

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Geología

**FRUTOS PERMINERALIZADOS DEL  
CRETÁCICO SUPERIOR DEL ESTADO  
DE COAHUILA, MÉXICO.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

PRESENTA:

**EMILIO ESTRADA RUIZ**

DIRECTOR DE TESIS: **DR. SERGIO R. CEVALLOS-FERRIZ**

MÉXICO, D. F.



MARZO, 2004



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de febrero de 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) **Estrada Ruíz Emilio**, con número de cuenta 501048587, con la tesis titulada: "Frutos permineralizados del Cretácico Superior del estado de Coahuila, México", bajo la dirección del(a) **Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz**.

Presidente:	Dra. Judith Márquez Guzmán
Vocal:	Dra. Susana Magallón Puebla
Secretario:	Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz
Suplente:	Dr. Enrique Martínez Hernández
Suplente:	Dr. Adolfo Espejo Serna

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de marzo de 2004.

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado



## DEDICATORIA

A mis padres: María del Carmen Ruiz Jaimes  
y Eduardo Estrada Luviano, por su gran apoyo  
para estudiar la Biología, en especial a mi madre,  
por ser un ejemplo de lucha y de entereza.

A mis múltiples hermanos: Emanuel, José  
Natividad, David, Mar, Sendic, Tania, Fidel,  
Yiang-Qing, Sandino, Camilos, Tania (nena),  
Osvaldito y Miguel.

A mi tíopadre Camilo Estrada Luviano,  
quien me ha enseñado el buen camino  
de la vida y por ser un gran ejemplo de lucha y  
perseverancia a pesar de todo lo malo que encontramos.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de una manera muy especial al Dr. Sergio Cevallos-Ferriz, por ser mi amigo, maestro, tutor y guía para la realización de esta tesis.

A los miembros del jurado, por revisar minuciosa y detalladamente la tesis: Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz, Dra. Susana Magallón Puebla, Dr. Enrique Martínez Hernández, Dra. Judith Márquez Guzmán y al Dr. Adolfo Espejo Serna. Gracias por sus valiosos comentarios.

A los doctores, Josep Bogner (Augsburger Str., Germany), Dieter Mai (Humboldt-Universität Berlin), Takeshi Ohsawa (Department of Biology, Chiba University, Japan), Thomas Croat (Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO), Fernando Chiang (Instituto de Biología, UNAM), Bruce Tiffney (University of California, Santa Barbara) y Scott Hyndman (U.S. Horticultural Research Laboratory, Fort Pierce, Florida). Por sus importantes comentarios sobre el trabajo.

Al señor José López Espinosa (el Pato), por su ayuda prestada a la recolección del material fósil en la localidad de estudio.

A la M. en C. Silvia Espinosa Matías, de Microscopia Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias, por su ayuda prestada para la toma de fotografías del material fósil.

A Angélica Cervantes Alcayde, por ser mi gran amiga y sobre todo por su ayuda prestada sobre corrección y estilo en la tesis, que me hace mucha falta por aprender.

A los compañeros y amigos del laboratorio de Paleobotánica: Carlitos Castañeda, Tonatiuh Velazquez, Israel Martínez, Hugo Beraldi, José Luis Ramírez, Ana Ilse Gómez, Laura Calvillo, Balam Pérez y Marcela Martínez. Gracias amigos.

A todos mis compañeros de Geología y de la Universidad Nacional: Claudia, Ciro, Yanci, Gerardo, Alejandro, Jesús, Maggie, Itzia, Ragde, Sara, Erika, Julieta, Gabriela y Georgina.

A mis camaradas y amigos de siempre: Lobo, Ergar, Sendic, Ana y Alva "MOVIMIENTO ESTUDIANTIL ESPARTACO". HACIA LA LIBERTAD POR EL CONOCIMIENTO CIENTÍFICO.

Al Instituto de Geología y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Este trabajo fue auspiciado por los proyectos de investigación del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (167138) y por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, programa PAPIIT (IN-208500 e IN-201103).

## ÍNDICE

	PÁGINA
RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	4
MARCO GEOLÓGICO.....	12
OBJETIVO.....	18
MATERIAL Y METODO.....	18
RESULTADOS.....	21
SISTEMÁTICA.....	21
<i>Operculifructus spinozae</i> .....	21
LÁMINAS.....	26
<i>Operculifructus latomatensis</i> .....	30
LÁMINAS.....	33
INFUTRESCENCIA DE LA FORMACIÓN EL CIEN.....	38
LÁMINA.....	39
DISCUSIÓN.....	43
LITERATURA CITADA.....	55

## RESUMEN

Frutos de la Formación Cerro del Pueblo permiten conocer detalles de algunos aspectos de la biología reproductiva de plantas que crecieron en el Cretácico Superior del norte de México. La Formación Cerro del Pueblo, portadora de estos frutos, aflora en la parte sur del estado de Coahuila y, las localidades de ésta en que se recolectó el material fósil son Rincón Colorado y Presa San Antonio. El estudio morfológico y anatómico de los frutos se basó en la observación de 1283 infrutescencias fósiles, de las que se obtuvieron 249 láminas delgadas. Los frutos tienen características que los asemejan con aquellos del orden Arales; entre ellas, la presencia de una infrutescencia múltiple o agregada, compuesta por bayas sésiles, uniloculares, operculadas y libres en su parte distal, que contienen un óvulo ortótropo. Sin embargo, otras características limitan esta semejanza con alguna familia, ya que no se han encontrado en ninguna infrutescencia fósil o actual del orden; entre éstas, el desarrollo en la semilla de una corona distal formada por la proyección de sus tegumentos, y en el fruto el desarrollo de un opérculo compuesto por células de parénquima que se inserta en la corona, además de un canal que recorre el pericarpo desde la superficie del fruto en una posición cercana al canal del opérculo hasta que termina en la zona proximal, que corresponde aproximadamente con la calaza. La presencia de capas de esclereidas en la semilla, sugiere que se trata de órganos reproductivos maduros, por lo que diferencias en el número de frutos por infrutescencias, forma de la semilla, número de capas en el tegumento y tamaño de las células de la semilla y fruto sugieren que entre los fósiles están representadas dos especies cercanamente relacionadas. La combinación de caracteres hace difícil ubicar taxonómicamente a los fósiles, sugiriendo que durante el Cretácico la diversidad morfológica y anatómica dentro del orden Arales era distinta a la reportada con base en sus representantes actuales, y esto posiblemente refleje también diferencias en la diversidad del grupo.

## ABSTRACT

Fruits of the Cerro del Pueblo Formation allows to know details of some aspects of the reproductive biology of plants that grew in the Upper Cretaceous in northern Mexico. The Cerro del Pueblo Formation, carrier of these fruits, outcrops in the southern part of the state of Coahuila and, the localities of this in which the fossil material was collected are Rincón Colorado and Presa San Antonio. The morphological and anatomical study of the fruits was based on the observation of 1283 fossil infructescences, and 249 thin sections obtained from them. The fruits have characteristics that resemble them with those of the order Arales; among them, the presence of a multiple or aggregate infructescence, composed of sessile, unilocular, operculated berries that are free from each other in their distal zone, and contain a single orthotropus ovule. Nevertheless, other characteristics limit this resemblance with a particular family, since these have not been found in any fossil or extant infructescence of the order; among these, the development in the seed of a distal crown formed by the projection of its teguments, and in the fruit the development of an operculum composed of parenchyma cells and inserted in the crown, in addition to a channel that runs through the pericarp from the fruit surface in a position close to the channel of the operculum to the proximal zone, that almost corresponds to the chalaza. The presence of sclerotized layers in the seed, suggests the maturity of the reproductive organs, and therefore, difference in the number of fruits per infructescence, form of the seed, number of layers in the tegument and cells size in the seed and fruit suggest that among the fossils are represented two nearby related species. The combination of characters makes difficult to taxonomically place the fossils, suggesting that during the Cretaceous the morphological and anatomical diversity inside the order was different to that reported based on its extant representatives, and this possibly also reflects difference in the diversity of the group.

## INTRODUCCIÓN

La historia del estudio de las plantas fósiles en México tiene sus primeros registros a principios del siglo XX (Vaughan, 1900; Burckhart, 1930; Weber, 1972; Cevallos-Ferriz y Silva-Pineda, 1996; Cevallos-Ferriz y Ramírez, J., 1998); muchos de los trabajos hechos desde esa fecha han servido como base para los trabajos realizados en los últimos años en este país. La investigación, particularmente de las paleofloras del Cretácico Superior, tuvo muy poco desarrollo hasta antes de la segunda mitad del siglo XX (e.g., Weber, 1972; Silva Pineda, 1984; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994; Cevallos-Ferriz y Ramírez, J., 1998; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999). Este trabajo contribuirá al conocimiento de la flora cretácica de México, en particular la del norte del país, que ha sido estudiada más intensamente en los últimos años

### **Floras cretácicas de México.**

Los primeros estudios realizados sobre angiospermas en las floras cretácicas en México fueron llevados a cabo por Vaughan (1900), quien identificó un fósil como perteneciente a la familia *Arecaceae* (*palmae*) recolectado en una mina de la Formación Olmos (Maastrichtiano inferior a medio) en el estado de Coahuila. Burckhart, en 1930, identificó un fósil perteneciente al mismo género de palmera que Vaughan (1900), y Boese y Cavins (1927) mencionan la presencia de hojas, también recolectadas en una mina de la Formación Olmos. El primer trabajo integrativo sobre floras cretácicas fue llevado a cabo por R. Weber en el año de 1972, en la Formación Olmos. Como parte de ese proyecto, Weber recolectó, en diferentes localidades, alrededor de 80 formas e identificó distintos macrofósiles vegetales, particularmente ramas con hojas, flores y frutos conservados en forma de compresiones carbonizadas. Dicho material se encuentra depositado en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología de la UNAM.

El estudio de frutos fósiles cretácicos en México, es todavía escaso. El trabajo pionero fue realizado por Alicia Silva Pineda, del Instituto de Geología de

la UNAM, en el año de 1984. Su material procedía de Presa San Antonio, municipio de Parras, en el sur del estado de Coahuila. Describió dos tipos de frutos, y los comparó con otros frutos procedentes de un yacimiento del Cretácico Superior en Egipto, particularmente aquellos de la familia Icacinaceae. Este material fue, posteriormente, estudiado por Rubén Rodríguez de la Rosa y Sergio R. S. Cevallos Ferriz (1994), quienes hicieron estudios anatómicos. Como resultado de su trabajo, parte del material, *Striatornata sanantoniensis* Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz fue asignado a la familia Musaceae, mientras que a la otra parte, *Tricostatocarpon silvapinedae* Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, no fue posible asignarle alguna familia actual (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994).

En 1994, Cevallos-Ferriz y colaboradores, en la Formación Cerro del Pueblo en el municipio de General Cepeda, mencionaron la presencia de infrutescencias de angiospermas a las que asignaron una probable relación con la familia Pandanaceae. Dichas infrutescencias serán el objetivo de estudio de este trabajo. Pérez Hernández *et al.* (1997) describieron otros frutos procedentes de las mismas localidades de la Formación Cerro del Pueblo, identificándolos como pertenecientes a la familia Phytolaccaceae. Pérez Hernández y Cevallos-Ferriz en 1998, describieron otra infrutescencia compleja, con características que sugieren una afinidad taxonómica con el orden Fagales. Rodríguez de la Rosa y Cevallos Ferriz (1998a) en un estudio sobre las numerosas interacciones planta-animal, en el Campaniano, en la Formación Cerro del Pueblo, describieron dos tipos de semillas. El primero tiene afinidad con la tribu Nasaeae, de la familia Lythraceae. El segundo muestra adaptaciones de dispersión hidrocórica, lo cual, junto con otras características morfológicas, lo relacionan con la familia Ranunculaceae. El último tipo fue descrito como *Eocaltha zoophila* Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz y encontrado dentro de coprolitos de animales herbívoros (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998a). Por otra parte, Calvillo (2000) describió una flor con probable afinidad con Rhamnaceae.

Además, se ha recolectado gran cantidad de maderas de angiospermas de las que no se conoce su afinidad, así como hojas que se han referido como cf.



*Sapindopsis* y cf. Platanaceae, fragmentos de otras hojas y de tallos de palmas, esporas, fungoesporas y polen de angiospermas de las familias Magnoliaceae, Urticaceae, Eucommiaceae, Betulaceae, Liliaceae, Bombacaceae, Chloranthaceae (Enrique Martínez, com. pers., 2002). Además, en este trabajo se procesó material sedimentario para obtener polen y se encontró un tipo de grano de polen atribuido a Arecaceae y de otros sin ser identificados.

Otro trabajo en donde se reportan observaciones a nivel anatómico, se hizo con material procedente de la localidad conocida como Huepac, del miembro superior de la Formación Tarahumara (Cretácico Superior, Campaniano–Maastrichtiano) de Sonora. En dicho trabajo, Hernández–Castillo y Cevallos–Ferriz (1999) describieron órganos vegetativos y partes reproductivas de una planta acuática extinta que tiene afinidad con la familia Haloragaceae. Por otra parte, se han descrito otros fósiles de angiospermas, representados por tallos y raíces de palmas (Cevallos–Ferriz y Ricalde–Moreno, 1995) y otros organismos, como algas y hongos, que se han encontrado asociados con estos órganos vegetales ya mencionados (Chacón–Baca y Cevallos–Ferriz, 1995; Beraldi–Campesi *et al.*, 1997).

### **Contenido fósil de la Formación Cerro del Pueblo.**

Otros trabajos paleontológicos, realizados en el sureste del estado de Coahuila, se han enfocado al estudio de gasterópodos, bivalvos, amonites (Wolleben, 1977), arácnidos y gran cantidad de coprolitos fósiles (Rodríguez–de la Rosa y Cevallos–Ferriz, 1998a).

El mayor número de trabajos sobre material fósil procedente de la Formación Cerro del Pueblo trata sobre vertebrados terrestres. Estudios preliminares de vertebrados fueron hechos por Hernández–Rivera (1992); Hernández–Rivera y Kirkland (1993), Hernández–Rivera (1995), Kirkland y Aguillón–Martínez (2002), Rodríguez–de la Rosa y Cevallos–Ferriz (1998b). En ellos, se documenta más ampliamente el conocimiento de este grupo de animales, procedentes de las paleolatitudes bajas de América del Norte (México). Así, Kirkland y Aguillón–Martínez (2002) describieron un pez sierra al que

incluyeron en el género *Schizorhiza*. Rodríguez de la Rosa *et al.*, (2002) hicieron estudios sobre huellas fósiles de vertebrados, encontrando algunas relacionadas con reptiles, como tortugas, cocodrilos y dinosaurios (pterosaurios y terópodos) y, más recientemente, reportaron huellas tridáctilas, de forma aviana (Rodríguez de la Rosa *et al.*, 2002). Se han hecho, también, estudios de invertebrados fósiles, como blátidos (familia Blattellidae) y ortópteros de los que se han encontrado sólo patas (Cifuentes Ruiz *et al.*, 2002). La gran diversidad de formas fósiles que se ha encontrado en la Formación Cerro del Pueblo, hace que ésta sea unas de las localidades con depósitos del Cretácico (McBride *et al.*, 1974) más importantes de México.

### **Contexto evolutivo de las Angiospermas.**

A partir de la década de 1970, el número de registros de flores y de estructuras reproductivas de angiospermas cretácicas en el mundo ha ido en aumento. Gracias a esto, el entendimiento de la evolución de estos órganos es mayor, lo que, aunado al uso de técnicas como la biología molecular y los análisis filogenéticos, ha permitido una mejor comprensión del origen y diversificación de estas plantas (Crane *et al.*, 1995).

La aparición y diversificación de las primeras angiospermas, se desarrollaron a principios del Cretácico temprano, que generalmente es aceptado a través del registro fósil del polen (Crane *et al.*, 1995; Dilcher, 2000; Sun y Dilcher, 2002). Sin embargo, el registro de polen del Cretácico Inferior (Valangiano tardío-Hauteriviano temprano) que es raro, pero se registra en pequeñas áreas de Israel, Italia y sureste de Inglaterra, apoya la idea de que las primeras angiospermas aparecieron en el Cretácico temprano (Hughes, 1994; Brenner, 1996; Hill, 1996). En el Cretácico medio ocurre un periodo muy importante en la evolución y diversificación de las primeras angiospermas en todo el mundo (Sun y Dilcher, 2002). El descubrimiento de megafósiles es muy importante porque se tienen registros que en algunas casos, pueden ser asignados a familias actuales (Friis *et al.*, 2000). Chloranthaceae, Piperaceae y Magnoliales son importantes en el registro fósil del Cretácico medio.



En el Hemisferio Norte, se han encontrado asociaciones de floras cretácicas con una gran diversidad de flores, frutos, semillas y polen. Los registros inician a partir del Barremiano-Aptiano. Sobresalen aquellos de Portugal, en donde se han encontrado más de 100 tipos de flores, además de semillas y polen. Entre las flores y semillas, las hay con afinidad a Nymphaeales, mientras que el polen tiene afinidad con Chloranthaceae (Pedersen *et al.*, 1991; Friis *et al.*, 1994; Friis *et al.*, 2001). En Israel, se ha recolectado polen que tiene afinidad con Chloranthaceae y Magnoliales, de la misma edad (Brenner, 1996). Se describieron un fruto y una flor de angiosperma, procedentes de la India, en estratos que abarcan del ¿Aptiano? al Maastrichtiano (Banerji, 2000), pero no se les encontró afinidad alguna con plantas actuales. Durante el Albiano y Cenomaniano los registros son más abundantes. Hallazgos en rocas del Albiano del Grupo Potomac, en Maryland (Albiano), se han descrito folículos y nuececillas que tienen, probablemente afinidad con Magnoliales, así como inflorescencias de afinidad dudosa con Hamamelidales, Rosidae, Chloranthaceae y Laurales (Friis *et al.*, 1986; Crane *et al.*, 1986 y Friis *et al.*, 1994). Además, se han encontrado estructuras reproductivas perteneciente a *Lesqueria elocata* (Lesq.) Crane y Dilcher y a *Archaeanthus linnenbergei* Crane y Dilcher, ambos pertenecientes al grupo de Magnoliales (Crane y Dilcher, 1984). Se conocen frutos atribuidos a Ranunculaceae y Paeoniaceae recolectados en rocas del Albiano medio en la Unión Soviética (Krassilov, Shilin y Vakhrameev, 1983).

