusiones a las que Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales (1994) llegan con la madera. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 a) proponen una vegetación de baja biomasa, tipo sabana o pastizal, donde dominan herbáceas de las familias Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Ephedraceae y gramíneas; concluyen que las condiciones imperantes eran impuestas por un clima seco y frío. Sin embargo, el listado polínico consigna otros elementos de familias o géneros que no crecen en el presente en las mismas comunidades con aquellos relativos de El Cien que expresan mayor abundancia. Esta combinación de taxones, que en el caso de la taoflora de Baja California involucra elementos tan contrastantes como tropicales perennifolios hasta desérticos y acuáticos, no es condición privativa de esta taoflora; múltiples ejemplos pueden citarse, pero los interesantes en el contexto de la discusión están representados por aquéllos que guardan algún parecido en las asociaciones, aunque no necesariamente en la composición paleoflorística. Muchos de los taxones (e.g., Chenopodiaceae-Amarantaceae, Poaceae) que dominan los pastizales y sabanas actuales se encuentran desde el Paleoceno; sin embargo, es sólo hacia el Neogeno cuando aparecen estos tipos de vegetación con los elementos florísticos antes mencionados como dominantes (e.g., Paleoceno y Eoceno del norte y oeste de China, Li *et al.*, 1984; Paleoceno-Oligoceno del noroeste de la India, Singh y Sakar, 1990; Oligoceno-Mioceno de Australia central, Callen y Tedford, 1976, etc). El común denominador de estas floras es la presencia de asociaciones que, usando como parámetro la composición de las comunidades actuales, resultan extrañas.

Aunque las aproximaciones a este problema siempre convergen en su explicación a través de modelos altitudinales y aluden al carácter alóctono de las palinofloras, es interesante y necesario considerar que las comunidades actuales son el resultado de un proceso evolutivo que está dictado por las posibilidades de establecimiento, permanencia y génesis de los taxa en sitios bajo condiciones cambiantes. Por lo tanto, con fundamento en estos factores históricos, es natural suponer que las paleocomunidades se encuentran en una etapa diferente de desarrollo en la que la discriminación de sus elementos (referidos a taxa actuales o sus precursores) hasta aquellas comunidades en las que prosperan en la actualidad, no ha tenido lugar. En última instancia, las paleocomunidades representan las capacidades ecológicas y genéticas de todos los taxa que la

conforman en un momento histórico determinado. De esta manera, no tiene que resultar extraño que las asociaciones de las comunidades actuales sean, en muchos casos, diferentes a las fósiles. Su estudio, en este sentido, conduciría con toda probabilidad al reconocimiento de patrones de la evolución de las comunidades (e.g. Axelrod, 1978) y, en consecuencia, al de las limitaciones ecológicas de sus elementos florísticos en momentos históricos determinados, que en muchos casos resultarían diferentes a las de sus parientes actuales.

Para tener una visión más clara es fundamental el entender diversos factores locales (e.g., ambiente de depósito y posición geográfica) y globales (e.g., clima, distribución de corrientes, nivel del mar) que son útiles en el contexto de la reconstrucción de la comunidad. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 b) consignan diferentes factores ambientales que podrían explicar el dominio de elementos herbáceos desérticos o semidesérticos en la Paleoflora de la Formación El Cien: los requerimientos físicos para el depósito de las fosforitas imponen la existencia de corrientes frías, donde la productividad es alta; las celdas subtropicales de alta presión producen sequía en las costas occidentales de los continentes; éstas son un factor determinante en la formación de los desiertos actuales, de hecho éstos se ubican donde se encuentran las celdas de alta presión (otro de los factores que propician el desarrollo de los desiertos son las corrientes frías; Axelrod, 1978). Además, factores como el deterioro climático que tuvo lugar hacia la segunda mitad del Eoceno y cuyo máximo se ubica en el Oligoceno (Novacek, 1999), así como las condiciones de aridez locales que produce la caída de cenizas volcánicas (Ramírez-Garduño com. pers., 2001) pueden listarse. Este último factor también puede producir condiciones que propician el establecimiento de comunidades adaptadas al estrés hídrico (o con elementos estacionales).

Sin embargo, se debe dimensionar el papel de algunos de estos factores ante la posición que guardaba Baja California en ese momento. Se propone que Baja California estaba por lo menos 500 kilómetros más al sur de su posición actual, por lo tanto es posible que las condiciones de sequía no hayan sido tan severas debido a que el aire tropical, más húmedo, penetra con mayor frecuencia en latitudes menores (Axelrod, 1978). De la misma manera, la posición de Baja California amortiguaría las bajas temperaturas durante esta parte del Terciario. Estas últimas condiciones pudieron propiciar ambientes menos severos donde prosperaran organismos con requerimientos ecológicos que suponen mayor humedad y/o temperatura que para el modelo de pastizal templado propuesto por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 a y b).

El inventario polínico (Martínez-Hernández, no publicado) parece dar sustento a esta aseveración. Algunos de los géneros o familias bajo estas condiciones son: Ulmaceae, Bombacaceae, Palmeae, Bignoniaceae, Piperaceae, etc. Mientras que otros taxa como *Fremontodendron*, *Reeversia*, *Caesalpinaceae*, *Acacia*, *Bursera*, *Agavaceae*, *Euphorbiaceae*, *Anacardiaceae*, y el mismo *Ficus* que en la actualidad son moradores de bosques tropicales más secos (y con altura del dosel variable) e incluso de bosques esclerófilos, sugieren que la vegetación estaba constituida por elementos adaptados a ambientes estacionales con algún grado de

deseccación, potenciado también por el aporte ignimbrítico. En este sentido, la propuesta de vegetación sabanoide (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996 a) debe ser valorada bajo la consideración que este tipo de comunidades suele ser heterogénea en cuanto a la composición taxonómica, densidad de elementos herbáceos, arbustivos y arbóreos. Este tipo de vegetación prospera en regiones tropicales y subtropicales, y se diferencian de los pastizales templados por sostener una mayor cantidad de elementos arbóreos, tener rangos más amplios de precipitación y porque, los últimos, se encuentran en latitudes medias o a grandes alturas (Jacobs *et al.*, 1999).

La pregunta natural es si los elementos herbáceos son realmente tan abundantes. Hay que recordar que las herbáceas, especialmente las gramíneas, son polinizadas por el viento, y por lo tanto, la cantidad de polen que producen es considerablemente superior a la producida por otras plantas. Así, es posible que los elementos más abundantes en El Cien estén sobrevalorados y no representen la vegetación a nivel regional. Más allá de esta discusión es posible aseverar, por los elementos del listado y los factores físicos, que la comunidad estaba expuesta a condiciones que en la actualidad son características de sitios estacionales, probablemente secos, sin embargo, tropicales.

Existe otra serie de elementos paleoflorísticos que hacen necesario evaluar las condiciones de depósito de la formación. Como se mencionó, uno de los rasgos característicos del ambiente de depósito fueron los ciclos de regresiones y transgresiones marinas, marcadas sobre todo en el miembro San Juan, así como el ambiente deltaico de la parte superior del mismo (Fischer *et al.*, 1995). Este régimen de desecación e inundación seguramente determinó la constitución de las comunidades, al crear toda una gama de condiciones particulares que tendrían elementos florísticos distintos, dependientes de sus propios requerimientos ecológicos. Estos taxones indicadores de humedad son Cyperaceae, Pontederiaceae (acuáticas o semiacuáticas), *Typha*, pteridofita, incluso las gramíneas. Igualmente la alta representación de Chenopodiaceae-Amaranthaceae y Graminae pudo estar subordinada a estas condiciones locales si se considera que las regresiones habrían posibilitado condiciones más secas características de los ambientes que habitan estas familias en el presente.

En suma, la posición geográfica de Baja California en el límite Oligoceno-Mioceno y algunos de los elementos florísticos señalan que las condiciones bajo las que prosperó la comunidad eran estacionales, probablemente con temporadas secas más que frías, donde crecían algunos elementos perennifolios. Esta condición es común en bosques tropicales subcaducifolios o caducifolios. Los factores que afectaron de manera local a El Cien como los ciclos de transgresiones y regresiones representaron un factor determinante en la conformación de la comunidad en donde las observaciones hechas hasta ahora sugieren un escenario con:

- Ambiente deltáico y lagunar que condicionó la instalación de comunidades acuáticas.

- Es probable que las herbáceas de las familias Chenopodiaceae-Amaranthaceae y Graminae estén sobrestimadas debido a la gran cantidad de polen que producen y a que, probablemente, formaran una

comunidad a lo largo de la línea de costa y por tanto más cercana al cuerpo de depósito. En el presente se observan comunidades costeras halófilas, donde estos taxones dominan el paisaje.

-Las características del conjunto de las maderas observadas por Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales (1994), que indican estacionalidad no pronunciada, pueden ser producto de, por un lado, que los taxones no desarrollen patrones anatómicos que se relacionen con algún estado ambiental determinado (por las estrategias ecológicas de los elementos florísticos representados), o bien, las condiciones de estacionalidad se hayan visto amortiguadas por su cercanía a los cuerpos de agua. Sin embargo, es necesario una evaluación cuidadosa del conjunto de maderas para ser concluyente en este sentido.

-Los fósiles sobre los que se ocupa esta tesis indican, por su identidad, condiciones tropicales. Sin embargo, algunos de sus caracteres hacen suponer estacionalidad no originada por frío, sino por desecación. *Maclura procumbens*, *M. martinezii* y *Tapirira peninsularis* muestran características que dentro de su grupo y, salvo consideraciones filogenéticas, se inclinan a la xeromorfía.

-El aporte de material volcánico acentuó las condiciones de aridez locales, condicionando la persistencia y desarrollo de taxones mejor adaptados a este tipo de estrés.

Análisis filogenético de Moraceae- Existen diversas interpretaciones de las relaciones naturales dentro del grupo que intentan identificar tanto el grupo hermano de la familia como las relaciones de parentesco que existen al interior de ésta. La familia Moraceae es reconocida como un grupo natural en la mayoría de las hipótesis (Berg, 1989); sin embargo, Humphries y Blackmore (1989) concluyen, a partir de un análisis cladístico que incluye 15 caracteres vegetativos y reproductivos, que la familia no es un grupo monofilético. De esta última hipótesis resalta el hecho de que la tribu Artocarpeae se encuentra formando una politomía con Cannabinaceae/ Ulmaceae y ambas forman parte del grupo hermano de la mayor parte de los miembros de la familia, y por lo tanto fuera de ella. Por el contrario, Berg (1989) sostiene la monofilia de la familia pero no acierta en reconocer al grupo hermano, en su lugar propone dos hipótesis alternativas. En la primera, las moráceas forman parte de un grupo que incluye a las familias Cannabaceae y Ulmaceae y cuya división con Urticaceae-Cecropiaceae obedece a la placentación apical de las primeras y basal en las últimas. Esta hipótesis supone que los estambres inflexos (urticáceos) y la liberación explosiva del polen se originaron dos veces (Moraceae y Urticaceae). Alternativamente, propone a la familia Urticaceae como la más cercanamente emparentada, en este caso los estambres urticáceos se desarrollarían una sola vez en el transcurso de la evolución, sin embargo, la posición basal de los óvulos parecería dos veces (Berg, 1989). Berg (1989) parece inclinarse por la primera opción y juzga que la ausencia de estambres urticáceos de algunos miembros de la familia derivados de ancestros que sí poseían este tipo de estambres resulta improbable debido a diferencias en la ecología, hábito y caracteres

foliares. Si bien no es posible señalar con la precisión deseable el grupo más cercanamente relacionado con la familia Moraceae, las opciones se restringen a las familias Urticaceae, Ulmaceae y Cannabaceae, que, seguramente, se originaron a partir del plexo ancestral (Croizat, 1968).

