

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

LEGUMINOSAE DEL EOCENO Y OLIGOCENO
DE MÉXICO:
CONTRIBUCIÓN AL ENTENDIMIENTO HISTÓRICO DE SU
BIODIVERSIDAD EN EL PAÍS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. Laura Calvillo Canadell

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz

MÉXICO, D.F.



ABRIL, 2005

m 342283



Universidad Nacional
Autónoma de México

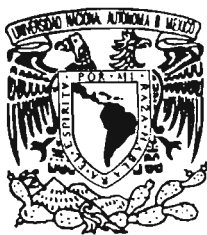


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

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.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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 28 de febrero del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **CALVILLO CANADELL LAURA** con número de cuenta **98801543** y número de expediente **3981037**, con la tesis titulada: **“Leguminosae del Eoceno y Oligoceno de México: Contribución al entendimiento histórico de su biodiversidad en el país”**, bajo la dirección del **Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz**.

Presidente: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán
Vocal: Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal: Dra. Rosaura Grether González
Vocal: Dra. Helga Ochoterena Booth
Secretario: Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz
Suplente: Dr. Lourdes Rico Arce
Suplente: Dr. Alfonso Delgado Salinas

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de marzo del 2005.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al apoyo económico otorgado por CONACYT con número de registro 153839, como becario de este Consejo, de febrero del 2000 a enero del 2005. Así como a la DGEP-UNAM por otorgar la beca complementaria de febrero del 2000 a enero del 2003.

Agradezco a mi Director de Tesis, Dr. Sergio R.S. Cevallos-Ferriz, por todo el apoyo y confianza en la realización de este trabajo, así como a la encantadora presión a la que fui sometida.

A los miembros del Comité Tutorial: Dr. Sergio Cevallos Ferriz, Dr. Juan José Morrone Lupi y Dr. Alfonso Delgado Salinas, quiero expresarles mi gratitud por todo su apoyo a lo largo de mis estudios, lo que me permitió mejorar continuamente mi trabajo de investigación.

Asimismo, agradezco a mis sinodales la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. Rosaura Grether González, Dra. Helga Ochotorena Booth y Dra. Lourdes Rico Arce, por la revisión y observaciones a mi Tesis, lo cual contribuyó a mejorar sustantivamente mi trabajo.

También quiero agradecer al Instituto de Geología de la UNAM y a su gente, en donde tuve oportunidad de desarrollar mi trabajo. Especialmente al Dr. Dante Morán Zenteno, quién a través de sus conversaciones y apoyo me proporcionó la oportunidad de retornar nuevamente en los espacios académicos, así como el apoyo del Dr. Gustavo Tolson Jones.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por haber puesto a mi alcance todo lo necesario para superarme académicamente.

A Lilia Espinoza por ayudarme todos estos años y por todas sus atenciones.

Agradezco el soporte técnico fotográfico del Sr. Antonio Altamira y del Biól. Héctor Hernández y a José Manuel (Tomy) por el escaneo de imágenes.

Mi sincero agradecimiento a la Lic. Rosario Flores Ramos y al Lic. Francisco Montaña por su constante apoyo en los asuntos de cómputo, así como a Nora Ahuatzin por su gran disposición para apoyarme siempre.

A Bárbara Martiny por su gran ayuda en la revisión del artículo científico, producto de este trabajo.

A la Dra. Ana Luisa Carreño por sus observaciones siempre atinadas.

De manera especial quiero agradecer a Enrique González Torres por sus enseñanzas sobre la compleja Geología de México.

A todo el personal del Herbario Nacional De México (MEXU) que facilitaron la realización de esta investigación: Ma.Teresa Germán, Verónica Juárez, Martha Olvera, Gilda Ortiz, José Alfredo Díaz, Ma. Del Rosario García, al M. en C. Rafael Torres y en especial al M. en C. Mario Sousa por su ayuda en la comprensión de las Leguminosae.

Al Dr. Fernando Chiang por su interés en el mundo de las plantas fósiles.

A mis compañeros de laboratorio, Carlos, Emilio, Israel, Hugo, Adrián, Ana Ilse, Genaro, Balam, José Luis y Marcela mil gracias de todo corazón y a Carlitos en especial por su ayuda en el apoyo fotográfico, así como a Yanci por toda su ayuda administrativa.

Dedico este trabajo y todo lo que implicó a mis dos grandes amores Josep y Enrique,
gracias por ir junto a mí.

A mi Pepis (no lo dedico a tú memoria ma, por que vives en mí y estás en mí en cada momento), al Inge (gracias pa por todas tus enseñanzas), Nasi y Rocío (por estar siempre).

A mis grandes amigos Marce, Ana Ma., Alejandro (Mariana), y por supuesto a ti Doc.

Y a todos los que me han acompañado de alguna manera en este camino.

Que les puedo decir a todos sino GRACIAS.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS		iii
DEDICATORIA		iv
ÍNDICE		v
RELACIÓN DE FIGURAS		vii
RELACIÓN DE TABLAS		viii
RESUMEN		ix
ABSTRACT		x
INTRODUCCIÓN	<u>Registro fósil de Leguminosae</u>	11
	<i>Primera evidencia de la Familia</i>	11
	<i>Registro fósil de las Leguminosae en depósitos Terciarios</i>	12
	<i>Registro fósil de Leguminosae en México</i>	14
	<u>Escenario de dónde y con quién cohabitaron las Leguminosae fósiles de México</u>	15
HIPÓTESIS		19
OBJETIVO		19
ÁREAS DE ESTUDIO	<u>La Popa, Nuevo León</u>	20
	<u>Los Ahuehuetes, Puebla</u>	21
MÉTODO	<i>Procesamiento de material fósil</i>	22
	<i>Muestras fósiles</i>	23
	<u>Análisis cladístico</u>	24
	<i>Elección de los taxones</i>	24
	<i>Caracteres</i>	24
	<u>Análisis biogeográfico</u>	24
	<i>Determinación de áreas</i>	24
RESULTADOS	Mimosoideae	27
	Ingeae	27
	<i>Inga popensis</i>	27
	<i>Ingaphyllum poblana</i>	30
	<i>Inga</i>	32
	<i>Pithecellobiumphyllum grimesii</i>	34
	<i>Pithecellobium barnebyi</i>	36
	Acacieae	37
	<i>Acacia ricoana</i>	37
	Mimoseae	40
	<i>Mimosa stipelata</i>	40
	<i>Stryphnodendron emarginatum</i>	42
	<i>Stryphnodendron morroni</i>	44
	<i>Piptadenia chiangii</i>	46
	Caesalpinioideae	48
	Cassieae	48
	<i>Chamaechrista eocenica</i>	48
	<i>Senna sousae</i>	50
	<i>Apuleia herendeenii</i>	52
	Papilionoideae	54
	Sophoreae	54
	<i>Cladrastis delgadoi</i>	54
	Robinieae	56

	<i>Robinia lavinii</i>	56
	<i>Ejemplares fósiles no identificados</i>	58
	Tipo I (Fruto)	58
	Tipo II (Fruto)	59
	Tipo III (Fruto)	60
	Tipo IV (Fruto)	60
	Tipo V (Pinna)	61
	Tipo VI (Folíolo)	61
	Tipo VII (Hoja)	63
	Tipo VIII (Hoja)	63
	Tipo IX (Hoja)	64
	Tipo X (Estípula)	64
	Análisis Cladístico	65
	Análisis Biogeográfico	68
DISCUSIÓN		71
	<i>La tribu Ingeae y su condición taxonómica</i>	75
	<i>Distribución actual de Mimosoideae e Ingeae</i>	79
LITERATURA CITADA		85
APÉNDICE		98

RELACIÓN DE FIGURAS

Figura 1.	Mapa de ubicación de los sitios muestreo.	20
Figura 2.	Frutos de <i>Inga popensis</i> e <i>I. vera affinis</i> .	28
Figura 3.	Hojas de <i>Ingaphyllum poblana</i> e <i>I. adenophylla</i> .	31
Figura 4.	Frutos de <i>Inga</i> sp., <i>I. vera</i> , <i>I. feuillei</i> e <i>I. laurina</i> .	33
Figura 5.	Hojas de <i>Pithecellobiumphyllum grimesii</i> y <i>Pithecellobium dulce</i> .	35
Figura 6.	Frutos de <i>Pithecellobium barnebyi</i> y <i>P. flexicaule</i> .	37
Figura 7.	Frutos de <i>Acacia ricoana</i> , <i>A. baileyana</i> y <i>Mimosa malacophylla</i> .	38
Figura 8.	Hojas de <i>Mimosa stipelata</i> y <i>M. aculeaticarpa</i> .	41
Figura 9.	Foliólos de <i>Stryphnodendron emarginatum</i> y <i>S. adstringes</i> .	44
Figura 10.	Frutos de <i>Stryphnodendron morroni</i> y <i>S. adstringes</i> .	45
Figura 11.	Frutos de <i>Piptadenia chiangii</i> y <i>Piptadenia oblicua</i> .	47
Figura 12.	Frutos de <i>Chamaechrista eocenica</i> y <i>Ch. flexuosa</i> .	49
Figura 13.	Frutos de <i>Senna sousae</i> y <i>S. pallida</i> .	51
Figura 14.	Frutos de <i>Apuleia herendeenii</i> , <i>A. leiocarpa</i> , <i>Cynometra oaxacana</i> , <i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Caesalpineia ferrea</i> y <i>Swartzia simplex</i> .	53
Figura 15.	Frutos de <i>Cladrastis delgadoi</i> y <i>C. lutea</i> .	55
Figura 16.	Foliólos de <i>Robinia lavinia</i> , <i>R. hispida</i> y <i>R. neomexicana</i> .	57
Figura 17.	Foliólos y frutos de plantas fósiles no identificadas.	62
Figura 18.	Árbol de consenso estricto.	66
Figura 19.	Cladograma empleado en el análisis biogeográfico.	69
Figura. 20.	Cladograma de áreas.	70

RELACIÓN DE TABLAS

Tabla 1.	Material de plantas actuales empleado para la comparación con los fósiles.	23
Tabla 2.	Matriz de especies vs. caracteres y sus estados de carácter.	25
Tabla 3.	Áreas empleadas en el análisis biogeográfico.	26
Tabla 4.	Matriz de áreas geográficas vs. componenetes.	26

RESUMEN

Un estudio morfológico comparativo de hojas y frutos con semillas de plantas fósiles del Eoceno en la región de La Popa, Nuevo León y, Oligoceno en la de Tepexi de Rodríguez, Puebla, contribuye el conocimiento sobre la paleobiodiversidad en México. De los 25 tipos de fósiles reportados 15 son identificados a nivel de especie y 10 se describen discutiendo su posible afinidad taxonómica. Miembros de las tres subfamilias, Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae están representados en el conjunto de fósiles. Las hojas y frutos fósiles se incluyeron en géneros actuales, aunque las especies se propusieron como nuevas después de comparar los caracteres obtenidos de su morfología y arquitectura con aquellos de plantas actuales y fósiles. Los nuevos registros aseguran que el grupo de las Leguminosae fue diverso en México desde el Eoceno, y que aumentó hacia el Reciente. Algunas de las nuevas plantas tienen relaciones con la flora boreotropical misma que se extendió hacia la región sur de América del Norte y, que seguramente contiene a un buen número de taxones ancestros de los que componen la vegetación actual de México. Es posible que algunos taxones importantes de la flora neotropical formaran parte de esta flora boreotropical, como lo sugiere la presencia de *Inga* desde el Eoceno. La presencia de *Robinia* en el registro fósil de México refuerza aun más la hipótesis de que algunas plantas alcanzaron regiones sureñas, como América del Sur o Las Antillas, desde América del Norte. A través de un análisis cladístico y otro biogeográfico de algunos miembros de Ingeae se corroboran algunos grupos y alianzas reconocidos con plantas actuales y se refuerzan las determinaciones taxonómicas de *Ingaphyllum* y *Pithecellobiumphyllum*. El análisis biogeográfico corroboró el desplazamiento de norte a sur de *Inga*; además, sugirió la necesidad de comparar en los análisis biogeográficos tanto registros de plantas actuales como fósiles lo más completos posibles, ya que dependiendo de la parcialidad de los datos utilizados los resultados pueden diferir de forma substancial. En su conjunto los nuevos datos incrementa de manera importante el conocimiento de la familia en México y, presentan un panorama más dinámico sobre el origen de la flora y vegetación del país en el que las plantas no solo llegaron de latitudes altas de América del Norte a esta región, sino que refuerza la idea de que en lo que hoy es México se dieron importantes eventos de diversificación y radiación.

ABSTRACT

A morphological and comparative study of leaves and fruits with seeds of fossil plants from the Eocene of La Popa, Nuevo León, and the Oligocene of Tepexi de Rodríguez, Puebla, increases the knowledge of paleodiversity in México. Of the 25 fossil types reported, 15 are identified to the species level and 10 are described discussing their probable taxonomic affinity. Members of the three subfamilies, Mimosoideae, Caesalpinioideae and Papilionoideae are represented in the fossil assemblage. The fossil fruits and seeds were included in genera of extant plants; however, new species were proposed after comparing the obtained morphological and architectural characters of the fossil material with those of the extant plants. The new records make certain that the Leguminosae group was diverse in Mexico since the Eocene, and that this increased towards the recent. Some of the new plants are related with the Boreotropical flora, suggesting that this extended its distribution towards the south of North America, and most probably contained a good number of ancestral taxa of the extant Mexican vegetation. It is possible that some important taxa of the Neotropical flora formed part of the Boreotropical flora, as suggested by the presence of *Inga* since the Eocene in Nuevo León. The presence of *Robinia* in the fossil record of Mexico reinforces the hypothesis that some plants reached southern regions, like South America or the Antilles, from North America. Through a cladistic and a biogeographic analysis of some members of Ingeae some groups and alliances recognized based on extant plants are established, and the taxonomic determinations of *Ingaphyllum* and *Pithecellobiumphyllum* are confirmed. The biogeographic analysis corroborated the north to south displacement of *Inga*, and suggested the need to compare as complete as possible extant and fossil records, since depending on the partiality of the utilized records the results can differ in a substantial way. All together the new data increase in an important way the knowledge of the family in Mexico and, present a more dynamic panorama of the origin of the flora and vegetation in the country, suggesting that plants did not just arrive from high latitude North America, but reinforce the idea of Mexico as an area where important diversification and radiation events occurred.

INTRODUCCIÓN

Hablar de las Leguminosae implica referirse a una de las familias con mayor número de especies de plantas del grupo de las angiospermas. Como muchos autores indican (Polhill et al. 1981), en varios trabajos concernientes a la biodiversidad se trata a las Leguminosae como la tercera familia más grande después de las Asteraceae y las Orchidiaceae (Mabberley 1997) y la segunda más grande en México después de Asteraceae (Sousa y Delgado 1993). Esta familia se compone de 686 géneros y más de 18000 especies (Polhill 1994a, b), es decir, ca. un doceavo de las plantas con flor del mundo, abarcando una gran diversidad biológica, desde pequeñas hierbas hasta grandes árboles y extendiéndose en todos los continentes y tipos de hábitats terrestre, excepto en la Antártica (Harborne 1994). Cerca de la tercera parte de las especies se encuentran representadas en seis géneros: *Acacia*, *Astragalus*, *Cassia*, *Crotalaria*, *Indigofera* y *Mimosa*. Estos géneros son característicos de lugares abiertos y hábitats perturbados, que se expandieron enormemente a partir del Mioceno (Polhill et al. 1981).

La familia se divide en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae (Polhill et al. 1981; Polhill 1994a, b). Hutchinson (1964) y Cronquist (1981) tratan a las tres subfamilias como familias separadas. En el presente trabajo se seguirá la clasificación de Polhill et al. 1981.

Registro fósil de Leguminosae. Las plantas fósiles proveen evidencia directa de la vida pasada, aportan la edad mínima de la existencia de un grupo determinado, apoyan su historia biogeográfica, sirven como taxones adicionales que proveen nuevos caracteres o nuevos estados de carácter, y amplían la distribución geográfica de los taxones (Morrone 2000). Los caracteres anatómicos, morfológicos y moleculares obtenidos de éstas, pueden ser incorporados a diversos tipos de estudios sistemáticos, los cuales, contribuyen a un mejor entendimiento de hipótesis filogenéticas (e.g., Lavin y Luckow 1993, Lavin et al. 2001). Así, la importancia del estudio de plantas fósiles se ha ido incrementando en los últimos años, aportando nuevos datos acerca de las floras en el pasado.

Primera evidencia de la familia: La búsqueda de fósiles de Leguminosae en el Cretácico durante los últimos años ha dado resultado negativo; además, existe muy poca información del registro fósil en latitudes bajas donde se debe continuar su búsqueda (Polhill et al, 1981; Herendeen 1992; Herendeen et al. 1992; Wheeler y Baas 1992). No obstante, hay polen disperso que ha generado importantes discusiones sobre el tiempo de diferenciación de la

familia. Por ejemplo, *Chlorantites* o *Sinderopollis* representan granos de polen que se han recolectado en Canadá, Siberia y posiblemente Colombia (Muller 1981). Este registro polínico es comparable con el polen de *Sindora*, que es una Caesalpinioideae tropical actual. Este registro constituye posiblemente la primera evidencia de la subfamilia Caesalpinioideae y de la familia en general, durante el Maastrichtiano (Polhill y Raven 1981; Herendeen y Crane 1992). También del Maastrichtiano pero de Brasil, se reportan bitétrades que son comparables con el género *Mimosa* (Herngreen, 1974, 1975; Guinet, 1981), Grether en 1997, resume el registro fósil de este género.

Por otro lado, hay maderas fósiles del Turoniano-Santoniano del norte de Sudán (Giraud y Lejal-Nicol 1989; Schrank 1987, 1990), que son similares a la de *Cassia* y otras del Cretácico tardío o Paleoceno (Müller-Stoll y Mädler 1967) que se han sugerido como pertenecientes a alguna Leguminosae, pero carecen de las punteaduras ornamentadas típicas de la familia (Baretta-Kuipers, 1981). La posibilidad de que estas maderas representen una Caesalpinioideae basal existe, ya que entre las actuales algunas no tienen punteaduras ornamentadas, pero se desconoce alguna sinapomorfia que permita aceptarlas como indudables miembros de la familia (Herendeen com. pers. 2001).

Registro fósil de las Leguminosae en depósitos terciarios: En el Paleoceno de Inglaterra, en la Formación Reading, se han documentado registros fósiles importantes de las Leguminosae (Herendeen y Crane 1992) que corresponden a un fruto (*Leguminocarpon gardneri* (Chandler) Herendeen y Crane) y a hojas sin conexión orgánica pero muy bien preservadas. También en el Paleoceno, pero de Mali, se han descrito maderas con punteaduras ornamentadas bien conservadas posiblemente afines a las Caesalpinioideae (Herendeen, com. pers. 2001). Recientemente, Scott Wing recolectó material del Paleoceno de Wyoming, en el que se encuentra, entre otros, un tipo de hoja y un tipo de fruto que son significativamente importantes porque claramente pertenecen a las Papilionoideae y porque al parecer forman parte de la misma especie de planta (Herendeen, com. pers. 2001), aunque no están conectados entre sí. El patrón de venación en el ala del fruto es importante para establecer su afinidad taxonómica; las hojas son imparipinnadas y la posición de los folíolos varía de opuesta a alterna en una misma hoja; además, la venación de la hoja es broquidódroma y tiene una vena fimbrial fina a lo largo del margen (Hickey 1979). Los fósiles no son asignados a algún género actual en especial, pero sí son comparables con varios géneros de la tribu Sophoreae como *Bowdichia*, *Acosmium* y *Diploptropis*. Estos géneros están muy relacionados entre sí y crecen en América tropical, aunque los ejemplares fósiles

también tienen parecido con *Sakoanala* de Madagascar (Herendeen, com. pers. 2001). Aunque se parece mucho a las plantas de este grupo, no pertenece a alguna en particular y más bien se trata de un género extinto, por lo que será necesario incorporarlo a un análisis filogenético para resolver su posición taxonómica (Herendeen, com. pers. 2001).

En la Formación eocénica Green River del suroeste de Wyoming, se describió una infrutescencia con varios frutos (7-8) unidos a un eje. Este ejemplar es único y tiene características que lo relacionan con la subfamilia Papilionoideae y con la tribu Sophoreae en particular. Cabe señalar que de esta tribu, anteriormente ya se había descrito y documentado *Diploctropis* del Eoceno del oeste de Tennessee (Herendeen y Dilcher 1990). También del mismo estado, se conocen otros fósiles comparables con *Bowdichia*, por lo que es importante resaltar la gran variedad de ejemplares fósiles de Sophoreae que se conocen del oeste de América del Norte. Hay también algunas flores del Eoceno de Tennessee que representan a plantas de Papilionoideae pero su asignación a algún género actual no se ha establecido. Otros fósiles de Kentucky y Tennessee que demuestran la diversidad de Papilionoideae en el Eoceno medio del oeste de América del Norte corresponden a *Ormosia* y *Cladrastis*. Todos estos fósiles son similares a géneros actuales de la tribu Sophoreae, la cual se considera basal dentro de la subfamilia. De acuerdo con el cladograma de Pennington et al. (2000), los fósiles encontrados representan a los grupos más inclusivos dentro de la familia.

Dentro de las Caesalpinioideae existe una hoja fósil eocénica, de la Formación Green River, que fue reportada a principios de los 1900's como *Caesalpinia*, sin embargo, no corresponde con este género (Herendeen y Crane 1992). La hoja tiene una vena marginal bien marcada, venación secundaria broquidódroma, una o dos venas basales acródomas, las venas secundarias se conectan directamente con las marginales y son sésiles. Estas características se encuentran en Caesalpinioideae, pero también las presentan algunas Mimosoideae. Los caracteres anteriores se encuentran en el género *Gilletiodendron* que crece en el trópico del oeste de África y aunque con sólo las hojas es difícil aceptar la presencia de este género en América del Norte, los caracteres foliares de los fósiles si son similares a este género actual y a otros géneros relacionados también de África (Herendeen com. pers. 2001). Otro fósil del Eoceno tardío, pero de la Formación Florissant, es *Prosopis linarifolia* Herendeen, éste corresponde a una hoja bipinnada imparipinnada, con pulvinulo que puede encontrarse en las Caesalpinioideae, por ejemplo, *Acrocarpus*, *Caesalpinia*,

Arcoa. Por la falta de estructuras reproductoras es difícil decir determinar este fósil más allá de ser una *Caesalpinioideae* (Herendeen 1992).

Otros registros de esta familia incluyen frutos de *Caesalpinia* subgénero *Mezoneuron* (Herendeen y Crane 1992); actualmente éste se distribuye en el oeste de África tropical, Asia, Madagascar, Australia e islas del Pacífico sur y Hawai (Allen y Allen 1981). En este último, crece una especie endémica, lo que hace pensar que en el pasado el género se encontraba ampliamente distribuido. Además, durante el Terciario este taxón estuvo distribuido del este (New Jersey) hasta el oeste (Colorado) de América del Norte (Herendeen 1992). Con base en patrones morfológicos de venación de las valvas del fruto de estos ejemplares fósiles es posible distinguir dos grupos diferentes, mismos que también se encuentran actualmente en el género. Otro fósil de la subfamilia encontrado en Tennessee se relaciona con *Crudia*, distinguido principalmente por los caracteres cuticulares de sus folíolos (Herendeen y Dilcher 1990). Otro registro importante del Eoceno-Mioceno, es el de *Hymenaea* reportado del ámbar de República Dominicana y México y que consiste de flores y hojas (Dilcher et al. 1992; Poinar y Brown 2002).

Estudios más recientes sobre leguminosas fósiles del Eoceno medio son los que se reportan de Mahenge, Tanzania (Herendeen y Jacobs 2000). Esta localidad fue reportada por Mannard en 1962 y sólo hasta hace poco el sitio ha sido sujeto a excavaciones paleontológicas (Harrison 1997; Harrison et al. 1998). Aunque no se sabe cuantas familias de angiospermas están representadas en el afloramiento, es seguro que un componente importante de éstas es la familia de las Leguminosae. Debido a la antigüedad del afloramiento y a su ubicación en el trópico, esta localidad africana podría considerarse como una pieza importante para establecer y entender el posible origen de la familia y su historia evolutiva. El material que se reporta son hojas de caesalpinioideas y mimosoideas, principalmente. De la primera subfamilia, *Detarieae* y *Amherstieae*, son las tribus mejor representadas por hojas fósiles que en estructura y venación son similares a las de *Aphanocalyx cynometroidens* Oliver y a *Cynometra* (Herendeen y Jacobs, 2000). Como parte de las *Mimosoideae* se describe una hoja bipinada similar a *Acacia* y se considera que es un registro importante para ese género.

Por otra parte, cabe mencionar que del Paleógeno de África se han reportado polen y maderas de Leguminosae (Herendeen et al. 1992).

Registro fósil de Leguminosae en México: El registro fósil de Leguminosae como componente de las floras Terciarias de México aún es limitado, pero ha contribuido de forma

importante para fundamentar el establecimiento de la familia en latitudes bajas de América del Norte. Se considera que una madera permineralizada de Tlacolula, Oaxaca, asignada a *Mimosoxylon tenax* (Felix) Müller-Stoll y Mädell, es el primer registro fósil que se tiene de México (Müller-Stoll y Mädell 1967). Esta madera aparentemente se obtuvo rodada sobre una secuencia estratigráfica del Cretácico (Felix y Lenk 1899), por lo que muy probablemente proviene de los sedimentos terciarios que también se encuentran en esta región. Trabajos considerados como pioneros sobre fósiles de leguminosas en México son los de Berry, aunque hay que ser cautos con sus identificaciones. Berry en 1923 reportó fragmentos de folíolos de *Inga miocenica* Berry y de *Leguminosites mexicanus* Berry del Mioceno, en Veracruz. Del estado de Oaxaca reportó unos fragmentos de frutos pequeños (*Leguminosites oaxacensis* Berry) pertenecientes también a estratos del Mioceno.

Otros registros importantes consisten en fragmentos de hojas oligocénicas de *Acacia* en la Formación Simojovel en Chiapas (Miranda 1963; Langenheim 1966), maderas oligocénicas relacionadas con *Copaifera*, *Mimosa* y *Acacia* de la Formación El Cien en Baja California Sur (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994), frutos de *Lysiloma*, *Mimosa*, *Prosopis*, *Sophora*, *Bauhcia* y *Reinweberia* descritos por Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994a) y Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz (2002) de la Formación Pie de Vaca, Puebla. Con base en maderas del Oligoceno/Mioceno de Baja California Sur y del Mioceno de Tlaxcala se conoce que para esos tiempos ya crecían en México plantas pertenecientes al género *Andira* y otras que producían xilema semejante al de *Xylia* o *Pithecellobium*, respectivamente (Martínez-Cabrera 2004; Castañeda-Posadas 2004). Estos constituyen un acervo paleobotánico que atestigua la importancia de las Leguminosae como componente de la flora Terciaria en las latitudes bajas de América del Norte. En proceso de estudio hay algunas maderas (cuando menos cinco tipos distintos) de Leguminosae de Baja California Sur, Puebla y Tlaxcala que seguramente contribuirán de forma importante a documentar la diversidad de la familia. Otra fuente de información relevante para México es el registro de polen, que aunque aquí no se incluye también atestigua parte de la diversidad biológica del grupo durante el Terciario (Cevallos-Ferriz y Ramírez 1998).

Escenario de dónde y con quién coexistieron las Leguminosae fósiles de México: La investigación de los macrofósiles de plantas con flores de México se inició formalmente hace unos 13 años, con el apoyo de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA-UNAM) y del Instituto de Geología (IGLU-UNAM). Antes de este esfuerzo los fósiles

de angiospermas recolectados en el país fueron estudiados y depositados en el extranjero (e.g., Felix 1899; Berry 1923). No obstante, la importancia de estudiar esta fuente de información histórica para entender de manera más completa las relaciones fitogeográficas de México fue reconocida desde entonces. Ciertamente, desde los trabajos pioneros de Miranda (1963), entre muchos otros, en los que se señalan relaciones de la flora de México con las de otras partes del mundo, muchas preguntas surgieron y han quedado abiertas. La falta de esta información histórica es señalada en publicaciones recientes como una necesidad por ampliar el tema, de manera que se puedan establecer y corroborar hipótesis biogeográficas que expliquen el posible origen de esta flora y su relación con la flora actual de México y de otras partes del mundo (e.g., Wendt 1993; Rzedowski 1991, y citas en ellos).

Mientras que las evidencias neobotánicas sugieren fuertemente relaciones con las floras de otras partes del mundo, difícilmente señalan de manera cuantitativa cuando se iniciaron o establecieron estos vínculos. Conforme las relaciones con plantas de diferentes zonas del mundo han sido documentadas, surge una pregunta que es la promotora de este proyecto de investigación ¿qué plantas crecían en el pasado geológico en lo que hoy es México, o nuestro territorio representaba una zona abierta que fue ocupada súbitamente por plantas de otras regiones? Afortunadamente, en los últimos trabajos con enfoque neobotánico, se confirma la importancia de las plantas que crecieron en el pasado en México y se discute a esta zona geográfica como posible área en donde se originaron, radiaron y/o dispersaron algunos grupos de plantas (e.g., Rzedowski 1991, Wendt 1993).

En los últimos 13 años se han recolectado macrofósiles de angiospermas en zonas fosilíferas de México. La identificación de estos, ha confirmado la presencia de distintas familias de plantas, que crecieron en el pasado geológico del territorio mexicano y que además formaron paleocomunidades (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz 1999; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz 1994; Rodríguez de la Rosa et al. 1998; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000). Paralelamente, se empieza a inferir con base en estudios de plantas actuales que la presencia de algunas de éstas es bastante más antigua de lo que se pensaba con anterioridad, así, con el estudio del registro fósil y las inferencias neobotánicas se corrobora que en el pasado las plantas y la vegetación de México tuvieron un intenso e importante intercambio de elementos florísticos con otras partes del mundo, e incluso se demuestra así, la existencia en el pasado de plantas endémicas (e.g., Calvillo-Canadell y

Cevallos-Ferriz 2002; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002).