Se han encontrado para el Cenomaniano al Turoniano, flores, estaminodios, pistilos y polen de afinidad con Platanaceae (Crane y Herendeen 1996), así como estructuras reproductivas atribuidas a Magnoliaceae e Illiciaceae (Frumin y Friis 1996, 1999). Una de las localidades más importantes en el mundo, para el Turoniano, es la que se encuentra en la Formación Raritan, donde se ha recolectado una de las floras fósiles más diversas de angiospermas y se ha descrito material de flores que tienen afinidad con Triuridaceae (Gandolfo *et al.*, 2002), Clusiaceae (Crepert y Nixon, 1998a), Capparales (Gandolfo *et al.*, 1998b), Magnoliales (Crepert y Nixon, 1998b), Saxifragales cf. Hydrangeaceae (Gandolfo *et al.*, 1998a), y frutos del último orden, cf. Iteaceae (Hermsen *et al.*, 2003).

También se han descrito inflorescencias pistiladas y frutos relacionados con Hamamelidaceae (Altingioideae) (Zhou *et al.*, 2001).

Por otro lado, se han encontrado, en Japón, frutos de afinidad con magnoliales (Nishida, 1985) y órganos de flores y frutos, atribuidos a Cornaceae, del Conaciano (Nishida y Nishida, 1988; Takahashi *et al.*, 2002). Del Conaciano-Santoniano se han descrito flores de afinidad con Cornales (Magallón, 1997) y flores de Lauraceae, Hamamelidaceae, Actinidiaceae, Fagaceae, Juglandales/Myricales y Betulaceae (Herendeen, Magallón, Lupia, Crane y Kobylinska, 1999), así como flores fósiles de Ericales, provenientes del Santoniano-Campaniano de Suecia (Schönenberger y Friis, 2001) y de semillas de afinidad con Zingiberales de América del Norte (Friis, 1988).

Para el Campaniano al Maastrichtiano, la diversidad de las angiospermas es mayor, y se conoce gracias a los registros de polen y de otras estructuras reproductivas encontradas. Se han descrito frutos de Zingiberales y semillas de Ranunculaceae y Lythraceae (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998a) y flores de afinidad con Haloragaceae (Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999); para el Maastrichtiano se describen grupos de Malvales (Wolfe, 1976) y Poales (Linder, 1987).

Para el Hemisferio Sur, los registros son menos numerosos: se han descritos flores del Albiano en Australia (Taylor y Hickey, 1990), además de frutos que tienen afinidad con Nymphaeales, así como hojas y frutos de Magnoliales provenientes de la Formación Crato (Aptiano-Albiano), en Brasil (Mohr y Friis, 2000, Mohr y Eklund, 2003), flores de dicotiledóneas de la Antártica, del Santoniano tardío, son encontradas en la Formación Table Nunatak (Eukland, 2003). En la misma formación, también se han descrito maderas de afinidad con Lauraceae, Cunoniaceae, Winteraceae, Monimiaceae y Nothofagaceae (Eukland, 2003).

Las familias Calycanthaceae, Chloranthaceae, Hamamelidaceae y Lauraceae que se encuentran bien representadas en el registro fósil del Cretácico temprano están relacionadas con las dicotiledóneas, en particular con grupos

como Magnoliales, Piperales y Laurales (Friis *et al.*, 1994), que ya estaban bien establecidos a principios del Cretácico. El registro fósil de las monocotiledóneas permite suponer que ya existían hace 90 millones de años (Gandolfo *et al.*, 1998b) y juntos, los registros de dicotiledóneas y monocotiledóneas sugieren que su diversificación tuvo lugar durante el Cretácico temprano (130-90 m.a.) (Crane *et al.*, 1995), alcanzando rápidamente una distribución prácticamente mundial.

### **Registro paleontológico del orden Arales.**

Las estructuras reproductivas que fueron objeto de estudio de esta tesis tienen afinidad con el orden Arales. El registro fósil del grupo es relativamente abundante como se mencionará en los siguientes párrafos. Los granos de polen son quizás los fósiles más estudiados de este orden (Mayo *et al.*, 1997); muchos granos monosulcados han sido asignados a la familia, pero su posible afinidad con Araceae no puede confirmarse, porque son similares a los producidos por muchas otras monocotiledóneas y por algunas Magnoliales (Mayo *et al.*, 1997). Wodehouse (1933 en Mayo *et al.*, 1997), describió un tipo de polen al cual relacionó con *Peltandra*, pero este registro no es muy confiable ya que puede confundirse con el polen de algunas Arecaceae. Mtchedlishvili y Shakhmundes (1973 en Mayo *et al.*, 1997) reportan otro tipo de polen, procedente del Cretácico de la ex-Unión Soviética, del género *Jugella*, relacionado con Araceae. Graham (1976) describió granos inaberturados con exina estriada, del Mioceno de Veracruz, México, parecidos o asignados a *Spathiphyllum*. El mismo taxón fue encontrado, también, por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996) en la Formación Gran Tesoro, del Cretácico Inferior (Albiano) de Durango, y ha sido reportado en Paleoceno de Colombia. Hammen y García de Mutis (1966 en Mayo *et al.*, 1997), aunque fue referido a *Ephedripites vagenensis*. Varios tipos de hojas fósiles se han identificado como representantes de la familia Araceae. Mayo *et al.* (1997), al revisar trabajos de varias localidades del Eoceno de América del Norte, resaltan las contribuciones de Berry (1925), Hickey (1977) y Dilcher y Daghljan (1977).

Los trabajos sobre infrutescencias fósiles relacionadas con Araceae, datan del siglo XIX. Engelhard, en 1877, describe una inflorescencia muy deteriorada que no permite identificar bien al fósil (en Mayo *et al.*, 1997). Posteriormente Conwentz (1886 en Mayo *et al.*, 1997) identifica otra infrutescencia relacionada, con *Acorus*, que carece de tépalos, por lo que es poco confiable. Hollick (1897 en Mayo *et al.*, 1997) describe una infrutescencia, con el nombre de *Arisaema mattewanense* (Hollick), aunque las estructuras internas del material están mal conservadas, por lo que este registro también es cuestionado. Más recientemente, Crepet (1978) describió a *Araceaeites fritelii*, del Eoceno de América del Norte pero debido a que el material se encuentra incompleto, su asignación a Araceae no es confiable (Mayo *et al.*, 1997).

Los trabajos acerca de frutos y semillas fósiles son pocos; sin embargo, Mayo *et al.* (1997) citan varios registros, procedentes de la ex-Unión Soviética, de depósitos del Cuaternario. Cevallos-Ferriz y Stockey (1988) describieron frutos y semillas permineralizados, del Eoceno medio encontrados en la Formación Allenby, a los cuales relacionaron con la subfamilia Monsteroideae. Smith y Stockey (2003), comparan las semillas descritas anteriormente con más géneros y especies actuales de Araceae, dando a conocer más estructuras y zonas internas de la semilla fósil.

Stockey *et al.* (1997), estudiaron una planta acuática, probablemente relacionada con Lemnaceae y con *Pistia* (Araceae), *Lemnobiophyllum scutatatum* (Dawson) Krassilov. Es importante mencionar que el registro de la familia Araceae se remonta hasta el Cretácico (Muller, 1981).

Hay que señalar que, aunque para el Campaniano-Maastrichtiano ya se encontraban muchos grupos de plantas bien diferenciados con estructuras reproductivas evolucionadas, otros presentaban estructuras no reportadas en las angiospermas actuales. El estudio de estructuras reproductivas de angiospermas provenientes del Cretácico, ayuda a la mejor comprensión de la historia evolutiva de las plantas con flores. Los hallazgos de la Formación Cerro del Pueblo tienen importancia porque son relativamente antiguos geológicamente hablando, y nos permiten conocer la composición florística en ese entonces.

## MARCO GEOLÓGICO

### Geología de Coahuila.

El estado de Coahuila tiene una historia geológica bastante compleja. Pertenece al bloque Coahuila del terreno Oaxaquia, que se encuentra al nordeste de México y es contiguo con las capas de la sutura del Cinturón Ouachita del sur de Texas. El bloque Coahuila es interpretado como un segmento de Gondwana (Dickinson y Lawton, 2001) que se acrecionó con Laurencia hacia el Pérmico temprano (Coney, 1983), en un evento conocido como la Orogenia Ouachita, la cual afectó el margen meridional de Laurencia formando así el último supercontinente llamado Pangea (Dickinson y Lawton, 2001).

Toda esta región se caracteriza por sus rocas mesozoicas que descansan sobre un basamento formado por rocas del Paleozoico y el Precámbrico. La secuencia mesozoica de esta región ha sido interpretada como una continuidad del cinturón Ouachita del sureste de Estados Unidos (Moran–Zenteno, 1984), en la que regresiones y transgresiones marinas dieron lugar a una fisiografía bastante peculiar (Moran–Zenteno, 1984). Para el Jurásico Superior, en la parte noreste de México acontece una transgresión marina que da lugar a la formación del Golfo de Sabinas, la Isla de Coahuila y la Península y Archipiélago de Tamaulipas, formándose en el Oxfordiano el paleogolfo de Sabinas. Con el avance de la transgresión marina durante el Kimmeridgiano y Tithoniano se crearon los mares abiertos de esa región. Durante el Hauteriviano y hasta el Aptiano, en toda la región del noroeste de México se formaron depósitos calcáreos que representan diferentes facies. Durante el Albiano-Cenomaniano hay una importante transgresión marina, que originó el desarrollo de gruesas secuencias carbonatadas en todo el noroeste de México, formando así la Isla de Coahuila (Moran–Zenteno, 1984). Para el Cretácico Superior, hay un levantamiento general que junto con el hundimiento lento de las cuencas de La Popa y de Parras, dan como resultado gruesos depósitos de lutitas y areniscas, representadas en las formaciones Parras, San Miguel, Olmos, Escondido, Difunta y Cerro del Pueblo.



### **Estratigrafía de la Formación Cerro del Pueblo.**

Todos los afloramientos en los cuales se recolectó material para este estudio forman parte de la Formación Cerro del Pueblo, perteneciente al Grupo Difunta (Figura 1). Dicho grupo se encuentra en la cuenca de Parras, tiene un espesor de, aproximadamente, 4,000 m. (McBride *et al.*, 1974) y las rocas que lo componen representan la alternancia de sedimentos terrestres y marinos. Este grupo comprende, en total, siete formaciones, que de forma ascendente son: Cerro del Pueblo, Cerro Huerta, Cañón del Tule, Las Imágenes, Cerro Grande, Las Encinas y Rancho Nuevo. En estas formaciones se ha encontrado una gran diversidad de taxa fósiles, tanto de plantas como de animales (Figura 2; Boyd, 1959; McBride *et al.*, 1974). La mayor parte de las formaciones del Grupo Difunta son de edad Maastrichtiana, fechadas con base en el bivalvo *Exogyra costata* Say y el cefalópodo *Sphenodiscus pleurisepta* (Conrad) Hyatt (Boyd, 1959; McBride *et al.*, 1974).

La Formación Cerro del Pueblo se caracteriza por contener gran diversidad de ambientes; posiblemente fue un área de poca elevación, cubierta por mar y lagunas costeras que se extendían hasta lo que ahora es el norte de Saltillo y Monterrey (McBride *et al.*, 1974; Kirkland *et al.*, 2000). En la Figura 1 se muestra una sección de Rincón Colorado, tomada del trabajo de Kirkland y colaboradores (2000). En la misma figura hay una pequeña sección de cuatro metros de espesor de Presa San Antonio, en la cual se recolectaron, en este trabajo, algunas estructuras reproductivas, junto con algunos invertebrados y huesos de dinosaurios. Su composición litológica es, principalmente, de margas grises, en tanto que la Formación Cerro del Pueblo incluye, principalmente, lodolitas, areniscas y en menor proporción limolitas con algunos conglomerados y rodados de calizas (McBride *et al.*, 1974; Figura 1).

La edad precisa de la Formación Cerro del Pueblo ha sido muy discutida debido, en parte, a la gran diversidad de fósiles presente, principalmente los marinos, aunque en términos generales se ha aceptado como Campaniano tardío-Maastrichtiano (McBride *et al.*, 1974). Para Kirkland y colaboradores (2000) el rango estratigráfico alcanza el Campaniano tardío, basando su afirmación en la

presencia del amonite *Sphenodiscus* sp. y del bivalvo *Inoceramus vanuxemi* Meek y Hayden, que les permite correlacionar esta formación con la Western Interior de América del Norte, donde se encuentra *Baculites reesidae* y *B. jenseni*. Aun más, los registros del amonite *Sphenodiscus* sp y del bivalvo *Inoceramus vanuxemi* en las facies marinas, sugieren que la edad debe restringirse al Campaniano tardío, con un rango que va de 72.3 a 71.3 millones de años (Kirkland *et al.*, 2000). De acuerdo con McBride y colaboradores (1974), en la región Oeste de la cuenca, la Formación Cerro del Pueblo contiene en su parte basal al bivalvo *Exogyra ponderosa* Roemer, que se ha aceptado como indicador del Campaniano tardío. Además se han encontrado otros indicadores del Campaniano, como *Turritella triliria* Conrad e *Inocermus biconstrictus* Imlay. Hacia el Este, la mayor parte de la Formación debe considerarse Maastrichtiana debido a la presencia del bivalvo *E. costata* Say y del amonite *Sphenodiscus pleurisepta* (Conrad) Hyatt.

En la localidad de Rincón Colorado se observa una alta diversidad de gasterópodos pulmonados, raros en el registro fósil (Perrillat, 2003), junto con otros invertebrados. Ahí se ha recolectado gran diversidad de géneros que en este momento están siendo estudiados por la Dra. Carmen Perrillat. Entre los géneros identificados están *Bulinus*, *Melanooides*, *Gyraulus*, *Melanatria*, *Tympanotonus* (*Tympanotonus*), *Viviparus*, *Physa* y *Planorbis*. Todos estos invertebrados se encontraban en ambientes de agua dulce, pero desafortunadamente estos registros no apoyan una edad precisa por su amplio rango estratigráfico, aunque estos géneros de gasterópodos se han encontrado en sedimentos del Maastrichtiano.

Desafortunadamente, la edad de la Formación no queda, por lo tanto, bien definida, ya que en las asociaciones que presentan invertebrados índice hay lo mismo aquellos que sugieren edad maastrichtiana que los que sugiere edad campaniana. No obstante, en los lugares donde se recolectaron las estructuras reproductivas estudiadas se observó la presencia de gasterópodos pulmonados de agua dulce, así, como el amonite *Sphenodiscus pleurisepta* (Conrad) Hyatt, fragmentos de madera, de palma y de huesos de dinosaurios. De acuerdo con los fósiles presentes, la edad probable que le corresponde es de Maastrichtiano. Para

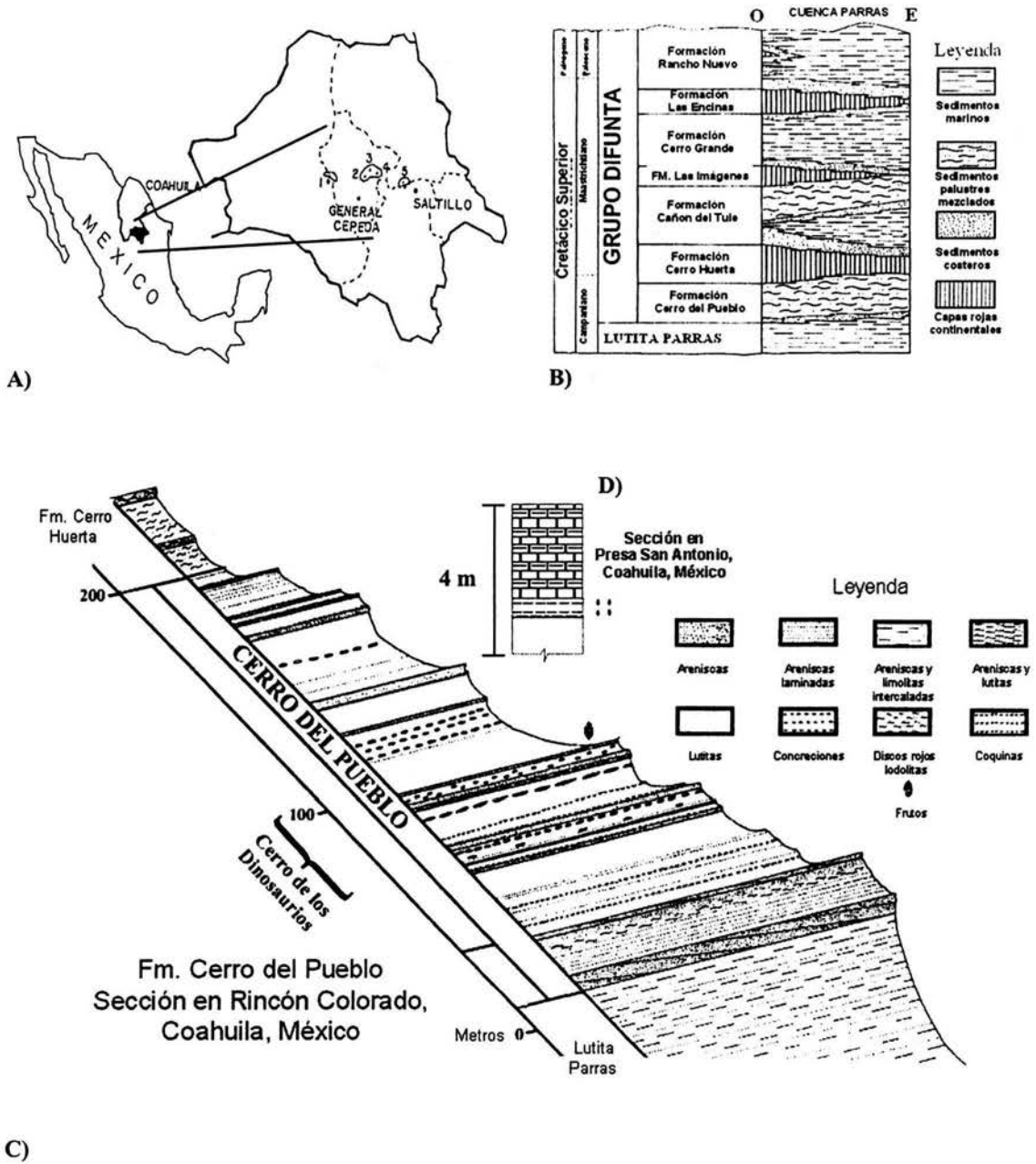
este trabajo la edad para toda la Formación Cerro del Pueblo es por la asignada por McBride y colaboradores (1974) que va desde el Campaniano tardío-Maastrichtiano.