Los análisis filogenéticos de los dos autores anteriores arrojan hipótesis igualmente disimilares en lo referente a la posición relativa de las tribus de la familia. Con los caracteres usados por Humphries y Blackmore (1989), la relación de las tribus Ficeae, Dorstenieae y Castilleae no queda resuelta y sólo es posible observar que la tribu Moreae es el grupo hermano de las demás, con excepción de Artocarpeae, que en este árbol está fuera de la familia.

Para Berg (1989), la única cosa clara es que la tribu Ficeae representa una rama separada de la que da origen a las demás tribus. Los argumentos que utiliza para colocar a tribus como grupos hermanos son francamente débiles, como él mismo lo sugiere. Por ejemplo, la posición cercana entre la tribu Moreae con Dorstenieae es producto de la presencia de especies herbáceas en ambas (*Dorstenia* y *Fatoua*). Corner (1962) y Berg (1973) hacen notar que la mayoría de los caracteres que se usaron anteriormente para subdividir a la familia son de poca utilidad, incluso la estructura de las inflorescencias no es tan útil como se suponía.

El análisis no concuerda con las divisiones a nivel de tribu propuestas para la familia, sin embargo, la relación de algunos grupos de géneros y secciones se reconocen en él como monofiléticos. En los cladogramas pueden distinguirse dos grupos que divergen tempranamente. El primer clado (Fig. 5) incluye a *Malasia*, *Prainea*, *Artocarpus* y *Poulsenia*, todos ellos son parte de la tribu Moreae (sensu Berg, 1983). En el segundo clado (internodo 89) se pueden ubicar la mayoría de las especies. Según la delimitación de las tribus propuesta por Berg (1983), la tribu Moreae, resultaría un grupo parafilético debido a que no todos los descendientes del linaje son incluidos en la tribu. *Antiaris* y *Castilla* son géneros hermanos; sin embargo, al no encontrarse con *Helicostylis*, *Maquira*, *Mesogyne*, *Naucleopsis*, *Perebea* y *Pseudolmedia*, hacen de la tribu Castilleae un grupo polifilético. Se reconoce igualmente que la mayoría de los géneros de las tribus Castilleae, con excepción de *Antiaris* y *Castilla*, y *Dorstenieae* comparten ancestría común. La tribu *Dorstenieae* es parafilética. El clado formado por *Antiaris* y *Castilla* es el grupo hermano de *Ficus* y por lo tanto de Ficeae. Los géneros *Broussonetia* (sección *Broussonetia* y *Alleanthus* reconocidas como grupos hermanos) *Morus*, *Clarisia*, *Plecosperrum* y las cuatro secciones de *Maclura* forman un grupo monofilético. En este sentido se apoya la idea de Berg (1977) al sugerir el parentesco cercano de *Plecosperrum* con *Maclura*. Los géneros *Trophis* (sensu Corner, 1962) y *Streblus* no son grupos naturales. El análisis cladístico no reconoce la reducción de los géneros *Maillardia* y *Calpidochlamys* a secciones del subgénero *Trophis*, tal y como lo propone Corner (1962), por el contrario, coincide con la opinión de Berg y ter Welle, *et al.* (ambos en ter Welle *et al.*, 1986 a) en que *Maillardia* y *Calpidochlamys*, deberían ser excluidos del grupo. Sin embargo, *Maillardia*, aunque no puede ser una sección del subgénero *Trophis*, es el grupo hermano del género. La sección *Paratrophis* (Corner, 1962) del género *Streblus* es polifilética, *Streblus*

glaber y *S. pendulinus* se ubican en porciones distintas del árbol. *S. glaber*, *S. asper* (sección *Streblus*) y *Sloetiopsis* forman un grupo monofilético, concordando con la posición expresada por Berg (1977) y Corner (1962) en la que se consideran como grupos cercanamente relacionados. Si bien los grupos reconocidos por el análisis están soportados por caracteres homoplásicos, resulta interesante la congruencia que existe entre ciertos grupos en relación con los esquemas propuestos por diferentes autores que han empleado métodos tradicionales para proponer sus hipótesis de relación, sobre todo a nivel genérico e inferior. Además evidencia la relación de niveles más inclusivos sobre los que no se tiene certeza sobre su delimitación. Así, resulta claro que la delimitación de tribus en la familia ha obedecido más a una condición de operatividad que a la certeza de una relación de ancestro-descendiente. Algunos autores dejan ver que Moreae con o sin estambres urticáceos (que en esquemas previos corresponden a Moreae y Artocarpeae respectivamente) es poco realista (e.g., ter Welle *et al.*, 1986 a y b), el cuestionamiento no sólo involucra la unión artificial de las tribus, sino que también, opera en el sentido de que los grupos previos, al menos en Artocarpeae (Berg, 1989), no corresponden a grupos naturales y por lo tanto deberían ser circunscritos a otras tribus o bien, como lo evidencia el análisis, a la total redefinición de éstas, por supuesto si es que el patrón presentado aquí fuera confirmado por otros análisis. Si se sigue el esquema en el que se propone Artocarpeae como tribu, ésta resultaría polifilética o si se adopta como esquema a Moreae, como ya se mencionó, representaría un grupo parafilético, de cualquier forma es claro que adoptando cualesquiera de las dos posturas, comparadas con el cladograma, conducirían a un tratamiento artificial de las tribus.

Como ha sido ilustrado por muchos trabajos, el eje sobre el que se mueve la evolución del xilema es la adaptación al medio ambiente (e.g., Carlquist 1975 y 1988; Wheeler y Baas, 1991). Esta condición potencia la cantidad de paralelismos, convergencias y reversiones en los caracteres del xilema secundario y en consecuencia limita su utilidad en estudios filogenéticos (Noshiro y Baas, 1998). Esto posibilita que muchos estados de carácter se generen de manera similar en diferentes grupos taxonómicos de manera independiente (Carlquist, 1988). Existen taxa que no están cercanamente relacionados pero que exhiben características diagnósticas idénticas y por tanto las entidades son prácticamente indistinguibles entre sí, e.g., *Maesopsis eminii* (Rhamnaceae) y *Albizia adiantifolia* (Fabaceae). Sin embargo, y a pesar de los paralelismos, es claro que los linajes muestran cierta tendencia hacia patrones anatómicos particulares. Son dos las evidencias que apuntan en este sentido. Por un lado es posible reconocer a los taxa de los diferentes linajes a partir del conjunto de caracteres de la madera (síndromes) - en algunos grupos no es posible reconocer géneros o especies e.g. Annonaceae-, aunque se podría afirmar que pocos grupos se reconocerían por innovaciones evolutivas (apomorfias). La otra línea de evidencia es orientada por métodos cladísticos. Baas *et al.* (2000) analizan la coherencia de los caracteres anatómicos de la madera con respecto a la clasificación del Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1998) basada únicamente en evidencia molecular. Encuentran que, a nivel ordinal, en algunos

grupos la cohesión con respecto a las características de la madera aumenta, mientras que en otros se mantiene o disminuye. Lo interesante de este trabajo es que ilustra una mayor congruencia general de los caracteres de la madera en el esquema construido con base en caracteres moleculares (APG, 1998), mientras que la congruencia disminuye en aquellos sistemas de clasificación que se basan en evidencia morfológica y que incluyen en su delimitación ordinal algunos caracteres de la madera (la comparación realizada por Baas *et al.* (2000) con base en el esquema de clasificación de Mabberley, 1997/ Kubitzki, 1993; éstos son modificaciones de los sistemas de Cronquist, 1981, Thorne, 1976 y ; Takhtajan, 1983). De esta manera, es probable que la madera contenga información filogenética importante, al menos a nivel ordinal.

Aunque a menudo se reconoce la monofilia de clados que muchas veces ya han sido propuestos sobre la base de otras fuentes de información incorporadas a análisis cladísticos (e.g., *rbcL* en la delimitación de Cornaceae, Noshiro y Bass, 1998; la monofilia de un grupo de Anacardiaceae, Terrazas, 1994), o bien por el criterio del especialista, las hipótesis de relación que se originan a través de la madera a menudo resultarán débiles en cuanto a que no están sustentados por un número suficiente de sinapomorfias. En análisis filogenéticos realizados en otras familias y que usan a la madera como fuente primaria de información se encuentra, invariablemente, que el número de convergencias, paralelismos y reversiones es alto (e.g., Bass *et al.*, 1988; Zhang, 1992; Noshiro y Bass, 1998). Sin embargo, es claro, tomando en cuenta la condición anterior, que la madera es de utilidad en la reconstrucción de la filogenia de los grupos y por tanto su variación no sólo es producto de la plasticidad ambiental (que también es manifestación genética: los patrones de expresión fenotípica son en algún momento de importancia adaptativa y la base genética que le da sustento a cierto patrón es heredable) sino también de la historia común. En consecuencia, la madera no debe ser descartada a priori ya que puede ser potencialmente informativa siempre y cuando haya una evaluación cuidadosa de los caracteres. En caracteres en los que, a través de trabajos de anatomía ecológica de la madera, se ha observado correlación marcada entre su manifestación y el ambiente, y en consecuencia se han calificado como plásticos, se debe ser cuidadoso, pues si se excluyen a primera vista puede perderse información valiosa. Por ejemplo, si se consideran los múltiples trabajos eco-anatómicos que documentan la correlación entre el diámetro de los vasos con la temperatura (latitud), se podría dar como un hecho su exclusión en los análisis filogenéticos, sin embargo, puede no existir tal correlación para el grupo sujeto a análisis. Noshiro y Baas (1998) encuentran que en Cornaceae no existe, por ejemplo, ninguna correlación entre el diámetro tangencial y la latitud, y en consecuencia deciden incorporar el carácter en su análisis cladístico; este resultó sinapomórfico para uno de los clados. En la misma familia existen caracteres en condiciones similares: las traqueidas vasculares, engrosamientos en espiral en fibras y vasos se han considerado atributos relacionados a tipos ambientales específicos, sin embargo, son sinapomorfias a cierto nivel de universalidad.

El reconocimiento común de grupos por parte de otras fuentes es sin duda interesante debido a que documenta cierta correspondencia en los cambios evolutivos a diferentes niveles (anatómico-morfológico y molecular); sin embargo, esta congruencia no es siempre detectable o incluso existente. Lo anterior puede deberse por un lado al paralelismo manifiesto en la madera, a las vías evolutivas que operan en los diferentes niveles (selección vs. neutralismo) y a que los caracteres moleculares son por lo general más conservativos.