Diferentes porciones de la vegetación actual de nuestro país han sido explicadas como refugio o relicto de algunas otras comunidades vegetales; sin embargo, es necesario conocer con detalle cómo fue la vegetación ancestral de México para realmente fundamentar estas afirmaciones. Por ejemplo, se dice que una buena parte de la vegetación del sureste de México representa un refugio de la flora terciaria de América del Norte (Toledo 1972; Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño 1998). Aunque las semejanzas son muchas y probablemente esta aseveración no se encuentre muy lejos de la verdad, cabe preguntarse ¿qué tipo de vegetación existía en México antes de que se hiciera presente esta supuesta flora refugio en el sur del país? De la misma manera, en la actualidad crecen a lo largo de muchas cañadas en el territorio nacional floras que contrastan con las de sus alrededores, y que se utilizan como ejemplo de relictos (Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño 1998). En un trabajo monográfico de gran calidad sobre las semillas y frutos de la Formación Clarno del Eoceno de Oregon, Manchester (1994) se refiere a la flora del Oligoceno de la localidad de Los Ahuehuetes, en Puebla, México, como un refugio de las floras norteamericanas, debido a la presencia de taxones en común, como son *Cedrelospermum* y *Eucommia*. Es en este punto donde vale la pena preguntarse si siempre la vegetación de México se ha formado a partir de procesos que dan lugar a refugios y/o relictos, o si ésta tiene una historia distinta en la que se comparten elementos de otras floras con los suyos propios, dándole así un carácter distintivo a la vegetación de México a través del tiempo.

Las plantas fósiles que han servido para esbozar los componentes de la vegetación del pasado de México, muestran que, como en el presente, ésta estuvo compuesta por elementos que actualmente se comparten con otras zonas geográficas, en ocasiones lejanas, como pueden ser Europa y Asia, así lo sugiere la presencia de *Statzia*, cuya distribución biogeográfica esboza interesantes problemas, pues sólo se conoce de Roth, Alemania, y Tepexi de Rodríguez, Puebla (Ramírez y Cevallos Ferriz 2002). Otros taxones sugieren además, una cierta relación con la flora de Gondwana como lo muestra la presencia de *Copaiferoxylon* durante el Oligoceno/Mioceno en Baja California Sur y actualmente en Somalia y Brasil, o de *Haplorhus* y *Loxopterigium* en el Oligoceno de Puebla y actualmente en América del Sur (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2002). La evidencia que ahora se tiene sobre el posible origen de algunos taxones en latitudes bajas de América del Norte sugiere que esta zona geográfica fue un sitio

importante para el desarrollo, diversificación y radiación de algunos linajes y refuerza la necesidad de continuar con estudios paleobotánicos para conocer los elementos florísticos de la vegetación de México y sus posibles relaciones (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz 1999; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz 1994; Rodríguez de la Rosa et al. 1998; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000).

Por otra parte, además de las plantas actualmente distribuidas en el hemisferio sur cuyo origen pudiera localizarse en la parte tropical (sur) de América del Norte, el estudio de plantas fósiles en México también ha contribuido a determinar posibles taxones endémicos de México eventualmente extintas (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000). Entre estas son importantes *Reinweberia*, *Bauhcis* y *Statzia*. *Reinweberia* fue comparada ampliamente con material actual y fósil y no se encontró algún género actual que compartiera sus características. *Bauhcis*, en contraste, tiene un mosaico de características parecidas a *Bauhinia* y a *Cercis*, por lo que se considera que si pertenece a la tribu Cercideae pero no a algún género actual. Los ejemplares fósiles semejantes a *Statzia* tiene en el Oligoceno de Alemania representantes que parecen ser vicariantes. Hasta el momento tampoco se ha encontrado un taxón actual que reúna las características de esta planta fósil (e.g., Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994a; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002).

Existe otro grupo de plantas que crecieron en el pasado en México, algunas de las cuales forman parte de su vegetación actual y que además se conocen del registro fósil de América del Norte, formando parte de la llamada flora boreotropical terciaria. Entre ellas hay formas relacionadas con *Sophora*, *Prosopis*, *Mimosa*, *Acacia* (Leguminosae), *Ficus* (Moraceae), *Rhus*, *Comocladia*, *Pistacia* (Anacardiaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Cedrelospermum* (Ulmaceae), *Karwinskia* (Rhamnaceae), *Mahonia* (Berberidaceae) y *Cercocarpus* (Rosaceae) (e.g., Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000). Estas plantas muestran que durante el Terciario la vegetación de México compartía muchos elementos con las floras norteadas, lo que sugiere que la vegetación de ese tiempo en México representaba una extensión hacia el sur de la flora boreotropical, en la que los elementos endémicos u originados en México daban una

composición particular a la flora del sur del hemisferio norte (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz 1999; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz 1994; Rodríguez de la Rosa et al. 1998; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000).

Como resultado de la relación de la flora de la zona tropical de América del Norte con la flora boreotropical es de esperar que la flora Terciaria de la zona tropical tenga relaciones con las floras de Europa y Asia. En repetidas ocasiones se ha discutido la semejanza entre las floras de Europa y Asia con la de América del Norte; también se han señalado posibles rutas y tiempos de migración de las plantas (e.g., Martínez-Millán 2003; Martínez-Cabrera 2004). Desafortunadamente, la información que tenemos de las plantas fósiles del sur de América del Norte, con base en macrofósiles, es aún insuficiente para aseverar si esta extensión hacia el sur de la flora boreotropical se dió al mismo tiempo en que esta flora fue dominante del paisaje en latitudes altas, o si su presencia hacia el sur se debió a cambios en factores abióticos, con los cuales la flora boreotropical típica comenzó a desaparecer.

HIPÓTESIS

Debido a que las porciones emergidas de lo que hoy es México fueron quedando expuestas en una dirección de norte a sur desde el Cretácico Superior hasta el Reciente, se postula que el establecimiento de la flora y vegetación de México siguió a los eventos geológicos que resultaron en una superficie continental cada vez mayor. Por lo tanto, conforme la evolución geológica de México procedió, la vegetación en el área se diversificó, ocupando muy variados hábitats en los que la flora boreotropical fue estableciéndose (Paleógeno?), para después contribuir al desarrollo de la flora neotropical (Neógeno?).

OBJETIVO

El objetivo de este trabajo es contribuir al mejor conocimiento de la paleodiversidad de Leguminosae durante el Terciario de una zona tropical-subtropical poco estudiada como es México, para que a través del estudio taxonómico del registro fósil, representado, en este caso, por frutos, semillas, hojas y folíolos dispersos, se genere una hipótesis sobre la forma y vías a través de las cuales este grupo de plantas llegó a formar parte importante de la vegetación actual de latitudes bajas de América del Norte (México).

composición particular a la flora del sur del hemisferio norte (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz 1999; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz 1994; Rodríguez de la Rosa et al. 1998; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000).

Como resultado de la relación de la flora de la zona tropical de América del Norte con la flora boreotropical es de esperar que la flora Terciaria de la zona tropical tenga relaciones con las floras de Europa y Asia. En repetidas ocasiones se ha discutido la semejanza entre las floras de Europa y Asia con la de América del Norte; también se han señalado posibles rutas y tiempos de migración de las plantas (e.g., Martínez-Millán 2003; Martínez-Cabrera 2004). Desafortunadamente, la información que tenemos de las plantas fósiles del sur de América del Norte, con base en macrofósiles, es aún insuficiente para aseverar si esta extensión hacia el sur de la flora boreotropical se dió al mismo tiempo en que esta flora fue dominante del paisaje en latitudes altas, o si su presencia hacia el sur se debió a cambios en factores abióticos, con los cuales la flora boreotropical típica comenzó a desaparecer.

HIPÓTESIS

Debido a que las porciones emergidas de lo que hoy es México fueron quedando expuestas en una dirección de norte a sur desde el Cretácico Superior hasta el Reciente, se postula que el establecimiento de la flora y vegetación de México siguió a los eventos geológicos que resultaron en una superficie continental cada vez mayor. Por lo tanto, conforme la evolución geológica de México procedió, la vegetación en el área se diversificó, ocupando muy variados hábitats en los que la flora boreotropical fue estableciéndose (Paleógeno?), para después contribuir al desarrollo de la flora neotropical (Neógeno?).

OBJETIVO

El objetivo de este trabajo es contribuir al mejor conocimiento de la paleodiversidad de Leguminosae durante el Terciario de una zona tropical-subtropical poco estudiada como es México, para que a través del estudio taxonómico del registro fósil, representado, en este caso, por frutos, semillas, hojas y folíolos dispersos, se genere una hipótesis sobre la forma y vías a través de las cuales este grupo de plantas llegó a formar parte importante de la vegetación actual de latitudes bajas de América del Norte (México).

ÁREAS DE ESTUDIO

El material fósil que se empleó para la realización del presente trabajo proviene de la recolecta en dos zonas fosilíferas, la primera pertenece a una localidad eocénica de La Popa, Nuevo León, donde aflora la Formación La Carroza (Fig. 1A) y la segunda es la localidad oligocénica de Los Ahuehuetes, Puebla (Fig. 1B), en ésta los sedimentos portadores de plantas fósiles se asignan a la Formación Coatzingo. De ambas localidades, se analizaron 50 muestras de ejemplares fósiles representados por frutos con semillas y hojas o folíolos, todas con diferentes grados de conservación.

La Popa, Nuevo León. Las plantas fósiles de Nuevo León fueron recolectadas en un afloramiento de areniscas de grano medio de la Formación La Carroza, Grupo Difunta, de edad eocénica (Vega Vera et al. 1990). Esta localidad se encuentra cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México (Fig. 1A). En la cuenca de La Popa se encuentra la porción nororiental del Grupo Difunta y se ubica entre los 26°00'00" y 27°00'00" N y los 100°30'00" y 101°00'00" W. En esta cuenca se reconocen cinco formaciones, de las cuales la Formación La

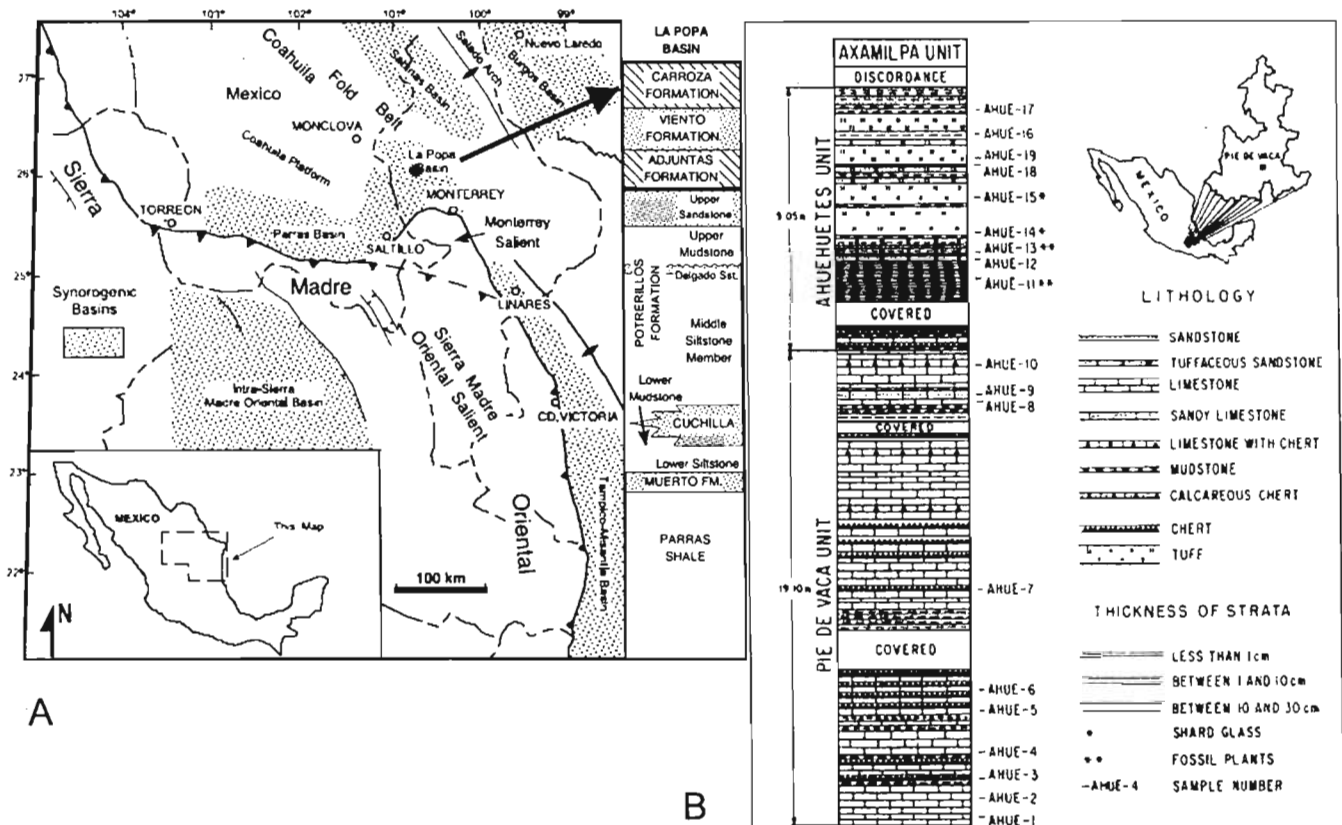


Figura 1.- Localización de los sitios de muestreo A) La Popa, Formación La Carroza, y B) Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo (Modificado de Soegaard et al., 2003 y Calvillo Canadell y Cevallos Ferriz, 2002)

Carroza es la más joven. Ésta sobreyace a la Formación Viento, pero el contacto interformacional está cubierto. La litología corresponde a más de 600 m de capas rojas integradas por lutitas, lodositas y areniscas con escaso contenido fósil, lo que ha dificultado su fechamiento. No obstante con base en observaciones de geología física se sugiere una edad del Eoceno (Vega Vera et al. 1990).

Los Ahuehuetes, Puebla. El material fósil de la localidad de Los Ahuehuetes se ubica en el margen del Río Axamilpa, a 4.5 km al NW de Tepexi de Rodríguez, en la región sur del estado de Puebla, a 18°35'15" N, 97°55'30" W. Esta localidad ha sido interpretada como perteneciente al miembro inferior de la Formación Coatzingo. La relación estratigráfica de la secuencia que la subyace indica que su edad máxima es Oligoceno (Pantoja, com. pers. 1992). Los resultados de un análisis palinológico de los sedimentos en Los Ahuehuetes indican una edad de Eoceno u Oligoceno (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga 1996). Considerando los datos estratigráficos y palinológicos se ha sugerido el Oligoceno como edad para el depósito fosilífero (e.g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Ramírez et al. 2000; Ramírez y Cevallos Ferriz 2000a, b, 2002; Velasco de León et al. 1998; Velasco de León y Cevallos-Ferriz 2000). Además, observaciones preliminares de estratos que contienen ostrácodos también sugieren una edad del Oligoceno para los sedimentos (Carreño, com. pers. 2003). No obstante estos datos, es necesario que la edad sea confirmada con fechaciones radiométricas. Para esto, el M. en C. Gilberto Silva de la Facultad de Ingeniería, UNAM, está procesando muestras de vidrio volcánico para obtener edades mediante la técnica de trazas de fisión.

La secuencia sedimentaria está formada por horizontes de material piroclástico como ceniza y arena fina, depositada en un ambiente lacustre o fluvial de baja energía, donde las plantas fueron conservadas como compresiones e impresiones. Las plantas están representadas por órganos disociados y a veces fragmentados de angiospermas (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994a, b, c). Se han reportado algunos restos de frondas de helechos y la presencia del cuerpo fructífero de un hongo conocido como "estrella de la tierra" (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1993), entre muchos otros.

MÉTODO

Procesamiento del material fósil: Todo el material recolectado y preparado para estudio durante el presente proyecto fue depositado en el Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Se realizaron tres salidas de campo a la localidad de Los Ahuehuetes, Pue., cada una con una duración de siete días, y una a la localidad de La Popa, Nuevo León, con una duración de tres días.

Las plantas fósiles recolectadas se prepararon para su identificación. De acuerdo a la conservación del material, se utilizaron diferentes técnicas. Las impresiones/compresiones de la localidad Los Ahuehuetes se estudiaron con base en la observación directa de los ejemplares. Cuando el material lo requirió, especialmente el material de La Popa, se limpió en forma mecánica con un percutor Craftsman Mod. 402111, con la finalidad de descubrir completamente a los ejemplares.

Las observaciones morfológicas se hicieron con un microscopio estereoscópico Olympus SHZ, utilizando como aditamento una cámara lúcida para la elaboración de esquemas específicos. El trabajo fotográfico fue fundamental para el desarrollo del proyecto, ya que en ocasiones el material fósil es insustituible, pero a la vez es necesario destruirlo al realizar técnicas que permiten la obtención de mayor y mejor información. La fotografía se realizó con una cámara digital Sony, modelo DSC-F828.

Para establecer las afinidades taxonómicas de los órganos fósiles se revisaron y compararon con órganos de plantas actuales de ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) (Tabla 1). En el momento en que por similitud de caracteres se asociaron los ejemplares fósiles con algún taxón actual se procedió a revisar y comparar con el mayor número posible de taxones actuales, incluyendo además, taxones cercanamente relacionados con los estudiados.

El criterio empleado para designar la terminología sobre la arquitectura foliar es el establecido por Hickey (1973, 1979), Wolfe (1975), Hickey y Wolfe (1975) y el manual de arquitectura foliar (Leaf Architecture Working Group 1999). Para los frutos fósiles se utilizaron los conceptos y definiciones de Radford et al. (1974), Roth (1977), Gunn (1984), Moreno (1984), Harris y Harris (1997), ILDIS (International Legume Database and Information Service), así como bibliografía específica de Leguminosae.

Muestras fósiles: Se analizó un total de 25 fósiles nuevos, de los cuales seis son frutos de la localidad eocénica de Nuevo León y 19 son fósiles de la localidad oligocénica de Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, de los cuales ocho son frutos y 11 corresponden a hojas completas y/o folíolos.

Tabla 1.- Material actual utilizado para ilustrar la comparación de los fósiles con las plantas actuales. (Las especies se ordenaron de acuerdo a la subfamilia a la que pertenecen y en cómo aparecen citadas en los resultados).

Espece	No. de Registro de MEXU	Colector	Núm. de colecta	País
<i>Inga vera</i> Willd. Subsp. <i>affinis</i> (DC.) T. D. Penn.	529964	E. Zordini y A. Aguayo	9841	Paraguay
<i>Inga adenophylla</i> Pittier	517616	P. Núñez y C. Cárdenas	10323	Perú
<i>Inga feuillei</i> DC.	552023	P. Núñez, M. Palma y J. Arque	10117	Perú
<i>Inga vera</i> Willd.	803989	R. Zunigar	1492	Honduras
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	498994	G.P. Lewis, C.E. Hughes, W. Berendsohn y R. Villacarta	1726	El Salvador.
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth	972422 821398	F. García Torres M. Luis	149 99	México México
<i>Pithecellobium flexicaule</i> (Benth) Coulter	1148020	A. Maldonado	7	México
<i>Acacia baileyana</i> F. Muell.	594169	M. Nee	43512	Estados Unidos
<i>Mimosa malacophylla</i> A. Gray	530264	C. L. Lundell y A. Lundell	13332	Estados Unidos
<i>Mimosa acueleaticarpa</i> Ortega	919179	G. Webster	32336	Estados Unidos
<i>Stryphnodendron adstringes</i> (Mart.) Coville	634328	G. Hatschbach	52656	Brasil
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	315881	R. M. Harley	22657	Brasil
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) Macbr.	933187	C. Tovillas	512	México
<i>Chamaechrista flexuosa</i> (L.) Greene	290737	F. González Medrano y J.L. Villaseñor	11905	México
<i>Senna cobanensis</i> (Britton & Rose) Brenan	247991	P. Basurto y G. Durán	385	México
<i>Senna pallida</i> (Vahl) Irwin & Barneby	774044	E. Martínez y J.L. Villaseñor	338	México
<i>Apuleia leiocarpa</i> (J. Vogel) Macbr.	892357	M. Nee	48541	Bolivia
<i>Swartzia simplex</i> (Sw.) Sprengel	412257	E. Ventura y E. López	579	México
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	810995	J. C. Soto Núñez	12845	México
<i>Cynometra oaxacana</i> Brandege	1018746	K. F. Martínez	132	México
<i>Caesalpinia ferrea</i> C. Martius	627507	R. Pereira	362	Brasil
<i>Cladrastis lutea</i> (Michaux) K. Koch	841565	M. Nee	32570	Estados Unidos
<i>Robinia neomexicana</i> A. Gray	719489	L. R. Landrum	6887	Estados Unidos
<i>Robinia hispida</i> L.	132745	P. M. Mazzeo y T. R. Dudley	1863	Estados Unidos

Análisis cladístico. Una vez determinados los ejemplares fósiles, se hizo un análisis cladístico para evaluar la posible relación de los ejemplares fósiles con especies actuales potencialmente emparentadas. Este se basó en caracteres de arquitectura foliar. Para el análisis se elaboró una matriz de datos con 26 taxones y con 38 caracteres foliares (Tabla 2). *Elección de los taxones:* Los taxones empleados en el presente estudio se eligieron por presentar características foliares similares a los fósiles oligocénicos de Tepexi de Rodríguez. Los nombres científicos de los taxones se corroboraron en ILDIS.

De los 26 taxones utilizados, 21 son especies de la tribu Ingeae (Mimosoideae), 18 de éstos están circunscritos al complejo *Pithecellobium* Mart., pertenecientes a los diferentes géneros que proponen Barneby y Grimes (1996, 1997); es decir, son géneros que en algún momento han sido considerados como *Pithecellobium* (Tabla 2). Los otros tres géneros son *Inga*, *Calliandra* y *Zapoteca*. Los restantes cinco taxones corresponden a cuatro hojas fósiles y a *Acacia glomerosa* (Mimosoideae: Acacieae), la cual se empleó como grupo externo. Este taxón se eligió por pertenecer a la tribu hermana de Ingeae (Chappill, 1995).

Caracteres: Los caracteres foliares utilizados para el análisis son caracteres binarios y multiestado (Tabla 2 y Apéndice).

La matriz de datos se construyó con el programa Winclada versión beta 0.9.99.unam21 (Nixon 2000) y el análisis se realizó con NONA versión 2.0 (Goloboff 1993) por medio de Winclada. Se utilizó la opción búsqueda heurística con 1000 réplicas, 100 árboles de inicio y el algoritmo TBR.

Después de la obtención de los árboles más parsimoniosos se procedió a obtener el árbol de consenso estricto con el fin de analizar los clados en común que presentan todos los árboles.

Análisis biogeográfico. Para la realización de un análisis biogeográfico se requiere información filogenética de los taxones. Esta información se obtuvo utilizando uno de los cladogramas obtenidos en el análisis cladístico (Fig. 19), a partir del cual se construyó un cladograma taxonómico de áreas, sustituyendo a cada taxón terminal por el área donde éste se distribuye. Este cladograma se transformó en una matriz de áreas (12) vs componentes (47) (presencia/ausencia), utilizando la metodología propuesta por Brooks y McLennan (1991). El análisis de esta matriz se realizó utilizando NONA versión 2.0 (Goloboff 1993) y Winclada versión beta 0.9.99.unam21 (Nixon 2000).

Determinación de las áreas: Las áreas fueron determinadas con base en un criterio geológico, en el que se consideran entidades que muestran afinidades en su evolución

geológica a partir del Cretácico Superior (Tablas 3 y 4). Para la agrupación de las áreas se tomó como referencia la Carta Geológica del Mundo de Bouysse (2000) y también se revisaron las áreas propuestas por Morrone (2002).

Tabla 2.- Matriz de taxones con sus caracteres y estados de carácter.
(Ver apéndice para la explicación de éstos).

ESPECIES	CARACTERES																																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
<i>Acacia glomerosa</i>	1	1	0	2	0	1	0	3	0	5	2	0	0	1	4	1	0	2	1	2	1	3	3	2	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	2	5	7	1
<i>Inga poblana</i>	0	?	?	0	0	2	2	0	0	2	1	0	2	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	1	0	0	0	1	0	
<i>Inga poblana</i>	0	?	?	1	0	2	2	0	0	2	1	0	2	2	0	?	?	1	4	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	1	0	0	0	1	0	
<i>Pithecolobium gimesii</i>	?	?	?	1	1	0	0	0	3	2	1	0	0	2	3	0	0	1	1	4	2	1	1	2	3	4	3	2	6	?	?	?	0	0	0	0	?	0	
<i>Strynodendron emarginatum</i>	?	?	?	?	1	3	2	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	5	3	4	0	2	0	2	4	3	2	?	?	?	?	0	0	0	0	?	1	
<i>Inga vera</i>	0	0	1	1	2	2	1	1	0	3	2	1	0	2	2	0	1	1	1	4	2	1	1	2	2	1	2	2	1	0	1	1	1	1	3	1	3	1	
<i>Inga affinis</i>	0	0	1	1	1	2	1	0	0	3	2	1	0	1	3	0	3	1	1	4	2	1	1	2	2	1	2	2	1	0	1	1	1	1	3	1	3	1	
<i>Zygia latifolia</i>	0	1	1	1	2	0	2	0	0	4	2	1	0	2	3	0	4	2	3	0	2	0	1	2	3	1	1	2	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	
<i>Zapoteca tetragona</i>	0	1	0	2	1	1	2	1	1	5	3	0	3	1	2	0	2	0	3	0	2	0	0	0	1	3	0	4	0	0	0	1	2	1	1	2	6	0	
<i>Albizia julibrissin</i>	0	1	1	0	1	2	0	3	0	5	2	0	1	3	3	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	2	4	0	2	0	0	0	0	1	1	2	6	1	
<i>Macrosamanea duckei</i>	0	1	1	2	2	2	0	3	3	5	3	0	0	2	2	0	4	2	3	0	2	0	1	2	3	4	4	1	4	0	0	1	0	1	1	3	4	1	
<i>Pararchidendron pruinosum</i>	1	1	0	1	2	2	1	0	0	6	4	0	0	2	1	0	1	2	3	1	2	0	1	2	3	2	2	1	3	0	0	0	0	1	1	3	2	1	
<i>Cedrelinga cateniformis</i>	0	0	0	1	2	0	0	3	0	2	5	0	0	4	3	0	1	1	0	4	1	2	1	2	3	2	2	3	3	0	0	1	0	0	0	2	0		
<i>Archidendron bubalinum</i>	0	1	0	1	2	2	1	0	0	7	5	0	0	2	0	0	2	2	0	2	0	1	2	2	4	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Archidendropsis fournieri</i>	0	1	0	1	2	4	1	0	0	7	6	1	0	2	0	0	2	2	2	0	2	0	1	2	3	4	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	2	1	
<i>Enterobium timbouva</i>	0	0	0	1	1	2	0	1	0	8	2	0	1	0	4	0	0	1	2	1	1	0	1	1	3	2	1	2	2	0	0	0	1	1	1	3	6	1	
<i>Paraserianthes lophanta</i>	0	1	0	2	0	2	0	1	0	8	2	0	0	0	2	0	4	1	2	3	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	2	4	7	1	
<i>Senanthes dilmyi</i>	1	1	1	0	1	2	0	3	0	5	3	0	0	2	5	0	2	1	2	0	2	0	2	2	1	2	2	1	5	0	0	0	0	0	0	0	6	0	
<i>Calliandra houstoniana</i>	0	1	0	0	2	0	3	0	9	2	0	0	1	2	0	3	0	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	1	1	1	4	7	1	
<i>Abarema jupunba</i>	0	0	1	2	1	3	0	2	2	5	8	1	0	0	5	1	1	2	2	4	0	0	2	0	0	4	2	1	3	0	0	0	0	1	1	5	3	0	
<i>Sphinga acatensis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	8	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	3	2	6	1	
<i>Havardia pallens</i>	0	1	0	1	0	2	2	0	0	8	1	0	0	0	1	1	1	0	4	3	0	0	2	2	0	0	3	2	2	0	0	1	0	1	1	2	6	1	
<i>Pithecolobium dulce</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	2	3	0	3	2	2	0	3	0	1	0	2	4	0	2	3	1	0	1	0	0	0	0	0	1	
<i>Chloroleucon ebano</i>	0	1	0	2	1	2	0	0	3	9	1	0	0	2	1	1	1	0	2	4	2	0	2	2	0	4	2	2	5	1	0	1	0	0	0	0	5	0	
<i>Cojoba arborea</i>	0	1	0	0	0	2	2	1	1	8	1	0	0	1	2	0	0	1	2	2	1	0	2	0	0	0	1	0	5	0	0	1	1	1	1	5	7	0	
<i>Marmaroxylon basijugum</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	1	4	1	3	2	2	2	1	0	2	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	1	1	4	6	1	

RESULTADOS:

Se describen un total de 25 órganos de plantas, de los cuales 15 se asignaron taxonómicamente a algún género actual. De éstos, tres frutos son eocénicos, siete frutos son oligocénicos y cinco hojas son oligocénicas. Los 10 fósiles restantes se refieren como tipos informales y cuando es posible se sugiere alguna relación con niveles taxonómicos supragenéricos. Junto con la descripción, se presenta una breve discusión en la que los fósiles son comparados con taxones actuales y con fósiles previamente descritos.

Descripción sistemática.

Familia: Leguminosae

Subfamilia: Mimosoideae

Tribu: Ingeae

Género: *Inga* P. Miller

Especie: *Inga popensis* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere al área geográfica en donde el fósil fue recolectado.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5463 (Fig. 2A).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26°00'00"-27°00'00" N y 100°30'00"-101°00'00" W.

Estratigrafía: Formación La Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno.

Número de especímenes examinados: Dos.

Diagnosís: Legumbre unilocular, simétrica, septada, dos veces más larga que ancha, áreas suturales gruesas y marcadas, una recta y la otra curva; fruto recto, elíptico a oblongo y grueso, estipitado, no enrollado ni plegado, margen entero, sin constricciones, con costillas marcadas; base y ápice alineados en ángulo recto con el eje principal del fruto; cámaras seminales externamente visibles, cuadrangulares y ligeramente oblicuas.