Es importante mencionar, que se necesita realizar un trabajo sedimentológico, paleontológico y estratigráfico más detallado en la Formación Cerro del Pueblo, que permita resolver esta aparente contradicción en la edad de los sedimentos portadores de los fósiles.

### **Localidad de la infrutescencias de la Formación El Cien.**

Un tipo de infrutescencia muy similar a las encontradas en la Formación Cerro del Pueblo, se recolectó en la década de los ochentas por el Dr. Shelton Applegate en la Formación El Cien, en el estado de Baja California Sur (Tabla 1). La edad de la Formación El Cien ha sido calculada como oligocénica a miocénica (Hausback, 1984; Applegate, 1986). Muchas maderas fósiles provenientes de esta formación han sido estudiadas por diversos autores. Entre éstas se han identificado algunas Leguminosas (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994), algunas Moraceae y una Anacardiaceae (Martínez Cabrera, 2000). La infrutescencia proveniente de la Formación El Cien presenta las mismas características externas que las infrutescencias encontradas en Coahuila (Tabla 1). Este hallazgo es importante debido al tiempo geológico que separa a cada formación, sugiriendo que el género prevaleció, cuando menos, desde el Cretácico Superior hasta el final del Paleógeno y que en, algún momento, las plantas de Coahuila ampliaron o cambiaron su distribución. Desde luego, es necesario realizar observaciones anatómicas para corroborar las semejanzas morfológicas. Como sólo se conoce una infrutescencia de la Formación El Cien, se decidió posponer los estudios anatómicos hasta recolectar más ejemplares que corroboren los datos de la localidad.





Figura, 1. A), ubicación de las localidades fosilíferas de la Formación Cerro del Pueblo, 1) Presa San Antonio, 2) Agua de Mula, 3) Las Rosa, 4) Rincón Colorado y 5) Rancho Altamira (arriba a la izquierda; modificado de Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994). B), las siete Formaciones del Grupo Difunta. C), sección de Rincón Colorado (abajo; modificada de Kirkland *et al.*, 2000) y D), una pequeña sección realizada en Presa San Antonio.

<b>FORMACIONES</b> <b>GRUPOS BIOLÓGICOS</b>	<b>Pueblo</b>	<b>Cerro del</b>	<b>Cerro Huerta</b>	<b>Tule</b>	<b>Las Imágenes</b>	<b>Cerro Grande</b>	<b>Encinas</b>	<b>Rancho Nuevo</b>
<b>INVERTEBRADOS</b>								
Gasterópodos	X			X		X		
Ostras	X			X				
Bivalvos	X			X		X		
Amonites	X			X	X	X		
Rudistas	X			X				
Ostracodos						X		
Oogonios	X							
Crustáceos				X				
Briozoarios				X				
Gusanos				X				
Equinodermos				X				
Corales	X			X				
Foraminíferos				X				
Arácnidos	X							
Insectos	X							
<b>VERTEBRADOS</b>								
Peces	X							
Dientes de tiburón	X							X
Tortugas	X							
Dinosaurios	X	X						
Huellas (tortugas y dinosaurios)	X							
Coprolitos	X							
<b>ALGAS</b>	X	X						
<b>PLANTAS</b>								
Flores	X							
Frutos	X							
Semillas	X							
Polen	X							
Hojas (angiospermas y palmas)	X							
Maderas (angiospermas)	X	X						

Figura, 2. Diferentes grupos geológicos representados en el registro fósil de las formaciones del Grupo Difunta.

## OBJETIVO

El propósito de este trabajo es la determinación taxonómica de dos estructuras reproductivas encontradas en la Formación Cerro del Pueblo del estado de Coahuila, México, pertenecientes a plantas cretácicas, mediante la reconstrucción de sus partes y con base en observaciones morfológicas y anatómicas que apoyan el análisis comparativo con otros frutos, tanto fósiles como actuales. Esto permitirá contribuir al mejor entendimiento de las paleofloras mexicanas y aumentará la información sobre la diversidad de las angiospermas en el Cretácico Superior.

## MATERIAL Y MÉTODO

La mayor parte del material fósil utilizado fue recolectado y catalogado antes de la realización de este estudio y forma parte de la Colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, donde está depositado y catalogado.

### **Localización geográfica de las localidades.**

Alrededor de 1283 infrutescencias fueron recolectadas cerca de los ejidos Presa San Antonio (Municipio de Parras de la Fuente), Agua de Mula, La Rosa, Rincón Colorado (Municipio de General Cepeda) y Rancho Altamira (Municipio de Saltillo). Estos se localizan en la región sureste del estado de Coahuila (Murray *et al.*, 1962; McBride *et al.*, 1974; Vega-Vera *et al.*, 1990 y Kirkland *et al.*, 2000).

Las infrutescencias fueron recolectadas en dos localidades, principalmente: Presa San Antonio (donde se recolectó la mayor parte de las infrutescencias), localizada entre los 25°29'426" latitud Norte y los 101°43'504" longitud Oeste (municipio de Parras de la Fuente) y Rincón Colorado, localizado entre los 25°31.199' latitud Norte y los 101°19.356' longitud Oeste (municipio de General Cepeda). La última localidad contiene una rica diversidad de ambientes terrestres y marinos, que pueden ser distinguidos por los tipos de fósiles y rocas que allí se encuentran (Kirkland *et al.*, 2000; Figura 1).

**Método de preparación y observación.**

Todo el trabajo de identificación del material fósil recolectado se llevó a cabo en el Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

**Descripción de la técnica de lámina delgada.**

Se realizó el estudio anatómico detallado de las infrutescencias tanto de los frutos como de las semillas. Para facilitar la observación anatómica del material se utilizó la técnica de lámina delgada, que se seleccionó debido a que el material está permineralizado y dicha técnica permite medir el tamaño de las células, así como el alto, el largo y el ancho de cada célula, tanto del pericarpo como del tegumento.

Para la preparación de láminas delgadas se escogieron las estructuras reproductivas mejor preservadas. Se cortaron más de 100 ejemplares y, de estos se obtuvieron 249 láminas delgadas. Las infrutescencias fueron cortadas tanto transversal como longitudinalmente. Para esto, se utilizó una cortadora con disco giratorio con filo de diamante marca Buehler. Por cada ejemplar se obtuvieron hasta 7 muestras para lámina delgada o, en ocasiones, sólo tres o cuatro, dependiendo del grado de conservación de los fósiles. Una vez cortadas las muestras, la cara a pegar en el portaobjetos se pulió con abrasivo del 600 marca Buehler para quitar las rayas que dejaba el disco al momento de cortar. Después, las muestras se pegaron en el portaobjetos, por la cara pulida, con pegamento térmico marca Termoplastik, el cual se calentó a 200 °C, sobre una pequeña plancha para poder pegar el corte, un minuto después las muestras quedaban fijadas en los portaobjetos. Las muestras resultantes fueron desbastadas con abrasivos más finos hasta quedar reducidas a una película de 20 a 30 micras de grueso, suficientemente delgada para permitir el paso de la luz, y ser examinada con el microscopio óptico.

### **Obtención de polen fósil.**

Se obtuvo polen fósil del sedimento en las localidades de Presa San Antonio y Rincón Colorado; además, algunas de las infrutescencias se trituraron para obtener polen fósil y, así, ayudar a la identificación más precisa de los frutos. Para la cual se utilizó la técnica palinológica estándar para rocas sedimentarias (Doher, 1980 y Martínez–Hernández *et al.*, 1980).

Las observaciones se llevaron a cabo en el Laboratorio de Paleobotánica utilizando dos tipos de microscopios: un microscopio óptico Olympus modelo BH-2 (para las observaciones detalladas) y un microscopio estereoscópico Olympus modelo SZH (para observaciones de morfología externa). Para tomar las fotografías se utilizó una cámara para fotomicrografía Olympus modelo PM-10ADS (que se instalaba en el microscopio óptico y en el estereoscópico). El total de fotos para las infrutescencias, láminas delgadas y polen fue de alrededor de 500. Además, se hicieron observaciones y se tomaron 80 fotografías en el microscopio electrónico de barrido marca Jeol, modelo JSM-5310LV, de la Facultad de Ciencias, UNAM donde se pudo observar con mucho mayor detalle a las estructuras.

Para identificar las infrutescencias se hizo una amplia revisión bibliográfica, así como consultas directas a diversos especialistas en botánica; además, se utilizaron las claves computarizadas DELTA (Watson y Dallwitz, 1992), FAMEX (Murguía y Villaseñor, 1993) y MEKA 1.3 (Duncan y Meachan, 1987). También se hicieron observaciones de material seco en el Herbario Nacional (MEXU) con sede en el Instituto de Biología de la UNAM, así como observación de material fresco en el campo y en el Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM. La asignación de nombre genérico y específico al material descrito en esta tesis es un ejercicio sin validez de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (2000). Las asignaciones nomenclaturales serán válidas hasta la debida publicación del trabajo.

## RESULTADOS

Se realiza una descripción y discusión de las dos infrutescencias estudiadas, proponiendo su ubicación sistemática.

### Sección sistemática

División: Magnoliophyta

Clase: Liliopsida

Subclase: Arecidae

Orden: Arales

Familia: Incertae sedis

Género: *Operculifructus* Estrada Ruiz gen. nov.

**LOCALIDAD TIPO:** La Tomatera en Presa San Antonio, municipio de Parras, Formación Cerro del Pueblo, Coahuila, México; localizada entre los 25° 29.426' latitud Norte y los 101°43.504' longitud Oeste.

**EDAD:** Cretácico Superior, Campaniano tardío-Maastrichtiano

**ETIMOLOGÍA:** El nombre genérico hace referencia a la presencia de un opérculo en el fruto, proviene del latín "operculatis" opérculo y "fructus" fruto.

**DIAGNOSIS:** Infrutescencia de forma poliédrica, con frutos tipo baya, forma obpiramidal; cada fruto con un opérculo<sup>1</sup> (Lámina 1, Fig. 5) que se ubica en la corona<sup>2</sup> de cada semilla (Lámina 1, Fig. 5) constituido por células poliédricas; la semilla es piriforme ornamentada con estrías longitudinales, y en la parte distal tiene una corona formada por los tegumentos. Cada fruto presenta un canal en la capa media del pericarpo que corre paralelo a la semilla y se inserta en la zona de la calaza.

Especie: *Operculifructus spinozae* Estrada Ruiz gen. et sp. nov.

<sup>1</sup> Estructura cilíndrica discreta que forma parte del fruto y se localiza en la zona distal.

<sup>2</sup> Prolongaciones de los tegumentos en la parte distal de la semilla.



**HOLOTIPO:** Colección de Paleobotánica con sede en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ejemplar No. LPB 410

**LOCALIDAD TIPO:** La Tomatera en Presa San Antonio, Municipio de Parras, Formación Cerro del Pueblo, Coahuila, México; localizada entre los 25° 29'426" latitud Norte y los 101° 430'504" longitud Oeste.

**EDAD:** Cretácico Superior, Campaniano tardío-Maastrichtiano

**ETIMOLOGÍA:** El epíteto específico se propone en honor del Sr. José Espinoza (El Pato) por el sobresaliente trabajo de recolección de fósiles que ha realizado en los últimos años en el estado de Coahuila, México.

**MATERIAL ESTUDIADO:** Se estudiaron 1250 infrutescencias permineralizadas pertenecientes a esta especie, en su mayoría incompletas o aplastadas. Se obtuvieron 200 láminas delgadas (LPB 284-483) para estudio.

**DIAGNOSIS:** Infrutescencia de tipo poliédrica, pequeña, compuesta por (12-) 9 (-15). Fruto carnoso, de tipo baya, con tres capas celulares bien definidas, cada una compuesta por células poliédricas. Con un canal en la capa media que corre paralelo a la semilla. Cada fruto tiene un opérculo, un solo lóculo y una sola semilla cilíndrica a piriforme. El opérculo tiene forma cilíndrica y está constituido por células poliédricas de diferente tamaño; se encuentra en la parte distal del fruto y también se ubica en la corona de la semilla. La semilla presenta una corona en la parte distal y una ornamentación externa con estrías longitudinales, la cubierta seminal está formada por cuatro zonas tegumentarias. En sección transversal la capa más externa está formada por esclereidas rectangulares dispuestas en empalizada, la segunda capa tiene células de pared delgada y forma alargada y con sus extremos agudos, la tercera capa esta poco conservada, tiene células en forma rectangular a isodiamétricas y la cuarta capa

tiene un solo estrato de células en empalizada de paredes delgadas. En sección longitudinal las células más externas del tegumento son rectangulares con pared gruesa y la capa segunda y tercera capa tegumentaria son circulares de pared delgada, mientras que la última capa no se logra distinguir en este corte; la semilla es ortótropa, la zona de la calaza esta formada por células rectangulares a poliédricas. El embrión es recto con los lados agudos, con células muy pequeñas ovoides o isodiamétricas.

**DESCRIPCIÓN:** La infrutescencia de tipo poliédrica y varía en diámetro de 0.7 a 1.6 cm (Fig. 1). El número de frutos en cada infrutescencia va de 9 a 15. Los frutos están unidos a un eje y receptáculo muy pequeño, que, en la mayoría de las infrutescencias es difícil de observar, posiblemente porque no siempre se conservó. Los frutos son sésiles (Fig. 2), carnosos, tipo baya (Fig. 3), de forma obpiramidal (Fig. 3), la mayoría tiene cinco lados, pero algunos presenta cuatro y otros pocos, hasta seis (Fig. 4). Cada fruto tiene un opérculo en su parte distal, se ubica dentro de una corona que forma la semilla por la prolongación de sus tegumentos (Fig. 5). El pericarpo tiene bien definidas tres capas, la más interna (endocarpo?) formada principalmente por tres o cuatro estratos de células rectangulares a poliédricas de pared delgada (Fig. 6),  $29 (25 - 35) \times 22 (20 - 25) \times 16 (15 - 25) \mu\text{m}$ ; la zona media (mesocarpo?) esta formada por una capa celular con varios estratos, que en la zona distal llegan a ser más de 33 estratos, pero en la zona proximal del fruto el número de estratos es menor, las células que lo componen son principalmente poliédricas, de pared delgada,  $53 (40 - 70) \times 39 (35 - 50) \times 42 (30 - 65) \mu\text{m}$  (figura 7). La zona más externa (exocarpo?) está formada por una capa celular de dos o tres estratos de células rectangulares a poliédricas,  $23 (15 - 45) \times 15 (10 - 25) \times 20 (15 - 25) \mu\text{m}$  (Fig. 8).

El opérculo se compone principalmente de células poliédricas con paredes delgadas (Fig. 9). Hacia el centro del opérculo, las células son de mayor tamaño,  $80 (55 - 100) \times 49 (40 - 65) \times 65 (45 - 90) \mu\text{m}$ , aun comparadas con las del resto del pericarpo. Las células epidérmicas, son pequeñas,  $26 (15 - 40) \times 21 (10 - 30)$



x 25 (15 – 35)  $\mu\text{m}$ , principalmente rectangulares y con paredes delgadas. Este opérculo o tapa presenta un orificio que, en corte transversal, se observa rodeado por células dispuestas radialmente (Fig. 10). Cada fruto presenta un canal en la capa media del fruto que corre paralelo a la semilla y se inserta en la zona de la calaza (Fig. 11). Este canal está formado por células rectangulares a poliédricas.

Cada fruto tiene un sólo lóculo con una sola semilla cilíndrica a piriforme (Fig. 12). Los tegumentos de la semilla se proyectan en la zona distal de ésta para formar una corona. Estas prolongaciones casi alcanzan la superficie del fruto (Fig. 13). La pared externa de la semilla tiene una ornamentación con estrías longitudinales (Fig. 14). La cubierta seminal está formada por cuatro capas tegumentarias (Fig. 15). En sección transversal la capa más externa está formada por un sólo estrato de esclereidas rectangulares dispuestas en empalizada (Fig. 16). La segunda capa tegumentaria tiene células de forma alargada y extremos agudos con 13 – 15 estratos de células de pared delgada 96 (70 – 130) x 17 (15 – 25) x 17 (10 – 25)  $\mu\text{m}$ , la tercera capa presenta células bien diferenciadas (Fig. 17). En esta capa presenta tres estratos de células rectangulares a isodiamétricas, 12 (8 – 19) x 6 (4 – 7)  $\mu\text{m}$  (no se obtuvo la medida de lo alto de la célula, porque solo en corte transversal se observaron bien conservadas). La cuarta capa, la más interna tiene un sólo estrato con arreglo en empalizada 6 (5 – 10) x 4 (3 – 8)  $\mu\text{m}$  (Fig. 17). En sección longitudinal las células del tegumento externo son rectangulares con pared gruesa y la segunda y tercera capa tegumentaria es de forma circular y de pared delgada, mientras que la capa más interna no se distinguen bien en este tipo de corte (Fig. 15).