Biogeografía histórica de Moraceae- La biogeografía de la vicarianza busca explicar la distribución de los grupos monofiléticos sobre las áreas en las que habitan por medio de la reconstrucción de la relación histórica entre éstas (van Vellen *et al.*, 1999). Sin embargo, las relaciones entre áreas pueden verse afectadas por los patrones de distribución de los taxones sobre los cuales se intenta recuperar la historia biogeográfica de los organismos. Se han reconocido tres fuentes de error; los taxones con distribución amplia, las áreas de simpatria y áreas perdidas (e.g., Morrone y Carpenter 1994; Enghoff, 1996). Los primeros son aquellos taxa terminales que se encuentran en más de una de las áreas bajo estudio (Morrone, 2000); según se definieron las áreas aquí, la mayoría de los taxa muestran una distribución en menor o mayor medida, amplia. Sólo 5 de los 46 géneros analizados tienen distribución restringida a una de las zonas (son endémicos de éstas). Si se consideran áreas más inclusivas, la proporción disminuye a 19 que se restringen a América, 9 a África, y 12 a Asia y el Pacífico, los 6 restantes se circunscriben a más de una de las zonas: *Artocarpus* en Asia, el Pacífico, *Dorstenia* en África y América, *Antiaris* en África y Malasia, *Alleanthus* en Madagascar y Malasia, y *Ficus* y *Morus* con distribución cosmopolita. De la misma manera todas las áreas se encuentran más de una vez en el cladograma, las áreas definidas contienen a varios géneros de la familia (áreas de simpatria).

Son tres las formas que se han sugerido para tratar estos patrones. El supuesto 1 trata a las áreas con taxones ampliamente distribuidos como mono y parafiléticas, mientras que para el supuesto 2 pueden ser mono, para o polifiléticas. El supuesto 0 considera a los taxa con distribución amplia como sinapomorfias para las áreas habitadas por éstos, se consideran como áreas hermanas (Morrone y Carpenter, 1994). No existe una interpretación para las áreas de simpatria bajo el supuesto 0 (Enghoff, 1996), mientras que para el supuesto 1 se interpreta que estas áreas son producto de patrones duplicados seguidos de extinciones. El supuesto 2 incluye al 1 y acepta la dispersión (Morrone, 2000).

En el cladograma de áreas obtenido mediante el análisis de parsimonia de Brooks (Figs. 7, 8 y 9 se observa el evento de ruptura de un área ancestral en tres partes: Sudamérica, África, y Pacífico-Asia. Es claro que el primer evento, excluyendo a Europa y Norteamérica, corresponde a un evento de historia en común de las áreas (la deriva entre Australia, África y Sudamérica); sin embargo, esta claridad se pierde cuando se observan las ramas que corresponden a eventos posteriores. Por ejemplo, en el grupo asiático y del pacífico, Asia

continental y Malasia nunca estuvieron unidas a Australia y Nueva Guinea, y muchas de las islas del Pacífico se originaron a partir de episodios volcánicos. En la evolución de esta área particular puede observarse, probablemente, el efecto de la dispersión. En este sentido, y por ello criticada, el tratamiento que le da la biogeografía vicariante a la evolución de las áreas tiene problemas debido a que la trata como un proceso análogo al de la evolución de los taxa. Mientras que la evolución de estos últimos, en la mayoría de los casos, es divergente, la de las áreas muy a menudo es el resultado de la convergencia de terrenos con orígenes diversos (Hovenkamp, 1997). Por otra parte, las sinapomorfias para las áreas (definidas por los taxa compartidos), pueden alcanzarse a través de transmisión horizontal (dispersión) y no reflejar, por lo tanto, ancestría común (Hovenkamp, 1997). Por lo tanto se debe tener en cuenta que la dispersión puede ser un proceso importante en la historia biogeográfica de la familia y en general en la configuración de la flora de regiones particulares.

Los resultados de ambos análisis concuerdan en señalar que las áreas geográficas importantes en la diversificación de la familia Moraceae son Sudamérica y Malasia. El origen de la familia puede circunscribirse, según el análisis de áreas ancestrales de Bremer, a cualesquiera de las dos regiones. La aparente discordancia entre los lugares de origen puede ser superada si se considera que las áreas actuales de distribución son el producto de la evolución tectónica de la corteza terrestre; al observar los cladogramas de áreas (Figs. 7, 8 y 9) es evidente que la topología de los árboles plasma la relación de organismos limitados en su distribución al hemisferio sur. Así, resulta más sencillo pensar que el centro de origen de la familia puede ser ubicado en Gondwana y no en las áreas definidas por la posición geográfica que ocupan en el presente: Sudamérica (Brasil) o Malasia. Sin embargo, no existe evidencia alguna que sugiera que la península de Malasia formó alguna vez parte del continente Austral, aunque algunas masas terrestres que forman parte de Indonesia o cercanas a ésta, como Nueva Guinea (oeste) o Nueva Caledonia, e incluso Australia, tienen origen gondwánico (Veillon y MacKee, 1981; Hallam, 1994; www.mobt.org, 2000). En este sentido, es probable que el reconocimiento de Malasia como el área ancestral de las moráceas sea el producto de eventos posteriores de diversificación e introducción. En los cladogramas de áreas se observa que Malasia y Asia continental forman un clado derivado, entre algunas de sus áreas hermanas, más basales, se encuentran terrenos con afinidad gondwánica. Así, la presencia de Moraceae en el hemisferio norte se debe a un evento posterior en el tiempo, y sin embargo, muy temprano en la historia. El registro fósil de la familia en Asia se extiende hasta el Paleógeno. El clado Australia- Nueva Guinea-Pacífico-Asia-Malasia, según la evidencia geológica, tectónica y de distribución (e.g. Grant, 1971; Raven y Axelrod, 1974), no puede interpretarse como el resultado de la divergencia de áreas a partir de una original, por lo tanto la relación reconocida por el análisis para estas parece ser más bien el efecto de la dispersión desde terrenos de origen gondwánico.

Debe tomarse con cautela la posición que guardan Norteamérica y Europa en los cladogramas de áreas debido a que están definidas por taxones con amplia distribución (*Ficus* y *Morus*) y puede ser, en consecuencia,

un artificio del análisis. Tampoco puede asumirse que el patrón represente la divergencia evolutiva en grupos laurásicos y gondwánicos, porque además de ser áreas definidas por taxones con amplia distribución, tendría que pensarse en que el plexo ancestral de Moraceae se ubicaría en tiempos geológicos más antiguos (Triásico superior-Jurásico inferior) cuando la Pangea aún no se había disgregado (Hallam, 1994). Se han propuesto diferentes edades mínimas para el origen de las angiospermas con base en el registro fósil (e.g. Valanginiano-Hauteriviano; Friis *et al.*, 1999) o a través de relojes moleculares (e.g., 125 m.a para las eudicotiledóneas; Magallón *et al.*, 2001), sin embargo, no existe evidencia hasta el momento, que ubique su origen por debajo del Cretácico. Parece más probable pensar que dado el método empleado, las áreas de Europa y Norteamérica se traten como basales debido a la representación marginal de miembros de la familia en ella. Al ser las áreas definidas virtualmente por ausencias, quedarán más cercanas a la base del árbol, donde se ubica el área hipotética que se usó para enraizarlo, que se codificó como cero para todas las áreas.

La hipótesis biogeográfica generada a partir del presente análisis concuerda en general con la propuesta por Axelrod (1972); en ambos casos se reconoce el origen Gondwánico de las moráceas, particularmente sudamericano. Sin embargo, los procesos que dan como resultado las distribuciones geográficas actuales difieren. Axelrod (1972, 1974) sugiere que la dispersión temprana es el mecanismo principal por medio del cual las moráceas pasaron de Sudamérica a África, mientras que aquí se propone una hipótesis, para el primer evento, vicariante, aunque, como se observó en las regiones del sureste asiático, la dispersión no puede ser descartada. Entre los 125-130 m. a. África y Sudamérica comienzan a separarse, y permanecieron en contacto cercano hasta los 90 m.a. (Axelrod, 1974). por lo que, para ambas hipótesis, se parte bajo la premisa de que la familia ya se encontraba diferenciada hacia el Cretácico inferior, antes de que las masas continentales comenzaran a migrar. En las figuras 7 y 8 pueden observarse una serie de eventos que corresponden a la deriva de Gondwana, previo a la separación de África y Sudamérica, Australia (o el grupo donde se encuentra) derivó del resto de Gondwana. Sin embargo, en la literatura consultada, se señala que el proceso de separación de Gondwana es inverso. Australia permaneció en contacto por más tiempo con Sudamérica vía Antártida, separándose por completo, aproximadamente a los 49 m.a. (McGowran, 1973). Por otro lado, África y Sudamérica permanecieron unidas por menos tiempo, probablemente hasta los 100 m.a. (Raven y Axelrod, 1974).

Aparentemente, el registro fósil aporta evidencia que parece contraria a las ideas sobre el origen de la familia propuestas con base en la distribución actual. Con frecuencia se alude a la revisión del registro fósil de la familia, debido que se han detectado un número considerable de identificaciones erróneas (e.g. Taylor, 1990); sin embargo, las evidencias más antiguas del grupo, aunque dudosas, pueden ser referidas a estratos del Cretácico superior y con más confianza al Eoceno de Eurasia. La representación laurásica, aunque importante, es probable que no constituya evidencia del origen de la familia en estas latitudes por diversas razones. Una de ellas es el carácter fragmentario del registro, es decir, no es posible afirmar que las moráceas no se encuentren en estratos

gondwánicos tempranos (particularmente en Sudamérica) ya sea por muestreo insuficiente, o bien porque no se haya conservado su presencia en las rocas sedimentarias.

Por otra parte, la importancia de Laurasia en el desarrollo evolutivo e historia biogeográfica de la familia puede reconocerse por eventos más recientes, específicamente para algunos grupos de organismos reconocidos en el cladograma. Por ejemplo, el clado *Malasia-Poulsenia* que según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Tabla 8 y Fig. 5) tiene como sitio de mayor probabilidad de origen *Malasia*; *Artocarpus*, como miembro del clado, cuenta con un registro fósil bastante considerable en Asia, Europa y Norteamérica a partir del Terciario temprano (e.g. MacGinitie, 1953; Taylor, 1990; Collinson, 1989), aunque Tippe (1938) menciona formas similares para el Cretácico superior de Euroasia. Incluso en México existe un registro referido al Cretácico superior de Coahuila (Cevallos-Ferriz y Ramírez Garduño, 1998). El registro fósil de *Artocarpus* apunta a que se distribuía ampliamente en la vegetación denominada boreotropical (Wolfe, 1975), que se desarrollara en las latitudes medias del hemisferio norte y que, mediante la extensión de elementos florísticos a través de puentes terrestres (Atlántico Norte o Bering), formarían en el Terciario temprano una flora más o menos homogénea a lo largo de todo el hemisferio norte. *Artocarpus* eventualmente se extinguiría en Europa y Norteamérica, mientras que a la fecha persiste en Asia, Malasia y en el Pacífico (Fig. 16). Por otro lado, según la hipótesis filogenética, miembros de este linaje se desarrollarían en América, desde México a Brasil (e.g., *Poulsenia*). Así, ya que el grupo es reconocido como monofilético, el patrón biogeográfico implicaría la introducción de *Poulsenia* o de su ancestro a Sudamérica desde el hemisferio norte. La distribución actual del género parece apoyar dicha idea; *Poulsenia* crece desde México hasta la margen occidental de los Andes (Ecuador y Bolivia). Los Andes se levantaron hace aproximadamente 15 m.a. (Burnham y Graham, 1999) constituyendo así una barrera importante al paso de elementos megatérmicos laurásicos como *Poulsenia* hacia latitudes más australes.