Descripción: Dos ejemplares de frutos fósiles tipo legumbre, uno completo y el otro incompleto. Estos son uniloculares, rectos, de forma elíptica a oblonga, gruesos y cilíndricos, de 2 a 2.4 cm de largo por 5 mm de ancho, con una sutura recta y otra curva, marcadas y gruesas, de 0.5 mm de ancho (Fig. 2A). El fósil completo tiene valvas con costillas

prominentes, además tiene una base convexa y un ápice convexo-cuneado y se estrecha en dichas partes. En ambos ejemplares se observan externamente de 3 a 5 cámaras seminales con angulaciones, protuberantes y de forma simétrica, separadas por septos marcados de 2.5 mm de largo por 0.5 mm de ancho. Las semillas están ordenadas en una serie, no se tocan ni se sobrelapan. Ambos frutos tienen textura gruesa y en la parte basal del fruto completo se observa una cicatriz de forma triangular, al parecer correspondiente a una parte del perianto, o la cicatriz en el sitio de su inserción (Fig. 2A).

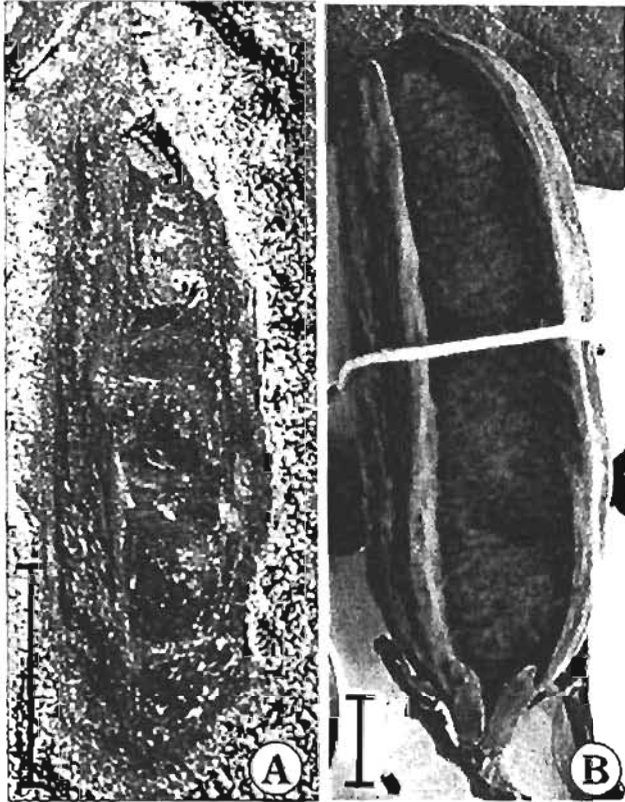


Figura 2.- A) *Inga popensis*. B) *I. vera* subsp. *affinis* (MEXU-529964). Frutos con costillas marginales prominentes y cámaras seminales ligeramente oblicuas. Escalas= 0.6 cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: En general ambos ejemplares fósiles son muy similares entre sí pero la siguiente discusión se basará en el ejemplar completo por tener más caracteres taxonómicamente importantes (Fig. 2A). La morfología del fósil es similar a los taxones actuales *Inga vera* Willd. subsp. *vera* y subsp. *affinis* (DC.) T.D. Penn. (Mimosoideae: Ingeae) (Fig. 2B). La forma cilíndrica, recta y gruesa del fósil, así como las suturas gruesas y casi paralelas, de las cuales una es ligeramente curva y la otra recta, los márgenes enteros con costillas marcadas y prominentes, los extremos convexo y convexo-cuneado respectivamente, son características morfológicas comparables con los taxones actuales y presentes en las dos subespecies de *Inga vera* (Figs. 2A, 2B). Específicamente, estas dos subespecies se caracterizan entre otras cosas porque son las que muestran el

mayor desarrollo del margen que a su vez tiene longitudinalmente costillas muy prominentes y los extremos tienden a agudizarse (Pennington 1997).

Cabe mencionar que en general son más las similitudes del fruto fósil con los dos taxones actuales que las diferencias. Como parte de estas últimas, las cámaras seminales son más marcadas y prominentes en el fruto fósil y, además tiene septos entre cada cámara seminal, característica no presente en las dos subespecies actuales.

Si se entiende que la separación de las subespecies se basa en una serie de patrones morfológicos, varios de los cuales se encuentran en el fruto (Pennington 1997) y son comparables con los caracteres encontrados en el fósil, se considera que este último es taxonómicamente afín a dichas subespecies. Pero pese a todos estos argumentos el nombrarlo como especie nueva se debe más bien a la falta del ejemplar completo para poder afirmar que se trata de esta especie.

Con lo que respecta al registro fósil, Berry en 1930 describió a *Leguminosites ingafructoides* Berry de la Flora Wilcox del Eoceno inferior de Tennessee y Kentucky. Herendeen (1992) también describe un espécimen del mismo género, recolectado en la Formación Clairborne del Eoceno del sureste de América del Norte. Al comparar los frutos del Eoceno de Nuevo León con las descripciones del material de América del Norte, existen notables diferencias, como son el tamaño y diámetro de los frutos. Además, el tipo de cámaras seminales ligeramente oblicuas y rectangulares de *Leguminosites ingafructoides* están ausente en el fruto descrito por Herendeen, mientras que en los frutos de La Popa éstas son rectangulares y prominentes. Asimismo, los frutos de La Popa son rectos y sin constricciones al igual que los descritos por Berry, pero el último carácter difiere del material de la Formación Clairborne en el que se observa un margen con constricciones. Es importante señalar que el fruto de La Popa se distingue por sus suturas gruesas y prominentes, y por la presencia de costillas bien desarrolladas, particularidades que representan un carácter diagnóstico de las subespecies discutidas (Pennington 1997), por lo que su presencia en el material fósil asegura la correcta identificación de la planta que los produjo.

Género: *Ingaphyllum* Calvillo-Canadell gen. nov.

Especie: *Ingaphyllum poblana* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere al Estado en donde el fósil fue colectado.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5466 (Fig. 3A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Dos ejemplares de hojas compuestas (Figs. 3A, 3B) y 17 muestras de folíolos sueltos.

Diagnosis: Dos ejemplares de hojas fósiles, con folíolos terminales sésiles y, laterales no sésiles, de forma elíptico-oblonga, lámina asimétrica, margen entero, forma del ápice convexa y forma de la base convexa-cuneada; venación de primer orden reducida a una vena principal bien desarrollada que corresponde a la vena basal, venación secundaria broquidódroma con venas intersecundarias débiles y venación de tercer orden dicotómica.

Descripción: Dos ejemplares fósiles, de hojas compuestas, de 1.7 y 2 cm de largo con dos y cuatro folíolos opuestos, los primeros, completos y sésiles y los segundos, dos son completos y dos incompletos en los que sólo se observa la parte basal y no son sésiles (Figs. 3A, 3B). Todos son de forma elíptico-oblonga, de 6 mm a 1.3 cm de largo por 2 mm a 5 mm de ancho. La lámina y la base son ligeramente asimétricas, el ápice es convexo y la base convexo-cuneada, el raquis es alado y articulado, de forma cuneiforme a fusiforme, y sobre las articulaciones se observan cicatrices circulares, correspondientes a la inserción de nectarios (Figs. 3C, 3D). En ambos ejemplares la venación de primer orden se reduce a una vena principal prominente con venación secundaria broquidódroma, y un grupo de arcos adicionales sobre el arco principal. En el ejemplar con dos folíolos no se observa venación de tercer orden ni venas intersecundarias, pero en el ejemplar con cuatro folíolos se observa venación de tercer orden dicotómica y, venas intersecundarias débiles. En ninguno de los ejemplares se observan aréolas ni vénulas. La textura de los folíolos es gruesa, lisa y éstos tienen indumento.

Comparación con taxones actuales y fósiles: Las hojas fósiles tienen caracteres morfológicos foliares similares al género *Inga* secc. *Inga* (Mimosoideae: Ingeae). Esta sección se define vegetativamente por tener pecíolos muy pubescentes, raquis alado,

nectarios foliares no sésiles, de 6 a 9 pares de folíolos elíptico-lanceolados con ápice agudo y atenuado, base redondeada a cordada, venación broquidódroma, 8 a 9 pares de venas secundarias, intersecundarias cortas y terciarias reticulares. Dos subespecies de *Inga vera* se diferencian entre ellas principalmente por el tamaño del perianto (Pennington 1997), son vegetativamente similares y comparten raquis alados, nectarios sésiles, aplanados y

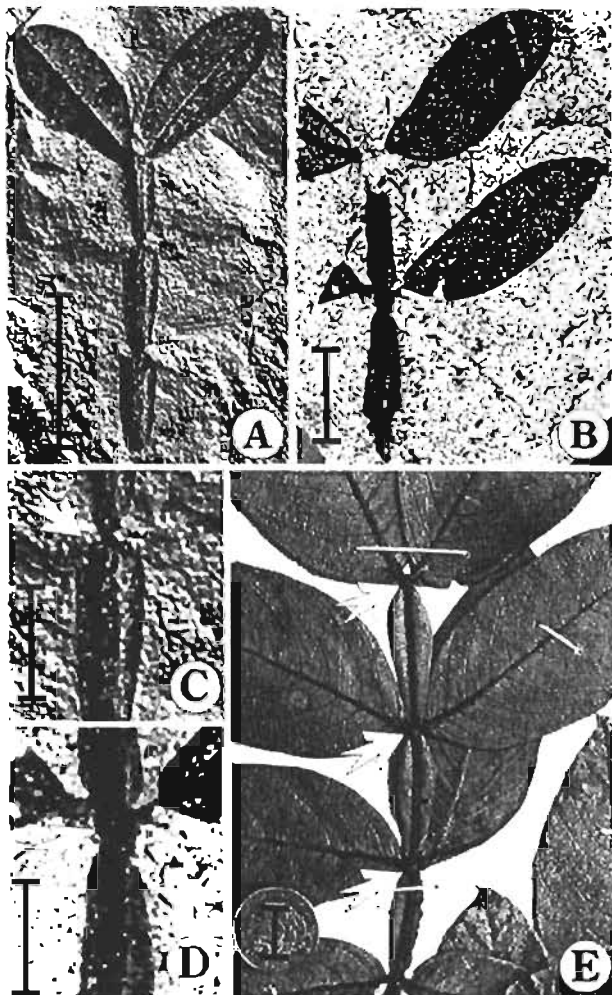


Figura 3.- A, B, C, D) *Ingaphyllum poblana*. E) *I. adenophylla* (MEXU-517616). A) Fragmento de hoja con raquis alado y dos folíolos terminales. B) Fragmento de hoja con raquis alado y dos pares de folíolos peciolulados. C) Raquis alado con nectario. D) Raquis alado con nectario. E) Raquis alado con folíolos semisésiles. (Flechas=nectarios). Escalas=0.5cm en A, B y D, C=0.3cm y E=1cm).

circulares, de 4 a 8 pares de folíolos, elípticos a oblanceolados, ápice agudo, obtuso a redondeado, base aguda a redondeada, generalmente asimétrica, venación eucamptódroma, de 7 a 11 pares de venas secundarias, intersecundarias cortas a moderadas y terciarias oblicuas (Figs. 3E). Algunas de estas características son similares a los ejemplares fósiles. A pesar de que estos estén incompletos y no se observen órdenes de venación mayores por su estado de preservación, el tipo y forma del raquis alado, el posible número de folíolos, su forma elíptico-oblonga, la base asimétrica y una cicatriz redonda que corresponde a los nectarios son similares (Figs. 3A, 3B, 3E). Es importante señalar que uno de los caracteres estructurales que se utilizan para dividir al género en secciones es la presencia/ausencia y la

forma del nectario foliar (Pennington 1997). La cicatriz circular interpretada como los nectarios de los ejemplares fósiles es comparable con los nectarios sésiles, aplanados y con apertura circular de *Inga vera*.

Entre el material fósil recolectado, se encuentran 17 muestras de folíolos dispersos, tres de los cuales presentan su contraparte y características morfológicas parecidas a los folíolos que conforman las hojas. Como características presentes están el tener una lámina de forma asimétrica, elíptico-oblonga, margen entero, ápice convexo, base convexo-cuneada, y venación primaria reducida a una vena principal muy marcada, el tamaño varía de 0.9 a 1.3 cm de largo por 5 a 6 mm de ancho. Debido a su estado de conservación no se pueden describir más caracteres, pero se infiere que, por las características conocidas y que comparten con los folíolos de las hojas, podrían formar parte de esta nueva especie.

Las hojas fósiles aquí descritas no se han registrado con anterioridad, aunque Berry en 1930 reporta de la Formación Wilcox (Eoceno) folíolos sueltos a los que denomina *Inga laurinaefolia* Berry por su supuesta afinidad taxonómica con *Inga laurina* (Sw.) Willd. En la especie actual rara vez se describe un raquis alado. Entonces, la morfología foliar del nuevo fósil es claramente distinta respecto a las hojas de la planta actual y a la de la Formación Wilcox, como lo muestran las diferencias en la forma de la lámina, ápice y base, el raquis alado y la vena principal prominente. Aunque son muchas las semejanzas con *Inga*, es preferible esperar a conocer hojas más completas que muestren más caracteres con valor taxonómico que permitan confirmar su afinidad taxonómica y, en su caso, su inclusión en el género.

Género: *Inga* P. Miller

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5469 (Fig. 4A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Legumbre unilocular, simétrica, septada, por lo menos dos veces más larga que ancha, áreas suturales gruesas, marcadas y rectas; fruto recto, elíptico a oblongo y grueso,

no enrollado ni plegado, margen entero, sin constricciones, cámaras seminales visibles y cuadrangulares.

Descripción: Legumbre incompleta, de 3.7 cm de largo por 1.2 cm de ancho, recta y simétrica (Fig. 4A). Ambas suturas prominentes de 1 mm de ancho y corren paralelamente al eje principal del fruto, una de ellas ligeramente curva. El ápice y la base no se encuentran preservados. Este fruto consta de una valva abierta en la cual se observa la formación de septos gruesos de 1 cm de largo por 1 mm de ancho con 3 cámaras seminales simétricas y cuadrangulares con cicatrices de semillas redondas, además se observa parte de un pericarpio fibroso (Fig. 4A).

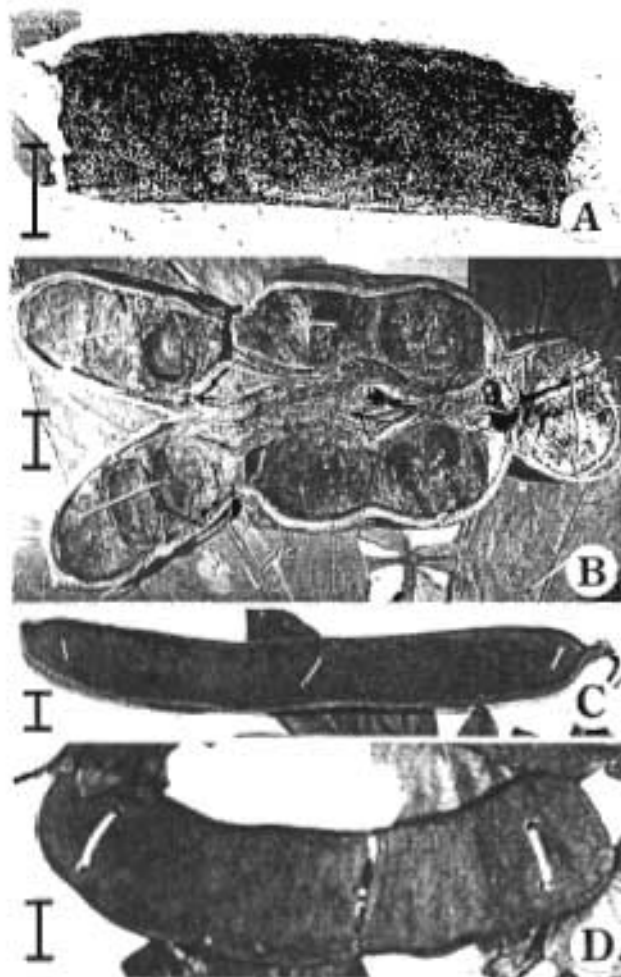


Figura 4.- A) *Inga* sp. B) *I. vera* (MEXU-872077). C) *I. feuillei* (MEXU-552023). D) *I. laurina* (MEXU-598918). Frutos elípticos a oblongos, rectos o ligeramente curvos, con suturas prominentes y endocarpo fibrosos. Escalas: A=0.7cm, B=1cm, C y D= 0.5cm

Comparación con taxones actuales y fósiles: *Inga* es el género actual con el que se compara el fruto fósil. Con este género comparte la forma recta, oblonga y las suturas gruesas (*Inga vera*) (Fig. 4B), un mesocarpo fibroso, septos prominentes, cámaras seminales cuadrangulares como en *I. feuillei* DC. (Fig. 4C) e *I. laurina* (Fig. 4D). Con esta última además, comparte la forma ligeramente curva de una de las suturas. La legumbre fósil

consta de una sola valva, esto podría sugerir que se trata de un fruto dehiscente o que estuvo expuesto a actividad predatoria o por resultado de dispersores como lo sugiere Pennington (1997). En general todas las especies de *Inga* que se conocen son indehiscentes y las que rara vez se han reportado como dehiscente es debido a los factores antes mencionados. Gunn (1984) menciona además, que es posible encontrar frutos indehiscentes pero a algunos de ellos ligeramente abiertos y otros que se abren irregularmente.

Frutos fósiles con estas características no se han descrito y difieren notablemente de los frutos descritos por Berry (1930).

Género: *Pithecellobiumphyllum* Calvillo-Canadell gen. nov.

Especie: *Pithecellobiumphyllum grimesii* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se dedica al Dr. James Grimes en reconocimiento a su importante investigación sobre el Complejo *Pithecellobium*.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5478 (Fig. 5A).

Localidad: Los Ahuehuetes

Formación: Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Folíolo unilobado, pulvinado, elíptico, lámina asimétrica, margen entero, forma del ápice convexa, base convexa-cuneada, venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma con venas intersecundarias débiles, venación terciaria percurrente mixta, venación de cuarto orden reticular poligonal y venación de quinto orden dicotómica; aréolas bien desarrolladas y vénulas ramificadas presentes; con 4 venas basales y cicatriz de un nectario.

Descripción: Folíolo fósil no sésil, casi completo, de forma elíptica, lámina asimétrica de 2.3 cm de largo por 1.1 cm de ancho, peciólulo pulvinado de 0.5 mm de largo por 0.1 mm de ancho (Fig. 5A). Sobre éste se observa la cicatriz de un nectario. El ápice aunque parcialmente incompleto tiende a presentar forma convexa y la base es convexa-cuneada. El ángulo del ápice es recto y el de la base agudo. Se observa una sola vena principal muy marcada y tres venas basales. La venación de primer orden es pinnada y la de segundo

orden broquidódroma con varios arcos adicionales después de los arcos principales, el espaciado de las venas secundarias es irregular y el ángulo que forman con respecto a la vena media principal tiende a aumentar hacia la base (Fig. 5A). Las venas intersecundarias están débilmente desarrolladas. La venación de tercer orden es percurrente mixta, en la cual las venas terciarias cruzan a las secundarias con ángulos abruptos, discontinuos, con un curso recto, alterno y opuesto (Fig. 5A). Las venas de cuarto orden forman un retículo con polígonos regulares los cuales corresponden a las aréolas. Estas se encuentran bien desarrolladas y formadas por 4, 5 y más lados, en su interior se observan vénulas que se dicotomizan dos o más veces y corresponden a la venación de quinto orden. La venación última marginal es fimbrial, en la cual los órdenes de venación mayores se fusionan para formar una vena que corre justo dentro del margen. En el foliolo no se observan tricomas y no se puede determinar la existencia de un mucrón.

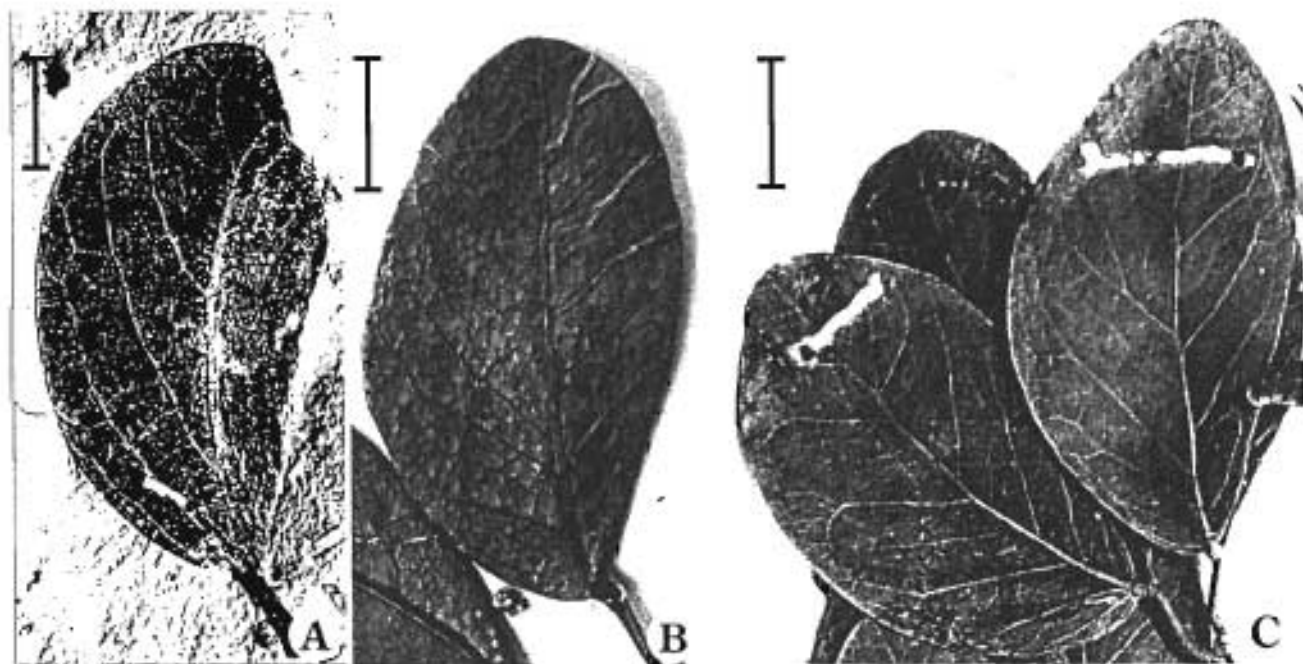


Figura 5.- A) *Pithecellobium phyllum grimesii*. B, C) *Pithecellobium dulce* (MEXU-821398, MEXU-972422). Foliolos con peciólulo pulvinado con nectario y ligeramente torcido, además de venación broquidódroma. Escalas=0.5cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: La morfología del foliolo fósil es similar y comparable con la arquitectura foliar que se encuentra en algunas especies de géneros que constituyen el complejo *Pithecellobium* C.F.P. von Martius, específicamente con *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Bentham (Figs. 5B, 5C). El foliolo fósil y la especie actual tienen las siguientes características en común: lámina de forma elíptica, asimétrica, sin

indumento, base convexa-cuneada, ápice convexo, no sésil con un pecíolulo estriado y ligeramente torcido, margen entero, venación de primer orden pinnada y venación de segundo orden broquidódroma, en el fósil se observan arcos adicionales, formados después de los arcos principales, mientras que en el taxón actual sólo se observan una serie de arcos principales (Figs. 5A, 5B, 5C). El espaciado de las venas secundarias es irregular. Ambas especies presentan cuatro venas basales y son similares en órdenes de venación mayores, como son la presencia de una venación de cuarto orden poligonal, reticular, responsable de la formación de aréolas con cuatro, cinco y más lados. Además, comparten el tener una vena fimbrial como vena marginal. Aunque comparte todas estas características con *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Bentham hay otros caracteres foliares que comparten, pero con diferente estado de carácter y otros que definitivamente son diferentes. Todo este conjunto de características foliares ubica taxonómicamente al fósil como cercanamente relacionado con *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Bentham

Los primeros registros foliares de *Pithecellobium* se describen en los trabajos de Berry (1916, 1921, 1924, 1930) y Hollick (1924, 1928), aunque hay que ser cautos con las identificaciones que ellos presentan. Algunas características morfológicas son comparables con las del fósil de Los Ahuehuetes, como son el tener una lámina asimétrica, base convexo-cuneada, margen entero, una vena media marcada y curva y venación secundaria broquidódroma. Registros más recientes son los que se reportan en el Mioceno y Plioceno de Abkhazia (Shakryl, 1992), en este material la vena media es curva, el margen entero y la venación secundaria broquidódroma, como en el folíolo fósil de Los Ahuehuetes.

Género: *Pithecellobium* C.F.P. von Martius

Especie: *Pithecellobium barnebyi* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere al Dr. Rupert C. Barneby en reconocimiento a su valiosa investigación del complejo *Pithecellobium*.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5464 (Fig. 6A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno

Diagnósis: Legumbre unilocular, simétrica, septada, recta, con una sutura marcada y muy gruesa, fruto grueso, no enrollado ni plegado, margen entero, cámaras seminales protuberantes, externamente visibles, cuadrangulares, orientadas transversalmente con el eje principal del fruto.

Descripción: Legumbre fósil incompleta, recta, gruesa, torulosa, de 4.2 cm de largo por 1.3 cm de ancho, forma elíptico-oblonga, con una sutura marcada de 2.5 mm de espesor, septada, margen entero, cámaras seminales protuberantes tendientes a ser cuadrangulares (Fig. 6A).

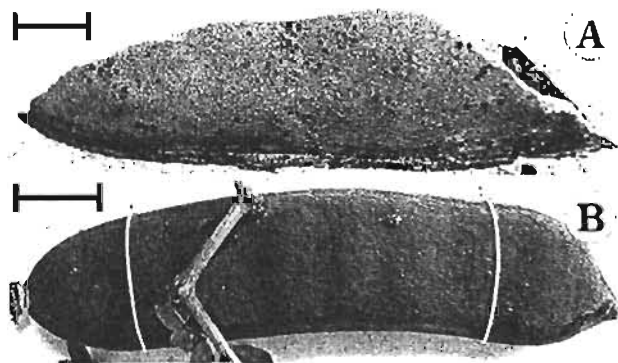


Figura 6.- A) *Pithecellobium barnebyi*.
B) *P. flexicaule* (MEXU-582009).
Frutos rectos y simétricos con cámaras seminales externamente visibles.
Escala: 0.53 cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: Debido a que la muestra del fruto fósil es incompleta y sólo una pequeña parte del mismo se encuentra preservada, es difícil establecer con certeza la identificación del mismo. Pese a la presencia de pocos caracteres morfológicos, es posible compararlo con la especie actual *Pithecellobium flexicaule* (Bentham) Coulter (Fig. 6B). Esta especie tiene suturas amplias, valvas leñosas, epicarpio ondulado con protuberancias que corresponden a las cámaras seminales (Fig. 6B). Estas características morfológicas son muy similares a las que presenta la legumbre fósil (Fig. 6B).

Frutos fósiles de *Pithecellobium* no han sido descritos anteriormente.

Tribu: Acacieae

Género: *Acacia* Mill.

Especie: *Acacia ricoana* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico hace honor a la Dra. Lourdes Rico por su gran dedicación en el estudio de las Leguminosae.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5482 (Figs. 7A, 7B).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosís: Legumbre unilocular dehiscente, simétrica, no septada, por lo menos dos veces más larga que ancha, suturas marcadas, ambas del mismo grosor y sin alas, fruto plano, recto, no enrollado ni plegado, margen constreñido entre las semillas, ápice alineado con el eje principal del fruto y de forma redondeada, cámaras visibles y orientadas oblicuamente respecto a la sutura ventral.

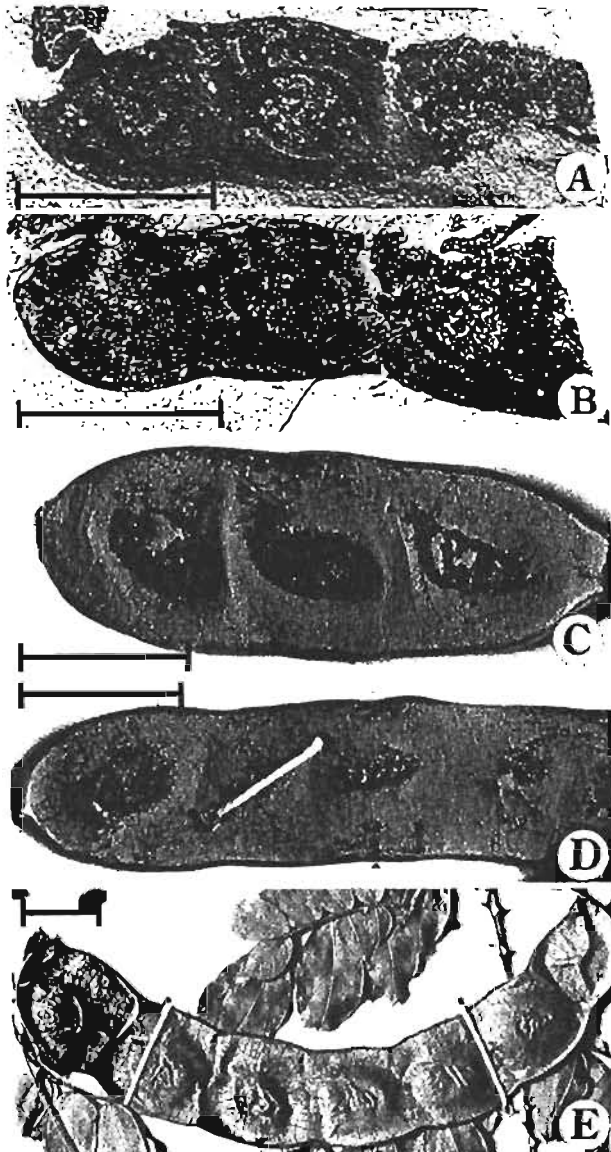


Figura 7.- A, B) *Acacia ricoana*. C, D) *A. baileyana* (MEXU-594169). E) *Mimosa malacophylla* (MEXU-530264). Frutos rectos y simétricos con semillas orientadas oblicuamente. Escalas = 0.5 cm.