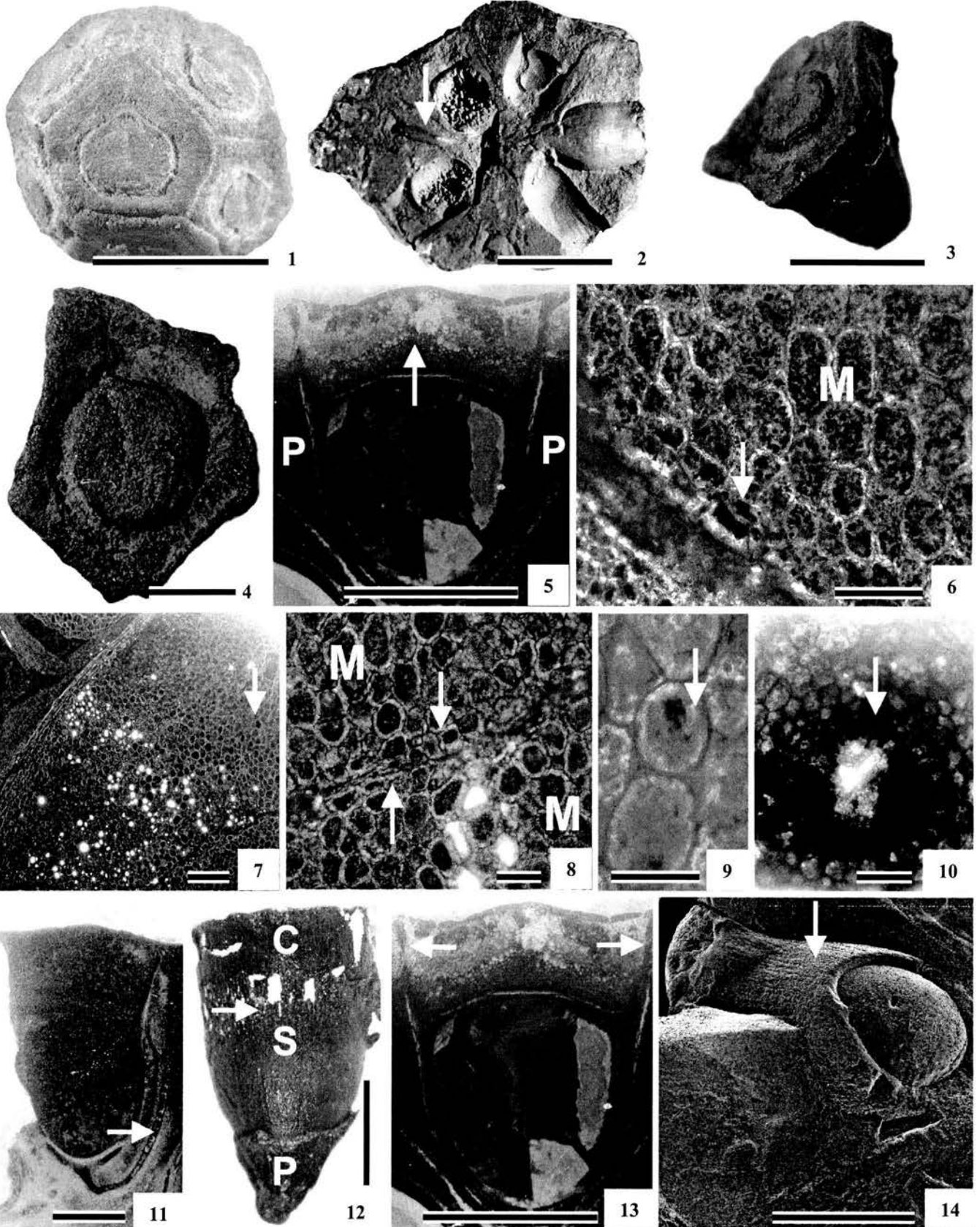
La semilla es ortótropa y el micrópilo está formado por las capas del tegumento (Fig. 19). Las células de la zona calazal varían de rectangulares a poliédricas. En esta región se insertan dos haces vasculares, cuya observación no fue frecuente debido al grado de conservación de las infrutescencias (Fig. 20). En una sola muestra se encontró una estructura que posiblemente asemeje a un embrión, que mide 2250  $\mu\text{m}$  de largo y su parte más ancha mide 1125  $\mu\text{m}$  (Fig. 21). Aunque

no está bien conservado, pero en un acercamiento se encontraron células pequeñas de forma poliédricas a isodiamétricas que posiblemente pertenezcan al embrión, esto por la ubicación de las células y sobre todo por ser distintas a las células del tegumento (Fig. 22), que no fue posible medir. También se observaron algunas células pequeñas que posiblemente pertenezcan al endospermo, ubicadas cerca de la capa tegumentaria (Fig. 23). Estas generalmente están reemplazadas por cristales que forman un molde interno de las células. La forma de estas células varía de ovals a isodiamétricas.

**LÁMINA 1, FIGURAS 1 – 14, *Operculifrutus spinozae*.**

- Fig. 1. Vista general de la infrutescencia. IGM 11415. Escala = 7 mm
- Fig. 2. Infrutescencia fracturada mostrando el eje principal de la misma (flecha). IGM 11486. Escala = 4 mm
- Fig. 3. Vista de la forma de un solo fruto. IGM 11416. Escala = 5 mm
- Fig. 4. Vista de la cara frontal del fruto. IGM 11416. Escala = 2 mm
- Fig. 5. Corte longitudinal de una semilla y fruto mostrando el opérculo que tiene (flecha) y su localización en la corona de la semilla, también se muestra el pericarpo (P). LPB 410. Escala = 3 mm
- Fig. 6. Corte longitudinal de la capa interna, mostrando las células poliédricas a rectangulares que lo conforman (flecha) y la capa media (M). LPB 410. Escala = 50  $\mu\text{m}$
- Fig. 7. Corte longitudinal de un fruto mostrando la capa media del pericarpo (flecha), constituida por células poliédricas de tamaño variable. LPB 410. Escala = 250  $\mu\text{m}$
- Fig. 8. Corte longitudinal de la capa más externa del fruto, mostrando las células rectangulares a poliédricas que la conforman (flecha) y las células de la capa media (M) de dos frutos contiguos. LPB 410. Escala = 75  $\mu\text{m}$
- Fig. 9. Corte transversal del opérculo, mostrando las células poliédricas que la conforman. LPB 410. Escala = 80  $\mu\text{m}$
- Fig. 10. Corte transversal del opérculo, mostrando un canal (flecha). LPB 424. Escala = 50  $\mu\text{m}$
- Fig. 11. Corte longitudinal del fruto, mostrando el canal que corre paralelo a la semilla y se inserta en la zona calazal (flecha). LPB 459. Escala = 875  $\mu\text{m}$
- Fig. 12. Semilla, mostrando la ornamentación (flecha), la corona (C), la zona próxima (S) y fragmentos del pericarpo (P). IGM 12057. Escala = 1.7 mm
- Fig. 13. Corte longitudinal de la semilla, donde se aprecian las proyecciones del tegumento (flechas), que forman la corona. LPB 410. Escala = 3 mm
- Fig. 14. Detalle de la semilla y su ornamentación (flecha) (MEB). IGM 11074. Escala = 2.5 mm

# LÁMINA 1

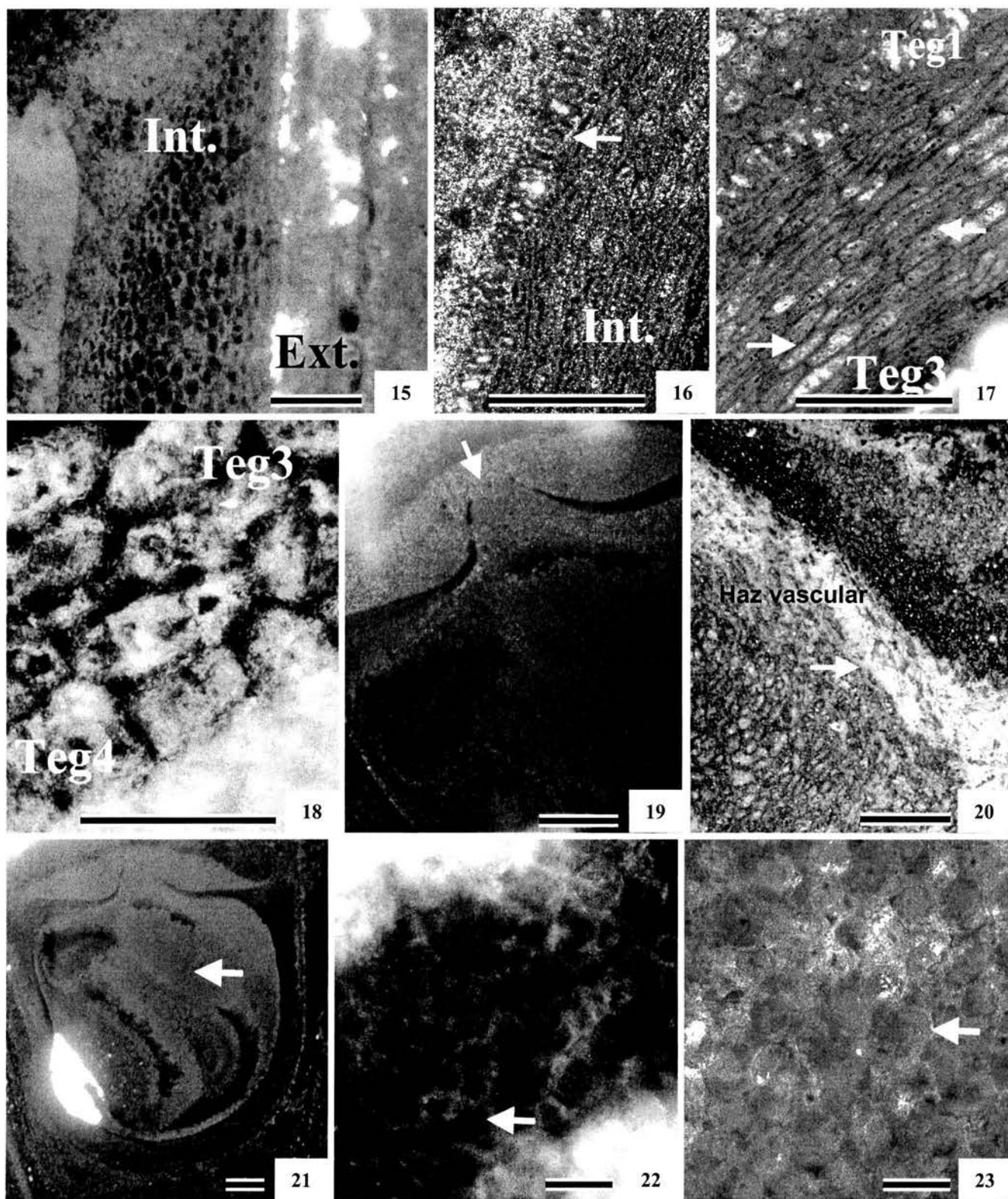


**LÁMINA 2, FIGURAS 15-23, *Operculifrutus spinozae*.**

- Fig. 15. Corte transversal de la cubierta seminal, mostrando las capas tegumentarias: la externa (Ext.), formada por esclereidas y la interna, compuesta principalmente por células isodiamétricas (Int.). LPB 428. Escala = 75  $\mu\text{m}$
- Fig. 16. Corte transversal mostrando el tegumento externo (flecha), formado por un sólo estrato de esclereidas y la interna con células rectangulares a isodiamétricas (Int.). LPB 449. Escala = 155  $\mu\text{m}$
- Fig. 17. Corte transversal de las capas tegumentarias, la primera capa tegumentaria (Teg1) formadas por células en empalizada; la segunda capa (flechas) de forma alagada y los lados agudos y, tercera capa con células isodiamétricas no bien conservadas (Teg3). LPB 449. Escala = 155  $\mu\text{m}$
- Fig. 18. Corte transversal de la tercera y cuarta capa del tegumento, formada por células rectangulares a isodiamétricas (Teg3) y la cuarta capa formada por un solo estrato de células en empalizadas (Teg4). LPB 451. Escala = 32.5  $\mu\text{m}$
- Fig. 19. Corte longitudinal de la zona micropilar formada por el tegumento (flecha). LPB 451. Escala = 350  $\mu\text{m}$
- Fig. 20. Corte longitudinal de la zona calazal, donde se muestra un haz vascular (flecha). LPB 459. Escala = 800  $\mu\text{m}$
- Fig. 21. Corte longitudinal del posible embrión (flecha). LPB 451. Escala = 350  $\mu\text{m}$
- Fig. 22. Células que conforman al embrión (flecha). LPB 451. Escala = 10  $\mu\text{m}$
- Fig. 23. En corte longitudinal acercamiento a las células que conforman al endospermo (flecha). LPB 451. Escala = 10  $\mu\text{m}$



# LÁMINA 2



Especie: *Operculifructus latomatensis* Estrada Ruiz sp. nov.

**HOLOTIPO:** Colección de Paleobotánica con sede en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ejemplar No. LPB 489

**LOCALIDAD TIPO:** Presa San Antonio, municipio de Parras, Formación Cerro del Pueblo, Coahuila, México, localidad conocida como La Tomatera localizada entre los 25° 29'426" latitud norte y los 101° 43'504" longitud oeste.

**EDAD:** Cretácico Superior, Campaniano tardío-Maastrichtiano.

**ETIMOLOGÍA ESPECÍFICA:** El epíteto específico se refiere a la pequeña localidad llamada La Tomatera, en la cual hay gran abundancia de infrutescencias fósiles.

**MATERIAL ESTUDIADO:** Se estudiaron 33 infrutescencias permineralizadas pertenecientes a esta especie, en su mayoría incompletas o aplastadas. Se obtuvieron y revisaron 49 láminas delgadas (LPB 484-531) para estudio.

**DIAGNOSIS:** Infrutescencia de forma poliédrica, con un diámetro de 2 cm. (1.7 – 2.3), compuesto por entre 21 a 27 frutos, libres en su parte superior. Cada fruto con un opérculo, un sólo lóculo y una semilla cilíndrica. El opérculo (como definido anteriormente), constituido por células poliédricas, se encuentra en la parte distal del fruto y también ocupa el espacio delimitado por la corona de la semilla. El tamaño de las células de cada fruto fue comparado con el de las células de la especie anterior resultando más pequeñas en esta última especie.

**DESCRIPCIÓN:** La infrutescencia de forma poliédrica con un diámetro de 2 cm. (1.7 – 2.3) (Fig. 1), y el total de frutos por infrutescencia es de 21 a 27. Los frutos tienen tres capas de tejido bien diferenciadas en el pericarpo, la más interna formada por dos a tres estratos de células rectangulares a poliédricas (Fig. 2), con

pared delgada, y que miden  $24 (10 - 35) \times 17 (10 - 25) \times 16 (10 - 25) \mu\text{m}$ ; la capa media tiene varios estratos de células poliédricas con pared delgada, aunque en algunos casos se encontraron células con pared gruesa (Fig. 3), y dichas células miden  $37 (60 - 20) \times 31 (60 - 15) \times 34 (25 - 40) \mu\text{m}$  y por último la capa mas externa está formada por dos o tres estratos de células rectangulares a poliédricas, con pared delgada cuyas células miden  $25 (40 - 20) \times 17 (20 - 10) \times 20 (15 - 25) \mu\text{m}$  (Fig. 4).

Cada fruto tiene un opérculo (como se definió anteriormente), que se observa claramente en la parte distal del fruto. Este opérculo también se ubica en el espacio delimitado por la corona formada por la prolongación de los tegumentos de la semilla en su parte distal (Fig. 5). Está compuesto por células poliédricas con paredes delgadas (Fig. 6); siendo las del centro de mayor tamaño  $56 (35 - 80) \times 48 (30 - 60) \times 73 (50 - 110) \mu\text{m}$ , aun comparadas con las del resto del fruto. Las células de la periferia forman parte de la capa más externa del pericarpo y son más pequeñas,  $35 (30 - 47) \times 20 (20 - 15) \mu\text{m}$ , tienen forma poliédrica y paredes delgadas. La diferencia de tamaño entre las células del resto del fruto y las del opérculo es notable.

El fruto tiene un sólo lóculo con una sola semilla de forma cilíndrica (Fig. 7). El fruto presenta un canal que corre paralelo a la semilla, y se inserta en la parte de la zona calazal, pero en las preparaciones que se obtuvieron no se conserva claramente, sin embargo, en cortes transversales esta formado de células poliédricas a rectangulares.

La semilla mide aproximadamente 5 mm de largo y sus tegumentos se prolongan hacia arriba para formar una corona en la parte distal (Fig. 8). La pared de la semilla tiene una ornamentación con estrías longitudinales (Fig. 9), y está formada por dos capas tegumentarias (Fig. 10). En sección transversal se puede observar que el tegumento más externo está formado por esclereidas rectangulares dispuestas en empalizada (Fig. 11), y la segunda capa con células de pared



delgada y forma alargada con sus extremos agudos, con medidas de 98 (60 – 135) x 16 (10 – 25) x 23 (15 – 35)  $\mu\text{m}$  (Fig. 10). En sección longitudinal las células de la capa tegumentaria son rectangulares, con pared gruesa y las de la capa interno se observan circulares de pared delgada (Fig. 12).

La semilla es ortótropa y el micrópilo esta formado por las capas del tegumento (Fig. 13 y 14). En la zona de la calaza se insertan dos haces vasculares que provienen del eje principal de la infrutescencia (Fig. 15).