Un patrón similar se observa en el clado *Bagassa-Chlorophora* (internodo 82; Fig. 5). Si bien las probabilidades de origen para el grupo pueden ubicarse en Malasia y norte de Sudamérica, conforme se aproxima a grupos menos inclusivos (internodos 80, 78 y 76) el origen de estos puede ser ubicado en Malasia. En el internodo 73 (clado *Clarisia-Chlorophora*; Fig. 5) las mayores probabilidades de origen son compartidas por el Norte de Sudamérica, Brasil, India y Malasia, mientras que para el siguiente grupo, todas las secciones del género *Maclura* (internodo 70), el origen es nuevamente asiático. El grupo terminal *Maclura-Chlorophora* (internodo 59) es de origen americano, sus probabilidades son las mismas para México, Centroamérica, Norte de Sudamérica y Brasil. Es probable, entonces que el ancestro del grupo del internodo 82 (*Bagassa-Chlorophora*) haya prosperado en Asia, donde sufriría eventos de diversificación posteriores (representados por los internodos 80, 78, 76, 70 y probablemente 73) y diera lugar, eventualmente, a grupos que se habrían de introducir en América desde el hemisferio norte (*Bagassa*, *Milicia*, *Morus* y *Clarisia*) o bien con origen americano (las secciones *Maclura* y *Chlorophora* del género *Maclura*) (Fig. 16). El registro fósil de este grupo monofilético se restringe a

Broussonetia del Terciario de Europa (e.g. Chandler, 1925; Palamarev y Petkova, 1987) y Plioceno de Asia (Li, et al., 1984), *Morus* se reporta desde el Paleoceno del sureste asiático (Taylor, 1990), Estados Unidos y Europa, *Chlorophora* del Eoceno medio de Inglaterra (Chandler, 1961), y las dos especies de *Maclura* identificadas en la presente tesis.

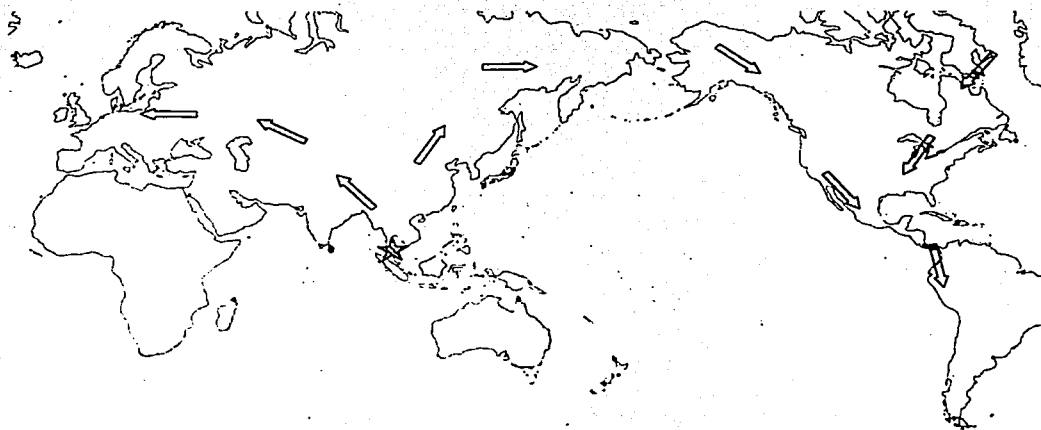


Fig. 16. Posible patrón de distribución de algunos grupos de Moraceae. *Malasia-Poulsenia* y *Bagassa-Chlorophora*.

En este sentido, el registro fósil temprano de algunos de los elementos del grupo apoya la idea de su origen asiático, con una colonización rápida de Laurasia en la que algunos de sus elementos se extinguirían en las áreas en que el registro fósil documenta su existencia. Por ejemplo, la distribución de los fósiles de *Broussonetia* muestra su presencia en Europa durante el Terciario, mientras que en el presente, se restringe a Asia y Malasia; el análisis de áreas ancestrales muestra que el área ancestral es Malasia. Por otra parte *Morus* persistió en las áreas en las que se distribuían sus formas fósiles.

El género *Maclura* (incluyendo a *Plecosperrum*, internodo 70) tiene las mismas probabilidades de origen en la India y Malasia. Sin embargo, no existe resolución en cuanto al área ancestral para internodos más exclusivos (sección *Cudrania* y secciones *Cardiogyne* y *Chlorophora*, clado 67 y 50 respectivamente); esto es, a partir de la topología del árbol y de las distribuciones actuales de las secciones no es posible reconocer las áreas ancestrales del grupo, salvo para el caso de *Maclura-Chlorophora* (clado 59). Por otra parte, resultaría difícil de

explicar el hecho de que, si se asume su origen americano, la sección *Cardiogyne* haya alcanzado su distribución africana a partir de elementos americanos en épocas recientes. Para que esto pudiera haber sucedido tendría que haber sido a más tardar en el Eoceno superior, cuando el paso entre Norteamérica y Eurasia era posible a través de los puentes del Atlántico Norte o Bering, para después introducirse en África vía Europa, o Asia a través de Arabia en Paleoceno temprano (Cooke, 1972) o Mioceno temprano (Cooke, 1972; Hallam, 1994).

El clado 88 (*Sparatosyce-Naucleopsis*) da origen a dos grupos, uno que tiene como área ancestral el Pacífico (internodo 60), mientras que el ancestro representado por el internodo 87 tiene origen sudamericano. Los taxa terminales del clado *Sparatosyce-Pachytrophe* (internodo 60) se distribuyen de la siguiente manera: *Sparatosyce* y *Streblus glaber* en el Pacífico el primero, y Malasia y el Pacífico el segundo, *Batocarpus* y *Pachytrophe* prosperan en Centro y Sudamérica, y Madagascar respectivamente. La distribución de los primeros dos géneros y del ancestro del grupo se pudo haber alcanzado vía Nueva Caledonia (de donde *Sparatosyce* es endémica) y/o Nueva Zelanda, Australia o incluso Nueva Guinea, para dispersarse hacia Malasia y el Pacífico. Durante todo el Mesozoico una serie de archipiélagos se ubicaban en el lugar que ahora ocupa el estrecho de Northfolk, entre Nueva Guinea y Nueva Zelanda. La configuración actual de la región se presenta en la figura 17. El arco, que se situaba en el límite la Placa Australiana (parte de la masa gondwánica), se conectaba a ésta por puentes que, de acuerdo con datos paleomagnéticos, presentaban la misma posición relativa que la barrera arrecifal australiana (Veillon y MacKee, 1981). Veillon y MacKee (1981) consideran que en el Cretácico inferior se dieron las condiciones más favorables (tanto por la temperatura como por los puentes terrestres), que posibilitaron el intercambio biótico entre Nueva Caledonia-Nueva Zelanda y la masa gondwánica (Nueva Guinea-Australia-Antártida-Sudamérica). La reintroducción a América (*Batocarpus*) y la colonización de Madagascar (*Pachytrophe*) es difícil de explicar debido a que el movimiento de las masas de tierra corrían en sentido contrario al que supondría la aparición de estos taxa en las regiones mencionadas. Una posibilidad es que se haya alcanzado Sudamérica a través de la Antártida vía Australia, esta última permaneció adosada a la Antártida hasta el Eoceno inferior, hace 55 m. a (Weissel y Hayes, 1972). La migración entre Australia y Sudamérica vía Antártida pudo ser continua desde el Eoceno y Oligoceno. En épocas posteriores el intercambio de elementos tropicales se dificultaría debido al enfriamiento que se da en la última parte del Oligoceno en la Antártida y a la pérdida de continuidad entre las masas continentales.

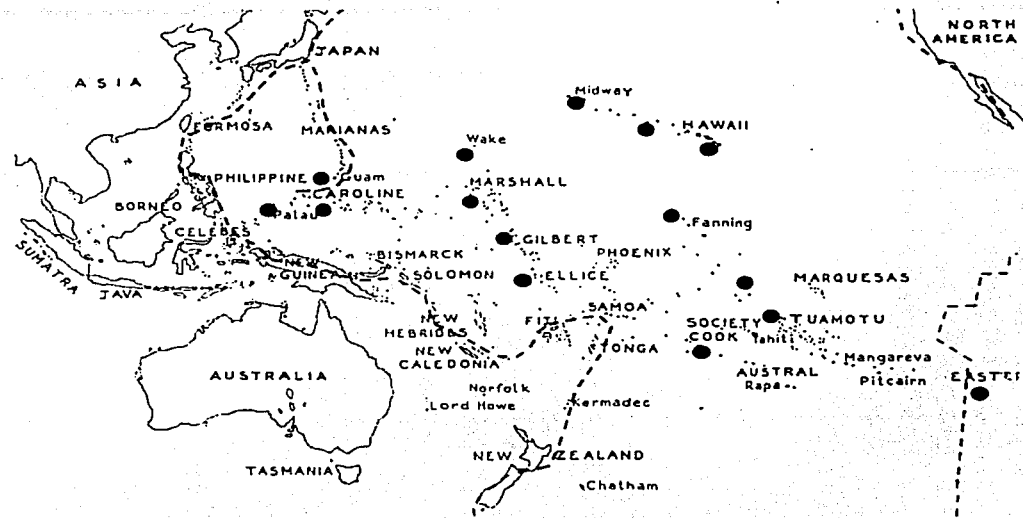


Fig. 17. Configuración actual de la región del Pacífico y sureste asiático.

La presencia de *Pachytrope* en Madagascar a partir de una distribución ancestral en el Pacífico y en Indonesia (incluyendo Malasia), aunque posible, resulta especulativa en extremo. Sin embargo, existen varios ejemplos en los que se reconocen disyunciones de géneros hermanos entre la península de Malasia, Indonesia, Nueva Caledonia e islas del Pacífico y Madagascar y África (e.g., *Dilobeia-Cenarrhenes*, *Mellanophylla-Aralidium*, *Decariodendron-Hedycarya*; www.mobot.org, 2001). Estas se explican por relictos gondwánicos del Cretácico (e.g., *Podocarpus*), dispersión a larga distancia, o bien a través de la migración directa por el paso hipotético "Lemurian Stepping-Stones" propuesto por Van Steenis (1972; en www.mobot.org, 2001), que supuestamente comunicara a Madagascar-Seychelles-India-Sri Lanka- Malasia del oeste.

El clado (internodo 83) que agrupa a la mayoría de los géneros que Berg (1977) asignó a las tribus Castilleja y Dorsteniae, tiene la misma probabilidad de origen en el norte de Sudamérica y Brasil, prácticamente todos los taxa incluidos en el grupo tienen distribución que se restringe a Centroamérica, Sudamérica y México. Los géneros *Bosqueiopsis* y *Mesogyne* crecen en África, y *Trilepsium* tiene distribución en África, Madagascar y Seychelles, mientras que *Dorstenia* se distribuye de manera disyunta en Centro-Sudamérica y África. De nuevo es posible reconocer las relaciones gondwánicas; en los cladogramas de áreas (Figs. 7 y 8) se observa que

Dorstenia es el género basal del grupo. Para aceptar la introducción a África desde Sudamérica se tendría que fijar el origen del grupo en el Cretácico o bien aceptar la dispersión a larga distancia. Es más fácil pensar que el ancestro tuviera distribución en Gondwana y que en Sudamérica se hubiera potenciado una mayor diversificación que en África una vez que derivaron estos continentes, o bien que en esta última se dieran eventos de extinción que llevaron a una menor diversidad genérica observada en el presente (Fig. 18). El registro fósil del grupo es escaso; en la revisión bibliográfica realizada para la elaboración de la presente tesis únicamente se encontró a *Dorstenia* en el Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, México (Martínez Hernández y Ramírez Arriaga, 1999).