Descripción: Legumbre fósil incompleta, recta, plana, consta de parte y contraparte, de 2.2 a 2.4 cm de largo por 6 mm de ancho, de forma oblonga, con suturas ventral y dorsal delgadas, ambas de 1 mm de ancho, paralelas, margen entero, con constricciones (Figs. 7A, 7B). Uno de los extremos de fruto se encuentra bien preservado y es de forma redondeada. El endocarpio no es septado, con 3 cámaras seminales bien preservadas, alineadas oblicuamente con respecto al eje principal del fruto, con una sola serie de semillas que no llenan la cavidad total del fruto y que no se tocan ni se sobrelapan. Presenta dos semillas bien preservadas de 5 mm de largo por 3 mm de ancho, forma simétrica, ovadas, planas, sin angulaciones, con la testa no adherida al endocarpio, pleurograma presente y la zona hilar escondida (Figs. 7A, 7B). El área micropilar de las semillas es aguda y se observa una impresión del funículo. La textura es cartácea, con todas las capas dehiscentes, tipo de dehiscencia no activa y procede a lo largo de ambas suturas.

Comparación con taxones actuales y fósiles: El fruto fósil tiene características morfológicas similares a dos especies actuales de Mimosoideae pero pertenecientes a distintas tribus, *Acacia baileyana* F. Muell. (Acacieae) (Figs. 7C, 7D) y ¹*Mimosa malacophylla* A. Gray (Mimoseae; MEXU 530264) (Figs. 7E). Estos taxones junto con el fósil tienen fruto tipo legumbre, unilocular, simétrico, aplanado, con ambas suturas paralela, extremos alineados con el eje longitudinal del fruto y uno de ellos de forma redondeada, margen entero, con una sola serie de semillas simétricas que no se tocan entre sí (Figs. 7A, 7B, 7C, 7D, 7E). Debido a que el fruto fósil es un ejemplar incompleto, la ubicación taxonómica del mismo, se vuelve un tanto complicada; además, la combinación de caracteres morfológicos que comparte con estas dos especies actuales, hace más difícil su identificación. Pese a esto hay más características que definen al fruto fósil como semejante a *Acacia baileyana*, entre las que destacan los márgenes con constricciones no pronunciadas, semillas ovadas, simétricas, con pleurograma presente y orientadas casi oblicuamente respecto a la sutura ventral (Figs. 7A, 7B, 7C, 7D). Además, el fruto fósil es similar en forma y tipo de suturas (paralelamente rectas) y las semillas son muy similares, la posición de las mismas con el eje principal del fruto tiene una ligera variación. La textura membranosa a lígnea y el exocarpio liso que se observa en la especie actual de *Acacia* es similar a la del fósil; además, en este

¹ Existe la posibilidad de que este ejemplar requiera de la revisión de su determinación taxonómica, pues esta especie tiene frutos con artejos, es curvo y más angosto (R. Grether 2005) que no corresponden con el material comparado.

se observan cicatrices de septos delgados parecidos a los que tiene el taxón actual, así con este conjunto de características se apoya el reconocimiento de una especie nueva.

Registro fósil previo a este en el mundo y de la misma localidad no ha sido reportado; sin embargo, Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1993) reportan un fruto que se describe como *Mimosa tepexana*, y comparte con el fósil aquí descrito algunas características morfológicas. Ambos son una legumbre recta, simétrica, con margen entero, ápice redondeado, y semillas oblicuas y simétricas, además, ambos fósiles tienen un margen con constricciones pero de manera más pronunciada en *Mimosa tepexana*, ésta también tiene un extremo que termina en un rostro pronunciado, no observable en el nuevo material.

Debido a que el fruto fósil comparte mayor número de caracteres morfológicos con *Acacia*, se hace posible su identificación como parte de este género.

Tribu: Mimoseae

Género: *Mimosa* L.

Especie: *Mimosa stipelata* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere a la presencia de estipelas hacia la base de la hoja.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5475 (Fig. 8A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosís: Hoja compuesta con folíolos unilobados, opuestos, semisésiles, elíptico-oblongos, margen entero, ápices convexos y bases redondas, la venación foliar no se observa, raquis y raquilla lineares, delgadas y marcadas, raquilla con un par de estipelas aciculares y basales, pecíolo y peciólulo cilíndricos.

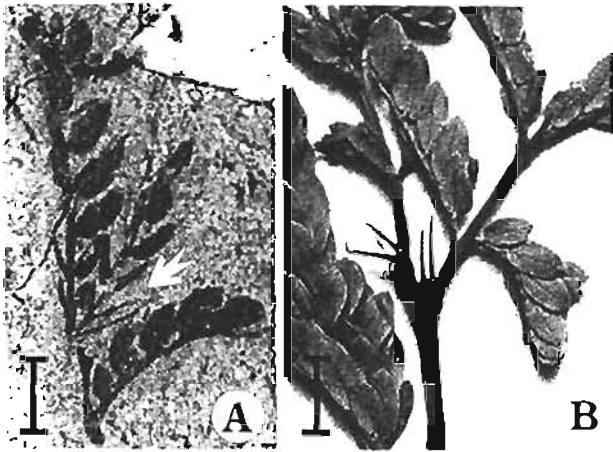


Figura 8.- A) *Mimosa stipelata*. B) *M. aculeaticarpa* (MEXU-919179). Porción de una hoja con folíolos opuestos, elíptico-oblongos, margen entero, ápice convexo, base redondeada y estipelas aciculares. (Flechas=estipelas). Escalas=0.62cm.

Descripción: Hoja fósil compuesta, de 2 cm de longitud, con 15 pares de folíolos unilobados, opuestos, semisésiles, de forma elíptico-oblonga, lámina simétrica de 3 a 4 mm de largo por 1 a 1.5 mm de ancho, margen entero (Fig. 8A). Algunos de los folíolos se encuentran cerrados, tocándose unos a otros. Los ápices son de forma convexa y en algunos de ellos se observa la cicatriz del mucrón. Las bases son de forma redonda y ambas partes forman un ángulo agudo de 50°. No se observan órdenes de venación. El raquis y la raquilla son de forma linear y se encuentran bien preservados y, en la base de esta última se originan un par de estipelas aciculares de 4 y 5 mm de longitud respectivamente (Fig. 8A).

En la parte basal de la hoja se observa un pulvino bien preservado, de 1 mm de largo por 1 mm de ancho y un pulvínulo de 0.8 mm de largo por 0.3 mm de ancho, ambos de forma cilíndrica. La textura general de los folíolos es papirácea.

Comparación con taxones actuales y fósiles: La hoja compuesta fósil es comparable, entre otras, con la hoja de la especie actual *Mimosa aculeaticarpa* Ortega (Mimosoideae: Mimoseae) (Fig. 8A). Ambos taxones tienen varios pares de folíolos pequeños, unilobados, semisésiles, opuestos, de forma elíptico-oblonga, lámina simétrica, ápice mucronato y base redonda, ambas partes formando un ángulo agudo (50°) y margen entero. En el fósil no se observan órdenes de venación y en la especie actual sólo es posible observar una delicada vena media. El raquis y la raquilla son delgadas, cilíndricas a canaliculadas, en ambos casos, y tienen el pulvínulo 1ª y pulvínulo 2ª de forma cilíndrica. El par de estipelas filiformes y lineares del fósil, que surgen de hacia la zona proximal de la hoja, son similares al par de estípulas de *Mimosa aculeaticarpa* (Figs. 8A, 8B). Algunos de los folíolos fósiles se encuentran doblados, tocándose entre ellos a través de los márgenes, este fenómeno puede ser resultado de un cambio repentino en la presión de turgencia en células específicas de los pulvínulos (Raven et al. 1999), como sucede en *Mimosa aculeaticarpa*. Este fenómeno también se observa en

Mimosa pudica L. Pese a la gran similitud de la hoja fósil con *Mimosa aculeaticarpa*, la estructura foliar no es diagnóstica en la tribu Mimoseae y las líneas genéricas se basan principalmente en caracteres del fruto y de las semillas (Brenan 1955, 1966; Polhill y Raven 1981). Hasta no contar con mayor información sobre la planta que produjo estos folíolos, es conveniente proponer una especie nueva, ya que no puede incluirse en ningún taxón actual o fósil, hasta ahora conocido.

Folíolos fósiles tipo *Mimosa* fueron descritos por Herendeen (1992). Estos son similares en ciertos caracteres a los aquí descritos; en ambos casos se trata de folíolos pequeños, elíptico-oblongos, margen entero y simétricos. La base y el ápice varían de forma y los órdenes de venación en el material de Los Ahuehuetes no son observables. Este tipo de folíolos es posible encontrarlos en muchos géneros de mimosoideas por lo que se necesitarían más caracteres diagnósticos, como es el ejemplar completo, para poder confirmar su asignación taxonómica.

Género: *Stryphnodendron* C.F.P. von Martius

Especie: *Stryphnodendron emarginatum* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere a la parte apical de la lámina foliar.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5459 (Fig. 9A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Folíolo unilobado, forma obovada, base asimétrica, margen entero, ápice emarginado y base convexa-decurrente, con dos venas basales, venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma sin venas intersecundarias, venación terciaria reticulada al azar y dicotómica, venación de cuarto orden dicotómica, aréolas moderadamente desarrolladas con vénulas ramificadas en su interior; vena última marginal es fimbrial.

Descripción: Folíolo fósil casi completo, de forma obovada, base asimétrica y lámina de 1.1 cm de largo por 8 mm de ancho (Fig. 9A). Ápice emarginado, con un lóbulo claramente más chico. El ángulo de la base es agudo y el del ápice es obtuso. Se observan dos venas basales provenientes del pulvínulo. La venación de primer orden es pinnada y la de segundo

orden es broquidódroma. El espaciado de las venas secundarias es irregular y el ángulo que forman con respecto a la vena principal es excéntrica y tiende a aumentar ligeramente hacia la base (Fig. 9A). Las venas intersecundarias no se observan. La venación de tercer orden es reticular al azar y dicotómica, el curso de las venas terciarias es exmedial ramificado, el ángulo que forman con respecto a la vena principal es agudo y obtuso y, la variabilidad de éste es inconsistente. Las venas de cuarto orden se dicotomizan libremente y es la venación más fina que exhibe la hoja. Las aréolas están moderadamente desarrolladas y tienen 4, 5 y más lados con vénulas, las cuales se ramifican dos o más veces. La venación última marginal es fimbrial, en la cual los órdenes de venación mayores se fusionan para formar una vena que corre justo dentro del margen. La textura del folíolo es cartácea y se observa la presencia de un mucrón en el ápice.

Comparación con taxones actuales y fósiles: La morfología foliar del fósil es comparable con los folíolos de *Stryphnodendron adstringes* (C.F.P. von Martius) Coville (Fig. 9B). El folíolo de la especie actual y el fósil tienen lámina de forma obovada, ápice emarginado, base asimétrica, margen entero, venación primaria pinnada con vena principal más amplia en la base que en el ápice y venación broquidódroma (Fig. 9A). La venación de tercer orden difiere en *Stryphnodendron adstringes*, la cual tiene patrón alterno percurrente. La venación de cuarto orden en ambos casos es dicotómica y además forman aréolas con vénulas que se ramifican en su interior. Aunque es factible encontrar algunas de estas características foliares (tipo de venación y forma de la lámina parecida), en otros taxones actuales, como *Pithecellobium* y *Caesalpinia versicaria* L., el ápice emarginado con un lóbulo más grande que el otro y la base asimétrica son características muy peculiares presentes en el folíolo fósil y en *Stryphnodendron adstringes*, por lo que la asignación al género es pertinente y la designación de la especie nueva justificable con base en el patrón diferente de venación de tercer orden.

No ha sido reportado registro fósil de este género; sin embargo, Berry (1930) describe una hoja (*Mimusops praenuntia* Berry) con algunas características comparables a las del fósil, aunque difiere en órdenes de venación mayores.

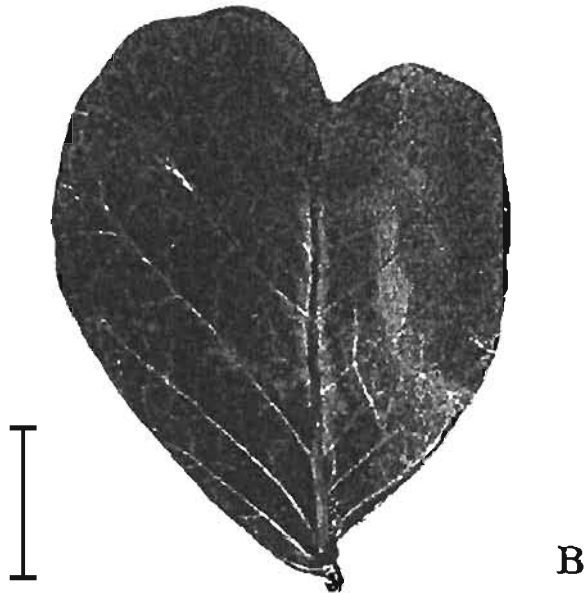
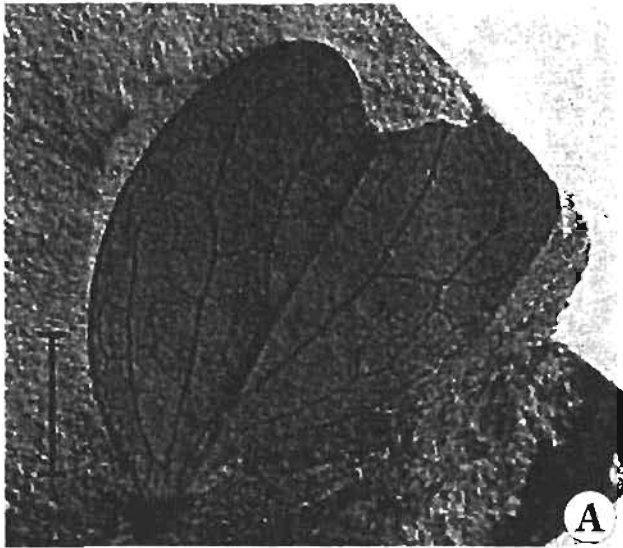


Figura 9.- A) *Stryphnodendron emarginatum*.
 B) *S. adstringes* (MEXU-846010).
 Folíolos (cara abaxial) con base
 asimétrica, margen entero, ápice
 emarginado y venación broquidódroma.
 Escalas=0.3cm.

Género: *Stryphnodendron* C.F.P. von Martius

Especie: *Stryphnodendron morroni* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico hace honor al Dr. Juan José Morrone Lupi por su dedicación en la enseñanza e importante contribución al Cladismo y Biogeografía en la Facultad de Ciencias, UNAM.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo: IGM-5477 (Fig. 10A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosís: Legumbre unilocular, simétrica, no septada, por lo menos dos veces más larga que ancha, suturas marcadas y casi rectas, ambas del mismo grosor, fruto plano, recto, no enrollado ni plegado, margen entero, base y ápice alineados en ángulo recto con el eje principal del fruto; cámaras seminales visibles y orientadas oblicuamente respecto a la sutura ventral.

Descripción: Legumbre fósil incompleta de 2.9 cm de largo por 7 mm de ancho, con forma oblonga, suturas de 0.1 mm de ancho y rectas (Fig. 10A). El fruto tiene textura cartácea. Uno de los extremos de fruto se encuentra bien preservado y es de forma redondeada, endocarpo no septado y por lo menos con cuatro cámaras seminales bien conservadas, alineadas oblicuamente con respecto al eje principal del fruto, con una sola serie de semillas que no ocupan la cavidad total del fruto. Dos de las cámaras seminales, las de mayor tamaño (4 mm de largo por 3.5 mm de ancho) se tocan, otras dos se encuentran separadas y son de menor tamaño (2 mm de largo por 1 mm de ancho) y, la quinta cámara seminal es la más pequeña de todas y en ella se observa el contorno de una semilla abortada (Fig. 10A). Las cámaras seminales son simétricas, sin angulaciones y de forma ovada. El área micropilar de las semillas es aguda y se observa la cicatriz del funículo, el cual tiene longitud menor a 0.5 mm y el área opuesta de la semilla es ovada.

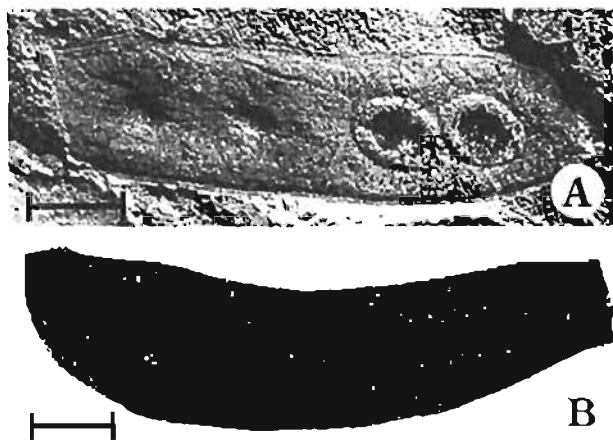


Figura 10.- A) *Stryphnodendron morroni*. B) *S. adstringes* (MEXU-846010). Frutos planos, simétrico, no septado y con semillas orientadas oblicuamente. Escalas=0.5cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: El fruto fósil tiene caracteres morfológicos similares a *Stryphnodendron adstringes* C.F.P. von Martius y *S. rotundifolium* C.F.P. von Martius (Mimosoideae: Mimoseae) (Fig. 10B). Los frutos de la planta fósil y las dos actuales son legumbres uniloculares, más largas que anchas, con anchuras similares (7 mm) y, son de forma plana y simétricamente oblongos aunque los frutos maduros de *Stryphnodendron*

adstringes tienden a ser ligeramente curvos y asimétricos (Fig. 10A, 10B). El margen es muy ligeramente ondulado y las suturas son muy finas y delgadas. En las especies actuales la base y el ápice tienden a ser redondos y alineados con el eje principal del fruto; en el fósil, al no ser un ejemplar completo sólo uno de los extremos está preservado, y éste tiende a ser redondo y alineado con el eje principal del fruto. El fósil es una valva abierta, lo que sugiere que es un fruto dehiscente. En general las especies actuales del género tienen legumbres dehiscentes o tardíamente dehiscentes y todas sus capas se abren a lo largo de ambas suturas. La parte del fruto fósil que se observa es la que corresponde al endocarpio, éste es liso y no septado y, en él hay una hilera de cicatrices simétricas, ovadas y orientadas oblicuamente, que representan a las cámaras seminales. La similitud que guardan todos los caracteres del fruto fósil, con los observados en las especies actuales, sugieren que el nuevo material es una evidencia de la presencia del género *Stryphnodendron* en el Oligoceno de Puebla.

Frutos fósiles de este género no han sido reportados anteriormente.

Género: *Piptadenia* Benth

Especie: *Piptadenia chiangii* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico hace honor al Dr. Fernando Chiang Cabrera por el apoyo continuo a la paleobotánica en México.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5473 (Fig. 11A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Dos.

Diagnosis: Fruto moniliforme, plano, con cámaras seminales de forma elíptica que se estrechan en sus extremos y cicatriz de una semilla de forma circular a elíptica llenando la cámara seminal.

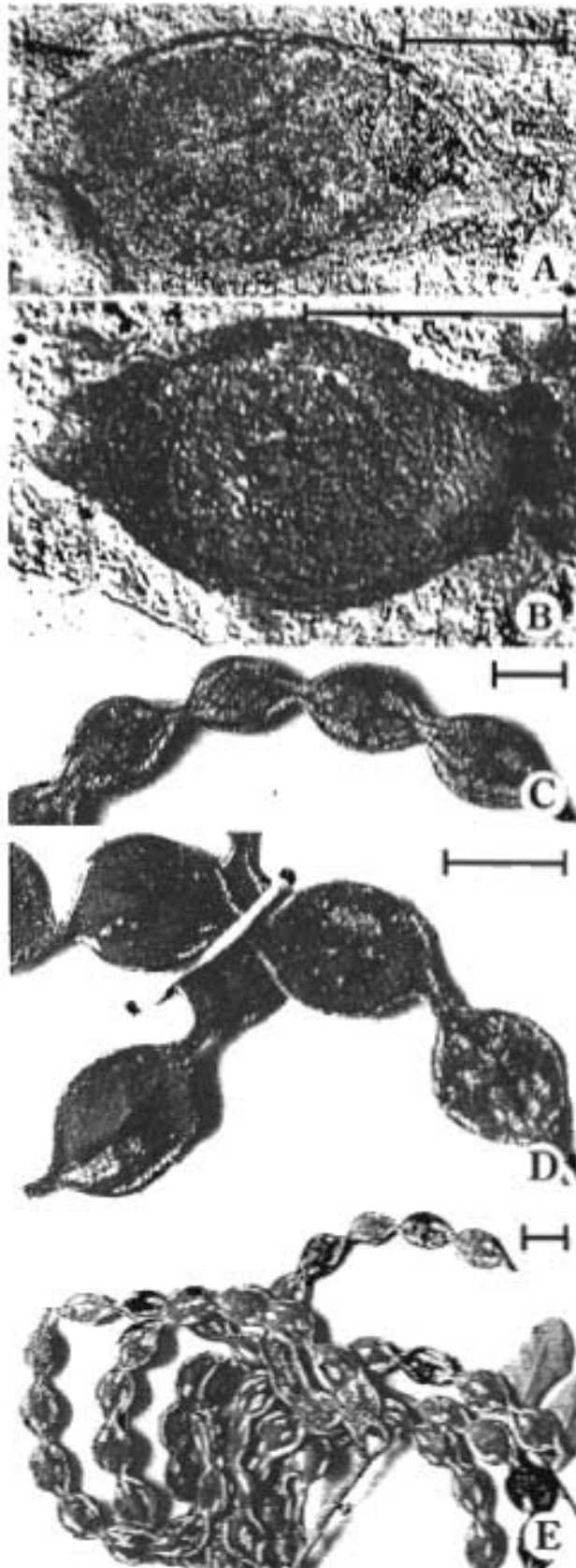


Figura 11.- A, B) *Piptadenia chiangii*. C, D) *Piptadenia obliqua* (MEXU-933187). Fruto moliniforme con una semilla que casi llena cada cámara seminal. Escalas=0.5cm.

Descripción: Dos segmentos fósiles de una legumbre moniliforme de 1 cm a 1.5 cm de largo por 5 mm a 7 mm de ancho, de forma elíptica, planos y estrechos en los extremos (Figs. 11A,

11B). En la estructura más pequeña se observa la cicatriz de una semilla redonda de 4 mm de diámetro, plana, simétrica (Fig. 11B), mientras que la otra semilla es elíptica y llena la cavidad de la cámara seminal (Fig. 11A).

Comparación con taxones actuales y fósiles: Estos segmentos fósiles se comparan con los frutos de *Piptadenia obliqua* (Pers.) Macbr. var. *oblicua* (Figs. 11C, 11D, 11E). Esta especie tiene un fruto en forma de collar con segmentos similares en forma, estructura y tamaño a los segmentos fósiles, sobre todo la estructura más pequeña (Fig. 11B) comparte más características con los segmentos que componen estos tipos de frutos actuales (Figs. 11A, 11B, 11C, 11D, 11E).

Hasta ahora no se habían reportado frutos fósiles de *Piptadenia*; sin embargo, Herendeen (1992) describe un fruto fósil, el cual se asigna al género *Sophora* L. pero que también es comparado con *Piptadenia constricta* (M. Micheli) Macbr. por tratarse de un fruto moniliforme y tener constricciones muy marcadas entre las semillas. Como el nuevo material fósil, aquí descrito, es plano, morfológicamente se acerca más a *Piptadenia*.

Subfamilia: Caesalpinioideae

Tribu: Cassieae

Género: *Chamaechrista* C. Moench

Especie: *Chamaechrista eocenica* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere a la edad de los sedimentos en los que se recolectó el material fósil.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5480 (Fig. 12A).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26° 00'00" - 27°00'00" N y 100° 30'00"- 101°00'00" W.

Estratigrafía: Formación la Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Legumbre unilocular, dehiscente, simétrica, no septada, más larga que ancha, suturas delgadas y marcadas, sin alas; fruto recto, linear, no enrollado ni plegado, margen entero, sin constricciones; base y ápice alineados con el eje principal del fruto; cámaras seminales visibles, cuadrangulares y orientadas oblicuamente respecto a las suturas.

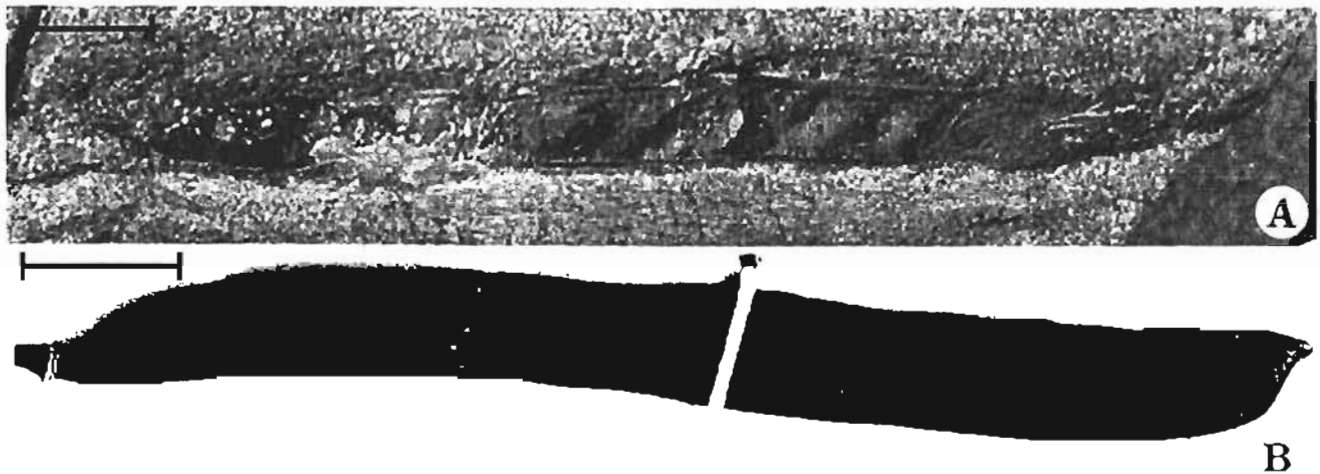


Figura 12.- A) *Chamaechrista eocenica*. B) *Ch. flexuosa* (MEXU-591849).
Frutos rectos, con margen entero, y carentes de constricciones.
Escala=0.5cm.

Descripción: Legumbre fósil incompleta, unilocular, recta, linear y comprimida, de 4.8 cm de largo por 4 mm de ancho, con ambas suturas rectas y delgadas, de 0.02 mm de ancho (Fig. 12A). El margen de las valvas no tiene constricciones. Uno de los extremos tiende a ser estrecho y lanceolado y el otro está incompleto. El fruto tiene 9 cámaras seminales externamente visibles, de 3 mm de largo por 1.2 mm de ancho, de forma simétrica y lanceoladas, orientadas oblicuamente respecto al eje longitudinal del fruto (Fig. 12A). Estas cámaras se encuentran ordenadas en una serie, no se tocan ni se sobrelapan y no se observan restos orgánicos que correspondan a semillas. Al parecer, todas las capas del fruto son dehiscentes y posiblemente las valvas abrían activamente a lo largo de ambas suturas. El fruto parece tener textura cartácea.

Comparación con taxones actuales y fósiles: La legumbre fósil estudiada se compara positivamente con aquellos de *Chamaechrista* C. Moench (Caesalpinioideae: Cassieae) (Fig. 12B). En ambos casos se tiene una legumbre unilocular, recta, más larga que ancha, simétrica, de forma linear, plana, con margen entero sin constricciones y suturas delgadas (Fig. 12A, B). Por otra parte el fruto fósil es una valva abierta que muestra el endocarpio no septado. Este carácter difiere en el género actual, en el cual el endocarpio es septado a subseptado (Gunn et al. 1992). Las cámaras seminales que se observan en el ejemplar fósil son simétricas, pequeñas, de forma lanceolada y orientadas oblicuamente con respecto al eje principal del fruto, además no se tocan entre sí. Los caracteres morfológicos que comparte el fósil con *Chamaechrista*, sugieren que el género ya estaba presente en el Eoceno de Nuevo León, pero a falta de mayor evidencia es preferible reconocer una especie

nueva que refleje las pequeñas diferencias morfológicas, así como la edad del nuevo material.

Hasta ahora frutos fósiles del género aquí descrito no han sido reportados.

Género: *Senna* P. Miller

Especie: *Senna sousae* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se dedica al M. en C. Mario Sousa por sus importantes investigaciones de la familia de las leguminosas a lo largo de toda una vida.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5488 (Fig. 13C).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26°00'00" - 27°00'00" N y 100°30'00" - 101°00'00"

Estratigrafía: Formación la Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno.

Número de especímenes examinados: Tres

Diagnosis: Legumbres uniloculares, simétricas, septadas, por lo menos dos veces más largas que anchas, áreas suturales marcadas y rectas; frutos rectos, lineares, no enrollados ni plegados, margen entero, sin constricciones; base y ápice alineados con el eje principal del fruto; cámaras seminales visibles, rectangulares y orientadas perpendicularmente respecto a las dos suturas, estípite presente.

Descripción: Tres muestras de frutos tipo legumbre, dos de las cuales están incompletas y una completa, estos son uniloculares, rectos, lineares, miden de 3.7 a 4.7 cm de largo por 4 mm de ancho, y tienen suturas rectas, marcadas y gruesas, de 0.5 mm a 1 mm de ancho (Figs. 13A, 13B, 13C). La base es convexa y el ápice redondo. El fruto se estrecha en la parte basal terminando en un estípite de 6 mm a 1 cm de largo. Tienen 7 a 10 cámaras seminales rectangulares, cada una de 4 mm de largo por 3.5 mm de ancho y son externamente visibles, angulares, separadas por septos delgados de 0.4 mm de largo por 0.5 mm de ancho y orientadas transversalmente con respecto a ambas suturas (Figs. 13A, 13B, 13C). Las semillas están ordenadas en una serie, no se tocan y no se sobrelapan. El estado de conservación de estos ejemplares es regular y la superficie de estos se encuentra erosionada, al parecer son de textura coriácea a lignea.