**LÁMINA 3, FIGURAS 1 – 9, *Operculifructus latomatensis*.**

Fig. 1. Vista general de la infrutescencia. IGM 12067. Escala = 1 cm

Fig. 2. Corte longitudinal de la capa interna del pericarpo, mostrando células rectangulares a poliédricas (flecha), células de la capa media (M) y células del tegumento (T). LPB 489. Escala = 32.5  $\mu$ m

Fig. 3. Corte longitudinal de la capa media del pericarpo (M) (flecha) mostrando las células poliédricas. Además se observa la capa externa de otro fruto (E). LPB 489. Escala = 250  $\mu$ m

Fig. 4. Corte longitudinal del pericarpo mostrando las células rectangulares a poliédricas de la capa externa (flechas) y las células poliédricas de mayor tamaño de la capa media (M). LPB 490. Escala = 47.5  $\mu$ m

Fig. 5. Corte longitudinal del fruto mostrando el opérculo (O) ubicado en la zona distal y ocupando el espacio delimitado por la corona de la semilla (flechas). LPB 489. Escala = 8 mm

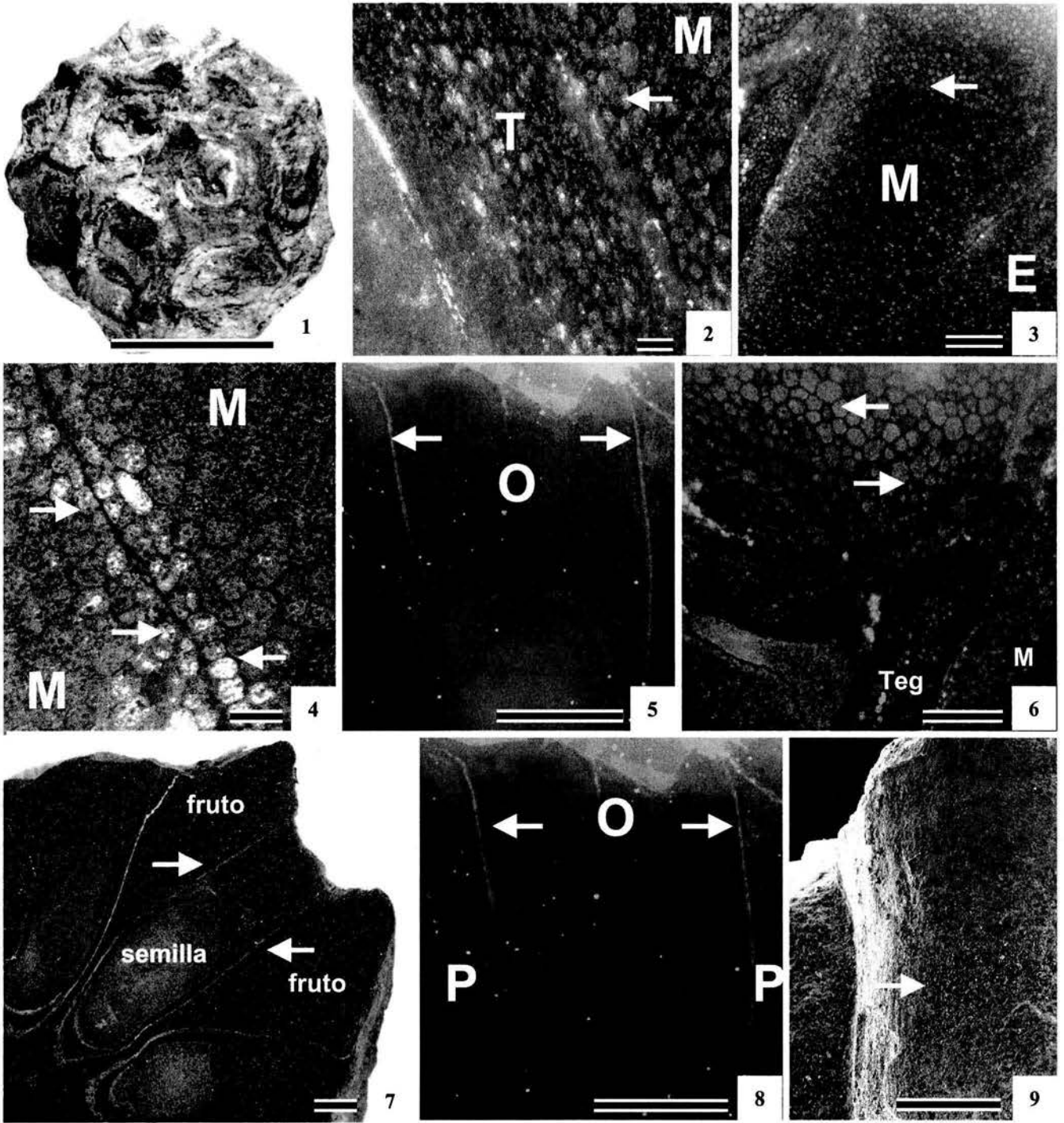
Fig. 6. Corte longitudinal del opérculo mostrando las células poliédricas (flechas). T=Tegumento, M=Capa Media. LPB 489. Escala = 250  $\mu$ m

Fig. 7. Corte longitudinal de una infrutescencia mostrando tres frutos cada uno con una semilla de forma cilíndrica (flechas). LPB 490. Escala = 8 mm

Fig. 8. Corte longitudinal de la parte distal de la semilla, con las prolongaciones del tegumento (flechas), formando la corona, se puede observar el opérculo (O) y, pericarpo (P). LPB 490. Escala = 8 mm

Fig. 9. Detalle de la ornamentación de la cubierta de la semilla (flecha) (MEB). IGM 12044. Escala = 4 mm

# LÁMINA 3



**LÁMINA 4, FIGURAS 10 – 13, *Operculifructus latomatensis*.**

Fig. 10. Corte transversal, de las dos capas tegumentarias, la capa más externa (Teg1), formada por esclereidas y, la segunda capa, con una zona de células alargadas de pared delgada (Teg2). LPB 526. Escala = 90  $\mu\text{m}$

Fig. 11. Corte transversal de la capa externa del tegumento (flecha), formado por un sólo estrato de esclereidas. LPB 526. Escala = 55  $\mu\text{m}$

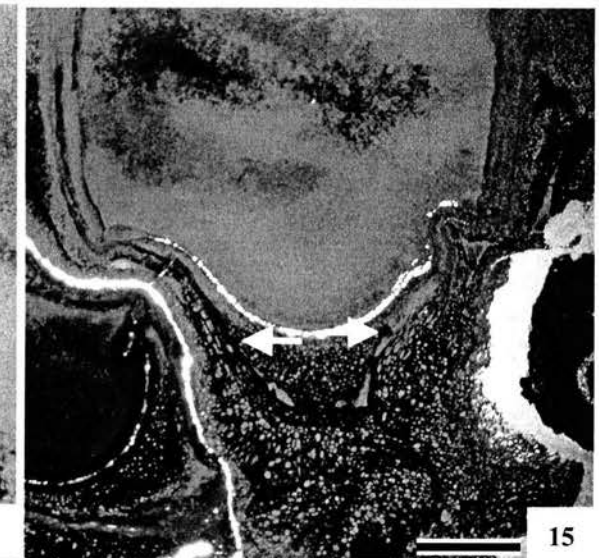
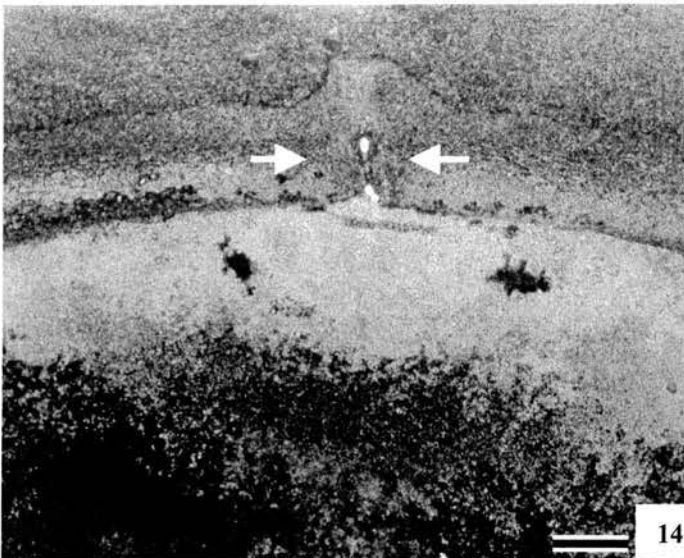
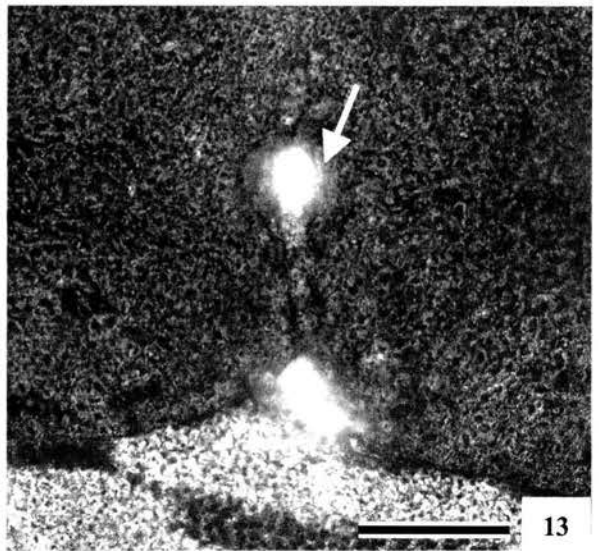
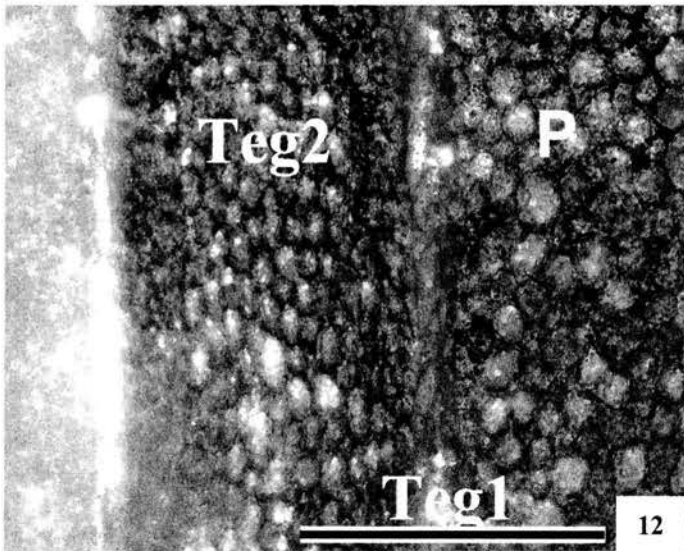
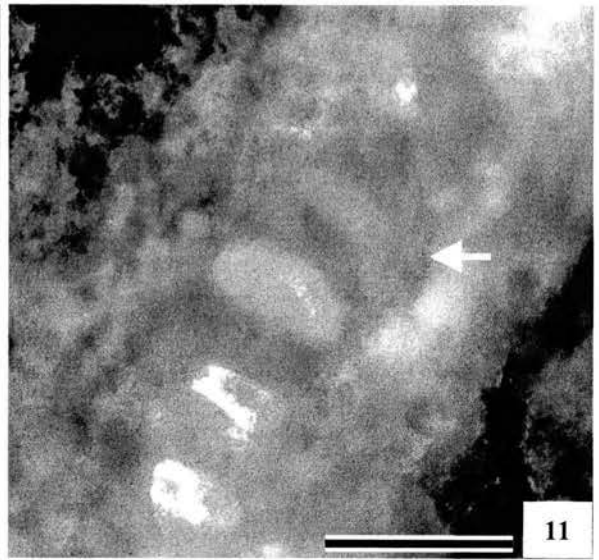
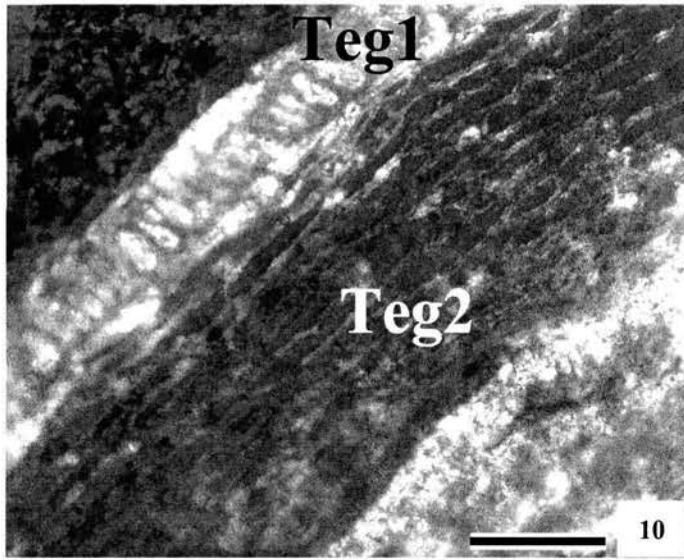
Fig. 12. Corte longitudinal de la capa más externa (Teg1.) y de la capa interna del tegumento (Teg2). Además se observa parte del pericapo (P). LPB 489. Escala = 200  $\mu\text{m}$

Fig. 13. Corte longitudinal de la semilla mostrando la zona micropilar formada por el tegumento (flecha). LPB 490. Escala = 110  $\mu\text{m}$

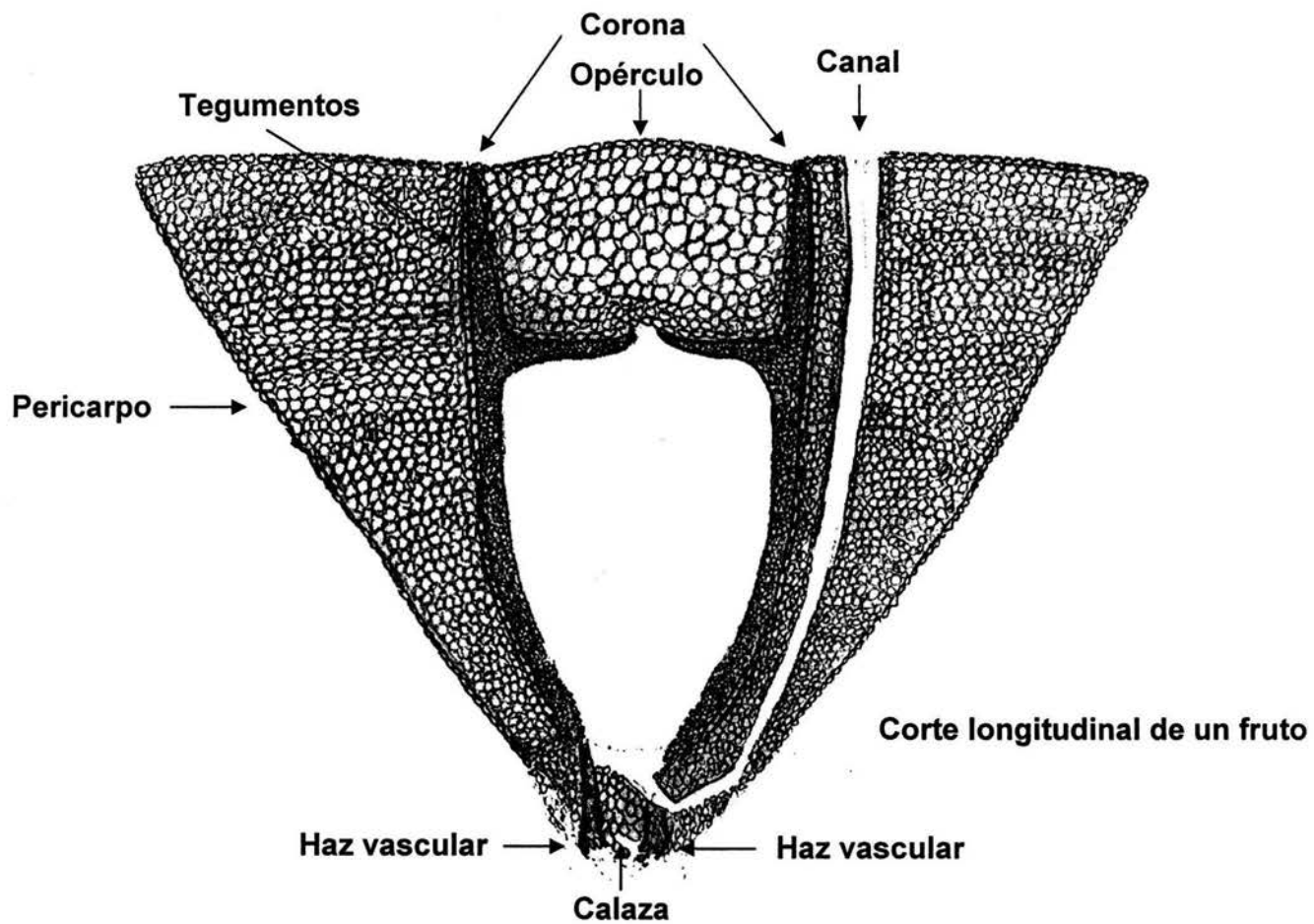
Fig. 14. Mismo corte mostrando el micropilo (flechas). LPB 490. Escala = 175  $\mu\text{m}$

Fig. 15. Corte longitudinal de la semilla mostrando los dos haces que se insertan en la base de la misma. LPB 490. Escala= 650  $\mu\text{m}$