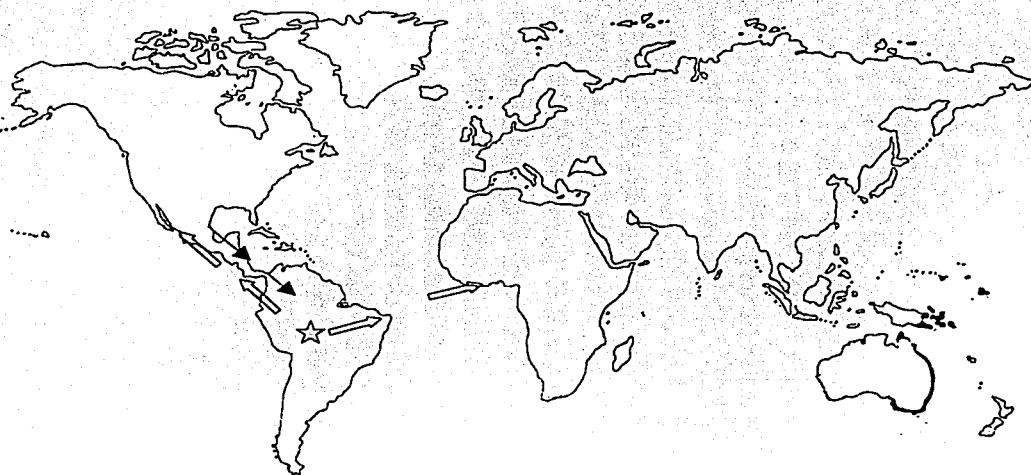


Fig. 18. Patrón biogeográfico de algunos grupos de Moraceae. Las flechas gruesas señalan el patrón observado en el clado *Dorstenia-Naucleopsis*. Las flechas delgadas indican la introducción a Sudamérica del género *Trophis*, con origen norteamericano.

La introducción a Norteamérica de elementos sudamericanos, como *Dorstenia*, se pudo haber dado a lo largo de distintos periodos de tiempo. Para el intercambio de elementos florísticos entre estas dos zonas se proponen vía el arco protoantillano que operó durante el Cretácico, las conexiones antillanas en el Terciario, o por Centroamérica meridional en el Terciario tardío (Wendt, 1998). Sin embargo, no existe un consenso sobre los eventos tectónicos particulares, tiempo y posiciones relativas en el que estos puentes pudieron haber funcionado. Aunque no sean puntualmente reconocidos los procesos geológicos, el intercambio biótico entre Norte y

Sudamérica, en ambos sentidos, se ha documentado con base en evidencia de vertebrados fósiles en el Cretácico superior y Paleoceno (Wendt, 1998). Los intercambios entre las dos regiones geográficas se dio a mucho mayor escala hacia el Plioceno, cuando se estableció el Istmo de Panamá (Wendt, 1998) (Fig. 18).

Los géneros de este último clado que prosperan en el presente en México y Centro y/o Sudamérica (*Dorstenia*, *Brosimum* y *Pseudolmedia*) es posible sean representantes de estos eventos introducidos desde Sudamérica a México. Los periodos de introducción de *Dorstenia* (Martínez Hernández y Ramírez Arriaga, 1999) y *Pseudolmedia* (Colina, com. pers., 2001), pueden ser reconocidos como de edad mínima en el Paleogeno: ambos se encuentran en el Oligoceno de Puebla. El registro de *Pseudolmedia* en el Oligoceno poblano y el hecho de que ahora se distribuya en México, Antillas y la parte norte de Sudamérica tienen implicaciones interesantes. Aunque el grupo es de origen sudamericano, en el género se observa un patrón de distribución similar al de *Poulsenia*, en este sentido podría suponerse una introducción a Sudamérica desde el norte, limitada por el levantamiento de los Andes, o por el contrario suponer que *Pseudolmedia* tuviera distribución terciaria amplia en América, hasta México, para extinguirse posteriormente en las zonas tropicales que se ubicaran en la parte oriental de los Andes. El género *Trophis* con ancestro sud o centroamericano, se originaría en Norteamérica, para introducirse en Sudamérica (clado 55; Tabla. 8, Fig. 18)

De esta manera pueden reconocerse por lo menos 5 patrones biogeográficos:

1.-Linajes con origen y amplia distribución (fósil o reciente) laurásica, en la que algunos géneros se introducirían a Meso y/o Sudamérica por conexiones laurásicas (*Poulsenia* del clado *Malasia-Poulsenia*; *Bagassa*, *Milicia*, *Morus* y *Clarisia* del clado *Bagassa-Chlorophora* y el ancestro de las secciones *Maclura* y *Chlorophora* del género *Maclura*).

2.-Grupos con origen en Sudamérica que dieran lugar a linajes con origen en el Pacífico con representantes sudamericanos (*Batocarpus* del clado *Sparattocyse-Pachytrophe*).

3.-Linajes que evidencian relaciones gondwánicas en el Cretácico (géneros *Dorstenia*, *Bosqueiopsis*, *Mesogyne* y *Trilepsium*, en el clado 83) de África y Sudamérica.

4.-Linajes de origen sudamericano con géneros que se introducirían a Norteamérica (México) en diferentes tiempos (*Dorstenia* y probablemente *Pseudolmedia* en el Oligoceno, *Brosimum* con el establecimiento del Istmo de Panamá en el Plioceno).

5.-Linajes con origen norteamericano (México) con distribución actual desde México a Sudamérica (los subgéneros *Trophis* y *Prototrophis*).

CONCLUSIONES

Los fósiles descritos y determinados afines a las familias Moraceae y Anacardiaceae son de especial relevancia considerando que son formas no reconocidas en el presente y que evidencian relaciones evolutivas y biogeográficas de los grupos en los que se insertan.

La hipótesis filogenética con caracteres anatómicos de la madera está pobremente sustentada; la cantidad de paralelismos y reversiones apoya la idea de la relevancia del papel del medio físico en la evolución del xilema secundario. Algunos grupos monofiléticos evidenciados por el análisis concuerdan con la idea de diferentes autores sobre las relaciones entre algunos grupos de géneros; sin embargo, las diferencias son también notables, sobre todo en la circunscripción de las tribus. Es necesario, entonces, el análisis de otro tipo de evidencia (caracteres) con el objeto de contrastar las diferentes hipótesis.

A partir de los análisis biogeográficos puede decirse que:

1.- la familia tiene origen Gondwánico, y el registro fósil documenta que algunos linajes alcanzaron Laurasia probablemente desde el Cretácico superior.

2.- Los linajes laurásicos que prosperaban en la flora Terciaria megatermal, se introdujeron nuevamente a Sudamérica a través de Norteamérica (*Poulsenia*, *Morus*, *Clarisia* y *Maclura*), cuando el establecimiento de puentes terrestres así lo permitieron (Paleógeno o Neógeno), o por la dispersión a larga distancia.

3.- El paso en el sentido inverso también ocurrió desde el Paleógeno (*Dorstenia* y *Pseudolmedia*).

4.- El clado más derivado *Dorstenia-Naucleopsis* tiene géneros con distribución africana y americana, por lo tanto el origen de este se pueda remitir al Cretácico, cuando ambas masas terrestres permanecían en contacto estrecho. Esto implica que si bien el clado es el más derivado según la hipótesis filogenética, el ancestro puede remitirse al Cretácico.

5.- Todas las ramas en el cladograma pueden fijarse en edades tempranas, ya sea por que así lo evidencia el registro fósil, o bien por las restricciones que imponen los eventos de geografía histórica que limitan los eventos de deriva de los macizos terrestres a ciertos períodos de tiempo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alatorre, A. E. 1988. Stratigraphy and depositional environments of the phosphorite-bearing Monterrey Formation in Baja California Sur. *Economic Geology* 83: 1918-1930.
- Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plant. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
- Applegate, S. P. 1986. The El Cien Formation, strata of Oligocene and early Miocene age in Baja California Sur. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 6: 145-162.
- Axelrod, D. I. 1972. Plate tectonics and problems of angiosperms history. XVII International Zoological Congress., Theme 1. *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. pp 16.
- Axelrod, D. I. 1978. Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Science* N° 132.
- Baas, P., P. M. Esser, M.E.T. Van der Westen y M. Zandee. 1988. Wood anatomy of the Oleaceae. *IAWA Bulletin* n. s. 9: 103-182.
- Baas, P., Wheeler, E. y M. Chase. 2000. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 3-17.
- Bailey, I. W. y Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells. *Proceedings American Academy of Arts and Science* 54: 149-204.
- Beal, C. 1948. Reconnaissance of geology and oil possibilities of Baja California, México. *Geological Society of America* 31: 1-138.
- Becker, H. F. 1961. Oligocene plant from the upper Ruby River basin, southwestern Montana. *Geological Society of America* 82: 1-127.
- Benton, M. J. 1993. *The fossil record*. Chapman-Hall. Londres. Reino Unido.
- Berg, C. C. 1973. Some remarks on the classification and differentiation of the Moraceae. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht* 386: 1-10.
- Berg, C. C. 1977. Revisions of African Moraceae (excluding *Dorstenia*, *Ficus*, *Musanga*, and *Myrianthus*). *Bulletin de Jardin Botanique National Belgique* 47: 267-407.
- Berg, C.C. 1978. Cecropiaceae, a new family of the Urticales. *Taxon* 27: 39-44.
- Berg, C. C. 1983. Dispersal and distribution in the Urticales- An outline. In: *Dispersal and Distribution. An International Symposium. Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7. Verlag Paul Parey, Hamburgo y Berlín. pp 219-229.

- Berg, C. C. 1989. Systematics and phylogeny of the Urticales. Ed. Crane, P. y S. Blackmore. En: Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae Vol 2. Systematics Association Special Volume No. 40B. Clarendon Press, Oxford. pp 193-220.
- Berry, E. W. 1925. The Tertiary flora of the island of Trinidad. B.W. I. John Hopkins University 6: 71-150.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of center of origin concept. Systematic biology 41: 436-445.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology and behavior; a research program in comparative biology. The University Chicago Press. Chicago.
- Brown, R. W. 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. U. S. Geological Survey Professional Papers 375: 1-119.
- Burnham, R. J. y A. Graham. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. Annals of the Missouri Botanical Garden 86: 540-589.
- Callen, R. A. y R. H. Tedford. 1976. New late Cainozoic rock units and depositional environments, Lake Frome area, south Australia. Royal Society of South Australia. 100: 125-167.
- Carlquist, C. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley.
- Carlquist, C. 1988. Comparative wood anatomy. Springer-Verlag, Berlin.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S y R. Weber. 1992. Una madera fósil de dicotiledónea en el Cretácico superior (Maestrichtiano) en Coahuila, México. Revista del Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México 10: 65-71.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. y J. Barajas-Morales. 1994. Fossil Woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. IAWA Bulletin 15: 229-245.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S y O. S. Ricalde Moreno. 1995. Palmeras fósiles del norte de México. Anales del instituto de biología, serie botánica. 66: 1-106.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. y J. L. Ramírez Garduño. 1998. Las plantas con flor en el registro fósil. Ciencias 52: 46-57.
- Chandler, M. E. J. 1925. The upper Eocene flora of Hordle, Hants. Paleontographical Society Monographs. 1923-1924: 1-52
- Chandler, M. E. J. 1961. Flora of the lower Headon Beds of Hampshire and the isle of Wight. Bulletin of the British Museum, Geology 5: 91-158.
- Greunther, W., Burdet, H. M., Chaloner, W. G y V. Demoulin. (eds). Código internacional de nomenclatura botánica. 1988. Koeltz Scientific Books. Alemania.
- Collinson, M. E. 1989. The fossil history of the Moraceae, Urticaceae (including Cecropiaceae), and Cannabaceae. Ed. Crane, P. y S. Blackmore. En: Evolution, Systematics, and Fossil History of the

Hamamelidae Vol 2. Systematics Association Special Volume No. 40B. Clarendon Press, Oxford. pp 319-340.