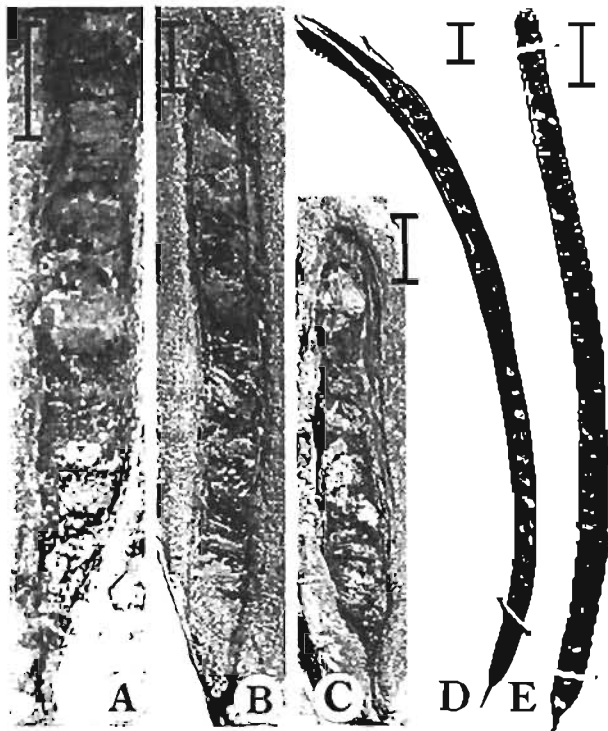


Figura 13.- A, B, C) *Senna sousae*. D) *S. pallida* (MEXU-774044). E) *S. cobanensis* (MEXU-279783). Frutos con estípote, rectos, con margen entero, simétricos, septados, con suturas rectas y bien marcadas. Escalas=0.5cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: Los tres ejemplares fósiles son comparables con *Senna pallida* (Vahl) H. Irwin & Barneby (Fig. 13D) y *Senna cobanensis* (B. & R.) Brenan (Caesalpinioideae: Cassieae) (Fig. 13E). Estas especies tienen una legumbre unilocular, recta, linear, mucho más larga que ancha, interiormente septada, estipitada, con suturas medianamente gruesas, cámaras seminales externamente visibles, cuadrangulares y transversales con respecto al eje principal del fruto (Fig. 13E, 13D). Los tres ejemplares fósiles parecen más ser una *Senna* típica y esto se basa en la presencia de un estípote largo y de septos bien definidos y transversales a las suturas de las valvas, además de ser frutos lineares como los de las especies actuales. Se les incluye en una especie nueva debido a la edad del nuevo material y a la necesidad de conocer otros órganos de la planta fósil que permitan comprobar o asegurar su afinidad.

Por otra parte, el registro fósil de *Senna* es escaso, aunque Herendeen (1992) reporta una legumbre fósil de la localidad eocénica Rancho Clay Pit, EUA. El ejemplar que describe comparte algunas características con el fruto fósil de La Popa, ambos son frutos rectos, planos, con margen entero, suturas delgadas, cámaras seminales visibles y transversales; sin embargo, estas últimas difieren ligeramente en la forma y espaciamiento entre ellas. Los frutos de La Popa, además, son más pequeños y delgados que el espécimen del Rancho Clay Pit.

Género: *Apuleia* Mart.

Especie: *Apuleia herendeenii* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere al Dr. Patrick S. Herendeen por su dedicación al estudio de las Leguminosae fósiles.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5473 (Figs. 14A, 14B).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Fruto tipo legumbre, unilocular, asimétrico, elíptico, con forma de letra "D", dos veces más largo que ancho, recto, plano, no plegado ni espiralado, no septado, con margen entero, con una ala sutural delgada.

Descripción: Legumbre fósil, completa, de 2 cm de largo por 1 cm de ancho. El fruto asimétrico, plano, no inflado, con una sutura recta, en la cual se observa un ala sutural delgada y otra curva; la parte media es la parte más ancha (1 cm), mientras que la parte apical y basal miden 8 mm de ancho, lo que origina una forma de "D". La base es redonda y está alineada en ángulo recto con el eje principal del fruto, el ápice se encuentra alineado longitudinalmente y forma un pequeño rostro ligeramente declinado (Figs. 14A, 14B). El fruto no es estipitado y tiene receptáculo presente, de 3 mm largo por 2 mm de ancho. No se observan cámaras seminales. El exocarpio es fibroso y presenta venación reticular, además se observan líneas de fractura en posición oblicua, lo que sugiere que el tipo de dehiscencia es activa por fragmentación. La textura del fruto fósil es papirácea y uniforme (Figs. 14A, 14B).

Comparación con taxones actuales y fósiles: El fruto fósil tiene características morfológicas que comparte con taxones actuales que corresponden a diferentes subfamilias de las Leguminosae. Entre éstas merecen comparación más detallada *Cynometra oaxacana* Brandegees (Detarieae, Caesalpinioideae) (Fig. 14D), *Hymenaea courbaril* L. (Fig. 14F), *Caesalpinia ferrea* C. Martius (Caesalpinieae, Caesalpinioideae) (Figs. 14E), *Apuleia leiocarpa* (J. Vogel) J. F. Macbr. (Cassieae, Caesalpinioideae) (Figs. 14C) y *Swartzia simplex* (Sw.) Sprengel (Swartziaeeae, Papilionoideae) (Fig. 14G). En general todas estas especies tienen como fruto una legumbre, unilocular, más larga que ancha, recta, asimétrica y de

forma elíptica a oblonga con una sutura curva y otra recta o semiondulada, con márgenes planos, cámaras seminales externamente invisibles y no torulosas, y base alineada con respecto al eje longitudinal del fruto. Todos son estipitados a subestipitados. El fruto fósil es plano al igual que los de *Cynometra oaxacana*, *Caesalpinia ferrea* y *Apuleia leiocarpa*, esta última además tiene forma de "D", un ala en la sutura ventral y textura del exocarpo venosa reticular, características que son similares en el fósil. Estas características no se observan en los demás taxones, además como parte de estas diferencias, *Hymenaea courbaril* y *Swartzia simplex* tienen fruto inflado y asimétrico y, en la parte apical tienen un rostro grueso de forma cónica que las otras especies no presentan. Por otro lado, *Hymenaea courbaril* tiene una base triangular y suturas anchas y gruesas así como constricciones a la mitad del fruto, características que la hacen diferente del fruto fósil.

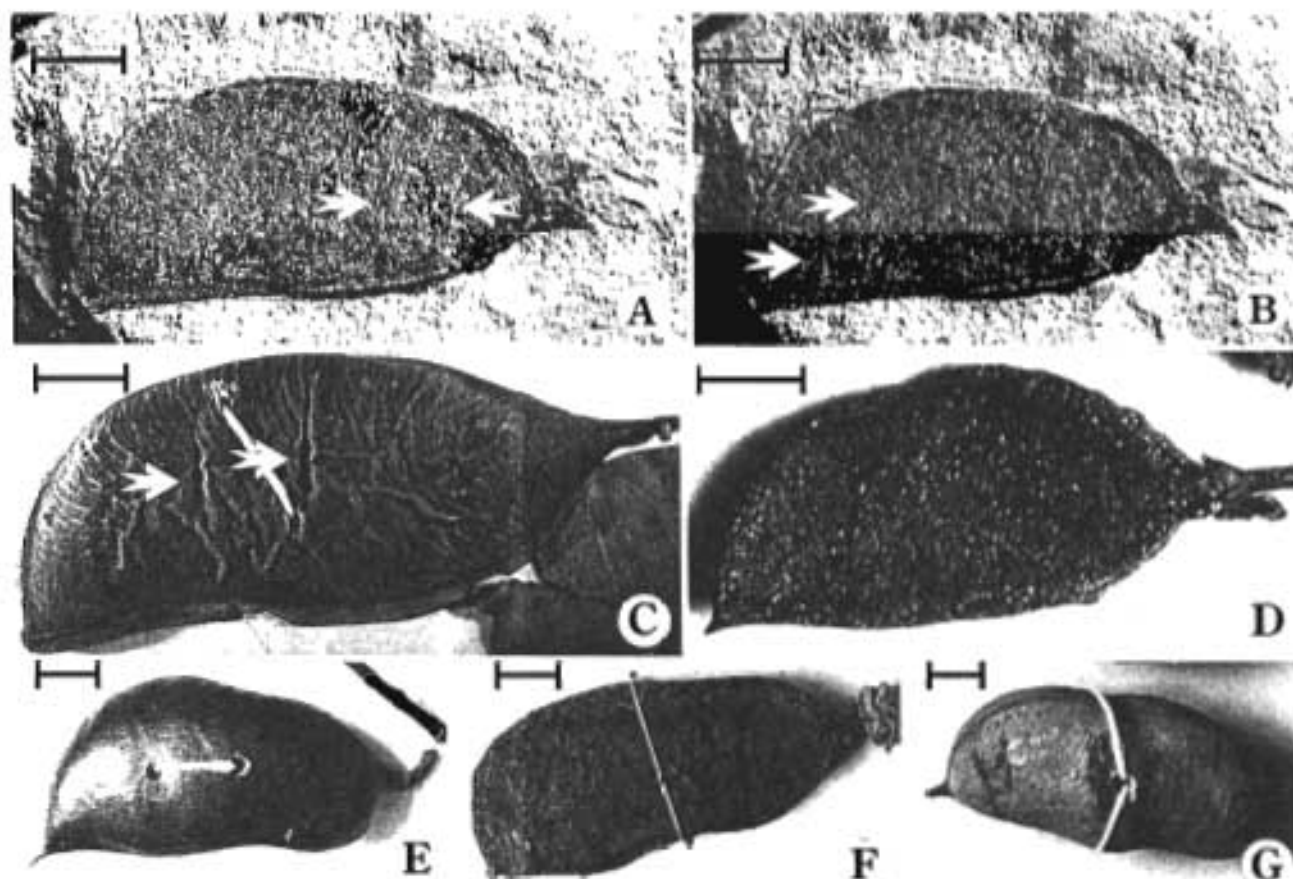


Figura 14.- A, B) *Apuleia herendeenii*. C) *A. leiocarpa* (MEXU-). D) *Cynometra oaxacana* (MEXU-1018746). E) *Hymenaea courbaril* (MEXU-810995). F) *Caesalpinia ferrea* (MEXU-627507). G) *Swartzia simplex* (MEXU-412107). Frutos simétricos con sutura ventral recta y dorsal curva. Flecha=exocarpo reticular venoso, cabeza de flecha=ala. Escalas=0.5cm.

Aunque el fruto fósil comparte algunas características similares con *Cynometra oaxacana* como son la forma en "D", base redondeada, ápice con un pequeño rostro alineado con el eje longitudinal del fruto, la presencia de un ala sutural y el exocarpio venoso reticular son caracteres que ubican al fruto fósil dentro de *Apuleia leiocarpa*, además algunos ejemplares de esta especie presenta bases redondeadas.

De las especies actuales mencionadas en la comparación de este fósil, Hollick (1928), reporta una legumbre del Oligoceno de Puerto Rico como *Cynometra*, pero no hay la información suficiente para determinarlo, por lo que es necesaria la revisión de este material. Por otra parte, *Apuleia* no ha sido reportada anteriormente en el registro fósil por lo que el fruto aquí identificado sugiere la presencia del género en el Oligoceno de nuestro territorio.

Subfamilia: Papilionoideae

Tribu: Sophoreae

Género: *Cladrastis* C. S. Rafinesque-Schmaltz

Especie: *Cladrastis delgadoi* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico reconoce la dedicación del Dr. Alfonso Delgado Salinas a la investigación y entendimiento de las Leguminosae mexicanas.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5465 (Figs. 15A, 15B).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosís: Legumbre unilocular dehiscente, simétrica no septada, por lo menos dos veces más larga que ancha, suturas muy delgadas, ambas del mismo grosor y sin alas, fruto plano, recto, no enrollado ni plegado, margen ligeramente ondulado, ápice alineados en ángulo recto con el eje principal del fruto y con pico prominente; cámaras visibles y orientadas oblicuamente respecto al eje principal del fruto.

Descripción: Legumbre incompleta, recta, plana, que consta de parte y contraparte, mide 6 cm de largo por 7 mm de ancho, simétrica, fusiforme a linear, no inflada, aplanada con ambas suturas muy delgadas y paralelas, margen entero y ligeramente constreñido (Figs. 15A, 15B). El ejemplar presenta un adelgazamiento en uno de sus extremos, que forma un

rostro. El endocarpo no es septado, tiene 6 cámaras seminales bien diferenciadas y alineadas oblicuamente con respecto al eje principal del fruto, con una sola serie de semillas que no llenan la cavidad total del fruto y no se tocan ni se sobrelapan (Figs. 15A, 15B).

Se observa seis cicatrices que corresponden a las semillas que son elípticas, asimétricas e irregulares y miden de 2 a 2.8 mm de largo por 1 mm de ancho. Al parecer la textura del fruto es cartácea, con todas las capas dehiscentes (Figs. 15A, 15B). El tipo de dehiscencia es no activa y procede a lo largo de ambas suturas.



Figura 15.- A, B) *Cladrastis delgadoi*. C) *C. lutea* (MEXU-841565). Frutos cartáceos, no septados, con margen ligeramente ondulado y suturas muy finas. Escalas=0.5cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: El fruto fósil comparte características morfológicas con el fruto de *Cladrastis lutea* (Michx. f.) K. Koch. (Sophoreae: Papilionoideae) (Fig. 15C). Ambos tienen como fruto una legumbre unilocular, recta, fusiforme a linear, plana, no septada, más de dos veces larga que ancha, delgada, no enrollada ni plegada, simétrica, con márgenes ligeramente constreñidos a lo largo de ambas suturas (Figs. 15A, 15B, 15C). El fruto fósil no está completo pero se observa un extremo alineado en ángulo recto con el eje longitudinal del fruto, con un rostro marcado y agudo que disminuye gradualmente hacia la parte distal. En las valvas se observan una serie de cicatrices asimétricas, elípticas a irregulares que corresponden a las semillas. Ambas suturas son igualmente delgadas y en la parte más basal del fruto se observa un plegamiento de las valvas lo que sugiere una textura cartácea. El conjunto de todas estas características son observables en la especie actual y la interpretación de estos datos conlleva a concluir que el fósil representa a un miembro de *Cladrastis* cuyo fruto es semejante al de *Cladrastis lutea*, pero al que se le asigna una nueva

especie por las pequeñas diferencias morfológicas en los frutos, además, de remarcar la diferencia en edad entre el material fósil y el actual, y la ausencia de otros órganos de la planta fósil que corroboren la afinidad.

Comparando el fruto fósil que aquí se describe con el fósil descrito por Herendeen en 1992, existen algunos aspectos que discutir. Pese a que en ambos casos los fósiles se asignaron a *Cladrastis*, las especies actuales con las que se comparan ambos fósiles son distintas debido a los diferentes caracteres del material del pasado, apoyando que los frutos fósiles no tienen semejanza morfológica, y resaltando la ausencia de un ala intramarginal en el fruto de Los Ahuehuetes, característica importante en el fruto eocénico descrito por Herendeen.

Tribu: Robinieae

Género: *Robinia*

Especie: *Robinia lavinii* Calvillo-Canadell sp. nov.

Etimología: El epíteto específico reconoce al Dr. Matt Lavin por su dedicación y entendimiento de la biogeografía de algunos grupos de las Leguminosae.

Holotipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5478 (Fig. 16A).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Diagnosis: Folíolo unilobado, elíptico-orbicular, lámina simétrica, margen entero, forma del ápice y base redondeada, con cuatro venas basales, venación primaria pinada, venación secundaria broquidódroma con venas intersecundarias fuertes, venación terciaria reticulada al azar, venación de cuarto orden reticulada poligonal; aréolas moderadamente desarrolladas.

Descripción: Folíolo completo, de forma elíptico-orbicular, con lámina simétrica de 1 cm de largo por 9 mm de ancho. El ápice y la base del folíolo son redondas y ambas forman un ángulo obtuso de 103° y 102°, respectivamente. Se observa una sola vena media muy marcada y cuatro venas basales (Fig. 16A). La venación de primer orden es pinada y la de segundo orden es broquidódroma con varios arcos adicionales a los arcos principales; el

espacio entre las venas secundarias es irregular, pero el ángulo que forman con respecto a la vena media principal tiende a disminuir hacia la base, específicamente en el último par de venas basales, las cuales forman un ángulo agudo (35°) (Fig. 16A). Las venas intersecundarias están fuertemente desarrolladas y la venación de tercer orden es reticulada al azar. Las venas de cuarto orden forman un retículo con polígonos regulares que corresponden a las aréolas que se encuentran moderadamente desarrolladas, formadas por 4, 5 o más lados. La venación última marginal se encuentra formada por un conjunto de pequeños arcos. En la parte basal de la lámina foliar se observa la cicatriz de inserción del peciólulo/pecíolo y la textura del folíolo es papirácea (Fig. 16A).

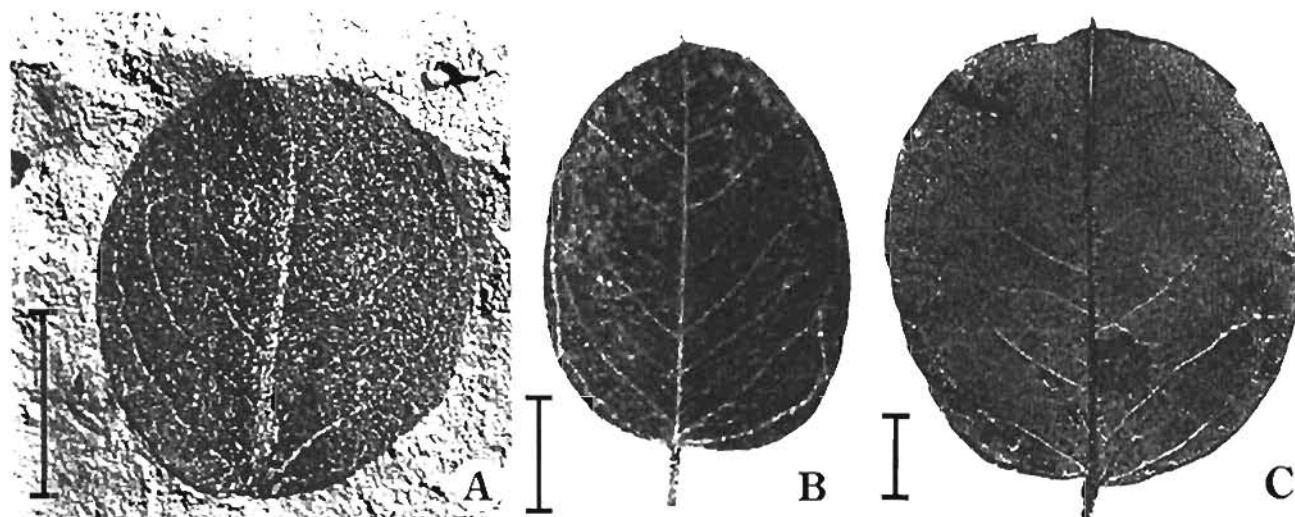


Figura 16.- A) *Robinia lavinii*. B) *R. hispida* (MEXU-132745). C) *R. neomexicana* (MEXU-899758). Folíolo unilobulado, elíptico a redondo, con lámina simétrica, venación pinnada y broquidódroma con venas intersecundarias marcadas. Escalas=0.5cm.

Comparación con taxones actuales y fósiles: Este ejemplar fósil es comparable con los folíolos de algunos taxones de la tribu Robinieae, específicamente con *Robinia hispida* L. (Fig. 16B) y *Robinia neomexicana* A. Gray (Fig. 16C). Con estas especies comparte la presencia de una lámina elíptica-orbicular, simétrica, margen entero, venación primaria pinnada, broquidódroma con varios arcos adicionales, espaciamiento de estas venas irregular y venas intersecundarias fuertemente desarrolladas (Figs. 16A, 16B, 16C), venación de tercer orden reticulada al azar y la de cuarto orden forma un retículo con polígonos bien definidos, los cuales, corresponden a las aréolas en cuyo interior se observan pequeñas vénulas. El fósil y las dos especies actuales tienen cuatro venas basales que forman un ángulo agudo con respecto a la vena media, aunque en el fósil este ángulo es de menor

tamaño (35°). La textura de los folíolos actuales es papirácea y por la definición de los caracteres foliares que presenta el fósil, se podría inferir una textura similar (Figs. 16A, 16B, 16C). Por otra parte, la forma redondeada del ápice y base que tiene el fósil es similar a la de *Robinia hispida* y difiere de *Robinia neomexicana*, en donde se observa un ápice convexo y una base truncada. Además, la mayoría de los folíolos de *Robinia* son peciolulados y presentan mucrón, caracteres no observables en el fósil. En general, el Folíolo fósil comparte muchos caracteres foliares con *Robinia*, sobretodo con *Robinia hispida* y *R. neomexicana*, lo que lo ubica taxonómicamente como parte del género. La nueva especie se basa en las pequeñas diferencias entre los folíolos, la ausencia de más órganos de la planta fósil y la diferencia de edad entre las plantas emparentadas.

Ejemplares fósiles no identificados:

Existen algunas muestras de frutos y folíolos fósiles que por estar incompletos o por presentar un mosaico de caracteres no encontrados en taxones actuales y de difícil interpretación, no han podido ser identificados.

Tipo I (Fruto)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5491 (Fig. 17A).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26°0000" - 27°0000" N y 100° 30 00"- 101°00 00" W.

Estratigrafía: Formación La Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Fruto tipo legumbre, incompleto, unilocular, recto, oblongo y delgado, de 4.5 cm de largo por 4 mm de ancho, con ambas suturas paralelas, rectas, marcadas y gruesas, de 0.5 mm de ancho. Su base es aguda-convexa y en su extremo tiene un estípite de 7 mm de largo. Las cámaras seminales son 11 y externamente visibles, de 3 mm de largo por 3 mm de ancho, angulares, simétricas y orientadas oblicuamente respecto al eje principal del fruto. Las semillas están ordenadas en una serie, no se tocan y no se sobrelapan, son simétricas, de forma ovada y miden 3 mm de largo por 3.2 mm de ancho.

Discusión: Aunque el fósil tiene una serie de caracteres visibles y bien preservados, y sin lugar a duda el tipo de fruto del que se trata es una legumbre, lo que sugiere relación con las Leguminosae, el mosaico de caracteres que presenta y la falta de mayor evidencia dificulta ubicarlo en alguna categoría taxonómica inferior.

Tipo II (Fruto)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5493 (17B).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26°00'00" - 27°00'00" N y 100°30'00"- 101°00'00" W.

Estratigrafía: Formación La Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Fruto tipo legumbre, completo, unilocular, recto, oblongo y delgado, de 3.8 cm de largo por 5 mm de ancho, con ambas suturas paralelas, ligeramente curvas, marcadas y gruesas, de 0.5 mm de ancho. Su base es aguda, tiende a ser en forma de huso y su ápice es convexo con un pequeño rostro en la parte apical. El fruto tiene 8 cámaras seminales externamente visibles, de 4 mm de largo por 3 mm de ancho, angulares, orientadas oblicuamente respecto al eje principal del fruto. Las semillas están ordenadas en una serie, no se tocan y no se sobrelapan. Se observa claramente una semilla de 4 mm de largo por 3 mm de ancho, de forma elíptica-oblonga, simétrica y sin angulaciones. Al parecer todas las capas del fruto son dehiscentes, con tipo de dehiscencia no activa que procede a lo largo de ambas suturas. La textura es moderadamente gruesa (coriácea).

Discusión: Pese a que el fruto es un ejemplar bien preservado y con características morfológicas perfectamente observables, la asignación taxonómica no se ha concretado. De manera general, el fruto es una legumbre unilocular, oblonga, con ambas suturas ligeramente curvas y marcadas, presenta una serie de semillas de forma simétrica, elíptica con extremos redondeados típicamente encontradas en las subfamilias Mimosoideae y Caesalpinioideae, estas semillas son más anchas y largas que las de Papilionoideae (Gunn 1984).

Tipo III (Fruto)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5499 (Fig. 17C).

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, cerca del poblado de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa se ubica entre los 26°00'00" - 27°00'00" N y 100°30'00"- 101°00' 00" W.

Estratigrafía: Formación La Carroza del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Fruto tipo legumbre, incompleto, unilocular, recto, oblongo y delgado, de 3 cm de largo por 4 mm de ancho, toruloso y segmentado, con ambas suturas paralelas, rectas, marcadas y gruesas, de 0.5 mm de ancho, base aguda, tendiente a ser en forma de huso. El fruto tiene 9 cámaras seminales externamente visibles, de 3 mm de largo por 3 mm de ancho, cuadrangulares, simétricas y orientadas oblicuamente respecto al eje principal del fruto. Las semillas están ordenadas en una serie, no se tocan y no se sobrelapan. Al parecer todas las capas del fruto son dehiscentes, con tipo de dehiscencia no activa que procede a lo largo de ambas suturas. En especial en este fósil, se observa claramente una dehiscencia apical a basal a través de ambas valvas, permaneciendo éstas unidas de un extremo. El replum es invisible. La textura es moderadamente gruesa (coriácea).

Discusión: Es evidente que el ejemplar representa una leguminosa con valvas abriéndose y unidas por un extremo, lo que indica que se pudiera tratar de un fruto maduro y dehiscente. Por lo delgado del fruto y las semillas chicas podría tratarse de una Papilionoideae (Gunn, 1984), aunque en realidad su identificación no se ha podido llevar a cabo.

Tipo IV (Fruto)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5495 (Fig. 17D).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Cámara seminal de forma rectangular, 1.4 cm de largo por 1.1 cm de ancho, con suturas delgadas, una más curva que la otra. En su interior se observa la cicatriz de una semilla, elíptica que no llena la cavidad seminal.

Discusión: Por tratarse de una muestra incompleta, es difícil definir su posición taxonómica, pero cámaras seminales parecidas se observan en *Pithecellobium dulce*. Una segunda interpretación sugiere que, por tratarse de una cámara seminal individual la dispersión del fruto fuera vía artejos como en *Mimosa*.

Tipo V (Pinna)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5491 (Fig. 17E).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Fragmento de hoja que al parecer representa una pinna, con 8 folíolos (5 completos y 3incompletos), de 2 cm de largo por 5 mm de ancho, sésiles, de forma lanceolada, lámina simétrica y base ligeramente asimétrica (convexo-cuneada), ápice agudo, con una vena media gruesa y marcada. No se observan órdenes de venación mayores. La textura de los folíolos tiende a ser gruesa y en la superficie laminar se observan tricomas.

Discusión: Las características foliares de esta hoja se pueden presentar principalmente en especies de las subfamilias Mimosoideae y Caesalpinioideae.

Tipo VI (Folíolo)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5496 (Fig. 17F).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Foliolo no sésil, de 9 mm de largo por 5 mm de ancho, de forma elíptica, ápice redondeado, base asimétrica (decurrente-convexa), margen entero, vena media marcada y venación secundaria broquidódroma, no se observan órdenes de venación mayores.

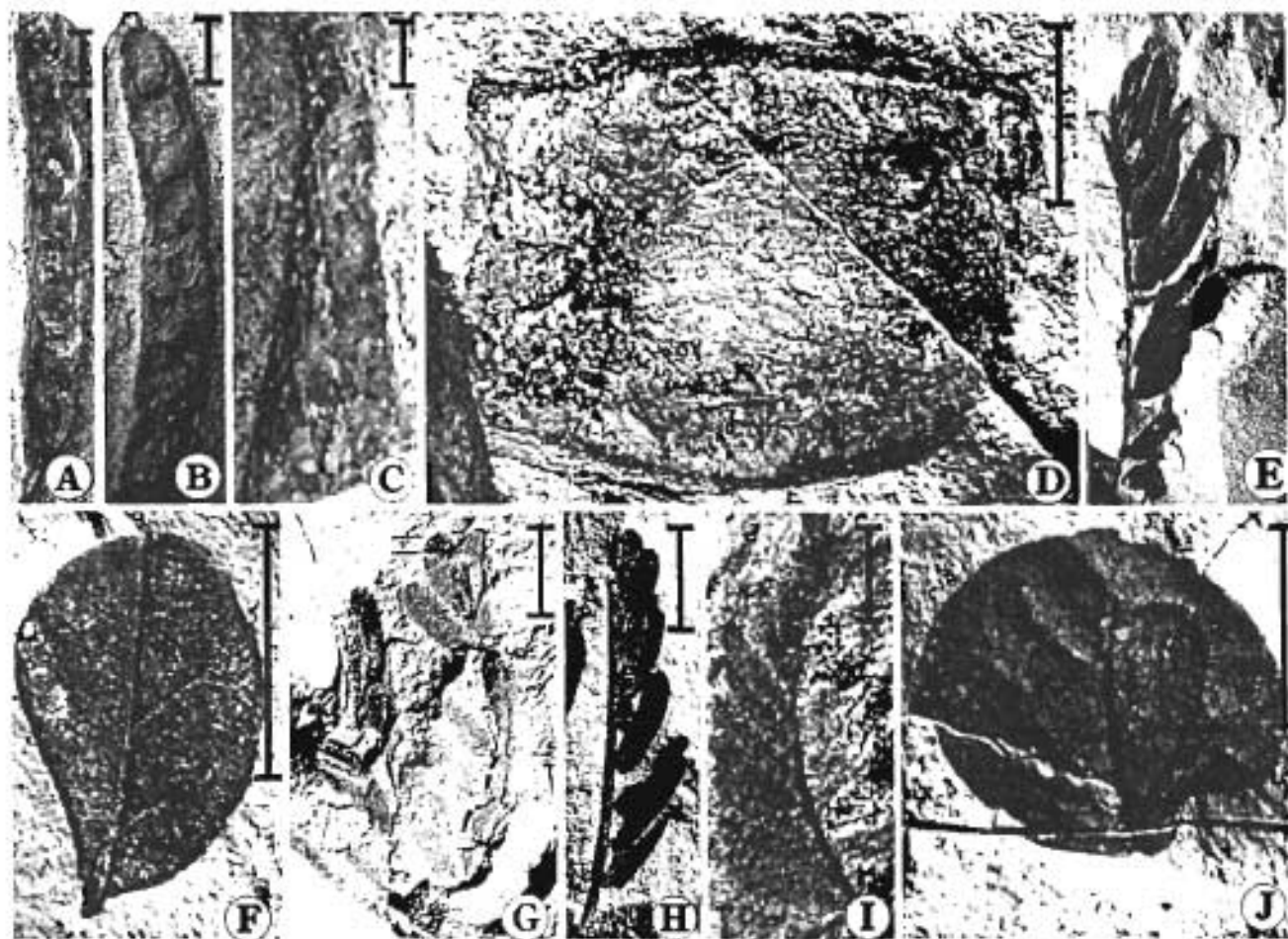


Figura. 17.- Foliolos y frutos de plantas no identificadas. A-C = material de La Popa, D-J= material de Los Ahuehuetres. A) Tipo I (Fruto), B) Tipo II (Fruto), C) Tipo III (Fruto), D) Tipo IV (Fruto), E) Tipo V (Pinna), F) Tipo VI (Foliolo), G) Tipo VII (Hoja), H) Tipo VIII (Hoja), I) Tipo IX (Hoja), J) Tipo X (Estipula). Escalas=0.5 cm.