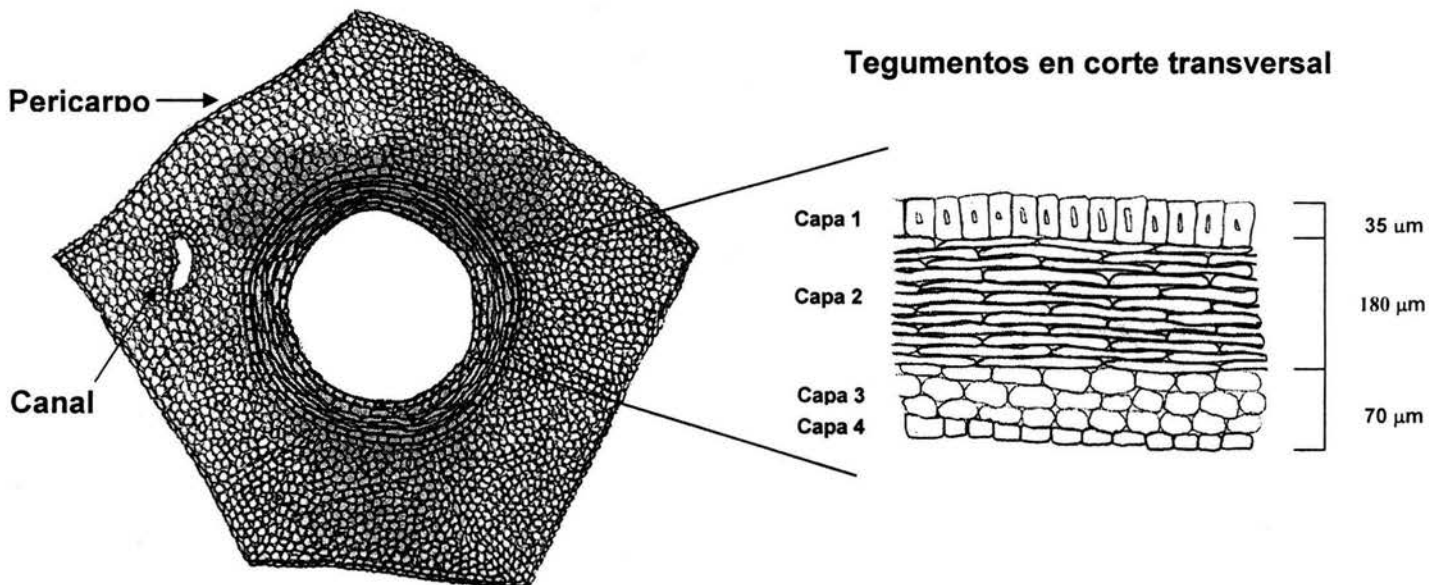
# LÁMINA 4



### Dibujo y reconstrucción interna de un fruto



### Corte transversal de un fruto





## INFRUTESCENCIA DE LA FORMACIÓN EL CIEN.

**DESCRIPCIÓN:** La infrutescencia tiene forma poliédrica con un diámetro de 1.3 cm, y está compuesta por 12 frutos (Lámina 5, Fig. 1). Cada fruto tiene cinco lados en vista planar con un opérculo (Lámina 5, Fig. 2). El opérculo también se ubica en la parte superior de la corona que forma la semilla en su parte distal (Lámina 5, Fig. 2), y presenta un orificio en el centro (Lámina 5, Fig. 4). Mediante observaciones de microscopía electrónica se corroboró que las células del fruto son principalmente poliédricas con paredes delgadas. Cada fruto presenta un orificio a un costado de la semilla, que posiblemente sea un canal que corre hacia la parte interna (Lámina 5, Fig. 2) Al parecer los frutos se encontraban separados entre sí (Lámina 5, Fig. 3).

### OTROS RESTOS DE PLANTAS RECOLECTADAS EN LA FORMACIÓN CERRO DEL PUEBLO COMPARADAS CON LAS INFRUTESCENCIAS FÓSILES.

En la Formación Cerro del Pueblo las infrutescencias estudiadas han sido recolectadas junto con otras plantas. Se conocen registros de polen, obtenidos de los sedimentos en los que se recolectaron las infrutescencias en estudio. En la década de los 90' Martínez Hernández reportó algunos taxa de polen de angiospermas (Tabla 2). De las infrutescencias recolectadas se obtuvo polen asignado a Liliaceae, cf. Lamiaceae, así como otros granos inaberturados con una ornamentación microreticulada y, otros más pentacolpados con una ornamentación microreticulada; también se obtuvieron esporas y hongos. En estos afloramientos también se han recolectado hojas de angiospermas como cf. *Sapindopsis* y cf. *Ficus* (José Luis Ramírez, com. pers., 2003), una flor con afinidad a Rhamnaceae (Calvillo, 2000), diversos frutos (Silva-Pineda, 1984; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994), semillas (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998a), maderas fósiles (angiosperma), así como maderas y hojas de palmas y oogonios de carophytas (Tabla 2). Aparentemente, ninguno de los órganos de plantas recolectados hasta el momento en la zona tiene afinidad con las infrutescencias en estudio (Tabla 2).

**LÁMINA 5, FIGURAS 1 – 4, Infrutescencia de El Cien.**

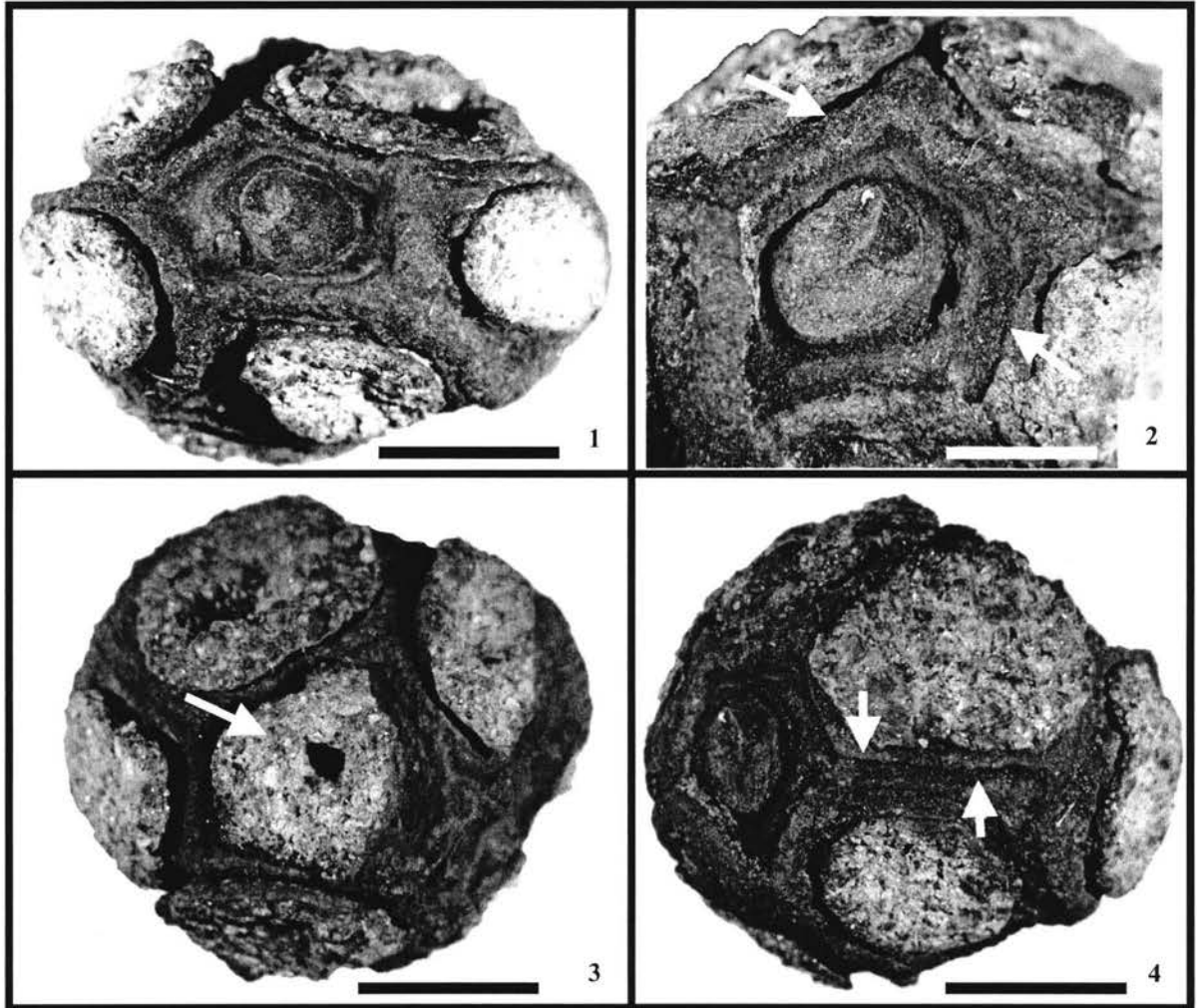
Fig. 1. Vista general de la infrutescencia. IGM 1614. Escala = 4 cm

Fig. 2. Cara frontal del fruto (flechas). IGM 1614. Escala = 2.5 cm

Fig. 3. Opérculo en un fruto (flecha). IGM 1614. Escala = 4 cm

Fig. 4. Separación entre los frutos, al menos en la parte distal de cada uno de ellos (flechas). IGM 1614. Escala = 4 cm

# LÁMINA 5



	<i>Operculifructus spinozae</i>	<i>Operculifructus latomatensis</i>	Infrutescencia de la Formación El Cien
<b>Forma de la infrutescencia</b>	poliédrica	poliédrica	poliédrica
<b>Tipo de la infrutescencia</b>	agregada o múltiple	agregada o múltiple	agregada o múltiple?
<b>Fruto operculado</b>	sí	sí	sí
<b>Número de frutos en cada infrutescencia</b>	6-12	12-27	12
<b>Canal en el fruto</b>	presente	presente	?
<b>Semilla</b>	cilíndrica a piriforme	cilíndrica	?
<b>Tegumentos</b>	cuatro capas tegumentarias	dos capas tegumentarias	?
<b>Superficie de la semilla</b>	ornamentada	ornamentada	?
<b>Ornamentación de la semilla</b>	con estrías longitudinales	con estrías longitudinales	?
<b>No. de lóculos por carpelo (uniloculares)</b>	1	1	?
<b>No. de óvulo por carpelo</b>	1	1	?
<b>Orientación del óvulo</b>	ortótropo	ortótropo	?
<b>Diámetro de las infrutescencias</b>	0.6 - 1.7 cm	1.8 – 2.3 cm	1.3 cm

Tabla 1. Comparación de las características morfológicas de las dos infrutescencias encontradas en Coahuila y de la hallada en Baja California Sur.

## RELACIÓN DEL MATERIAL DE PLANTAS FÓSILES ENCONTRADAS EN LA FM. CERRO DEL PUEBLO.

### FLOR

Rhamnaceae (Calvillo, 2000)

### FRUTOS

*Tricostatocarpon silvapinedae* (Insertae sedis) (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994)

*Striatomata sanantoniensis* (Musaceae) (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994)

Phytolaccaceae (en proceso)

Fagales (en proceso)

Y otros de afinidad desconocida

### SEMILLAS

*Eocaltha zoophila* (Ranunculaceae) (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998a)

Nasaeae (Lythraceae) (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1998a)

Otros de afinidad desconocida

### POLEN (Martínez Hernández, com. pers, 2002)

Magnoliaceae

Urticaceae

Eucommiaceae

Betulaceae

Liliaceae (sensu lato)

Bombacaceae

Cloranthaceae

Araucaracites

cf. Arecaceae (en este trabajo)

*Classopollis* (en este trabajo)

### ESPORAS

cf. *Lycopodium* (en este trabajo)

cf. *Hypogilon* (en este trabajo)

### HOJAS

Palmas

cf. *Sapindopsis* (Platanaceae)

cf. *Ficus* (Moraceae)

### TALLOS

Fragmentos de pequeños tallos sin conocer su afinidad

### MADERAS DE ANGIOPERMAS

Troncos y fragmentos de afinidad desconocida

### Oogonios

Characeae (en este trabajo)

Tabla 2. Lista de restos vegetales recolectadas en la Formación Cerro del Pueblo.

## DISCUSIÓN

El estudio de estructuras reproductivas fósiles de angiospermas es cada vez más amplio, lo que ha permitido entender mejor la evolución de las plantas con flor (Retallack y Dilcher, 1986; Crane *et al.*, 1995; Herman, 2002). Los estudios detallados de este material han facilitado su discusión sistemática y evolutiva.

Parte de los trabajos sistemáticos sobre plantas fósiles consisten en la interpretación confiable de los caracteres conservados y su comparación con los de las plantas actuales, con estos datos se pueden realizar estudios filogenéticos o biogeográficos. Los problemas o dificultades de este proceso no se deben únicamente a la naturaleza del registro fósil, sino también al estado del conocimiento morfoanatómico de las plantas actuales. Así, por ejemplo, pueden existir dudas sobre la posición taxonómica de los ejemplares y éstas pueden ser tan grandes, que no se puede tener la certeza de si algún fósil representa a una gimnosperma o a una angiosperma (Banerji, 2000).

En general, tanto el material permineralizado como el carbonizado y las impresiones carbonosas o de otro tipo, han permitido describir las características morfológicas y anatómicas de muchas plantas fósiles y discutir las posibles implicaciones evolutivas o biogeográficas de éstas. El estudio de diversas estructuras reproductivas provenientes del periodo Cretácico ha puesto de manifiesto que las primeras angiospermas habían alcanzado, para ese entonces, diferentes niveles de organización y adaptación, posiblemente inducidos por los cambios climáticos, los procesos geológicos o la interacción con los animales con los que coexistían. Algunas características morfológicas y anatómicas identificadas en los fósiles de plantas cretácicas evidencian la desaparición de formas y/o caracteres que no presentan las plantas actuales. Por ejemplo, los frutos fósiles *Striatornata sanantoniensis* y *Tricostatocarpon silvapinedae* de Coahuila tienen una combinación de caracteres propios de distintas especies y géneros actuales (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994), mientras que, la planta descrita de la Formación Tarahumara, Sonora, conjunta caracteres



pertenecientes a distintos géneros actuales de la familia Haloragaceae (Hernández–Castillo y Cevallos–Ferriz, 1999).

En un trabajo preliminar, las dos infrutescencias que aquí se describen con detalle, se habían clasificado en dos familias distintas (Cevallos–Ferriz y Ramírez, J. L. 1998). *Operculifructus spinozae* fue relacionado con la familia Pandanaceae (Cevallos–Ferriz *et al.*, 1994), en tanto que *Operculifructus latomatensis* lo fue con la familia Araceae (Cevallos–Ferriz y Silva–Pineda, 1996; Cevallos–Ferriz y Ramírez, J. L., 1998). Los estudios y descripciones aquí realizados, confirman, sin lugar a dudas, que las dos infrutescencias pertenecen al mismo orden de las Arales y a un solo género, ya que comparten la mayor parte de sus características y no hay caracteres con valor taxonómico que sustenten su clasificación en dos familias distintas. Aun más, son pocos los caracteres que no comparten, lo que sugiere la presencia de dos especies distintas. Como es la diferencia el diámetro de las infrutescencias, el número de frutos por infrutescencia, forma de la semilla, número de capas en el tegumento y tamaño de células de la semilla y fruto, sugieren que entre los fósiles están representadas dos especies. Aunque es posible que las diferencias reflejen solo variación morfológica y anatómica.

### **Posibles caracteres florales de la que posiblemente se deriva la infrutescencia en estudio.**

El conocimiento de las estructuras reproductivas, en particular de los frutos procedentes del Cretácico, es incompleto y puede generar controversia, por la carencia de características diagnósticas que permitan inferir las características de la flor de la cual proceden. Las infrutescencias provenientes de Coahuila tienen características que no han sido observadas en ninguna infrutescencia fósil o actual, como son el opérculo en la parte distal de los frutos y el canal que atraviesa el fruto y llega a la zona de la calaza. Al parecer, cada fruto provenía, posiblemente, de una sola flor, pero no se tiene una evidencia clara. No se han encontrado hasta ahora restos del perigonio o perianto, aunque en dos las infrutescencias de las 1283 analizadas se encontraron pequeñas cicatrices en la parte superior de los frutos, que podrían interpretarse como parte del perianto. Sin

embargo, al obtener las respectivas láminas delgadas no se encontró evidencia de haces vasculares, ni diferenciación celular que pudiera apoyar esta interpretación. Las flores eran probablemente sésiles y se unían al receptáculo. La forma de la cada fruto sugiere que cada ovario era ínfero, pero tampoco se encontraron cicatrices de haces vasculares que pudieran fundamentar esta interpretación; tenían un gineceo unilocular, con óvulos ortótopos. Estas características sugiere que, posiblemente, las infrutescencias provenían de una flor de tipo múltiple, con flores sésiles pero, como se dijo anteriormente la carencia de estructuras diagnósticas a este respecto hace difícil confirmar tal afirmación.

### **Estructuras únicas presentes en las infrutescencias fósiles.**

Las infrutescencias fósiles presentan algunas estructuras que no se han encontrado en otras infrutescencias fósiles o actuales. En las semillas, las prolongaciones del tegumento forman una corona bien desarrollada en la zona distal de las mismas, que no es común entre las plantas actuales y en otras plantas fósiles, aunque la semilla, en ciertos grupos como las zingiberales (ver esquemas de Manchester y Kress, 1993; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994) llegan a formar una estructura semejante. Dentro de cada corona se encuentra el opérculo carnoso, que pertenece al fruto. Su forma y la presencia de un pequeño canal que recorre su centro geométrico, sugieren que, durante el desarrollo de cada fruto éste incluía por donde entro el tubo polínico. La función de estas dos estructuras es controversial, puesto que no tiene paralelo entre las plantas actuales. Es probable que hayan funcionado o servido para la dispersión, porque en muchas semillas actuales, cuando se llegan a presentar apéndices, tales como espinas, obturadores, arilos, etc, la función de éstos es, principalmente, la dispersión. Por otro lado, el opérculo de cada semilla sirvió primero, posiblemente, para la protección y después para la dispersión. Otra estructura muy particular, presente en cada fruto, es un canal que se encuentra en la capa media del mismo y que recorre paralelo a la semilla, insertándose en la zona de la calaza. Posiblemente, sirvió para atraer animales, produciendo algún

tipo de aceite, azúcar, o algo parecido. Pudo haber contenido, también, alguna sustancia higroscópica que facilitara, en presencia de humedad, la dispersión de la unidad opérculo-semilla. La ausencia de estos caracteres en las plantas actuales sugiere que, durante el Campaniano y principios del Maastrichtiano, las plantas “experimentaban” formas de dispersión.