- Cooke, H. B. S. 1972. The fossil mammal fauna of Africa. Ed. Keast, A., Erk, F. C. y B. Glass. En: Evolution Mammals, and Soutern Continents. State University New York Press, Albany. Pp. 89-139.
- Corner, E. J. H. 1962. The classification of Moraceae. Gardens Bulletin Singapore 19: 187-252.
- Croizat, F. 1968. The biogeography of the tropical lands and island east of Suez-Madagascar: with particular reference to dispersal and form-making of *Ficus* L., and different other vegetal and animal groups. Istituto Botanico della Universita Laboratorio Crittogamico Pavia 6: 1-400.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York.
- Darton, N. H. 1921. Geologic reconnaissance in Baja California. Journal of Geology 29: 720-748.
- Enghoff, H. 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal, and an algorithm for resolved area cladograms. Cladistics 12: 349-364.
- Felix, J. y A. Nathorst. 1899. Versteinerungen aus dem mexikanischen Staat Oaxaca. Fossile Hölzer von Tlacolula. In: Felix y A. Lenk, Beiträge zur Geologie und Paleontologie der Republik Mexiko 2: 46-51 Leipzig.
- Fischer, R., Gili-Olivier, C., Gidde, A. y T. Schwennicke. 1995. The El Cien Formation of southern Baja California, Mexico: stratigraphic precisions. Newsl. Stratigr. 32: 137-161.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. y P. Crane. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in early Cretaceous floras from Portugal. Annals of Missouri Botanical Garden 86: 259-296.
- Gidde, A. 1992. Sedimentology of the Miocene Cerro Colorado Member (upper part of the El Cien Formation in Baja California Sur, Mexico). Zbl. Geol. Paläont. Teil 1991: 1467-1477.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA No name (a bastard son of Pee-Wee) ver. 2.0. Computer program version distributed by J. M. Carpenter, Dept. of Entomology, American Museum of Natural History, Nueva York.
- Graham, A. 1985. Studies of Neotropical paleobotany. IV. The Eocene communities of Panamá. Annals of Missouri Botanical Garden 72: 504-534.
- Grant, N. K. 1971. South Atlantic, Beuneu trough, and Gulf of Guinea Cretaceous triple junction. Bulletin of Geological Society of America 82: 2295-2298.
- Hallam, A. 1994. An outline of phanerozoic biogeography. Oxford University Press, Oxford.
- Haq, B. U., J. Handenbol y P. R. Vail. 1987. Cronology of fluctating sea level since Triassic. Science 235: 1156-1167.

- Hausback, P. B. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, México. Ed. Frizze, V. En: Geology of the Baja California Peninsula. The Pacific Section Society of Economic Paleontologist and Mineralogist. Los Angeles California. Pp 219-237.
- Heim, A. 1922. Notes on the Tertiary of southern lower California. Geological Magazine 59: 529-547.
- Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. Cladistics 13: 67-79.
- Humphries, C. J. y S. Blackmore. 1989. A review of the classification of the Moraceae. Ed. Crane, P. y S. Blackmore. En: Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae Vol 2. Systematics Association Special Volume No. 40B. Clarendon Press, Oxford. pp 267-277.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin n. s. 10 (3): 219-329.
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D. y L. L. Jacobs. 1999. The origin of grass dominated ecosystems. Annals of Missouri Botanical Garden 86: 590-643.
- Kim, W. H. y J. A. Barron 1986. Diatom biostratigraphy of the upper Oligocene to lowermost Miocene San Gregorio Formation, Baja California Sur, México. Diatom Research 1: 169-187.
- Knoblock, E. 1981. Neue paläobotanische untersuchungen im pannon und pont des mährischen teils des weinebeckens. Sbornik Narodniho Muzea V Praze 37B: 205-227.
- Koek-Noorman, J., Topper, S. M. C. y B. J. H. ter Welle. 1984a. The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales). I. Tribe Castilleae. IAWA Bulletin n. s. 5: 183-195.
- Koek-Noorman, J., Topper, S. M. C. y B. J. H. ter Welle. 1984b. The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales). II. Tribe Dorstenieae. IAWA Bulletin n. s. 5: 317-319.
- Koek-Noorman, J., Topper, S. M. C. y B. J. H. ter Welle. 1984c. The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales). III. Tribe Ficeae. IAWA Bulletin n. s. 5: 330-334.
- Kribs, A. D. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. The Botanical Gazette 96: 547-557.
- Kribs, A. D. 1937. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. Bulletin of the Torrey Botanical Club 64: 177-186.
- Kubitzki, K. 1993. The families and genera of vascular plants. II. Flowering plants -dicotyledons. Springer-Verlag Berlin.
- Lancucka-Srodoniowa, M. 1979. Macroscopic plant remains from the freshwater Miocene of the Nowy Sacs Basin (West Carpathians, Poland). Acta Paleobotanica 20: 3-117.
- LaPasha, C. A. y E. Wheeler. 1987. A microcomputer based system for computer aided wood identification. IAWA Bulletin n. s. 8: 347-354.

- Li, X., Sun, X. y D. Walker. 1984. The potential for paleobotany in the explanation of China's plant geography. Ed. Whyte, R. O. En: The evolution of east Asian environment. University of Hong Kong, Hong Kong.
- Mabberley, D. J. 1997. The Plant book. Cambridge University Press, Cambridge.
- MacGinitie, H. D. 1953. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. Publications of Carnegie Institution 599: 1-197.
- Magallón, S., Sanderson, J. M. y J. A. Doyle. 2001. Estimates of the age of the angiosperms integrating molecular data, chronologically-calibrated topologies, and new analytical methods. *Paleobios* 21: 87, supplement to number
- Mai, D. H. y H. Walther. 1985. Die obereozänen floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiete. *Abhandlungen des Staatlichen museums für mineralogie und geologie zu Dresden* 28: 1-200.
- Mammerlick, J. y K. D. Klitgard. 1982. Northern east Pacific rise: evolution from 25 m.y.b.p. to the present. *Journal of geophysical research* 87: 6751-6759.
- Manchester, S. R. 1977. Wood of *Tapirira* (Anacardiaceae) from the Paleogene Clarno Formation of Oregon. *Review of Paleobotany and Palynology* 23: 119-127.
- Manchester, S. R. 1981. Fossil plants of the Eocene Clarno nut beds. *Oregon Geology* 43: 75-81.
- Martínez Millán, M. 2000. Biogeografía histórica (Terciario y Cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera. Tesis de Licenciatura. UNAM, Facultad de Ciencias, México.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1996 a. Oligocene phosphorite sequence and presence of low-biomass from San Gregorio FM., Baja California, Mexico. Ninth International Palynological Congress, Abstracts. Houston, Texas.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1996 b. 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.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1999. Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México- implicaciones cronoestratigráficas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 187-207.
- McGowran, B. 1973. Rifting and drifting of Australia and migration of mammals. *Science* 180: 759-761.
- McKenzie, D. P. y W. J. Morgan. 1969 Evolution of triple Junctions. *Nature* 224:125-133
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of dicotyledons. Vol 1 y 2. Clarendon Press, Oxford.
- Mina, U. F. 1957. Bosquejo geológico del territorio sur de la Baja California. *Asociación Mexicana de Geología Petrolera* 9: 141-269.
- Miranda, F. 1963. Two plant from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico area. *Journal of Paleontology* 37: 611-614

- Morrone, J. J. y J. M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-areas statements. *Cladistics* 10: 99-153.
- Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística. UNAM. México.
- Mosbrugger, V. y T. Utescher. 1997. The coexistence approach - a method for quantitative reconstructions of terrestrial paleoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 134: 61-86.
- Müller-Stoll, W. R. y E. Mädler. 1967. Die fossilen Leguminosen-Hölzer. Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibung älterer und neuer Arten. *Paleontographica* 119B: 95-174.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (Beta) ver. 0.9.9. Programa distribuido por el autor Ithaca, Nueva York.
- Noshiro, S. y P. Baas. 1998. Systematic wood anatomy of Cornaceae and allies. *IAWA Bulletin* n.s.19: 43-97.
- Novacek, M. J. 1999. 100 million years of land vertebrate evolution: the Cretaceous-early Tertiary transition. *Annals of Missouri Botanical Garden* 86: 230-258.
- Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormales des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annales des Sciences* 12: 1-220.
- Ojeda, J. 1959. Resumen de datos estratigráficos y estructurales de la Formación Monterrey que aflora en el área de San Hilario, Baja California Sur. *Revista Geomimet* 100:51-83.
- Palamarev, E. H. 1968. Karpologische reste aus dem Miozän nordbulgarischens. *Paleontographica* B 123: 200-212.
- Palamarev, E. H. y A. S. Petkova. 1987. Les fossiles de Bulgarie VIII. La macroflore du Sarmatien. Ed Tzankov. Bulgarian Academy of Science, Sofia.
- Potter, F. W. 1976. Investigations of angiosperms from the Eocene of southeastern North America: pollen assemblages from Miller pit, Henry County, Tennessee. *Paleontographica* 157: 44-96.
- Ramírez Garduño, J. L. 1996. Análisis foliar de plantas del Terciario, Tepexi de Rodríguez, Puebla: *Pseudosmodium* (Anacardiaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, FES Zaragoza, México.
- Ramírez Garduño, J. L. 1999. Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, México.
- Ramírez Garduño, J., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y A. Silva Pineda. 2000. Reconstruction of leaves of two new species of *Pseudosmodium* from Oligocene strata of Puebla, México. *International Journal of Plant Science*. 161: 509-519.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.