Discusión: Pese a que el foliolo fósil tiene características típicas de Leguminosae y que la base marcadamente asimétrica que presenta sugiere una posición posiblemente terminal en la pina, su identificación se limita por falta de más caracteres. En algunas especies de Leguminosae, por ejemplo en algunas especies del género *Senna*, los foliolos terminales tienen una morfología diferente que el resto de los demás foliolos, similar a la que presenta el fósil. La teoría del origen de la morfología foliar se basa en la fusión de foliolos o la

separación de estos y cuando esto último ocurre la base de la lámina es asimétrica. Estos tipos foliares se explican en los trabajos de Pijl (1951) y Cusset (1966).

Tipo VII (Hoja [fragmento de hoja])

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5501 (Fig. 17G).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno.

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Hoja de 1.8 cm de largo, compuesta por 16 folíolos no sésiles, de 5 mm de largo por 1 a 1.5 mm de ancho, con forma elíptico-oblonga, ápice redondeado y base convexa. No se observan órdenes venación, sólo una vena media ligeramente marcada. En la parte inferior de la hoja se observan dos estípulas foliares. El ráquis aparentemente es alado.

Discusión: Este tipo de folíolos y hojas acompañadas de estípulas, se observan en algunos miembros de Mimosoideae.

Tipo VIII (Hoja)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5498 (Fig. 17H).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Hoja de 1.2 cm de largo, compuesta por 10 folíolos no sésiles, ubicados de un solo lado del raquis. Los folíolos que se encuentran en la parte basal son más grandes (6.5 mm de largo) que los apicales (3.5 mm de largo), aunque todos son del mismo ancho (1 mm), de forma lanceolada y, base y ápice redondeado. Los folíolos tienen una vena media ligeramente marcada. No se observan más caracteres foliares.

Discusión: Las pocas características foliares presentes en el fósil dificultan su identificación taxonómica, aunque la diferencia de tamaño de los folíolos (de mayor tamaño los basales que los apicales) y su posición en un sólo lado del raquis es un comportamiento peculiar observado en *Macrotyloma* Wight y Arn. (Phaseoleae) (Delgado com. pers.2003).

Tipo IX (Hoja)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5500 (Fig. 17I).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18°35'15" N, 97°55'30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: Hoja de 1.9 cm de largo, con 9 folíolos sésiles, elíptico-oblongos, de 6.0 mm de largo por 1.1 mm de ancho, base y ápice redondeada y, vena media marcada. No se observan órdenes mayores de venación.

Discusión: La falta de un mayor número de caracteres diagnósticos dificulta la identificación del ejemplar, aunque esta hoja fósil es similar a la hoja en ambar de la República Dominicana descrita por Dilcher et al. (1992) y que se asigna a una mimosoidea, posiblemente del género *Acacia*.

Tipo X (Estípula)

Tipo: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-5498 (Fig. 17J).

Localidad: Los Ahuehuetes, Formación Coatzingo, en la parte sur de la ribera del Río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18° 35' 15" N, 97° 55' 30" W.

Estratigrafía: Unidad Los Ahuehuetes de la Formación Coatzingo.

Edad: Oligoceno

Número de especímenes examinados: Uno.

Descripción: El ejemplar fósil consta de parte y contraparte y al parecer es una estípula que mide 1.1 cm de largo por 1.2 cm de ancho. La lámina foliar es unilobada y simétrica, de forma redonda. El margen es eroso con pequeñas ondulaciones irregulares. La base y el ápice son redondos y forman un ángulo obtuso (90°) con respecto a la vena media. Se

observan cuatro venas primarias que se originan del mismo punto pero la vena media es la que tiene mayor grosor. La venación de primer orden es actinódroma, la venación de segundo orden es broquidódroma con formación de arcos prominentes, el espaciamiento de estas venas es irregular y forman con respecto a la vena media ángulos agudos de 40° y 45°. Se observan algunas venas terciarias con disposición percurrente, así como venas cuaternarias que forman un retículo al azar con formación moderada de aréolas, en cuyo interior se dicotomizan las venas de quinto orden. La textura de la lámina es delgada, papirácea y, en la parte basal se observa una hendidura redondeada que corresponde con la zona en que se une al tallo, por lo que se infiere que ésta es sésil.

Discusión: Algunos de los caracteres observados en el ejemplar fósil son comparable con aquellos encontrados en las estípulas de *Amicia zygozeris* DC. y *Amicia lobina* Bentham (Aeschynomeneae: Papilionoideae). Principalmente la similitud del ejemplar fósil con las dos especies actuales radica en la forma elíptico-amplia de la lámina, el margen entero y el ápice y base redondeadas, así como una venación de segundo orden broquidódroma. El ejemplar fósil además de tener una tamaño intermedio entre las dos especies actuales (las cuales presentan venación de primer orden actinódroma) tiene un número de venas basales (4) menor y, la vena media es de mayor grosor y muy marcada. *Amicia zygozeris* y *A. lobina* tienen de 6 a 10 venas basales del mismo grosor. La presencia de algunos caracteres foliares en el ejemplar fósil y en las especies actuales hace posible su comparación, pero la ausencia de ciertos elementos dificulta su identificación taxonómica.

Análisis Cladístico.

Se obtuvo un total de 22 árboles igualmente parsimoniosos, con longitud de 270, índice de consistencia de 0.42 e índice de retención de 0.50. Además, con el fin de obtener los grupos que se mantienen en todos los cladogramas, se obtuvo el árbol de consenso estricto (Fig. 18), el cual tiene longitud de 276 pasos (índice de consistencia de 0.41 e índice de retención de 0.48), en éste cinco nodos se colapsan y los clados menos internos tienden a mantenerse (Fig. 18). Debido a que los cladogramas obtenidos apoyan 22 hipótesis diferentes se empleará el árbol de consenso estricto para la explicación de la relación de los taxones con especial interés en los fósiles del estudio.

En el consenso estricto se observa en la base el grupo formado por *Abarema jupunba* y *Marmaroxylon basijugum* (Clado A) (Fig. 18), este grupo se mantiene en todos los cladogramas y es el grupo hermano del resto de los taxones en estudio o grupo B, éste se

conforma por tres subgrupos los cuales forman una politomía, lo que implica que la relación de hermandad entre los grupos no es resuelta y no existe una sinapomorfia real que lo sustente. Este grupo esta formado por una tricotomía en la que *Havardia pallens* no se agrupa con ningún taxón terminal *per se*, por lo que podría ser hermana del clado C o D (Fig. 18). El clado C se sustenta por la ausencia de venación de cuarto orden (carácter 23, estado 0, L=6, ci=0.50, ri=0.66), esta es una sinapomorfia real para el clado y se mantiene en

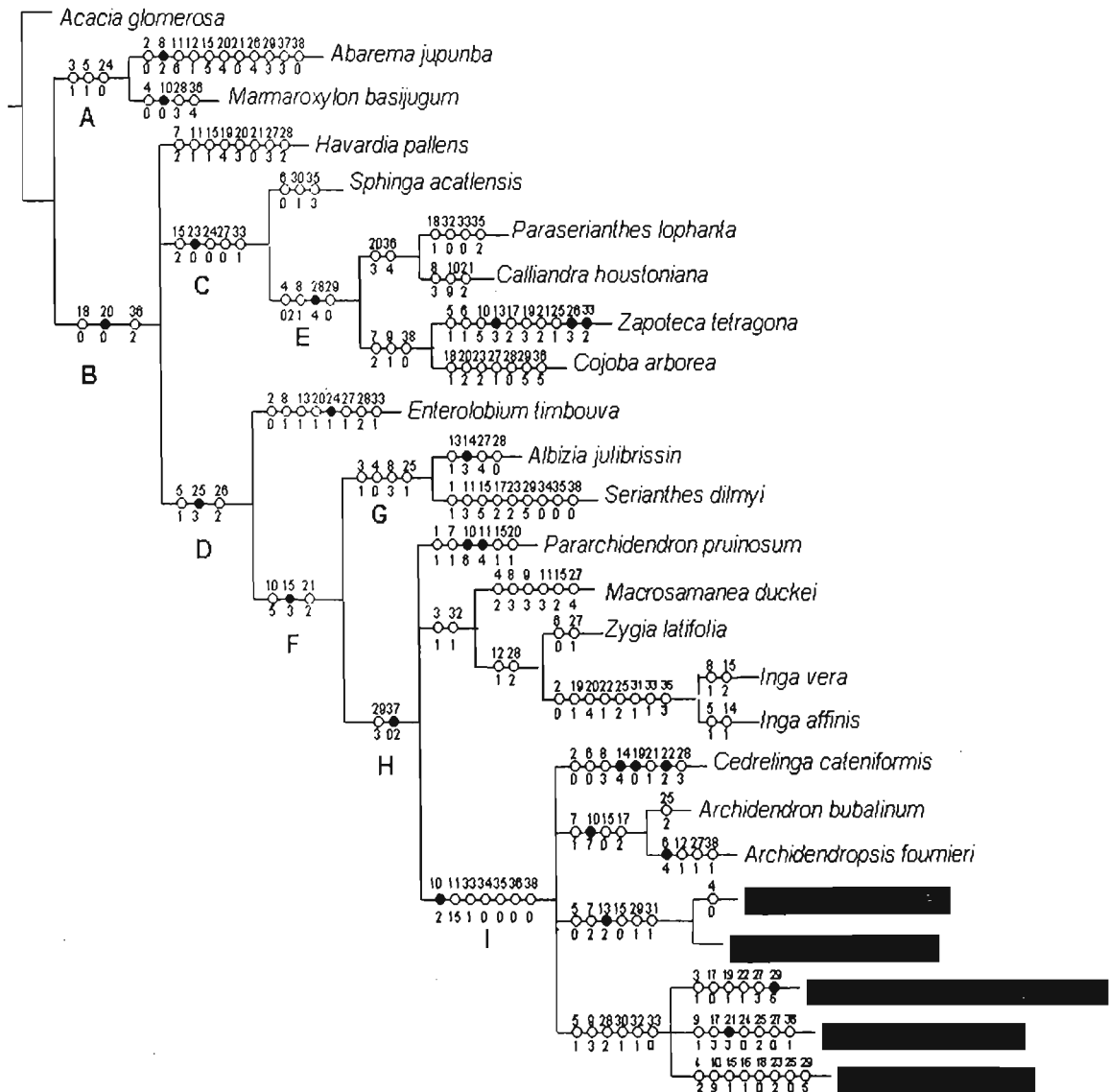


Figura. 18.- Árbol de consenso estricto. ● = sinapomorfia; ○ = apomorfia.

el resto de los 22 cladogramas. Las especies que conforman este clado son *Sphinga acatlensis* que a su vez es hermana del clado formado por *Paraserianthes lophantha*, *Calliandra houstoniana*, *Zapoteca Terragona* y *Cojoba arborea* (Clado E). La ausencia de

venación última marginal (carácter 28, estado 4, $L=9$, $ic=0.44$, $ir=0.54$) es la sinapomorfía del clado E.

El siguiente gran clado que conforma esta tricotomía es el clado D, que incluye al resto de los taxones y en el cual si aparecen algunos grupos resueltos; las areolas bien desarrolladas es el carácter que sustenta este clado (carácter 25, estado 3). Aquí *Enterolobium timbouva* se ubica como la especie hermana del clado F formado por *Albizia julibrissin*, *Serianthes dilmyi* (Clado G), *Pararchidendron pruinosum*, *Macrosamanea duckei*, *Zygia latifolia*, *Inga vera*, *Inga affinis*, *Cedrelinga cateniformis*, *Archidendron bubalinum*, *Archidndropsis fournieri*, *Ingaphyllum poblana*, *Pithecellobiumphyllum grimesii*, *Pithecellobium dulce* y *Chloroleucon ebano*, y es la venación broquidódroma con arcos adicionales la sinapomorfía del grupo (carácter 14, estado 2, $ic=0.50$, $ir=0.55$). Estas últimas especies, a excepción del clado G, forman una tricotomía y es la presencia de 2 y 4 folíolos (carácter 37, estado 2, $L=12$, $ic=0.58$, $ir=0.50$) el carácter compartido del grupo (Clado H).

Como parte de esta tricotomía se describirá sólo al grupo I (Fig. 18) por ubicarse ahí los fósiles; este grupo está sustentado por el carácter sinapomórfico, base convexa-decurrente (carácter 10, estado 2, $L=11$, $ic=0.72$, $ir=0.72$). Aunque el grupo no está definido internamente las *Ingaphyllum poblana* si forman un clado y la sinapomorfía real que lo sustenta es la presencia de una vena media de primer orden muy pronunciada (carácter 13, estado 2). Morfológicamente las hojas de *Ingaphyllum* son similares a las de *Inga vera* e *I. affinis* por tener raquis alado (carácter 31, estado 1), folíolos opuestos de forma oblonga (carácter 6, estado 2) y presentar nectarios entre los folíolos (carácter 29, estado 1), por lo que se esperaría un origen común de los mismos y por tanto que fueran sinapomorfias sustentando un clado; sin embargo, en este estudio cladístico estos caracteres se comportan como homoplásicos, por lo que los fósiles se asignan como especies nuevas y no se incluyen en las especies actuales. Lo mismo sucede con *Pithecellobiumphyllum grimesii*, que aunque a diferencia de las otras hojas fósiles sí aparece formando una politomía con *Phitecellobium dulce* y *Chloroleucon ebano*, su relación de hermandad no está resuelta. Además, es muy importante resaltar que los fósiles en general se asignan a especies nuevas cuando no se tiene el ejemplar completo, falta de evidencia de otros órganos que refuerzen su asignación taxonómica y por los millones de años que las separan.

El análisis se realizó con el fin de corroborar las observaciones morfológicas realizadas y poder ubicar a los fósiles en un contexto cladístico. Dado que se trabajó únicamente con hojas, cabría pensar que la información es insuficiente para considerar al

cladograma presentado como una filogenia. Se procuró generar una hipótesis de trabajo que reflejara lo más fielmente posible filogenias previamente establecidas, no siendo el objetivo de este estudio resolver la filogenia del grupo sino incorporar a los fósiles en un contexto cladístico. Nuevos estudios complementarán más esta hipótesis de trabajo, sobre todo si se incluye evidencia proveniente de otros caracteres. Debe resaltarse también que los caracteres aquí utilizados podrán incorporarse en estudios posteriores y probablemente algunos de ellos deberán codificarse de manera distinta, con base en la experiencia de este ensayo.

La selección y codificación de caracteres es un proceso, en el que lo ideal es incorporar el mayor número de caracteres posibles (Nixon y Ochotorena, 2000). Estos pueden ser cualitativos o cuantitativos, para este último, la delimitación de los estados puede ser subjetiva, por lo que este tipo de caracteres requieren de un tratamiento especial (Stevens, 1991).

Durante la revisión de la tesis se sugirió cambiar la codificación de algunos caracteres cuantitativos, por lo que se hicieron tres nuevos análisis cladísticos. Éstos dieron como resultado nuevos cladogramas, los cuales presentaron una topología diferente con respecto al análisis original, lo que sugiere la necesidad de seguir incorporando y analizando datos con un tratamiento distinto, aplicando diversas pruebas estadísticas.

El análisis biogeográfico se realizó a partir de uno de los cladogramas obtenidos del análisis cladístico original, el cual refleja una hipótesis de relación de las especies fósiles con las actuales. La importancia de incorporar las hojas fósiles en este tipo de análisis, aunque solo se trate de un órgano y no del ejemplar completo, es que éstas formaron parte de un organismo que se originó, evolucionó, posiblemente se dispersó y/o sufrió vicarianza junto con la especie a la que perteneció, distribuyéndose así en alguna o algunas áreas geológicas del pasado, como lo hacen las especies actuales con las que posiblemente se encuentran emparentadas. La combinación de información del estudio de plantas actuales y fósiles puede cambiar el esquema de distribución de las plantas cuando éste se basa en plantas actuales. Por ello se realizó este análisis biogeográfico, el cual es informativo acerca de la distribución de los fósiles y las especies actuales aquí analizadas.

Análisis Biogeográfico.

Del análisis biogeográfico se obtuvo un cladograma de áreas con longitud de 65, índice de consistencia de 0.72 e índice de retención de 0.82 (Fig. 20). El patrón de relación

de las áreas que presenta es congruente y muestra que las islas del Pacífico (Fiji, Nueva Guinea, Nueva Caledonia) son el grupo hermano de Nueva Zelanda más el resto de las áreas. En el siguiente clado, la región Oriental más Australia son áreas hermanas de las regiones de América. En éstas, el bloque Guerrero, el bloque Chortis y el resto de México y América del Norte forman un grupo de áreas que es hermano del grupo de las Antillas, Norte de América del Sur, cratón Brasileño y la región Andina.

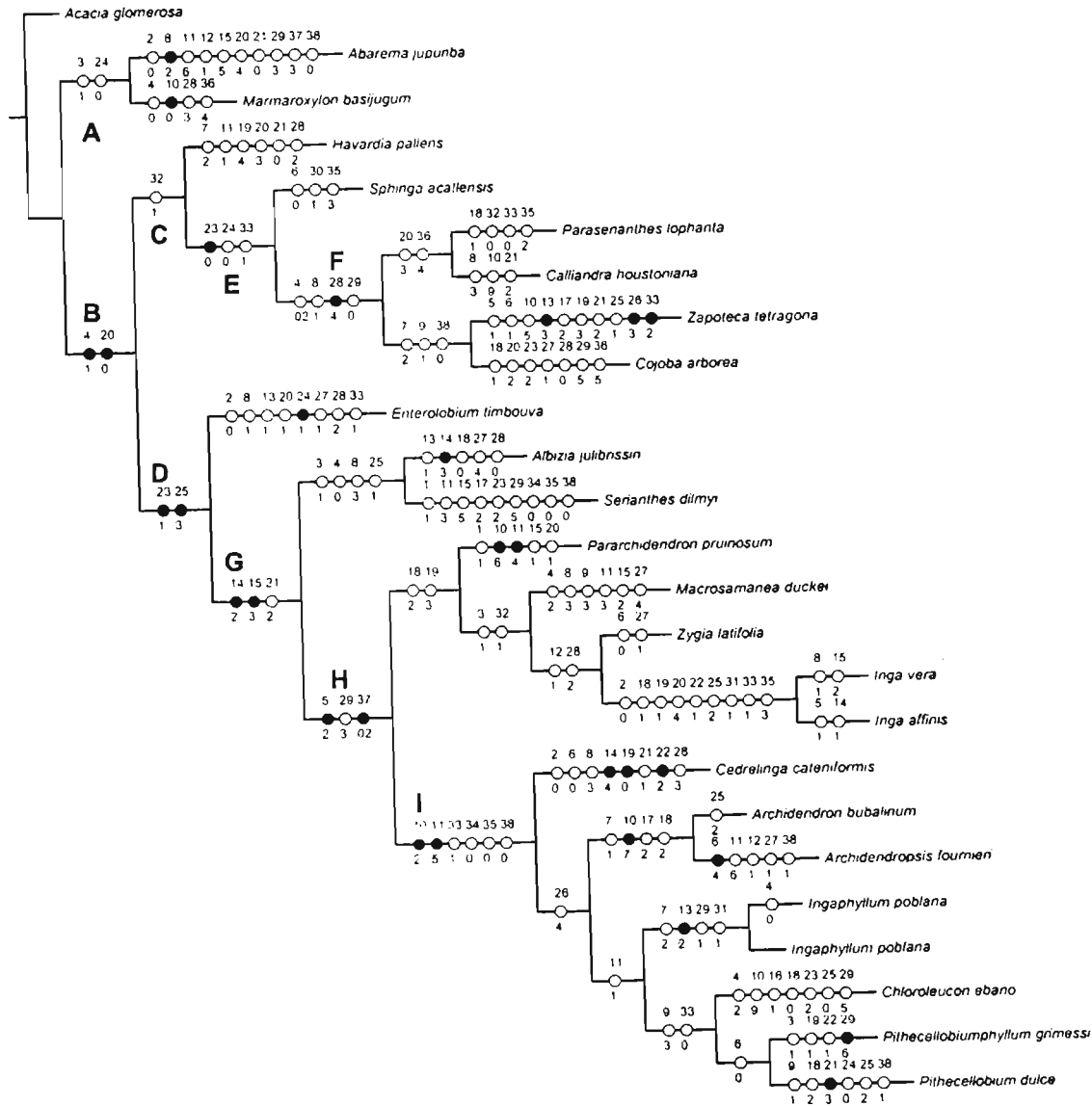


Figura. 19.- Cladograma empleado en el análisis biogeográfico.

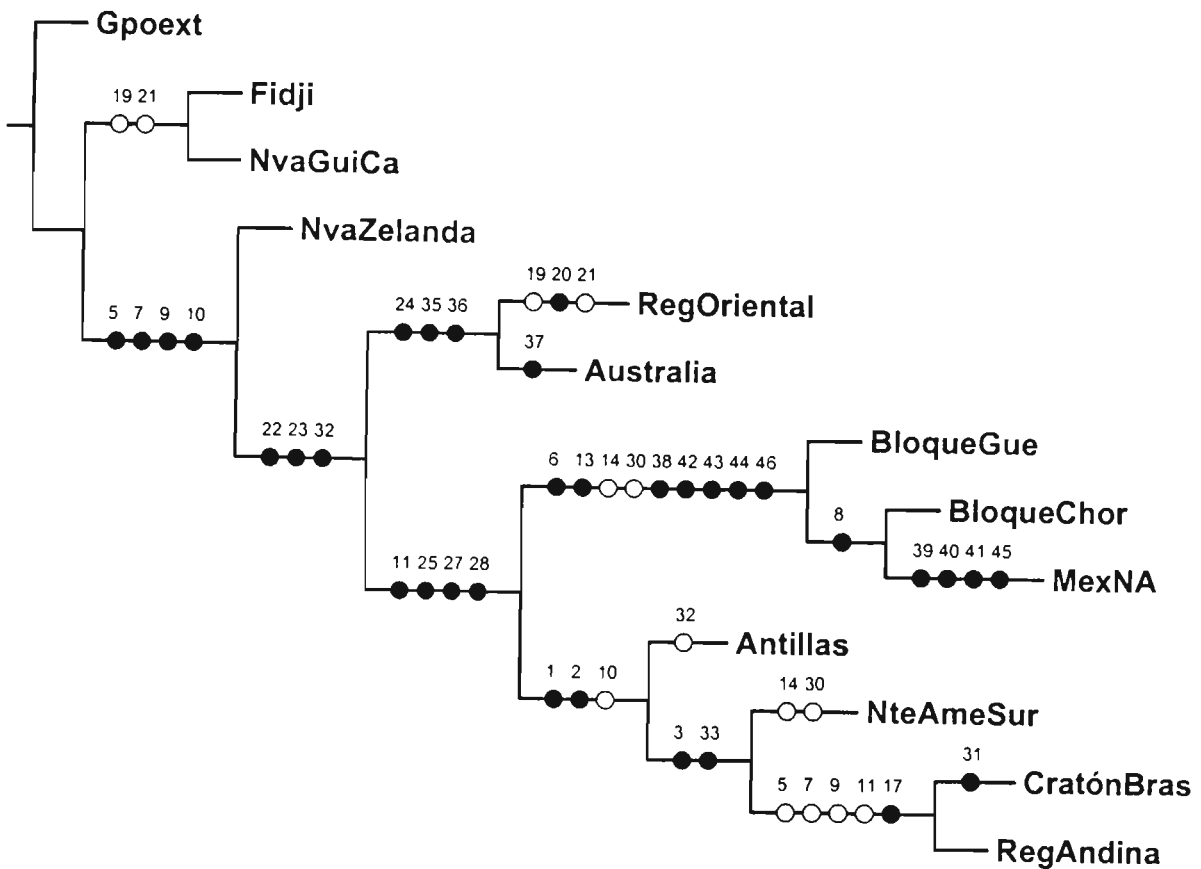


Figura. 20.- Cladograma de áreas biogeográficas, mostrando la relación entre América del Norte incluyendo México con el Bloque Chortis y éste en conjunto con el Bloque Guerrero.

DISCUSIÓN

Comparando la definición del tipo de fruto de las Leguminosae (Polhill y Raven 1981; Gunn 1984; Harris y Harris 1997; Raven et al. 1999; Judd et al. 2002) y las descripciones de arquitectura foliar típica de la familia (Hickey y Wolfe 1975) con las descripciones del material fósil que aquí se estudió, se confirma la larga historia de las Leguminosae en nuestro territorio, y se sugiere además que la importancia de la familia en la vegetación actual de la región tiene paralelo con la flora terciaria de México.

La gran diversidad de fósiles de Leguminosae eocénicas y oligocénicas encontradas en La Popa, Nuevo León y en Tepexi de Rodríguez, Puebla, respectivamente, está representada por frutos tipo legumbre con valvas de diferente grosor y tamaño, las cuales componen de distintas formas, principalmente rectos, oblongos a sigmoides, con suturas bien diferenciadas que van de prominentes a delgadas y con cámaras seminales protuberantes; que tienen además, algunas semillas simétricas visibles que conservan la cubierta seminal. Se conserva también gran número de hojas y/o folíolos, algunos pulvinulados o peciololulados, con lámina simétrica o asimétrica, que varía en forma de elíptica a oblonga, con base y ápice variables, además de tener venación de primer orden pinnada, segundo orden broquidódroma y tercer orden reticular al azar, principalmente.

Estos fósiles representan a las tres subfamilias de Leguminosae y a las tribus Ingeae, Mimoseae (Mimosoideae), Cassieae, Detarieae (Caesalpinioideae), Sophoreae, y Robinieae (Papilionoideae), corroborando así que durante el Eoceno-Oligoceno las tres subfamilias ya se encontraban representadas en latitudes bajas de América del Norte. Las tribus a las que pertenecen estos nuevos fósiles se registran desde el Eoceno temprano en latitudes altas de América del Norte, por lo que estos nuevos registros contribuyen al entendimiento de su diversificación y distribución geográfica. Mientras que estos nuevos registros son insuficientes para ser categóricos en lo que significan, sí permiten hacer algunas interpretaciones sobre el grupo, con un enfoque histórico, mismas que principalmente se han realizado con base en las Leguminosae que crecen actualmente en México. Por ejemplo, si la historia del grupo en el país es larga (Eoceno-Reciente) y su diversidad aumenta a lo largo del tiempo conforme se acerca al Reciente, los conceptos de que la riqueza en leguminosas en la flora de México es el resultado de una especiación explosiva, o que México representa un centro secundario de diversificación del grupo para el mundo (Sousa y Delgado 1993), deben ser reevaluados. Con relación a estos dos enunciados frecuentemente utilizados para referirse a uno de los grupos más importantes de la vegetación actual de México, ya desde

1993 Sousa y Delgado y Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga en 1996 señalaban que su presencia en el país podía remontarse al Paleoceno-Eoceno (fósiles de la Cuenca de Burgos, Coah.) y sugieren que los nexos con Europa, Asia y América del Sur se fueron dando en diferentes momentos a través del Terciario. La identificación de los nuevos fósiles ciertamente apoya esta idea, pero además sugiere que la flora terciaria de México estuvo muy relacionada con aquella de los Estados Unidos (e.g., *Senna*, *Mimosa*, *Cladrastis*, *Robinia*), dando validez a la hipótesis de que la flora boreotropical del Paleógeno del Hemisferio Norte se extendió hasta México. Además los nuevos registros permiten inferir la presencia de elementos endémicos del grupo en nuestro territorio (e.g., algunas especies de *Pithecellobium*, *Inga*). También, los nuevos registros apoyan la idea que varios autores han propuesto sobre la importancia de la flora terciaria de América del Norte en la flora del Caribe (e.g., *Robinia*) (Lavin et al. 2001; Lavin y Luckow 1993) y hacen posible proponer que algunos taxones pudieron dispersarse a partir de México a otras partes del mundo, como América Central y del Sur (e.g., *Inga*, *Pithecellobium*, *Mimosa*, *Senna*, *Chamaecrista*).

Las aportaciones taxonómicas, filogenéticas y biogeográficas que brindan estos fósiles de Leguminosae son muchas. Principalmente este registro aporta información sobre el registro más antiguo de algunos géneros de la familia, así como de la diversificación de los mismos. La identificación de *Inga* con base en frutos del Eoceno de Nuevo León y Oligoceno de Puebla es de gran interés. Actualmente este género de América tropical y subtropical, con distribución que abarca de la parte central de México al norte de Argentina, incluyendo las Antillas; consta de 350 especies aproximadamente (Polhill y Raven 1981; Pennington 1997), confinadas principalmente a bosques húmedos y a orillas de ríos. Esta gran diversidad de especies en el trópico se ha explicado por la acumulación gradual de especies en largos períodos geológicos de tiempo, resultando mayor la acumulación de especies en zonas tropicales que en las regiones templadas (Wallace 1878). Esta teoría conocida como el Modelo del Museo (the "Museum Model"), sugiere que un clima tropical estable permitió la acumulación de especies a través del tiempo (Richardson 2001). En contraste, la teoría de refugios (Haffer 1982) se refiere al aislamiento de pequeños grupos de especies típicas de bosques lluviosos para dar lugar a comunidades de zonas más secas producto del establecimiento de climas fríos y/o áridos debido a los períodos de glaciación. Esta teoría explica el desarrollo de vegetaciones más secas en tiempos recientes como resultado de procesos de especiación alopátrica o por vicarianza (Morrone 2000).