### **Comparación con algunas gimnospermas fósiles y actuales.**

Algunas características externas en las estructuras reproductivas aquí reportadas, sugieren cierta afinidad con algunas gimnospermas. Las características externas de arreglo y número de partes y el canal que corre paralelo al eje longitudinal de la estructura reproductiva y se inserta en la zona de la calaza (Lámina 1, Fig. 14), recuerdan a algunas gimnospermas, en particular a las familias Cupressaceae y Araucaraceae (Mai, com. pers., 2003). Sin embargo, la comparación morfoanatómica de estas familias con las estructuras reproductivas de Coahuila, no apoya ninguna relación.

El nuevo material de Coahuila también tiene semejanza morfológica con el orden extinto Pentoxylales. Sin embargo, la anatomía del cono y de las brácteas difiere. Por ejemplo, el cono de Pentoxylales no tiene forma esférica, como la que presenta infrutescencia estudiada, pero tiene un eje principal grande y vascularizado, que está ausente en la infrutescencia. Además, Pentoxylales presenta muchas semillas desnudas, que no tienen las proyecciones que se observan en la semilla del fruto en estudio (Shani, 1948 y Howe y Cantrill, 2001).

### **Comparación con familias de angiospermas.**

Para esta comparación se hizo una amplia revisión de literatura, se usaron claves comparativas, se revisó material del Herbario Nacional (MEXU), adscrito al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, y se consultó a expertos en botánica.

En los siguientes párrafos se establecerá una comparación entre el material fósil y algunas familias actuales de angiospermas que presentan

infrutescencias de tipo múltiple y agregado. Esta comparación se hace porque se desconocía si la infrutescencia fósil es de tipo múltiple o agregado, además que comparte caracteres con las familias que se comparará (Tablas 3 y 4). Paralelamente se hará lo mismo con varias familias de monocotiledóneas, dado que muchas de las estructuras que presenta el material fósil se encuentran en cinco familias de este grupo.

Solo tres de las familias actuales tienen frutos uniloculares y óvulos ortótopos, lo mismo que las infrutescencias fósiles, pero cuando se compararon con mayor detalle se encontraron marcadas diferencias (Tabla 3). Entre ellas, sobresalen que ninguna de estas familias tiene infrutescencias esféricas, que ningún fruto tiene forma obpiramidal, como los de *Operculifructus*, que las semillas actuales no presentan forma cilíndrica a piriforme, así como tampoco prolongaciones de sus tegumentos, formando la llamada corona, como en la semilla fósil. Además, ninguno de los frutos actuales presenta opérculo o canal como se observa en los frutos fósiles (Lámina 1, Fig. 12, Tabla 3). Debido a estas diferencias se descarta alguna afinidad con estas tres familias (Tabla 3).

Las estructuras reproductivas fósiles también fueron comparadas con las familias que presentan infrutescencias con frutos de tipo agregado, con un solo lóculo y con óvulos ortótopos. Siete familias tienen similitud con las infrutescencias fósiles en los caracteres antes mencionados, pero al compararlas con mayor detalle, también se encontraron marcadas diferencias (Tabla 4). Entre ellas sobresalen que ninguna de las familias actuales presenta una infrutescencia en forma esférica, la mayoría de ellas (cinco) presentan frutos de tipo aquenio, y ninguna tiene frutos obpiramidales, además de que carecen de opérculo en el fruto y de un canal (Lámina 1, Fig. 12, Tabla 4).

Como se dijo en los párrafos anteriores *Operculifructus* se asemeja a las infrutescencias de algunas monocotiledóneas, dado que se trata de una infrutescencia agregada o múltiple, con frutos de tipo baya, gineceos uniloculares y óvulos ortótopos. Estas características son compartidas con *Arecaceae*, *Pandanaceae*, *Centrolepilaceae*, *Araceae* y *Zingiberales*.

La familia Arecaceae, de distribución pantropical, tiene formas de vida variada, y en lo que respecta a la composición de sus estructuras reproductivas, el gineceo es tricarpelar, aunque puede llegar a tener 10 carpelos y los frutos pueden ser carnosos, secos o fibrosos, dehiscentes o indehiscentes; cuando son drupas, el endocarpo puede estar adnado a la testa, mientras que las flores pueden ser sincárpicas, cuando tienen de 3 (-10) carpelos, o apocárpicas. Las semillas son grandes y pueden presentar o no endospermo ruminado; el ovario es súpero, unilocular o plurilocular, con óvulos solitarios en cada lóculo, cuya orientación puede ser anátropa, campilótropa, hemianátropa u ortótropa, y contando con dos capas tegumentarias, donde el tegumento externo contribuye a la formación del micrópilo (Kubitzki, 1998). Aunque hay varios caracteres compartidos entre los frutos fósiles y los de las palmeras actuales, la presencia de un gineceo tricarpelar, de frutos secos o fibrosos y de semillas grandes y ruminadas, las diferencia. Además, el material fósil tiene estructuras que no se encuentran en la familia Arecaceae, como son la forma esférica de las infrutescencias, los frutos opérculados, el canal que se presenta en cada fruto fósil y, sobre todo, las proyecciones que presenta la semilla fósil, que no están en las semillas de las palmas actuales, por lo que se descarta alguna afinidad cercana.

La familia Pandanaceae tiene amplia variedad en las infrutescencias y en los frutos. Las flores pueden tener un gineceo con más de 80 carpelos y sincárpico, o monómero y unicarperlar (*Freycinetia*). Los frutos pueden ser carnosos o secos, agregados o no, o pueden formar una infrutescencia de tipo múltiple. Los frutos son de tipo drupáceo, (*Pandanus* y *Sararanga*), de tipo baya (*Freycenetia* y *Sararanga*), abayados (*Freycinetia*) cuando son sincárpicos, presentando de dos a muchos lóculos (*Freycinetia*) por gineceo. Las semillas son de formas diferentes, pudiendo ser pequeñas, rectas, lunadas, circinadas (*Freycinetia*), largas y fusiformes (*Pandanus*) (Kubitzki, 1998). Los óvulos pueden ser de 1 (Pandanoideae) hasta 5, ubicandose en ovarios pluriloculares; el ovario es súpero, tiene placentación marginal, basal o axilar y los óvulos son anátropos y presentan dos tegumentos. En algún momento fue considerada la afinidad con



Pandanaceae, debido a su forma externa (Cevallos–Ferriz *et al.*, 1994), dando que algunos frutos son de forma obpiramidal, como en algunas especies de *Pandanus*. Sin embargo, aunque estas características externas de las pandanáceas son muy parecidas a las características de los fósiles, existen diferencias marcadas a nivel anatómico, como la orientación del óvulo, o la forma de la semilla fósil no se relacionan con Pandanaceae (Lámina 1, Fig. 5 y 13); las semillas de esta familia, además, que no presentan corona en su parte distal, como las fósiles (Lámina 1, Fig. 5), y sus frutos no son operculados (Lámina 1, Fig. 5), aunque presentan un receptáculo muy grande, que está ausente en las infrutescencias fósiles. Aunque hay características similares, como el gineceo unicarpelar, un solo lóculo con una semilla, otras características ya señaladas, los separan claramente.

La familia Centrolepidaceae del orden Restionales (Cronquist, 1981), con distribución restringida a zonas del sureste de Asia, Australia, Nueva Zelanda y la parte más austral de América del Sur (Chile y Argentina), tienen gineceos unicarpelares que forman una infrutescencia de tipo múltiple, conocida como cápsula. Los frutos son secos, dehiscentes, de tipo folículo; las semillas son relativamente grandes, albuminosas, de forma ovoide (*Gaimardia*) a fusiforme (*Aphelia* y *Centrolepis*) y con una testa membranosa; entre el tegumento interno y el externo, se forma una cutícula, mientras que el ovario es súpero, con placentación apical, y el óvulo es ortótropo (Kubitzki, 1993). Cuando se comparó con el material fósil, se encontraron diferencias significativas, como son los frutos secos y el pericarpo membranoso, que contrasta con el material fósil que presenta frutos carnosos y pericarpo no membranoso, aunque algunas células muestran cierto engrosamiento (Lámina 1, Fig. 6 y 7). Además, la infrutescencia de tipo capsular de Centrolepidaceae no se presenta en *Operculifructus*, que en cambio, tiene frutos carnosos y una infrutescencia de tipo poliédrica (Lámina 1, Fig. 1). Por otro lado, las prolongaciones que presenta la semilla fósil no se encuentran en las semillas de las centrolepidáceas. Es claro, pues, que las características de esta familia no son compartidas con los fósiles.



Las semillas de las infrutescencias fósiles tienen semejanza con las semillas del orden Zingiberales dado que algunas, tienen prolongaciones formadas por el tegumento; la mayor semejanza existe entre las infrutescencias fósiles y dos géneros de la familia Musaceae (*Ensete* y *Musa*). En este orden, los gineceos son tricarpelares y los frutos pueden ser cápsulas o esquizocarpos (Cronquist, 1981) y en algunos casos, carnosos y dehiscentes. Las semillas son operculadas (Musaceae, Costaceae y Marantaceae) o ariladas y tiene dos capas tegumentarias (Strelitziaceae, Lowiaceae, Costaceae, Zingiberaceae y Maranthaceae); por lo regular, presentan muchos óvulos en cada lóculo, que pueden ser anátropos o campilótropos. Los géneros mencionados se parecen a *Operculifructus* en la forma de la semilla, especialmente en sus proyecciones (ver esquemas de Manchester y Kress, 1993; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994), pero en las demás características no hay semejanza. Los caracteres de los frutos no son similares, ya que en Zingiberales los gineceos son triloculares y, por lo regular, hay muchas semillas por lóculo, excepto en un género de la familia Heliconiaceae (*Heliconia*) que presenta pocas semillas por lóculo (Kubitzki, 1998). Lo anterior está ausente en los frutos de la infrutescencia fósil. Además, el tamaño y la forma, alargada y pequeña, de las semillas y el óvulo anátropo, reducen la afinidad con las semillas de *Operculifructus*. Es importante mencionar que en la Formación Cerro del Pueblo ya se describió un fruto de la familia Musaceae (*Striatornata sanantoniensis*), que es de tipo baya, trilocular, con un solo lóculo que presenta muchas semillas largas y pequeñas, con proyecciones largas, con tegumentos externos formados por células dispuestas en empalizada (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994); sin embargo, no hay relación entre este fruto y las infrutescencias en estudio.

La mayor afinidad de la infrutescencia fósil es con miembros del orden Arales, pero no corresponde a alguna familia en particular. Muchas de las características, tales como, infrutescencia agregada o múltiple, con frutos libres en la parte superior, frutos con un solo lóculo y opérculados, óvulo ortótropo y fruto tipo baya se encuentran en el orden Árales, en particular con la familia Araceae. No obstante, esta asignación es tentativa, porque el material en estudio

presenta características muy particulares, que incluso hasta a nivel de orden ha sido difícil ubicarla. El orden Arales de acuerdo con la clasificación de Cronquist (1981) incluye dos familias Araceae y Lemnaceae. La familia Araceae comprende siete subfamilias con 105 géneros y más de 3300 especies su distribución es cosmopolita y se encuentra en latitudes tropicales (Mayo *et al.*, 1997). Presentan gineceos con 1 – 3, y hasta 15 carpelos, los frutos pueden ser sésiles en casi todos los géneros excepto (*Pedicellarum*) que es pedicelado, presentan bayas, basalmente dehiscente en *Lagenandra*, abayados, drupas, secos, nuececillas, las semillas pueden ser pequeñas a largas, o rectas en Laseae, Monstereae y Pothoideae, pueden ser curvos, en forma de “herradura” o forma de “riñón” (anacampilótropo), presentan ovario súpero, con placentación apical, marginal o basal, pueden presentar 1, 3 o muchos lóculos en Spathicarpeae (1 a 8 lóculos), en *Philodendron* de 2 hasta 47 lóculos. El número de óvulos de 1 a muchos por lóculo, pueden ser ortótopos, hemianátropos (rara vez), anacampilótropo o anátropo y presentan dos tegumentos, presentan una testa delgada a dura, raramente ausente, el embrión puede ser pequeño a largo, típico de monocotiledóneas, también presentan un vestigio de un segundo cotiledón muy conspicuos opuesto al principal, el endospermo puede estar presente y ser muy abundante o estar ausente.

Al establecer una comparación entre los fósiles con los miembros de Arales se encontraron ciertas similitudes. Por ejemplo, muchos géneros presentan infrutescencias de tipo agregada o múltiple, alguno de estos géneros pueden formar infrutescencias apocárpicas como en la mayoría de los géneros de Araceae o ser sincárpica como en *Syngonium* (Araceae). Muchos géneros presentan frutos uniloculares con óvulos ortótopos y con frutos tipo baya. Sin embargo, las infrutescencias y los frutos fósiles tienen características o estructuras muy particulares que no se encuentran en el orden y en particular en la familia Araceae. Entre estos se encuentran la presencia del “opérculo” o tapa en cada fruto y “corona” de la semilla, además también se localiza en la zona del micrópilo (Lámina 1, Fig. 5). Pero, es importante mencionar que un solo género, *Pistia striatototes* (Mayo *et al.*, 1997), presenta un opérculo en la zona micropilar.

Sin embargo, es muy distinto al fósil, porque en el fósil, el opérculo se forma a partir del fruto y el tamaño es mucho mayor y se encuentra en toda la zona de la corona de la semilla (Lámina 1, Fig. 5). Las prolongaciones de los tegumentos que forman la "corona", no se encuentra en ningún género del orden Arales. Además, el canal que se presenta en cada fruto fósil (Lámina 1, Fig. 11) no común y se desconoce su verdadera función. Este tipo de canal no se encontró en ningún género de aráceas y lemnáceas, aunque en algunas especies de las aráceas, hay canales resiníferos pero no en los frutos, sino en tallos y hojas. Por estas características también es difícil ubicar a los fósiles dentro del orden Arales, pero hay ciertas características tanto morfológicas y anatómicas, como el tener una infrutescencia de tipo agregada o múltiple, apocárpica (frutos libres en la parte superior), frutos con un solo lóculo y opérculados, óvulo ortótropo y fruto tipo baya que la asemeja con el orden Arales.

Es claro que las características que presenta la estructura reproductiva, no se encontraron en ninguna familia actual, los caracteres que presentaba la infrutescencia fósil, la encontramos en varias familias tanto de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Por esta razón se comparo con distintas familias, pero sin lograr una afinidad clara. Posiblemente la infrutescencia en estudio perteneció a una familia ya extinta.

Tabla 3. Comparación de las características entre las infrutescencias fósiles y algunas familias con infrutescencias múltiples (Kubitzki, 1993, 1999).

<b>FAMILIAS</b>	<b>Tipo de infrutescencia</b>	<b># de carpelos por gineceo</b>	<b>Tipo de fruto</b>	<b>Tegumentos</b>	<b># de lóculos por carpelo</b>	<b># de óvulos por lóculo</b>	<b>Orientación del óvulo</b>	<b>Fruto opeculado</b>	<b>Canal en el fruto</b>
<b>CECROPIACEAE</b>	Tipo Múltiple	1	Drupa y Nuececilla	Dos	1	1	Ortótropo	No	No
<b>PEPEROMIACEAE</b>	Tipo Múltiple	1	Drupa y Abayado	Uno o Dos	1	1	Ortótropo	No	No
<b>PROTEACEAE</b>	Tipo Múltiple	1	Aquenio, Drupa, Folículo y Nuez	Dos	1	1	Ortótropo	No	No
<b><i>Operculifructus</i></b>	Agregada o Múltiple	1 o 6 – 27	Bayas	-	1	1	Ortótropo	Si	Si

Tabla 4. Comparación de las características entre las infrutescencias fósiles y algunas familias con infrutescencias agregadas (Kubitzki, 1993 y 1999).