- Richter, H. G. 1981. Anatomie des sekundären xylems und der rinde der Lauraceae. *Sonerber Naturwiss Verh Hamburgo* 5: 1-148.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSys-pc: numerical taxonomy and analysis system version 2.0. Exert Software: Setauket. Nueva York.
- Rüffle, L. 1963. Die Obermiozäne (sarmitische flora vom Randecker Mar. *Paläontologische Abhandlungen. Deutsche Geselleschaft für Geologische Wissenschaften.* 1: 139-296
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México.* Limusa. México.
- Singh, H. P. y S. Sakar. 1990. Vegetational dynamics of Tertiary Himalaya. *Paleobotanist* 38: 333-344.
- Sokal, R. R. y P. H. A. Sneath. 1973. *Numerical Taxonomy.* W. H. Freeman and Company. San Francisco. California, E. U. A.
- Takhtajan, A. 1983. The systematic arrangement of dicotyledons families. Ed. Metcalfe, C. A. y L. Chalk. En: *Anatomy of Dicotyledons. Vol 2.* Clarendon Press, Oxford. pp. 180-201.
- Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of angiosperms from the Cretaceous and early Tertiary of the North American area. *The Botanical Review* 56: 279-417
- ter Welle, B. J. H., Koek-Noorman, J. y S. M. C. Topper. 1986a. The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales). IV. Genera of the tribe Moreae with urticaceous stamens. *IAWA Bulletin n. s. 7:* 91-128.
- ter Welle, B. J. H., Koek-Noorman, J. y S. M. C. Topper. 1986b. The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales). V. Genera of the tribe Moreae without urticaceous stamens. *IAWA Bulletin n. s. 7:* 175-192.
- Terrazas, S. T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation. Ph. D. thesis. Department of Biology. University of North Carolina. Chapel Hill, N. C.
- Terrazas, S. T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae)- a numerical approach. *Brittonia* 47: 109-129.
- Thorne, R. F. 1976. Phylogenetic clasification of the Angiospermae. *Evolutionary Biology* 9: 35-106.
- Tippo, O. 1938. Comparative anatomy of the Moraceae and their closer allies. *The Botanical Gazette* 100: 1-99.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: *Biological Diversification in the tropics.* Columbia University Press, Nueva York. Pp 93-111.
- Unger, F. 1845. *Synopsis Plantarum Fosilium.* Leipzig.
- Unger, F. 1857. Beiträge zur näheren Kenntnis des Leithakalkes. *Denkschr. Akad. Wiss.* 14: 13-38.
- van Vellen, M. G. P., Zandee, M. y D. J. Kornet. 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. *Cladistics* 15: 393-406.
- Veillon, J. M. y H. S. MacKee. 1981. Floristic relationships of New Caledonian rain forest phanerogams. En: *Biogeography of the tropical Pacific: proceedings of a symposium.* Ed. Radowsky, J. M., Raven, H. P. ; S.H. Sohmer.

- Van der Graaff, N. A. y P. Baas. 1974. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22: 101-121.
- Weddell, H. A. 1856. Monographie de la famille des Urticées. *Archives du Muséum d' Histoire Naturelle* 9: 1-591.
- Weissel, J. K. Y D. E. Hayes. 1972. Magnetics anomalies in the Southeast Indian Ocean. *Antartic Research Services* 19: 165-196.
- Wegener, A. 1922. *The origin of continents and oceans*. Dutton, Nueva York.
- Wendt, T. 1998. Composición afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. Ed. Lot, A., Ramamoorthy, P., Fa, J y R. Bye. In: *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico. pp 581-664.
- Wheeler, E. y P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin n. s. 12*: 275-332.
- Wheeler, E., Pearson, R. G., Lapasha, C. A., Hatley, W y T. Zack. 1986. Computer-aided wood identification. An enhanced Oxford/PRL type data base. *North Carolina Agricultural Research Station Bulletin* 474.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E., Manchester, S. R. y K. M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictor of climates. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 139: 83-100.
- Woodcock, D. W. y C. M. Ignas. 1994. Prevalence of wood characters in Eastern North America: What Characters are most promising for interpreting climates from fossil woods?. *American Journal of Botany* 81: 1243-1251.
- Wolfe, J. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Annals of Missouri Botanical Garden* 62: 264-279.
- Zhang, S. Y. 1992. Systematic wood anatomy of the Rosaceae. *Blumea* 37:81-158.

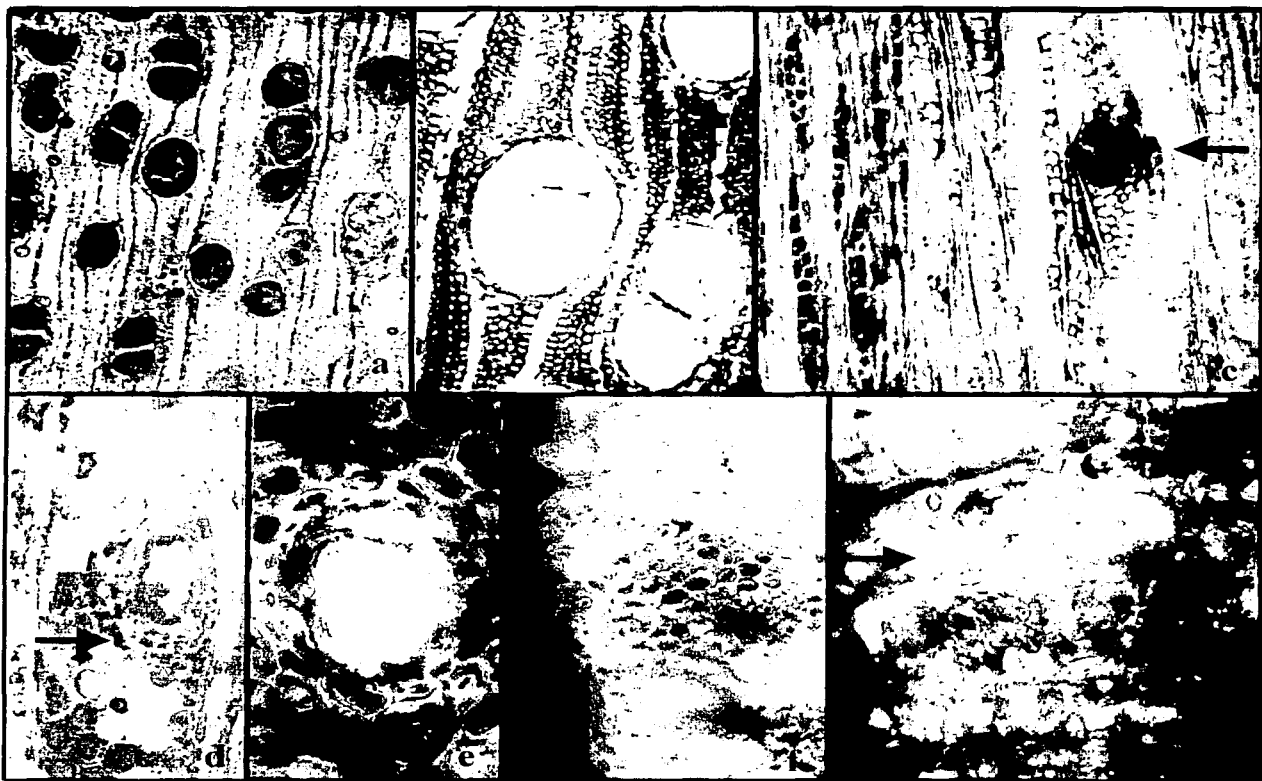


Lámina 1. *Tapirira peninsularis*.

Figuras a (4x) y b (10x) corte transversal; la figura a muestra la porosidad difusa, en la figura b la flecha señala células de parénquima axial (escaso).

Figuras c (10x), d(20x), e (40x), y f (100x) corresponden a cortes tangenciales. En la figura c se observan los radios heterogéneos tipo II, fibras septadas y canales en los radios multiseriados. En d y e se muestra la capa de células epiteliales y de la vaina de los canales radiales, la figura f muestra las punteaduras intervasculares alternas.

Figura g (100x). La flecha señala las punteaduras radio-vaso en corte radial.

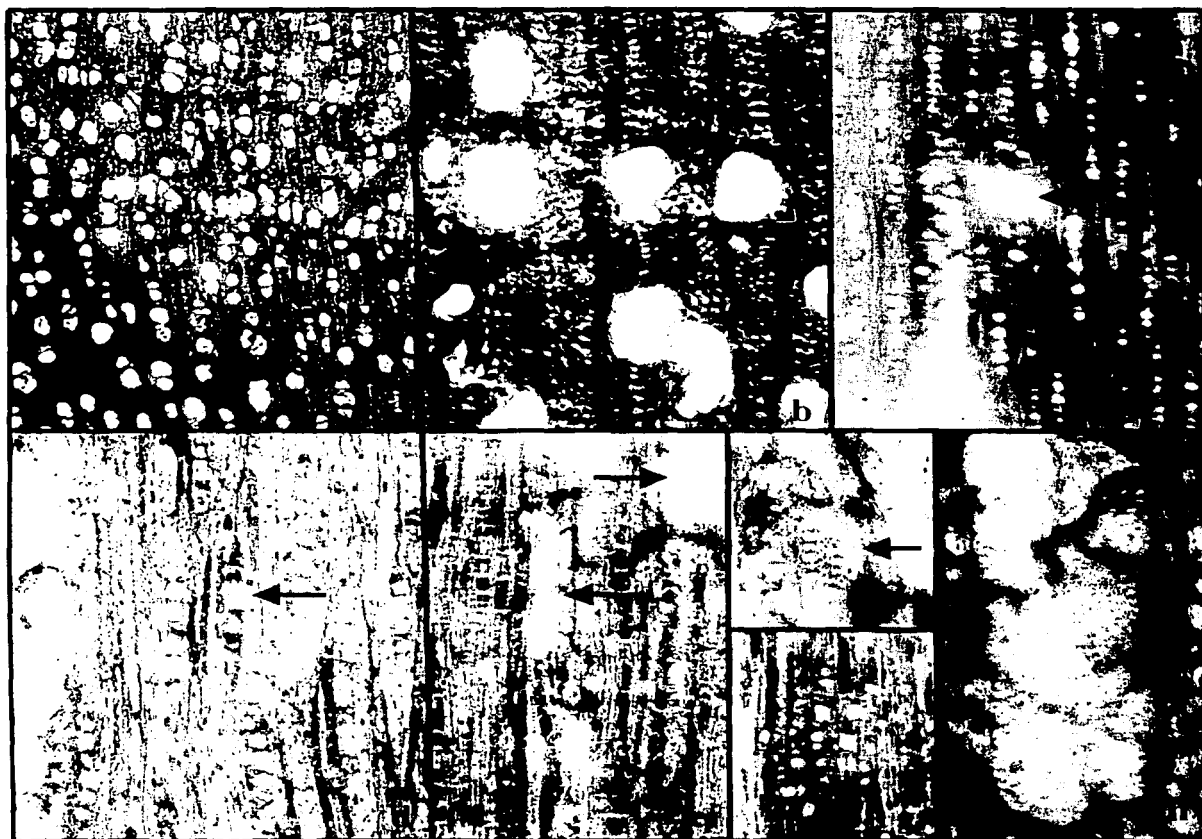


Lámina 2. *Palcoorhns fasciarius*

Figuras a (10x) y b (40x) cortes transversales. En la figura a la flecha indica el límite entre dos anillos de crecimiento marcados por vasos dispuestos tangencialmente y fibras aplanadas de madera tardía. En la figura b la flecha marca bandas apotraqueales cortas de parénquima axial.

Figuras c (20x) y d (40x) corresponden a cortes tangenciales, se muestra la gran abundancia de radios uniseriados. En c, señalado por la flecha, un canal radial, en d cristales romboidales en las células radiales.

Figuras e (20x), f (100x) y g (40x) cortes radiales. En la figura e las flechas señalan diferentes conjuntos de traqueidas vasculares. La figura f muestra las punteaduras radio-vaso con bordes reducidos. La figura g muestra los cristales en el parénquima radial.

Figura h (100x) se observan las punteaduras intervasculares alternas con aperturas lenticulares en corte tangencial.