Mientras que estas dos hipótesis no son mutuamente excluyentes, aunque en ocasiones así se han tratado en la literatura (e.g., Pennington et al. 2004), ambas se ven limitadas por el poco entendimiento de la geología de las regiones geográficas en las que se aplican. Por ejemplo, algunos fenómenos extrínsecos que comienzan a discutirse como importantes contribuyentes a la diversidad de especies neotropicales en América del Sur incluyen el levantamiento de la parte noroeste de los Andes (5 ma) y la formación del Istmo de Panamá (3.5 ma) (Bush 1994, Colinvaux et al. 2001; Richardson 2001). De manera paralela, en México, en las zonas en que se desarrollaron las plantas que hoy describimos como fósiles se deben considerar algunos fenómenos geológicos importantes. Entre ellos, destacan la importante actividad volcánica en la parte oeste y central del país que en términos generales se desplazó de norte a sur del Cretácico al Mioceno (Sierra Madre Occidental) y de oeste a este del Mioceno Medio al Reciente (Faja Volcánica Mexicana), respectivamente, el levantamiento de la Sierra Madre Oriental a partir del Cretácico Superior al Eoceno y con ello los varios ciclos marinos de regresión y trasgresión y el desplazamiento del Bloque Chortis a lo largo de la costa del Pacífico a partir del Oligoceno hasta que este contribuyó a formar la barrera que hoy separa el Atlántico del Pacífico en la zona del Caribe, conocida como América Central, que a su vez, sirvió como puente para intercambio de la biota entre las Américas. Si bien no es posible decir con precisión como estos fenómenos geológicos afectaron el establecimiento, radiación, diversificación, etc. de las plantas que crecieron durante el Terciario en latitudes bajas de América del Norte, no es posible negar o minimizar *a priori* su influencia en la evolución de la vida. La importancia de estos factores como generadores de la diversidad en México son pieza clave para entender la misma, y es recientemente cuando estos aspectos empiezan a ser considerados.

La discusión que recientemente hacen Pennington et al. (2004) en relación con el origen del bosque neotropical seco en América del Sur refleja la importancia del entendimiento de los factores geológicos en el desarrollo de la vegetación. Ellos concluyen que la historia de este tipo de vegetación debe iniciar en el Mioceno y la relacionan con la evolución geológica del área. Los fósiles de Leguminosae de México dan soporte a su idea en cuanto a dejar de lado la hipótesis de los refugios y comenzar a dimensionar el origen de la vegetación actual en el Terciario. Sin embargo, las Leguminosae de México sugieren que esta historia debe remontarse no al Mioceno, sino al Eoceno por lo menos. Además, los fósiles sugieren que la dirección en que el aumento en distribución geográfica de algunos

taxones en las diversas áreas en donde crecen actualmente en las Américas, no necesariamente fue de Sur a Norte, sino posiblemente a la inversa.

A través de estudios filogenéticos moleculares y del reloj molecular se ha sugerido la diversificación relativamente reciente de las especies neotropicales (Richardson et al. 2001). Sin embargo, el registro fósil del Terciario sugiere una idea diferente, ya que éste es representativo de taxones que actualmente componen las floras neotropicales (Burnham y Graham 1999) y aunque éste no es lo suficientemente completo sí demuestra parte de la diversidad desde por lo menos el Eoceno en América del Sur (Wilf et al. 2003) y América del Norte (Manchester 1999). En el caso específico de *Inga*, Richardson et al. (2001) sugieren una historia de origen y diversificación reciente sustentada con análisis filogenéticos moleculares (*trnL-F* y ITS) y la discusión de eventos geológicos recientes, como la formación del Istmo de Panamá, el cual contribuyó a la dispersión del género entre América del Norte y América del Sur. Sin embargo, entre los nuevos frutos fósiles de México se identifica a *Inga* en sedimentos del Eoceno y Oligoceno sugiriendo que su presencia en América del Norte antecede a los registros del taxón en América del Sur. Estos datos en conjunto sugieren posibles escenarios biogeográficos contradictorios: uno, que el género tuvo un origen Gondwánico y eventualmente migró hacia México o dos, que desde México migró hacia el norte y hacia el sur de América.

Desafortunadamente el registro fósil de leguminosas no es particularmente rico en estas zonas, aunque puede ser reflejo de falta de muestreo (Doyle y Luckow 2003) lo que limita una decisión adecuada. Sin embargo, si se contempla en conjunto el registro fósil de Leguminosae, y de otras familias como Anacardiaceae o Polygonaceae (Martínez-Millán 2004; Martínez-Cabrera 2004), parece ganar fuerza la idea de que al menos algunas plantas hoy típicas de la flora neotropical se integraron a ésta desde América del Norte, y que durante el Terciario fueron elementos de la flora boreotropical de México (Wolfe 1975; Tiffney 1985a, b; Doyle y Luckow 2003). Pennington et al. (2004) continúan proponiendo que *Inga* llega a América del Norte desde América del Sur. Para dar fuerza a su idea en este trabajo incluyen a plantas de otras familias con registro fósil en América del Sur. Como anteriormente se dijo, *Inga* se conoce en sedimentos de México de hace aproximadamente 38 millones de años, es decir, más antiguos que los de América del Sur. Frutos de *Ruprechtia* (Polygonaceae) los cuales se suponen como un elemento neotropical que se originó en América del Sur, se conocen en rocas de hace ca. 8 ma en Ecuador, pero en el Mioceno de Baja California Sur se ha reportado una planta del mismo género con base en su

madera, que permite, como en el caso de *Inga*, preguntar hasta donde la propuesta hecha es correcta. Un tercer ejemplo utilizado por Pennington et al. (2004) es *Loxopterygium*, también conocido por un fruto de hace ca. 8 ma de la Cuenca de Cuenca, Ecuador (Burnham y Carranco 2004); no obstante, de nuevo un fósil del Oligoceno de Puebla, México, cuestiona la hipótesis planteada por estos autores. Desafortunadamente, Pennington et al. (2004) no toman en cuenta el registro fósil de México, aunque sí discuten sus plantas actuales; en contraste, además de considerar a las plantas actuales de América del Sur discuten sus plantas fósiles, dando como resultado un análisis desigual entre las dos zonas geográficas. Al tomar en cuenta a los fósiles de México el panorama cambia.

Seguramente la decisión final sobre la forma en que la flora neotropical se integra en toda el área que la conserva en la actualidad, requiere la generación de nueva información. Sin embargo, los fósiles de Leguminosae y otras familias recientemente recolectados en México sugieren que los eventos geológicos influyeron fuertemente en la evolución de los linajes que se establecieron en el área, entre los que se encuentran miembros de la flora neotropical. A los ya mencionados se pueden sumar otros, como *Andira*, *Pithecellobium* (Leguminosae), *Tapirira* y *Haplorhus* (Anacardiaceae), que hacen suponer que en latitudes bajas de América del Norte, y como parte de la flora boreotropical, se desarrollaron linajes que eventualmente se establecieron también en América del Sur.

Con el fin de confirmar la presencia de tipos distintos de plantas de Ingeae entre los fósiles del Paleógeno de México se realizaron dos estudios que corroboran la discusión basada en la comparación morfológica presentada en los párrafos anteriores. Uno fue un análisis cladístico basado en caracteres de las hojas y, el segundo, un ensayo de biogeografía histórica.

La tribu Ingeae y su condición taxonómica.- La tribu Ingeae (Mimosoideae), fue reconocida originalmente por Bentham (1875), incluyendo a todas las Mimosaceae que tuvieran los lóbulos del cáliz valvados formando parte de un tubo y numerosos estambres algunas veces fusionados (Barneby y Grimes, 1996). Hutchinson reconoció 15 géneros con base en caracteres florales como parte de esta tribu (Polhill y Raven 1981). Más adelante, Nielsen (1981, 1985) y Nielsen et al. (1983, 1984) combinan caracteres carpológicos con características florales y de semilla para reconocer 20 géneros y ofrecer una clasificación alterna a la propuesta por Bentham (1875). Esta clasificación se refiere al complejo *Pithecellobium*, el cual incluye aquellos géneros que alguna vez fueron considerados como

Pithecellobium, a excepción de *Inga*, *Calliandra* y *Zapoteca*, los cuales son géneros estables que nunca han sido incluidos en *Pithecellobium*.

El conflicto que ha existido en la clasificación de la tribu Ingeae ha sido motivo de nuevos estudios del grupo buscando establecer hipótesis filogenéticas. Tal es el caso del trabajo preliminar que presenta Grimes (1995) en el cual se establece nuevos grupos monofiléticos, a los cuales denomina alianzas, así como nuevas relaciones de hermandad. Algunos de los taxones que presenta Grimes (1995) son empleados en el presente análisis cladístico al que se incorporan las hojas fósiles oligocénicas de Tepexi de Rodríguez, Puebla, ya que ciertos caracteres de morfología foliar se comparten con algunos miembros de esta tribu, en especial con *Inga* y *Pithecellobium*. En este estudio, sin afán de comprobar la monofilia de la tribu, que es cuestionable dependiendo de la cantidad de taxones que se incluyan en los análisis (e.g., Grimes 1999; Robinson y Harris 2000; Miller y Bayer 2000, 2001; Miller et al. 2003), se eligió a *Acacia glomerosa* como grupo externo por ser parte de la tribu (Acacieae) cercanamente relacionada a Ingeae (Guinet y Vassal 1978; Guinet 1981, 1990; Vassal 1981, 1988).

El árbol de consenso en el que se basa esta discusión (Fig. 18), muestra varios grupos resueltos, pero las relaciones de hermandad entre ellos difieren de las establecidas anteriormente, así como de las alianzas presentadas por Grimes (1995). Esto puede deberse a que trabajar solo con hojas, fósiles y actuales, no es suficiente; pero aún así, es un hecho que ciertos patrones son comparables y similares con los taxones (e.g., alianzas y grupos) actuales, lo que ofrece información filogenética adicional, además de brindar nuevos caracteres para estudios posteriores.

En la topología del árbol se observan varios grupos resueltos. El primero de ellos es un grupo pequeño formado por *Abarema jupumba* y *Marmaroxylon basijugum* (Clado A). Estas dos especies pertenecen de manera independiente a alianzas diferentes, y en ambos géneros la monofilia está corroborada (Grimes 1995). Además, en otros estudios estos géneros no son grupos hermanos entre sí; sin embargo, aún queda pendiente la reubicación taxonómica de *Marmaroxylon* como parte del género *Zygia* (Delgado, com. pers. 2003).

El grupo B constituido por una tricotomía (*Abarrida pallens*, clado C y D, Fig. 18), muestra a *Havardia pallens* (Fig. 18), sin agruparse de manera específica con algún terminal en particular, esta especie forma parte de la alianza *Pithecellobium*. En los trabajos de Grimes (1995) y Barneby y Grimes (1996) el género es monofilético y es hermano del grupo formado por *Ebenopsis* y *Painteria*. En este trabajo no se incluyeron estos géneros por lo que

al incorporarlos en estudios que se realizaran posteriormente será interesante ver la agrupación de los mismos.

En el clado E, formado por *Paraserianthes lophanta*, *Calliandra houstoniana*, *Zapoteca tetragona* y *Cojoba arborea*, se muestra una relación de hermandad entre *Calliandra* y *Zapoteca*, la cual es la misma que se obtiene en el trabajo de Miller et al. (2003) en el que se emplean secuencias moleculares. En análisis cladísticos basados en datos morfológicos de Grimes (1995) estos taxones también se agrupan como hermanos; sin embargo, Hernández (1986, 1989) establece que *Zapoteca* está más cercanamente relacionado con algunos miembros del complejo *Pithecellobium*, que con *Calliandra* sensu stricto, aunque no especifica exactamente con que género del complejo se relaciona más.

En la base del clado D se ubica *Enterolobium timbouva* como especie hermana del resto de los taxones. Mesquita (1990) sugiere que *Enterolobium* está más cercanamente relacionado con *Albizia* y que ambos derivaron de *Pithecellobium*, pero aún así, faltan datos más precisos para establecer sus relaciones filogenéticas (Barneby y Grimes 1996). En el cladograma que presenta Grimes (1995), *Enterolobium timbouva* es hermana de *Cedrelinga cateniformis*. Bentham (1875) ubica a *Enterolobium* cerca de *Pithecellobium* sect. *Chlorolaucan*, aunque difiere del género *Pithecellobium* en la presencia de un fruto indehiscente con valvas amplias y engrosadas.

En el grupo H, la relación de hermandad entre *Pararchidendron pruinosum*, *Macrosamanea duckei*, *Zygia latifolia*, y dos especies de *Inga*, *I. vera* e *I. affinis* y el grupo I, no está definida ya que estos forman una politomía (Fig. 18). Para el primer taxón (*Pararchidendron pruinosum*) la monofilia del género no ha sido aún corroborada, pero cabe señalar que uno de los caracteres que lo distingue es tener folíolos alternos, carácter que en este estudio se presenta como un paralelismo; no obstante se sugiere que algunos caracteres foliares, como éste, se podrían considerar útiles en futuras revisiones taxonómicas. En el siguiente taxón (*Macrosamanea duckei*) la monofilia del género sí se ha corroborado (Barneby y Grimes, 1997). La relación que se establece entre las dos especies de *Inga* y *Zygia latifolia* es interesante. En este estudio *Z. latifolia* aparece como hermana del grupo formado por *Inga*, pero en los trabajos de Grimes (1995) y Barneby y Grimes (1997), *Inga* es el género hermano de *Zygia* más *Cojoba*. Entonces, aunque con los caracteres foliares la monofilia de *Inga* no se sustenta con sinapomorfias, la forma de agruparse sugiere que la monofilia propuesta por otros autores es correcta. Son las células de Malpighi, el saco

embrionario y las hojas pinnadas las sinapomorfias del grupo (Grimes 1995; Barneby y Grimes 1997); sin embargo, este último carácter también se emplea en este estudio y no corresponde con una sinapomorfia para el grupo, sino que se comporta como carácter homoplásico.

La relación de hermandad del grupo I (Fig. 18), compuesto por *Cedrelinga cateniformis*, *Archidendron bubalinum*, *Archidendropsis fournieri*, *Ingaphyllum poblana*, *Pithecellobiumphyllum grimesii*, *Pithecellobium dulce* y *Chloroleucon ebano*, no se encuentra definido. En las especies *Archidendron bubalinum* y *Archidendropsis fournieri*, la monofilia no ha sido comprobada en otros estudios y cada una de ellas se agrupa con otros géneros de la tribu Ingeae (Grimes 1995). El género monotípico *Cedrelinga* es similar a *Albizia* del Nuevo Mundo (Grimes 1995); sin embargo, en este estudio no se agrupa con ese género. En el árbol de consenso del estudio basado en datos moleculares que presentan Luckow et al. (2000), *Cedrelinga cateniformis* es hermana del clado formado por *Enterolobium cyclocarpum* (Ingeae) y *Faidherbia albida* (Acacieae).

El grupo donde se encuentran las muestras fósiles es de especial interés (Fig. 18). Las dos hojas de *Ingaphyllum poblana* forman independientemente un clado que no se relaciona de manera directa con el de *Inga*. Morfológicamente las hojas de *Ingaphyllum poblana* son similares a las de *Inga vera* e *I. affinis*, principalmente por tener raquis alado (carácter 31, estado 1), folíolos opuestos y oblongos (carácter 1, estado 0) y presentar nectarios entre los folíolos (carácter 29, estado 1). A priori, esta similitud en caracteres entre las especies actuales de *Inga* y fósiles de *Ingaphyllum* sugeriría un origen común de los mismos, postulando que los caracteres compartidos son sinapomórficos; sin embargo, en este estudio cladístico estos caracteres se comportan como homoplásicos y las hojas fósiles se relacionan con otros géneros de Ingeae. Para Pennington (1997) los nectarios son de poco valor taxonómico y el raquis alado es un carácter cuyo valor se restringe a la distinción de especies. No obstante, en los sistemas de clasificación de Bentham (1875), Pittier (1929) y León (1966) estos caracteres se utilizaron para definir series dentro de un sistema de clasificación. Aun más, la importancia de estos caracteres aumenta cuando, siguiendo la clave de identificación de especies peruanas y ecuatorianas de los trabajos de Reynel y Pennington (1997) y Pennington y Revelo (1997) se puede asignar a los fósiles dentro de la tribu Ingeae.

Las hojas fósiles de *Ingaphyllum poblana* forman un clado caracterizado por la venación primaria reducida a una vena principal. Además, este grupo podría ser hermano del

grupo formado por *Pithecellobiumphyllum grimesii*, *Pithecellobium dulce* y *Chloroleucon ebano*. Desafortunadamente, dentro de este último grupo no hay alguna sinapomorfia que los sustente, más bien se caracterizan por paralelismos y convergencias. Sin embargo, lo importante de este grupo es el cómo se ordenan *Pithecellobiumphyllum grimesii* con respecto a los dos taxones actuales, ya que la hoja de la planta fósil tiene gran parecido con las del género *Pithecellobium*, y aunque filogenéticamente el parecido morfológico no implica necesariamente una relación ancestro-descendiente, en este caso parece cumplirse el hecho de que la apariencia morfológica está relacionada a un ancestro común. *Chloroleucon ebano* formó parte de *Pithecellobium* y su monofilia ha sido corroborada en los estudios de Grimes (1995). En éstos, este aparece como grupo hermano de algunas especies de *Pithecellobium*. En este estudio los caracteres foliares que agrupan a estos taxones son: el ángulo recto del ápice (carácter 9, estado 3), la textura papirácea (carácter 33, estado 0), entre otros. Aunque en este estudio estos caracteres resultaron homoplásicos, de alguna manera si aportan información taxonómica. Sin embargo, los mismos resultados sugieren que se requiere de ejemplares más completos que ofrezcan mayor grado de confianza para fortalecer el análisis cladístico. Lo que si se puede corroborar con este estudio es que la ubicación de los fósiles es cercana con *Chloroleucon* y *Pithecellobium*, avalando la propuesta de Barneby y Grimes (1996) en cuanto a la relación de estos taxones.

Es importante destacar que las hojas fósiles se agrupan en la parte más interna del cladograma, lo que sugiere que el origen de la tribu Ingeae podría ser anterior al de estos ejemplares oligocénicos. Esto da sustento a la identificación de *Inga* con base en frutos en sedimentos del Eoceno del noreste de México.

Distribución actual de Mimosoideae e Ingeae.- Las Mimosoideae en su conjunto se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales del mundo con varios géneros que se extienden a zonas templadas. Los principales centros de diversidad son América, África y Asia-Australia (Polhill y Raven 1981). En América tropical, la mayoría de las especies ocurren en México, América Central y del Sur, con algunos representantes en las Antillas. Varios géneros se encuentran en Asia y Australia y algunos se restringen a esa región (*Adenantha* e *Indopiptadenia*). Los miembros de esta subfamilia son más comunes en bosques lluviosos de tierras bajas, especialmente cerca de ríos y lagos. También están muy bien adaptados a savanas secas y desiertos de regiones tropicales de América y África (Pohill y Raven 1981).

Una de las principales tres tribus de esta subfamilia es Ingeae, importante aquí por estar representada por las hojas y frutos fósiles oligocénicos de Tepexí de Rodríguez,

Puebla, y por frutos eocénicos de La Popa, Nuevo León. Aunque los frutos no se incluyeron en este análisis cladístico se describen en los resultados y se incorporan en la discusión general.

La tribu tiene dos centros principales de divergencia (*sensu* Raven 1981), América Central-América del Sur y Asia-Australia. *Albizia*, *Calliandra* y posiblemente *Pithecellobium* se encuentran en ambos hemisferios (Polhill y Raven 1981). Este último género aparentemente tiene en *Pithecellobiumphyllum* un pariente cercano.

En el cladograma de áreas obtenido del análisis biogeográfico (Fig. 20), las hojas fósiles aparecen como autopomorfias representadas por los componentes 40, 41 (*Ingaphyllum*) y 45 (*Pithecellobiumphyllum*), es decir, como elementos endémicos del área conformada por México (Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Yucatán, Tabasco, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Tamaulipas, Baja California Norte y Puebla), Estados Unidos y Canadá. Además, el componente 39 se encuentra en esa área y es importante por ser el antecesor de los componentes 40 y 41, lo que indica que el ancestro común de ambos, ya vivía en México y las plantas de las que provienen las hojas fósiles se diversificaron en territorio mexicano (o latitudes bajas de América del Norte).

Esta área continental es hermana del Bloque Chortis y el componente 8 (*Sphinga acattensis*), que se encuentra como sinapomorfia de este grupo. En conjunto, estas dos áreas son hermanas del bloque Guerrero. Este bloque no presenta ningún endemismo. Esta área más el grupo formado por el Bloque Chortis y México más América del Norte están unidos por los componentes 6, 13, 38, 42, 43, 44 y 46 que serían sinapomorfias y por los componentes 14 (*Zapoteca tetragona*) y 30 (*Inga vera*) los que a su vez se encuentran al Norte de América del Sur, representando una expansión del área de distribución de *Zapoteca*.

El siguiente grupo está formado por la región Andina y el Cratón Brasileño, estos unidos por un sólo componente (17), representado por la especie *Enterolobium timbouva*. El componente 31 (*Inga affinis*) sólo se encuentra en el Cratón Brasileño, por lo que se trata de un endemismo y estas dos áreas junto con el área Norte de América del Sur forman un grupo con los componentes 3 y 33 que corresponden a las especies *Marmaroxylon basijugum* y *Cedrelinga cateniformis*, respectivamente y estas son las especies que definen al grupo. A su vez, estas tres áreas son el grupo hermano de las Antillas, con los componentes 1 y 2 (*Abarema jupumba* y *Marmaroxylon basijugum*) como sinapomorfias.

Estas áreas continentales que conforman estos dos grupos hermanos están sostenidas por los componentes 11, 25, 27 y 28 correspondientes a las especies *Zapoteca tetragona*, *Macrosamanea duckei*, *Inga vera*, *Inga affinis* y *Zygia latifolia*, lo que sugiere que estos taxones tienen una amplia distribución en el continente americano.

Por lo que respecta a la región oriental y Australia forman un grupo con *Pararchidendron pruinosum*, *Archidendron bubalinum* y *Archidendropsis fournieri* como componentes 24, 35 y 36 respectivamente. Estos taxones sólo se encuentran presentes en estas áreas. Este grupo se ubica dentro del cladograma como el grupo hermano de las áreas que corresponden a México, América del Norte, América Central y del Sur. Por otra parte Nueva Zelanda se ubica como hermana de todos estos grupos con los componentes 5, 7, 9 y 10 como sinapomorfias. Los componentes 5, 7 y 9 aparecen como homoplasias en el cratón brasileño y la región andina lo que sugiere que estos taxones se extinguieron en la región.

Finalmente en la base del cladograma se encuentra el grupo formado por Fidji, Nueva Guinea y Nueva Caledonia, con dos componentes que son el 19 y el 21 los cuales presentan paralelismo en la región oriental.

Del análisis cladístico es claro que la presencia de miembros de Ingeae en México puede ser bien aceptada con base en las hojas encontradas, pero además, el fruto fósil del Eoceno identificado como *Inga* sugiere que el grupo estaba presente en México desde hace cuando menos unos 48 millones de años. Es difícil asegurar que los fósiles encontrados formen parte de los grupos terminales de *Inga* ya que por su temprana edad sugieren ser parte de los primeros miembros del linaje. Seguramente para despejar esta interrogante se requiere de la reconstrucción de la planta fósil con el fin de conocer todas las características taxonómicas útiles. No obstante, aunque se ha demostrado que algunas plantas fósiles pueden tener uno o más órganos semejantes a los de una o más plantas actuales, la frecuencia de estos es baja, sugiriendo que si no todos los fósiles de Leguminosae representan al género actual, si lo hacen un buen número de ellos. Este tipo de argumentos puede utilizarse para discutir y/o limitar la información que se obtiene de los fósiles. Sin embargo, es un hecho que diferentes miembros de Mimosoideae estaban presentes en América del Norte desde el Eoceno y posiblemente estaban en la región desde antes, tal vez en el Cretácico Superior (ver introducción). Aunque el registro fósil conocido de Leguminosae sugiere que el grupo se diversificó en el Paleoceno, existe la idea entre los estudiosos del grupo, que su origen debió ocurrir en el Cretácico (Polhill y Raven 1981; Magallón-Puebla et al. 1999; Herendeen et al. 1992). Aún más, un estudio relacionado con el cálculo del

momento de origen de algunos grupos de angiospermas basado en el reloj molecular calibrado con fósiles sugiere que las Leguminosae debieron aparecer hace unos 125 ma (Magallón- Puebla et al. 1999). De comprobarse esto, existiría suficiente tiempo para que los procesos de radiación, diversificación, cladogénesis, etc., se desarrollaran y dieran lugar en el Eoceno a un importante número de diferentes Mimosoideae, entre ellas a *Inga*, por ejemplo. Otros miembros de Mimosoideae conocidos como fósiles de México y que seguramente siguieron caminos semejantes al de *Inga* son *Acacia*, *Mimosa*, *Pithecellobium*, *Stryphnodendron* y *Piptadenia*. De éstos, sólo *Mimosa* tiene un registro fósil relativamente amplio y por lo mismo es reconocido como miembro de la flora boreotropical que se estableció durante el Paleógeno en el Hemisferio Norte.

Otras Mimosoideae (*Mimosa*, *Prosopis*, *Acacia*) que han sido descritas en México (Miranda 1963; Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994; Cevallos-Ferriz y Baraja-Morales 1994) confirman la presencia del grupo en América del Norte desde el Paleógeno (Crepet y Taylor 1995; Daghljan et al. 1980; Herendeen y Dilcher 1990; Wheeler y Baas 1992; Luckow 1995). Sin embargo, mientras que el origen de este grupo es incierto, su diversificación durante el Terciario en América del Norte está ampliamente confirmada por el registro fósil. Si el registro fósil es complementado con estudios filogenéticos como el del grupo *Dichrostachys*, la importancia de América del Norte, incluyendo México como un área de diversificación de plantas filogenéticamente relacionadas con África sería ampliamente validada, así el concepto de la flora terciaria Boreotropical y su expansión hacia el sur, se torna importante para entender el origen de la flora que habita en las latitudes bajas de América del Norte.

La presencia de otras Leguminosae como *Copaifera*, *Bauhcia* e *Hymenaea* (Caesalpinioideae) en los sedimentos del Oligoceno al Plioceno de México (Langenheim, 1966; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002; Poinar y Brown 2002) sugiere una probable relación con África. Sin embargo, mientras que se ha propuesto que estas plantas llegan a América del Sur a partir de África por medio de dispersión a larga distancia, es posible suponer que estos taxones expandieron su distribución siguiendo un patrón similar al sugerido por los miembros de Mimosoideae en los párrafos anteriores (Herendeen 1992; Poinar y Brown 2002). Al respecto, el primer reporte de *Copaifera* en América del Norte proviene de sedimentos del Oligoceno-Mioceno de Baja California Sur y después en sedimentos del Plioceno de Veracruz (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994). De esta manera se observa un movimiento de norte a sur a través del tiempo.

Por otra parte, en un estudio reciente de flores fósiles del Oligoceno-Mioceno de Simojovel, Chiapas, identificadas como *Hymenaea*, se ha reconocido que las plantas que produjeron a las flores fósiles están más cercanamente relacionadas con las especies de África que con las de América (Poinar y Brown 2002) sugiriendo que éstas representan un componente derivado del género. La presencia de la planta *Bauhcia* con hojas cuya morfología foliar presenta caracteres intermedios entre *Bauhinia* y *Cercis*, sugiere que dentro de *Bauhcia* han ocurrido procesos de especiación o diversificación que se han llevado a cabo en latitudes bajas de América del Norte, especialmente en Tepexi de Rodríguez; Puebla.

Los nuevos fósiles de Caesalpinoideae de México sugieren que las plantas de este grupo pueden estar vinculadas con taxones afines de África tropical (Lavin y Luckow 1993). No obstante, las plantas que se conocen del registro fósil sugieren que algunas de ellas no se adaptaron a las condiciones climáticas/ambientales generadas por los constantes cambios que caracterizan a las latitudes bajas de América del Norte, por lo que se extinguieron en el área (*Copaifera*, *Bauhcia*), mientras que otras se diversificaron convirtiéndose en elementos importantes de los bosques de la región (*Senna*, *Chamaechrista*, *Apuleia*). Es posible sugerir una larga historia para las plantas de esta región. La mayoría de ellas forman parte de las comunidades consideradas como secas y esto sugiere que muchas han derivado de comunidades mesofíticas, las cuales eran comunidades comunes en el pre-Oligoceno de la región. Es importante continuar con estudios filogenéticos de los miembros de la subfamilia (Fritsch y McDowell 2003), para compararlos con el registro fósil y discutir la presencia de estas plantas en latitudes bajas de América del Norte.

Un patrón semejante al descrito anteriormente se ha propuesto para otra Leguminosae, *Robinia* (Robinieae: Papilionoideae). Se considera con base en un estudio filogenético que el centro de diversificación de esta tribu es América del Norte. Esta propuesta se apoya en el registro fósil del Terciario temprano de América del Norte, por lo que es congruente proponer un origen boreotropical para la tribu (Lavin y Sousa 1995). Esta tribu crece en la actualidad en regiones con temperaturas tropicales y templadas de América del Norte y las especies que se encuentran en América del Sur son hierbas introducidas o linajes que han derivado de otros de América del Norte (Lavin y Luckow 1993; Lavin y Sousa 1995). La documentación de la presencia de *Robinia* en el centro de México durante el Oligoceno robustece esta propuesta y corrobora que la flora boreotropical se extendió hacia el sur durante el Paleógeno. Otros miembros de Papilionoideae que se documentan para

México y dan sustento a las relaciones biogeográficas de la Leguminosae terciarias de latitudes bajas de América del Norte son *Sophora* y *Cladrastis*.