FAMILIAS	Tipo de infrutescencia	# de carpelos por gineceo	Tipo de fruto	Tegumentos	# de lóculo por carpelo	# de óvulos por lóculo	Orientación del óvulo	Fruto opeculado	Canal en el fruto
<b>Circaesteraceae</b>	Monómera o Agregada	1-3	Aquenio	Uno	1	1	Ortótropo	No	No
<b>Kingdoniaceae</b>	Agregada	4-9	Aquenio	Uno	-	1	Ortótropo	No	No
<b>Platanaceae</b>	Agregada	(3)5-8(-9)	Aquenio y Nuez	Dos	-	1 (-2)	Ortótropo	No	No
<b>Cymodoceaceae</b>	Agregada	2	Nuez	Dos	-	1	Ortótropo	No	No
<b>Juncaginaceae</b>	Monómera o Agregada	6; 4 ó 1	Folículo, Aquenio, Esquizocarpo	Dos	-	1	Anátropo y Ortótropo	No	No
<b>Potamogetonaceae</b>	Agregada	(3) 4 (-8)	Drupa, Aquenio o Abayado	Dos	-	1	Campilótropo y Ortótropo	No	No
<b>Zannichelliaceae</b>	Monómera o Agregada	1-9	Aquenio o Folículo	Dos	-	1	Anátropo y Ortótropo	No	No
<b>Operculifructus</b>	Agregada o Múltiple	6-27	Baya	-	1	1	Ortótropo	Si	Si

## LITERATURA CITADA

- 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.
- Banerji, J. 2000. Occurrence of Angiosperm remains in an Early Cretaceous Intertrappean Bed, Rajmahal Basin, India. *Cretaceous Research* 21: 781-784.
- Beraldi-Campesi, H., Chacón-Baca, E. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1997. Microfossils of an Upper Cretaceous (Campanian) vulcano-sedimentary sequence in Sonora, Mexico (abs.): *American Journal of Botany* 84(6): p. 6.
- Berry, E. W. 1925. Miocene Araceae related to *Caladium* from Trinidad. *Pan-Amer. Geologist* 44: 38-42.
- Boese, E. & Cavins, O. A. 1927. The Cretaceous and Tertiary of southern Texas and northern Mexico. *Texas University Bulletin* 2748: 7-142.
- Boyd, D. R. 1959. *Stratigraphy of the Difunta Group in an Area North of Saltillo, Coahuila, Mexico*. M. Sc. Thesis, The University of Texas, U.S.A., 108 pp.
- Brenner, G. J. 1996. *Evidence of the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel*. Pp. 91-115 in D. W. Taylor y L. J. Hickey eds. Flowering plant origin, evolution and phylogeny. Chapman and Hall, New York.
- Burckhardt, C. 1930. Etude synthétique sur le Mésozoïque mexicain. Seconde partie. *Mem. Soc. Paléont. Suisse*, 50 125-280.
- Calvillo, C. L. 2000. *Determinación taxonómica de estructuras reproductivas y vegetativas de plantas fósiles de Tepexi de Rodríguez Puebla*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 64 pp.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S & Barajas-Morales, J. 1994. Fossil Wood from the Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *AIWA Journal* 15 (3), 229-245.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Ramírez, J. L. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Revista de Difusión, Ciencias*, Facultad de Ciencias, UNAM, 46-57.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Ricalde-Moreno, O. S. 1995. Palmeras fósiles del norte de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 66(1): 37-106.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Silva-Pineda, A. 1996. Aspectos de la historia de la vegetación de México con base en microfósiles de angiospermas. *Boletín Sociedad Botánica México* 58: 99-111.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Stockey, R. 1988. Permineralized fruits and seeds from the Princeton Chert (Middle Eocene) of British Columbia: Araceae. *American Journal of Botany* 75(8): 1099-1113.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., Gómez-Núñez, R. & Aguillón-Martínez, M. C. 1994. Upper Cretaceous fruits from General Cepeda, Mexico: A type similar to Pandanaceae. *IV International Organization of Paleobotany Conference, Contributions Papers and Poster Sessions, Paris*. pp.134.



- Cifuentes Ruiz, P., González Soriano, E., Zaragoza Caballero S. & Vega-Vera, F. 2002. Insectos del Cretácico Superior de Coahuila y del Oligoceno Inferior de Puebla (resumen). *Reunión Conjunta XXXVII Congreso Nacional de Entomología y South Annual Meeting of the Society of America*: Guanajuato, México, Sociedad Mexicana de Entomología, 505–507.
- Coney, P. J. 1983. Un modelo tectónico de México y sus relaciones con América del Norte, América del Sur, y el Caribe. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo* 15: 6-15.
- Chacón-Baca, E. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1995. Microbial sediments and their biological contents of the Tarahumara Formation, Sonora, Mexico (abs.): *American Journal of Botany* 82(6): p. 84.
- Crane, P. R. & Dilcher, D. L. 1984. *Lesqueria*: an early angiosperm fruiting axis from the Mid-Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 384-402
- Crane, P. R. & Herendeen, P. S. 1996. Cretaceous floras containing angiosperm flower and fruit from eastern North America. *Review of Paleobotany and Palynology* 90: 139-337
- Crane, P. R., Friis, E. M. & Pederson, P. K. 1986. Angiosperm flower from the Lower Cretaceous: Fossil evidence on the early radiation of the dicotyledons. *Science* 232: 852-854
- Crane, P. R., Friis, E. M. & Pederson, P. K. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Crepet, M. L. 1978. Investigations of Angiosperms from the Eocene of North America: an aroid inflorescence. *Review of Paleobotany and Palynology* 25: 241-252.
- Crepet, M. L. & Nixon, K. C. 1998a. Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. *American Journal of Botany* 85(9): 1122-1133.
- Crepet, M. L. & Nixon, K. C. 1998b. Two new fossil flower of Magnoliid affinity from the Late Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Botany* 85(9): 1273-1288.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York, 1262 pp.
- Dickinson, W. R. & Lawton, T. F. 2001. Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico. *GSA Bulletin* 113(9): 1142-1160.
- Dilcher, D. L. 2000. Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 7030-7036.
- Dilcher, D. L. & Daghighian, C. P. 1977. Investigations of angiosperms from the Eocene of southeastern North America: *Philodendron* leaf remains. *American Journal of Botany* 64(5): 526-534.
- Doher, I. 1980. Palynomorph preparation procedures currently used in the paleontology and stratigraphy laboratories. *U. S. Geological Survey, Circular* 830.
- Duncan, T. & Meacham, C. 1987. *Meka Manual*. University Herbarium, University of California, Berkeley, California.

- Eukland, H. 2003. First Cretaceous flower from Antarctica. *Review of Paleobotany and Palynology* 127: 187-217.
- Friis, E. M. 1988. *Spirematospermum chandlerae* sp. nov., an extinct species of Zingiberaceae from the North America Cretaceous. *Tertiary Research* 9: 7-12.
- Friis, E. M. & Skarby, A. 1981. Structurally preserved angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of Southern Sweden. *Nature* 291: 485-486.
- Friis, E. M. & Skarby, A. 1982. *Scandianthus* gen. nov., angiosperm flowers of saxifragalean affinity from the Upper Cretaceous of southern Sweden. *Nature Annal Botanical, N. S.* 50: 569-583.
- Friis, E. M., Crane, P. R. & Pedersen, K. R. 1986. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature* 320: 163-164.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. 1999. Early angiosperm diversification: The diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 259-296.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane P. R. 2000. Reproductive structure and organization Basal Angiosperms from the early Cretaceous (Barremian or Aptian) of West Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161(suplemento 6): 169-182.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410: 357-359.
- Frumin, S. & Friis, E. M. 1996. *Liriodendron* seeds from the Late Cretaceous of Kazakhstan nad North Carolina, USA. *Review of Paleobotany and Palynology* 94: 39-55.
- Frumin, S. & Friis, E. M. 1999. Magnoliid reproductive organs from the Cenomanian-Turonian of north-western Kazakhstan: Magoliaceae and Illiciaceae. *Plant Systematics and Evolution* 216: 265-288.
- Gandolfo, M. A., Nixon, K. C. & Crepet, W. L. 1998a. *Tylerianthus crossmanensis* gen. et sp. nov. (aff. Hydrangeaceae) from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Botany* 85(3): 376-386.
- Gandolfo, M. A., Nixon, K. C. & Crepet, W. L. 1998b. A new fossil flower from the Turonian of New Jersey: *Dressiantha bicarpellata* gen. et sp. nov. (Capparales). *American Journal of Botany* 85(7): 964-974.
- Gandolfo, M. A., Nixon, K. C. & Crepet, W. L. 2002. Triuridaceae fossil flowers from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Botany* 89(12): 1940-1957.
- Graham, A. 1976. Studies Neotropical Paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 787-842.
- Hausback, P. B. 1984. *Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, México*. Ed. Frizze, V. In: Geology of Baja California Peninsula. The Pacific Section Society of Economic Paleontologist and mineralogist. Angeles California. pp 219-237.
- Herenden, P. S., Magallón-Puebla, S., Lupia, R., Crane, P. R. y Kobylinska, J. 1999. A preliminary conpectus of the Allon Flora from the Late Cretaceous (Late Santonian) of Central Georgia, U.S.A. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86(2): 407-471.

- Herman, E. 2002. Late Early-Late Cretaceous floras of the North Pacific Region: florogenesis and early angiosperm invasion. *Review of Palaeobotany and Palynology* 122: 1-11.
- Hermesen, E. J., Gandolfo, M. A., Nixon, K. C. & Crepet, W. L. 2003. *Divisestylus* gen. nov. (aff. Iteaceae), a fossil Saxifrage from the Late Cretaceous of New Jersey, USA. *American Journal of Botany* 90(9): 1373-1388.
- Hernández-Castillo, G. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1999. Reproductive and vegetative organs with affinities to Haloragaceae from the upper Cretaceous Huepac chert locality of Sonora, Mexico. *American Journal of Botany* 86(12): 1717-1734.
- Hernández-Rivera, R. 1992. New dinosaur finds in the Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous, Campanian) from Coahuila state, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12, 32A (abstract).
- Hernández-Rivera, R. 1995. The Mexican Dinosaur National Monument. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 34.
- Hernández-Rivera, R. & Kirkland, J. I. 1993. The rediscovery of a rich upper-most Campanian dinosaur locality in the Cerro del Pueblo Fm, Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, 41A (abstract).
- Hickey, L. J. 1977. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of western North Dakota. *Geol. Soc. America Mem.* 150: 1-181.
- Hill, C. R. 1996. A plant with flower-like organs from the Wealden of the Weald (Lower Cretaceous), southern England *Cretaceous Research* 12: 27-38.
- Howe, J. & Cantrill, D. J. 2001. Palaeoecology and taxonomy of Pentoxilales from the Albian of Antarctica. *Cretaceous Research* 22: 779-793.
- Hughes, N. F. 1994. *The Enigma of Angiosperm Origins*. Cambridge University Press, Cambridge, 303 p.
- Kirkland, J., Hernández-Rivera, R., Aguillón-Martínez, C., Delgado de Jesus, C., Gómez Nuñez, R. & Vallejo, I. 2000. *The Late Cretaceous Difunta Group of the Parras Basin, Coahuila, Mexico, and its Vertebrate Fauna*. Guide Book of the Field Trips, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico, pp. 131-172.
- Kirkland, J. & Aguillón-Martínez, C. 2002. Schizorhiza: a unique sawfish paradigm from Difunta Group, Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19(1): 16-24.
- Krassilov, V. A., Shilin, P. V. & Vakhrameev, V. H. 1983. Cretaceous flowers from Kazakhstan. *Review of Paleobotany and Palynology* 40: 91-113.
- Kubitzki, K. 1998. *Flowering plants, monocotyledons: alismatanae and commelinanae (except gramineae)* / volume editor, K. Kubitzki; in collaboration with H. Huber ... [et al.] New York, Springer, 478 pp.
- Kubitzki, K. 1993. *Flowering plants, dicotyledons: Magnoliid, hamamelid, and caryophyllid families* / Volume eds. k. kubitzki, j.g. rohwer, and v. Bittrich, New York, Springer, 653 pp.
- Linder, H. P. 1987. The evolutionary history of the Poales/Restionales: a hypothesis. *Kew Bulletin* 42: 297-318.
- Magallón-Puebla, S. 1997. Affinity within Hydrangeaceae of a structurally Late Cretaceous flower (Conacian-Santonian of Georgia). *American Journal of Botany* (suplemento): 215.

- Magallón–Puebla, S., Herendeen, S. P. & Crane, P. C. 1997. *Quadriplatanus georgianus* gen. et sp. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. *International Journal of Plant Sciences* 158: 373-394.
- Manchester, S. R. & Kress, W. 1993. A fossil bananas (Musaceae): *Ensete oregonense* sp. nov., from the Eocene of western North America and its Phytogeographic significance. *American Journal of Botany* 80(11): 1264-1272.
- Martínez Cabrera, H. I. 2002. *Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno–Mioceno) Baja California Sur, Determinación Taxonómica (Anacardiaceae y Moraceae) y Biogeografía Histórica de Moraceae*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 87 pp.
- Martínez–Hernández, E. & Ramírez–Arriaga, E. 1996. Paleocorología de Angiospermas de la flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 58: 87-97.
- Martínez–Hernández, E., Ludlow Wieches, B. & Sánchez López, M. 1980. *Palinología y sus aplicaciones geológicas Cuenca Carbonífera de Fuentes–Río Escondido, Coahuila*. Ediciones del Sector Salud. Comisión Federal de Electricidad.
- Mayo, S. J., Bogner J. & Boyce. 1997. *The Genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, 797 pp.
- McBride, E. F., Weidei, A. E., Wolleben, J. A. & Laudon, R. C. 1974. Stratigraphy and structure of the Parras and La Popa basins, northeaster México. *Geological Society American Bulletin* 85(10): 1603-1622.
- Mohr, B. A. R. & Eklund, H. 2003. *Araripia florirepa* a magnoliid angiosperm from the lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Review of Paleobotany and Palynology* 126: 279-292.
- Mohr, B. A. R. & Friis, E. M. 2000. Early angiosperms the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). A preliminary report. *International Journal of Plant Sciences* 161(suplemento 6) 155-167.
- Moran–Zenteno, D. 1984. *Geología de la República Mexicana*. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México e Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática, México, 88 p.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms. *Botanical Review* 47: 1-142.
- Murguía, M. & Villaseñor, J. L. 1993. *Clave para familias de plantas con flores (Magnoliophyta) de México*. Asociación de Biólogos Amigos de la Computación, A. C. (ABACO). México, D. F.
- Murray, G. E., Weidie, A. E. Jr., Boyd, D. R., Forde, R. H. & Lewis, P. D. Jr. 1962. Formational divisions of Difunta Group, Parras basin, Coahuila and Nuevo Leon, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 46: 374-383
- Nishida, H. 1985. *Elsemeria*, a Late Cretaceous angiosperm fructification from Hokkaido, Japan. *Plant Systematics and Evolution* (suplemento) 8: 123-135



- Nishida, H. & Nishida, M. 1988. *Protomonimia kasai-naka-jhongii* gen. et sp. nov.: A permineralized magnolialean fructification from the mid-Cretaceous of Japan. *Botanical Magazine* 101: 397-437.
- Pedersen, K. R., Crane, P. R., Drinnan, A. N. & Friis, E. M. 1991. Fruits from the mid-Cretaceous of North America with pollen grains of the *Clavatipollenites* type. *Grana* 30: 577-590.
- Pérez-Hernández, B. R., Rodríguez-de La Rosa, R. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1997. Permineralized infructescence from the Cerro del Pueblo Formation (Campanian), near Saltillo, Coahuila, México: Phytolaccaceae. *American Journal of Botany*, abstracts 84(6): 139.
- Pérez-Hernández, B. R. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1998. *Infrutescencia compleja del Cretácico (Campaniano) de México*. Resúmenes del séptimo congreso Latinoamericano de Botánica, p. 264.
- Perrillat, M. 2003. High diversity of freshwater gastropods from the Maastrichtian Cerro del Pueblo Formation, Coahuila; environmental and stratigraphic implications. *GSA, Cordilleran Section-99th Annual* (April 1-3, 2003) Puerto Vallarta, Jalisco, Mexico.
- Retallack G. J. & Dilcher, D. L. 1986. Cretaceous angiosperms invasion of North America. *Cretaceous Research* 7: 227-252.
- Rodríguez-de la Rosa, R. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1994. Upper Cretaceous Zingiberalean fruits with in situ seeds from Southeastern Coahuila, México. *International Journal of Plant Sciences* 155(6): 786-805.
- Rodríguez-de la Rosa, R. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1998a, Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 142: 231-254.
- Rodríguez-de la Rosa, R. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1998b, Vertebrates of the El Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeaster Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(4): 751-764.
- Rodríguez-de la Rosa, R., Lopez Espinoza, José., Vallejo González, J., Eberth, D. & Smith, Joshua. 2002, *Huellas de vertebrados Cretácicos (Campaniano tardío, Formación Cerro del Pueblo) del sureste de Coahuila*. Resúmenes del VIII Congreso Nacional de Paleontología, p. 75.
- Silva Pineda, A. 1984, *Frutos del Cretácico Superior del estado de Coahuila, México*. Memoria del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, 432-437 pp.
- Shani, B. 1948. The Pentoxyleae: a new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. *Botanical Gazette* 110: 47-80.
- Smith, S. & Stockey, R. 2003. Aroid seeds from the Middle Princeton Chert (*Keratosperma allenbyense*, Araceae): Comparison with extant Lasiioideae. *International Journal of Plant Sciences* 164(2): 239-250.
- Schönenberger, J. & Friis, E. M. 2001. Fossil Flowers of Ericalean affinity from the Late Cretaceous of Southern Sweden. *American Journal of Botany* 88(3): 467-480.
- Stockey, R., Hoffman, G. & Rotthwell. 1997. The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatatum*: resolving the phylogeny of Lemnaceae. *American Journal of Botany* 84(3): 355-368.

- Sun, G. & Dilcher, D. L. 2002. Early angiosperms from the Lower Cretaceous of Jixi, eastern Heilongjiang, China. *Review of Paleobotany and Palynology* 121: 91-112.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S. & Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: A Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science* 282: 1692-1695.
- Takahashi, M., Crane, P. R., & Manchester, S. R. 2002. *Hironoia fusiformis* gen. et sp. nov.; a cornalean fruit from the Kamikitaba locality (Upper Cretaceous, Lower Coniacian) in northeastern Japan. *Journal Plant Research* 115: 463-473.
- Taylor, D. W. & Hickey, L. J. 1990. An Aptian plant with attached leaves and flower: implication for angiosperm origin *Science* 247: 702-704.
- Tiffney, B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 551-576.
- Vaughan, T. W. 1900. Reconnaissance in the Rio Grande coal fields of Texas. *U. S. Geologists Survey Bulletin*. 164: 100 p.
- Vega-Vera, F., Mitre Salazar, L. & Martínez-Hernández, E. 1990. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico Superior-Terciario) en el Noroeste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 8(2): 179-187.
- Watson, L. y Dallwitz, M. J. 1992. The Families of Flowering Plants: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>
- Weber, R. 1972. La vegetación Maastrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín Sociedad Geológica Mexicana* 33: 5-19.
- Wolfe, J. A. 1976. Stratigraphic distribution of some pollen types from the Campanian and lower Maestrichtian rocks (Upper Cretaceous) of the middle Atlantic status. *Professional paper U. S. Geological Survey* 977: 1-18.
- Wolleben, J. A. 1977. Paleontology of the Difunta Group (Upper Cretaceous-Tertiary) in Northern Mexico. *Journal of Paleontology* 51: 373-398.
- Zhou, Zhe-kun; Crepet, W. L. & Nixon, K. C. 2001. The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruit of *Altingioideae*. *American Journal of Botany* 88(5): 753-766.