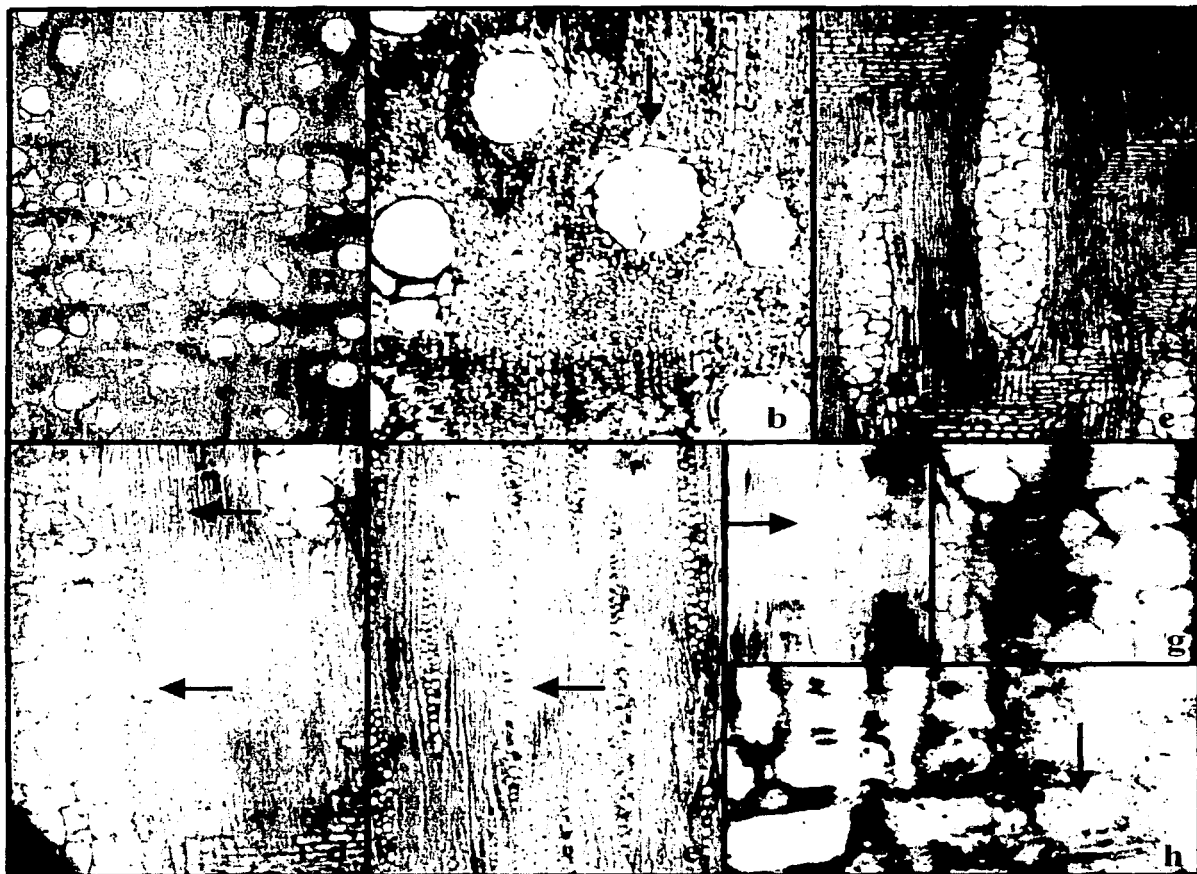


Lámina 3. *Maclura martinezii*.

Figuras a (4x) y b (20x) cortes transversales. En a se muestra la tendencia hacia la porósidad semianular en los primeros períodos de crecimiento, también los diferentes tipos de parénquima. En b se señala con las flechas el parénquima paratraqueal, a la izquierda aliforme, en medio abaxial y a la derecha vasicéntrico.

Figuras c (20x) y d (20x) cortes radiales. En c se observan a los elementos de vaso con tilídes, nótese los tres tipos de células radiales, procumbentes, cuadradas y erectas. En d la flecha indica la presencia de cordones de cristales encapsulados en el parénquima axial.

Figura e (20x) muestra en corte tangencial los radios heterogéneos tipo II, la flecha señala las células envainantes.

Figuras f (40x) y g (40x) muestran a las traqueidas vasicéntricas y punteaduras intervasculares respectivamente. Corte tangencial.

Figura h (100x) la flecha señala las punteaduras radio-vaso con bordes simples en corte radial.

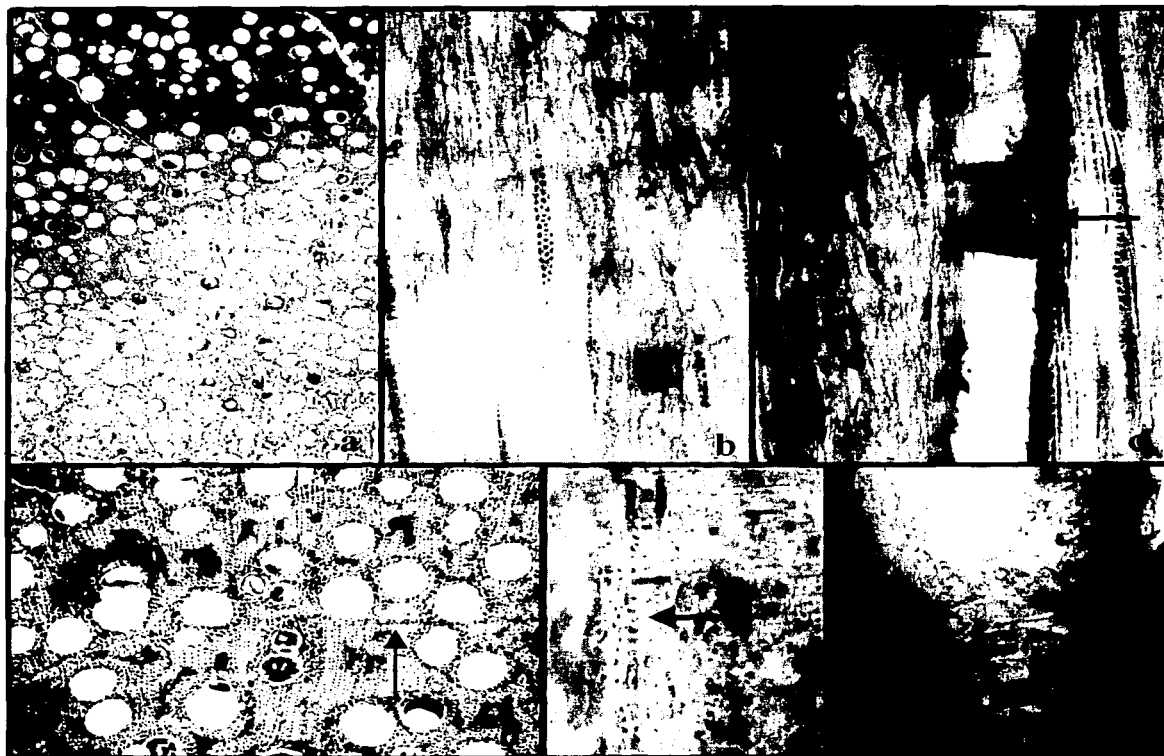


Lámina 4. *Maclura procumbens*.

Figuras a (4x) y d (10x) muestran en corte transversal la porosidad difusa. En la figura d la flecha señala el parénquima marginal, nótese también el parénquima axial vasicéntrico.

Figuras b (20x) y c (20x) muestran los radios homogéneos en corte tangencial. En la figura b la flecha señala los radios uniseriados de gran extensión. En la figura c la flecha de la izquierda señala un radio que alterna porciones uniseriadas con multiseriadas; la flecha de la derecha indica la presencia de contenidos oscuros en los vasos.

Figuras e (40x) y f (100x) cortes radiales. La flecha en la figura e muestra los cristales encapsulados en el parénquima axial. En la figura f se observan las punteaduras radio-vaso.

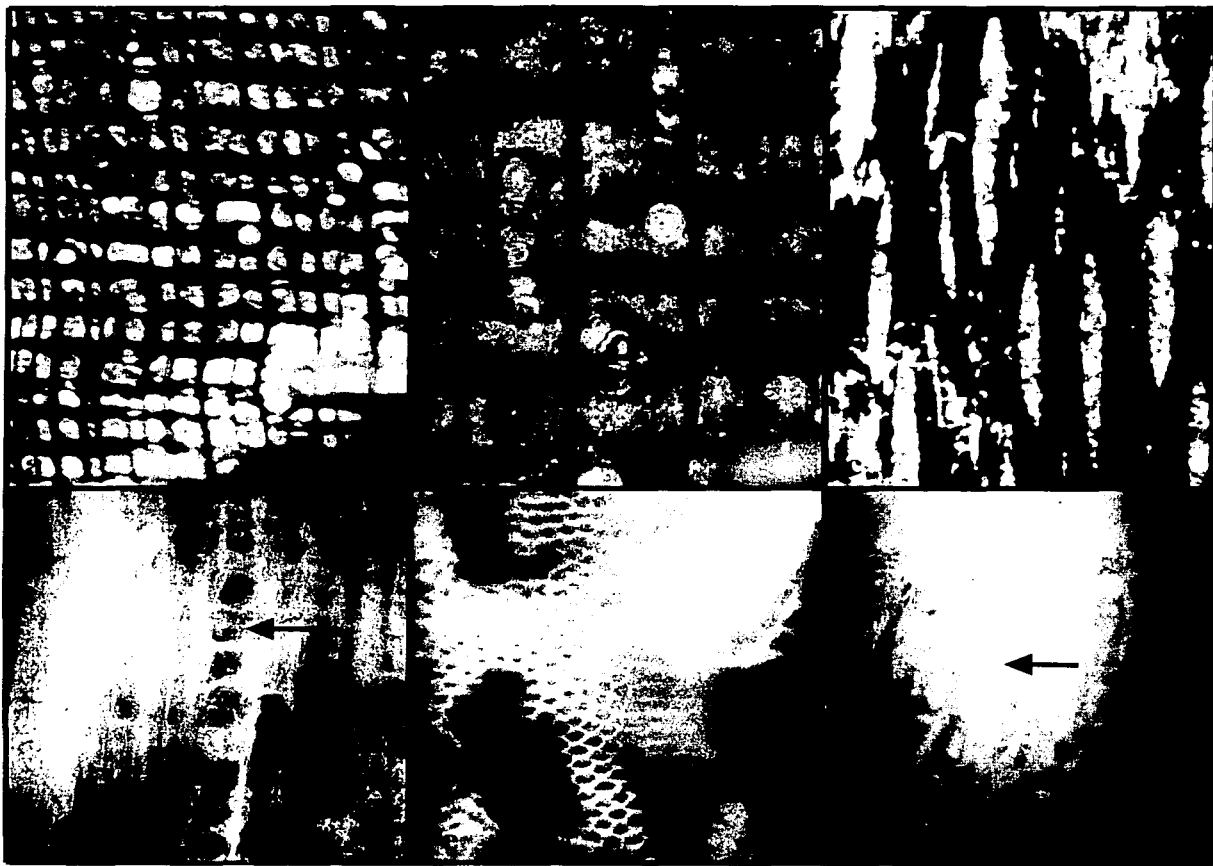


Lámina 5. *Ficus bajacaliforniense*

Figuras a (4x) y b (10x) corte transversal. Porosidad anular y bandas apotraqueales de parénquima axial. Nótese en la figura b el gran número de células de parénquima axial (hasta 12) que conforman las bandas apotraqueales.

Figuras c (20x) y e (100x) corresponden a cortes tangenciales. La figura c muestra radios básicamente homogéneos. En la figura b se observan las punteaduras intervasculares alternas.

Figuras d (40x) y f (100x) cortes radiales. La figura d muestra muestra cristales en las células de parénquima axial. En la figura f la flecha señala las punteaduras parénquima-vaso.