El registro fósil de Papilionoideae en México, también sugiere que su presencia en nuestro territorio se relaciona con el desarrollo de la flora boreotropical. Por ejemplo, Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994) reportaron en sedimentos del Oligoceno de la parte central de México, la presencia de *Sophora* y discuten su importancia con respecto al registro fósil de Sophoreae del este de Norteamérica, el cual se conoce desde el Eoceno. Esto, como otras plantas de Leguminosae, sugiere un desplazamiento de linajes de norte a sur durante el Terciario. Una historia similar durante el Terciario de América del Norte puede postularse para *Cladrastis*, el cual se conoce en rocas del Eoceno en Kentucky y Mississippi (Herendeen 1992) y ahora se conoce en sedimentos del Oligoceno de Puebla, sugiriendo el mismo patrón de desplazamiento de norte a sur. Actualmente el género también crece en Asia además de América del Norte. El entendimiento de esta disyunción geográfica en la cual participan dos o más áreas ha sido objeto de estudio durante años (Graham 1971; Boufford y Spongberg 1983; Wen 1999, 2001; Tiffney y Manchester 2001; Xiang y Soltis 2001). La explicación biogeográfica a la presencia de estos taxones en latitudes bajas de Norteamérica se basa en la ocupación de nuestro territorio a través del puente de tierra del Atlántico Norte, el Estrecho de Bering y el mar del Tethys (Wolfe 1975; Tiffney 1985a). Además, esta expansión geográfica de las Papilionoideae hacia el sur, se puede ejemplificar con *Robinia*, conocida desde el Eoceno en sedimentos de Colorado y Nebraska en latitudes altas de América del Norte (Wheeler et al. 1991; Wheeler 2001) y en sedimentos del Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla, en latitudes bajas de América del Norte. Análisis filogenéticos y biogeográficos presentan la misma tendencia en los patrones de distribución (norte a sur), sugiriendo así, que algunos linajes de esta subfamilia arribaron a latitudes bajas de América del Norte a partir del norte (Lavin et al. 2001, 2003). Además este análisis biogeográfico hace hincapié en que este grupo llegó eventualmente de América del Norte a las islas del Caribe (Lavin et al. 2003). Relaciones similares han sido postuladas desde los 60's con otras plantas de la costa oeste de México y las islas del Caribe (Johnson, 1931; Standley, 1936).

LITERATURA CITADA

- Allen ON, EK Allen 1981 The Leguminosae: a source book of characteristics uses and nodulation. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Baretta- Kuipers T 1981 Wood Anatomy of Leguminosae: its Relevance to Taxonomy páginas 677-706 in RM Polhill, PH Raven, eds. Advances in legume systematics. Part 2 The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Barneby C, JW Grimes 1996 Silk tree Guanacaste Monkey's earring: a generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part I. *Abarema*, *Albizia* and allies. Memoirs of The New York Botanical Garden, Bronx, New York. 292 pp.
- Barneby C, JW Grimes 1997 Silk tree Guanacaste Monkey's earring: a generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. Part II. *Pithecellobium*, *Cojoba* and *Zygia*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. 161 pp.
- Bentham G 1875 Revision of the suborder Mimoseae. *Transactions of the Linnean Society of London* 30:335-664
- Beraldi-Campesi H 2003 Estratigrafía, sedimentología y paleontología de una porción de la Formación Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México. 52 pp.
- Berry EW 1916 The Lower Eocene floras of southeastern North America. *U S Geological Survey Professional Paper* 91:1-48.
- Berry EW 1921 Tertiary fossil plants from the Dominican. *Proceedings of the US National Museum* 59: 553-579.
- Berry EW 1923 Miocene fossil plants from southeastern Mexico Republic. *Proceedings of the US National Museum* 62: 1-27
- Berry EW 1924 The Middle and Upper Eocene foras of southeastern North America. *U S Geological Survey Professional Paper* 92:1-206.
- Berry EW 1930 Revision of the Lower Eocene Wilcox flora of southeastern United States *U S Geological Survey Professional Paper* 156:1-196.
- Bouysse M 2000 Geological map of the world. 2da edición. CGMW Burcan te recherches Geologiques et Miniers, Francia.
- Brenan JPM 1955 Notes on Mimosoideae: I. *Kew Bulletin* 10:161-192.
- Brenan JPM 1966 Notes on Mimosoideae: XI. The genus *Entada*, its subdivisions and a key to the African species. *Kew Bulletin* 20:361-378.

- Brooks DR, DA McLennan 1991 Phylogeny, ecology and behavior; a research program in comparative biology. The University Chicago Press, Chicago. XX pp.
- Brooks DR, DA McLennan 2002 The nature of diversity. University of Chicago Press, Chicago. XX pp.
- Burnham RJ, A Graham 1999 The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86(2):540-589.
- Burnham RJ, NL Carrancó 2004 Miocene winged fruits fo *Loxopterigium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. *American Journal of Botany* 29(11):1766-1722.
- Bush MB 1994 Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-17.
- Calvillo-Canadell L, SRS Cevallos-Ferriz 2002 *Bauhcis moranii* gen. et sp. nov. (Cercideae Caesalpinieae) an Oligocene plant from Tepexi de Rodríguez Puebla Mex. with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*. *Review of Palaeobotany and Palynology* 122:171-184.
- Castañeda-Posadas C 2004 Identificación de maderas terciarias de Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de Licenciatura, Depto de Biología, Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Cevallos-Ferriz SRS, J Barajas-Morales 1994 Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *International Association of Wood Anatomists Journal* 15(3):229-245.
- Cevallos-Ferriz SRS, JL Ramírez-Garduño 1998 Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias* 52:46-57.
- Cevallos-Ferriz SRS, OS Ricalde-Moreno 1994 Palmeras fósiles del Norte de México. *Anales del Instituto de Biología*, serie Botánica 66:1-106.
- Colinvaux PA, G Irion, ME Räsänen, MB Bush 2001 A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer and Prance refuge hypothesis of Amazonia speciation. *Amazonia* 16:609-646.
- Crepet WL, DW Taylor 1985 The diversification of Leguminosae: first fossil evidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. *Science* 228:1087-1089.
- Crisi JV, MM Cigliano, JJ Morrone, S Roig-Juñent 1991 Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40:152-171.
- Cronquist A 1981 An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.

- Cusset G 1966 Essai d'une taxinomie foliare dans la tribu des Bauhinieae. *Adansonia n.s.* 6:251-280
- Chapill J A 1995 Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an exolicit hypothesis Páginas 1-9 in RM Polhill, PH Raven, eds. *Advances in legume systematics. Part 7.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Daghlian CP, WL Crepet, DW Taylor 1980 Investigations of Tertiary angiosperms: a new flora including *Eomimosoidea plumosa* from the Oligocene of Eastern Texas. *American Journal of Botany* 67:309-320.
- Davis ChC, PW Fritsch, J Li, MJ Donoghue 2002 Phylogeny and biogeography of *Cercis* (Fabaceae): Evidence from nuclear ribosomal ITS and chloroplast *ndhF* sequence data. *Systematic Botany* 27(2):289-302.
- Dilcher DL, PS Herendeen, F Hueber 1992 Fossil *Acacia* flowers with attached anther glands from Dominican Republic amber. Páginas 33-42 in PS Herendeen, DL Dilcher, eds. *Advances in legume systematics. Part 4. The fossil record.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Donoghue MJ, ChD Bell, J Lit 2001 Phylogenetic patterns in northern hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Science* 162(6 supplement):S41-S52.
- Doyle JJ, M Luckow 2003 The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology* 131:900-910.
- Elias TE 1981 *Mimosoideae*. Páginas 143-151 in RM Polhill, PH Raven, eds. *Advances in legume systematics. Part 1.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Espinosa Organista D, JJ Morrone, J Llorente Busquets, O Flores Villela 2002 Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Facultad de Ciencias UNAM, México. 133 pp.
- Felix J, H Lenk 1899 Übersicht über die geologischen Verhältnisse des mexicanischen Staates Oaxaca. Páginas 39-54 in J Felix, H Lenk, eds. *Beitrage zur Geologie und Palaontologie der Republik Mexico.* Leipzig, Germany.
- Ferrari L, M López-Marínez, G Aguirre-Díaz, G Carrasco-Nuñez 1999 Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico – from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology* 27:303-307.
- Fritsch PW, TD McDowell 2003 Biogeography and phylogeny of Caribbean plants – Introduction. *Systematic Botany* 28(2):376-377.

- Giraud B, A Lejal-Nicol 1989 *Cassinium dongolense* n. sp. bois fossile de Caesalpiniaceae du Nubien du Soudan septentrional. *Review of Palaeobotany and Palynology* 59: 37-50.
- Goloboff PA 1993 NONA version 20. Programa distribuido por el autor. Tucumán, Argentina.
- Graham A 1992 Utilization of the isthmian landbridge during the Cenozoic – paleobotanical evidence for timing and the selective influence of altitudes and climate. *Review of Palaeobotany and Palynology* 72:119-128.
- Graham A 2003 Geohistory models and Cenozoic paleoenvironments of the Caribbean region. *Systematic Botany* 28(2):379-386.
- Grether-González R 1997 Revisión Taxonómica del género *Mimosa* (Leguminosae) en Mesoamérica. Tesis de Doctorado Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, Mexico. 367 pp.
- Grimes J 1995 Generic relationships of Mimosoideae tribe Ingeae with emphasis on the New World *Pithecellobium*-Complex. Páginas 101-121 in MD Crisp, JJ Doyle eds. Advances in legume systematics. Part 7. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Guinet P 1981 Mimosoideae: the characters of their pollen grains. Páginas 835-855 in RM Polhill, PH Raven, eds. Advances in legume systematics. Part 2. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Guinet P 1990 The genus *Acacia* (Leguminosae Mimosoideae): its affinities as borne out by its pollen characters. *Plant Systematic and Evolution* 5:81-90.
- Guinet P, J Vassal 1978 Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bulletin* 32:509-527.
- Gunn CR 1984 Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). United States Department of Agriculture. *Agricultural Research Service Technical Bulletin* 1681:193 pp.
- Gunn CR, JH Wiersema, JH Jr Kirkbride, CA Ritchie 1992 Families and genera of spermatophytes recognized by the Agricultural Research Service USDA. United States Department of Agriculture. *Agricultural Research Service Technical Bulletin* 1796, 500 pp.
- Haffer J 1982 General aspects of the Refuge Theory. Páginas 6-24 in Prance GT ed. Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York.
- Harborne JB 1994 Phytochemistry of the Leguminosae. Páginas xx-xxiii in Bisby FA, J Buckingham, J B Harborne, eds. Phytochemical dictionary of the Leguminosae. Cambridge University Press, Cambridge.

- Harris JG, MW Harris 1997 Plant Identification terminology, an Illustrated Glossary. Spring Lake Publishing. Spring Lake, Utha. 188 pp.
- Harrison T 1997 Wembere-Manonga Palaeontological Expedition: Field Report 1996. Unpublished Report to Director of Antiquities. Dar es Salaam, Tanzania.
- Harrison T, A Murray, CP Msuya, BF Jacobs, AM Baez 1998 Mahenge: an early Eocene lagerstätte in Tanzania, East Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:49A.
- Herendeen PS 1992 The fossil history of the Leguminosae from the Eocene of southeastern North America. Páginas 85-160 in PS Herendeen, DL Dilcher, eds. Advances in legume systematics. Part 4. The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herendeen PS, WL Crepet, DL Dilcher 1992 The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. Páginas 303-316 in PS Herendeen, DL Dilcher, eds. Advances in legume systematics. Part 4. The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herendeen PS, PR Crane 1992 Early caesalpinoid fruits from the Palaeogene of southern England. Páginas 57-68. in: PS Herendeen, DL Dilcher, eds. Advances in legume systematics part 4. The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herendeen PS, DL Dilcher 1990 Reproductive and vegetative evidence for the occurrence of *Crudia* (Leguminosae Caesalpinioideae) in the Eocene of southeastern North America. *Botanical Gazette* 151:402-413.
- Herendeen PS, BF Jacobs 2000 Fossil legumes from the Middle Eocene (46 ma) Mahenge Flora of Singida, Tanzania. *American Journal of Botany* 87(9):1358-1366.
- Herngreen GF 1974 Middle Cretaceous palynomorphs from Northeastern Brazil. *Science Geology Bulletin* 27: 101-116. Strasbourg.
- Herngreen GF 1975 Palynology of Middle and Upper Cretaceous strata in Brazil *Meded. Rijks. Geol.* 26: 39-91.
- Hernández HM 1986 *Zapoteca*: a new genus of neotropical Mimosoideae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73:755-763.
- Hernández HM 1989 Systematics of *Zapoteca* (Leguminosae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:781-862.
- Hernández-Castillo GR, SRS Cevallos-Ferriz 1999 Reproductive and vegetative organs with Haloragaceae affinity from the Huepac chert, Upper Cretaceous of Sonora, Mexico. *American Journal of Botany* 86: 1717-1734.

- Hickey LJ 1973 Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. *American Journal of Botany* 60(1):17-33.
- Hickey LJ 1979 A revised classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. Páginas 25-39 in CR Metcalfe, L Chalk, eds. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol 1. Systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject. Clarendon Press, Oxford.
- Hickey LJ, JA Wolfe 1975 The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:538-589.
- Hollick A 1924 A review of the fossil flora of the West Indies with descriptions of new species. *Bulletin of the New York Botanical Garden*
- Hollick A 1928 Paleobotany of Porto Rico. N Y Academy of Science, *Scientific Survey Porto Rico and Virgin Islands* 7:175-393.
- Hutchinson J 1964 *The Genera of Flowering Plants*. Vol 1. Oxford University Press, Oxford.
- ILDIS International Legume Database and Information Service. <http://www.ildis.org/>
- Johnston IM 1931 The flora of Revillagigedo Islands. *Proceedings of the California Academy of Science* IV 20:9-104.
- Judd WS, ChS Campbell, EA Kellogg, PF Stevens, MJ Donoghue 2002 *Plant systematics, a phylogenetic approach*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 576 pp.
- Kirkbride JH, CR Gunn, AL Weitzman, MJ Dallwitz 2001 *Legume (Fabaceae) fruits and seeds*. Interactive identification and information retrieval. Parkway Publishers Inc. Boone, North Carolina.
- Langenheim JH 1966 Botanical source of amber from Chiapas, México. *Ciencia* 24: 201-210.
- Lavin M, MF Wojciechowski, A Richman, J Rotella, J Sanderson, AB Matos 2001 Identifying Tertiary radiations of Fabaceae in the Greater Antilles: Alternatives to cladistic vicariance analysis. *International Journal of Plant Sciences* 162 (6 Suppl): S53-S76.
- Lavin M, M Luckow 1993 Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80:1-14.
- Lavin M, M Sousa 1995 Phylogenetic systematics and biogeography of the tribe Robinieae. *Systematic Botany Monographs* 45:1-165.
- Lavin M, MF Wojcishowski, P Gasson, CE Hughes, E Wheeler 2003 Phylogeny of Robinoid legumes (Fabaceae) revisited: *Coursetia* and *Gliricidia* recircumscribed, and a biogeographical appraisal of the Caribbean endemics. *Systematic Botany* 28:387-409.

- Leaf Architecture Working Group 1999 Manual of Leaf Architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington DC.
- León J 1966 Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 53(3):265-359.
- Lieberman BS 2003a Paleobiogeography: the relevance of fossils to biogeography. *Annual Review of Ecological and Evolutionary Systematics* 34:51-69.
- Lieberman BS 2003b Unifying theory and methodology in biogeography. *Evolutionary Biology* 33:1-25.
- Llorente Busquets J, JJ Morrone 2001 Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 277 pp.
- Luckow M 1995 A phylogenetic analysis of the *Dichrostachys* group (Mimosoideae: Mimoseae). Páginas 63-76 in M Crisp, JJ Doyle, eds. *Advances in Legume systematics 7: Phylogeny*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Luckow M, PJ White, A Bruneau 2000 Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. Páginas 165-180 in PS Herendeen, A Bruneau, eds. *Advances in legume systematics. Part 9*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Mabberley DJ 1997 *The Plant-Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Magallón-Puebla S, PR Crane, PS Herendeen 1999 Phylogenetic pattern diversity and diversification of eudicots. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:297-372.
- Magallón-Puebla S, SRS Cevallos-Ferriz 1993 A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the Late Cenozoic of Puebla México. *American Journal of Botany* 80:1162-1167.
- Magallón-Puebla S, SRS Cevallos-Ferriz 1994a *Eucommia constans* n. sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, México. Morphological and anatomical comparison with *Eucomia ulmoides*. *International Journal Plant Science* 155:80-95.
- Magallón-Puebla S, SRS Cevallos-Ferriz 1994b Fossil legume fruits from the Tertiary strata of Puebla México. *Canadian Journal of Botany* 72:1027-1038.
- Magallón-Puebla S, SRS Cevallos-Ferriz 1994c Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteri* sp. nov. from Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81:115-128.

- Manchester S R 1994 Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds flora, Clarno Formation, North Central Oregon. *Palaeontographica Americana* 58:1-205.
- Manchester SR 1999 Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:472-522.
- Martínez-Cabrera HI 2004 Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la Fm. El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.
- Martínez-Hernández E, E Ramírez-Arriaga 1996 Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:87-97.
- Martínez-Millán M 2004 Biogeografía histórica (Terciario) de Anacardiaceae con base en arquitectura foliar. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, Mexico. 102 pp.
- McDowell F, S Clabaugh 1979 Ignimbrites of the Sierra Madre Occidental and their relation to tectonic history of western Mexico. *Geological Society of America Special Paper* 180: 113-124.
- Mesquita A de L 1990 Revisao taxonómica do gênero *Enterolobium* (Mimosoideae) para a regio neotropical. Tesis de Maestría, Universidade Federal Rural de Pernambuco Recife.
- Miller JT, JW Grimes, DJ Murphy, J Randall, PY Ladiges 2003 A phylogenetic analysis of the Acacieae and Ingeae (Mimosoideae: Fabaceae) based on *trnK*, *matK*, *psbA-trnH* and *trnL/trnF* sequence data. *Systematic Botany* 28(3):558-566.
- Miller JT, RJ Bayer 2000 Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae) based on the chloroplast *trnK* and nuclear histone H3-D DNA sequences. Páginas 181-200. in PS Herendeen, A Bruneau, eds. Advances in legume systematics. Part 9. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Miller JT, RJ Bayer 2001 Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae) based on the chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. *American Journal of Botany* 88:697-705.
- Miranda F 1963 Two fossil plants from the amber of Simojovel Chiapas México. *Journal of Palaeontology* 37:611-614.
- Moreno NP 1984 Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 300 pp.

- Morrone JJ 1996 The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by Arthropod taxones (Arachnida, Crustaceae and Exapoda). *Neotropica* 42:103-114.
- Morrone JJ 2000 El lenguaje de la cladística. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 109 pp.
- Morrone JJ 2002 El espectro del dispersalismo: De los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61(3-4): 1-14.
- Muller J 1981 Fossil pollen records of extant angiosperm. *Botanical Review* 47:1-142.
- Müller-Stoll WR E Mädler 1967 Die fossilen Leguminosen-Hölzer Eine revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer arten *Palaeontographica Abt B* 119:95-174.
- Nielsen I 1981 Ingeae. Páginas 173-190 in RM Polhill, PH Raven, eds. Advances in legume
- Nielsen I 1985 The Malesian species of *Acacia* and *Albizia* (Leguminosae-Mimosoideae). *Opera Botanica* 81:1-50.
- Nielsen I, T Baretta-Kuipers, PH Guinet 1984 The genus *Archidendron* (Leguminosae-Mimosoideae) *Opera Botanica* 76:1-120.
- Nielsen I, PH Guinet, T Baretta-Kuipers 1983 Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae): the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes*. *Bull Mus natn Hist nat Paris 4^e sér 5 sect B Adansonia* 3:303-360 Part 2.
- Nielsen I, PH Guinet, T Baretta-Kuipers 1984 Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae): the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes*. *Bull Mus natn Hist nat Paris 4^e sér 6 sect B Adansonia* 3:79-111 Part 3.
- Nixon K C 2000 Winclada (BETA) ver 0999 unam21. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- Nixon K C y Ochotorena H (2001) Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En HM Hernández AN García Aldrete F Álvarez y M Ulloa (comps). Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 15-37.
- Ortega F 1992 Texto explicativo de la quinta edición de la Carta Geológica de la República Mexicana Escala 1:2,000,000. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, y Secretaría de Energía, Minas e Industria Paraestatal, Consejo de Recursos Minerales. México. 74 pp.

- Pennington RT, BB Klitgaard, H Ireland, M Lavin 2000 New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. Páginas 233-248 in PS Herendeen, A Brunneau, eds. *Advances in legume systematics. Part 9. The Royal Botanical Gardens, Kew.*
- Pennington RT, M Lavin, DE Prado, CA Pendry, SK Pell, A Butterworth 2004 Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London* B13:515-537.
- Pennington TD 1997 The genus *Inga*. Botany. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pennington TD, N Revelo 1997 El género *Inga* en el Ecuador. Morfología, distribución y usos. The Royal Botanic Gardens, Kew. 177 pp.
- Pijl L van der 1951 The leaf of *Bauhinia*. *Acta Botanica Neerlandica* 1:287-309.
- Pittier H 1929 The Middle American species of the genus *Inga*. *Journal of the Department of Agriculture, Porto Rico* 13(4):117-177.
- Poinar G Jr, AE Brown 2002 *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae:Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old world connections. *Botanical Journal of the Linnean Society* 139:125-132.
- Polhill RM 1994a Classification of the Leguminosae. Páginas xxxv–xlvi. in FA Bisby, F Buckingham, JB Harborne, eds. *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*. Chapman y Hall, London.
- Polhill RM 1994b Complete synopsis of legume genera. Páginas xlix–lvii in FA Bisby, J Buckingham, JB Harborne, eds. *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*. Chapman y Hall, London, England.
- Polhill RM, PH Raven 1981 *Advances in legume systematics. v 1 pt 1. International Legume Conference, Proceedings*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Richmond, Kew. 425 pp.
- Polhill RM, PH Raven, CH Stirton 1981 *Evolution and Systematics of the Leguminosae* in RM Polhill, PH Raven, eds. *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, kew.
- Radford AE, WC Dickison, JR Mossey, CR Bell 1974 *Vascular plant systematics*. Harper Row, New York. 890 pp.
- Raven PH, RF Evert, SE Eichhorn 1999 *Biology of Plants*. WH Freeman and Company, New York. 944 pp.

- Ramírez JL, SRS Cevallos-Ferriz 2000a Leaves of Berberidaceae (*Berberis* and *Mahonia*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Palaeobotany and Palynology* 110:247-257.
- Ramírez JL, SRS Cevallos-Ferriz 2000b Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *International Journal of Plant Sciences* 161(3):521-534.
- Ramírez JL, SRS Cevallos-Ferriz 2002 A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* 89(3):535-545.
- Ramírez JL, SRS Cevallos-Ferriz, A Silva Pineda 2000 Reconstruction of the leaves of two new species of *Pseudosmodium* from Oligocene strata of Puebla, Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 161(3): 509-519.
- Reynel C, TD Pennington 1997 El género *Inga* en el Perú. Morfología, distribución y usos.
- Richardson JE, RT Pennington, TD Pennington, PM Hollingsworth 2001 Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293:2242-2245.
- Robinson J, SA Harris 2000 A plastid DNA phylogeny of the genus *Acacia* Miller (Acaciaeae Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 132:195-222.
- Roth I 1977 Fruits of angiosperms. Gebruder Borntraeger, Berlín.
- Rodríguez de la Rosa R, SRS Cevallos-Ferriz 1994 Upper Cretaceous Zingiberalean fruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 155:786-805.
- Rodríguez de la Rosa R, SRS Cevallos-Ferriz, A Silva-Pineda 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142:231-254.
- Rzedowski J 1991 Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14(3):3-12.
- Schaaf P, D Morán-Zenteno, MS Hernández-Bernal, G Solís-Pichardo, G Tolson, H Kohler 1995 Paleogene continental margin truncation in southwestern Mexico: Geochronological evidence. *Tectonics* 14:339-350.
- Schrank E 1987 Biostratigraphic importance of microfloras from the Late Cretaceous clastic series of northwestern Sudan. *Cretaceous Research* 8:29-42.
- Schrank E 1990 Palynology of the clastic Cretaceous sediments between Dongola and Wadi Muqaddam northern Sudan. *Berliner Geowiss Abh A* 120:149-168.

- Shakryl AK 1992 Leguminosae species from the Tertiary of Abkhazia. Páginas 189-206 in PS Herendeen, DL Dilcher, eds. *Advances in legume systematics. Part 4. The fossil Record*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Stevens PF 1991 Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Systematic Botany* 16:553-583.
- Soegaard KH, YE Halik, AT Daniels, J Arney, S Garrick 2003 Stratigraphic evolution of the Latest Cretaceous to early Tertiary Difunta foreland basin in northeast Mexico: Influence of salt withdrawal on tectonically induced subsidence by the Sierra Madre Oriental fold and thrust belt. Páginas 364-394 in C Bartolini, RT Buffler, J Blickwade, eds. *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats basin formation and plate tectonics. American Association of Petroleum Geologists Memoir*. 79 p
- Sousa M, A Delgado 1993 Mexican Leguminosae: phytogeography, endemism and origins. Páginas 459-511 in TP Rhamamoorthy, R Bye, A Lot, J Fa, eds. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Standley PC 1936 Las relaciones geográficas de la flora mexicana. *Anales del Instituto de Biología*, México 7:9-16.
- Tiffney BH 1985a Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum* 66:73-94.
- Tiffney BH 1985b The Eocene North Atlantic land bridge; its importance in the Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* 66:243-273.
- Tiffney BH, SR Manchester 2001 The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Science* 162(6 Suppl.):S3-S17.
- Vassal J 1981 Acacieae. Páginas 169-171 in RM Polhill, PH Raven, eds. *Advances in legume systematics. Part 1*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Vassal J 1988 Some remarks about the taxonomy of *Acacia*. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 16:77-82.
- Vega-Vera FJ, LM Mitre-Salazar, E Martínez-Hernández 1990 Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico superior-Terciario) en el Noroeste de México. *Revista Instituto de Geología UNAM* 8(2):179-187.

- Velasco de León P, SRS Cevallos-Ferriz 2000 Leaves of *Cercocarpus mixteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Paleobotany and Palynology* 111:285-294.
- Velasco de León P, SRS Cevallos-Ferriz, A Silva-Pineda 1998 Leaves of *Karwinskia axamilpense* n. sp. (Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Canadian Journal of Botany* 76:410-419.
- Velazco-Tapia F, S Verma 2001 Estado actual de la investigación geoquímica en el campo monogenético de la Sierra Chichinautzin: análisis de información y perspectivas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 18:1-36.
- Wallace AR 1878 Tropical nature another essays. Macmillan, New York.
- Wen J 1999 Evolution of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. *Annual Review of Ecological Systematics* 30:421-55.
- Wendt T 1993 Composition floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. Páginas 595-680 in Ramamoorthy TP, R Bye, A Lot, J Fa, eds. Biological diversity of Mexico origins and distribution. Oxford University Press, New York.
- Wheeler EA 2001 Fossil dicotyledonous woods from the Florissant Fossil Beds National Monument, Colorado. Páginas 197-213 in E. Evanoff, KM Gregory-Wodziki, KR Johnosn, eds. Fossil flora and stratigraphy of the Florissant Formation, Colorado. Proceedings of the Denver Museum of Science and Industry, Denver, Colorado.
- Wheeler EA, J. Landon 1992 Late Eocene (Chadronian) dicoyledonous woods from Nebraska: evolutionary and ecological significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 74:267-282.
- Wheeler EA, P Baas 1992 Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. Páginas 281-301 in PS Herendeen, DL Dilcher, eds. Advances in legume systematics. Part 4. The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Wilf P, NR Cúneo, KR Johnosn, JF Hicks, SL Wing, JD Obradovich 2003 High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300:122-125.
- Wolfe JA 1975 Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62(2):264-279.

APÉNDICE

Definición de los caracteres morfológicos de la hoja y sus estados de carácter empleados para el análisis filogenético, según las definiciones de Harris & Harris (1997) y Moreno (1984).

1) Organización de los folíolos: posición de los folíolos con respecto al raquis.

- 0= opuestos: Dispuestos por pares a lo largo de la hoja.
- 1= alternos: Dispuestos uno a uno a lo largo de la hoja..

2) Organización de la hoja:

- 0= pinnada: Lámina de la hoja dividida una sola vez.
- 1= bipinnada: Dos veces pinnada. Lámina de la hoja dividida dos veces: en pinnas y cada pinna en pinnulas.

3) Características del pulvino:

- 0= pulvino no engrosado, es decir plano.
- 1= pulvino engrosado, es decir, con estriaciones gruesas.

4) Pecíolulo:

- 0= ausente: folíolo que se origina directamente del raquis, sin ningún pie.
- 1= presente y bien desarrollado: folíolo que se origina del raquis por medio de un pecíolulo bien definido.
- 2= presente poco desarrollado: folíolo que se origina del raquis por medio de un pecíolulo muy pequeño.

5) Tamaño de la lámina: Se determina midiendo el área de la lámina. Se obtiene multiplicando la longitud x el ancho x 2/3 (Leaf Architecture Working Group; 1999).

Clases de láminas	Área de la lámina en mm
0 leptófila	< 25
1 nanófila	25 – 225
2 micrófila	225 – 2,025

6) Forma de la lámina:

- 0= elíptica: en forma de una elipse con la parte media más amplia y los dos extremos igualmente angostos.
- 1= ovada: en forma de huevo invertido, con la base más amplia que el ápice.
- 2= oblonga: más larga que ancha, de forma más o menos rectangular.
- 3= obovada: en forma de huevo, con el ápice más amplio que la base.
- 4= elíptica obovada: en forma de elipse con el ápice más amplio que la base.

7) Simetría de la lámina:

- 0= lámina asimétrica: lámina con diferente tamaño o forma en cada lado de la vena principal.
- 1= lámina simétrica: lámina con la misma forma en cada lado de la vena principal.
- 2= base asimétrica: base de la lámina con forma marcadamente diferente en cada lado de la vena principal.

8) Ángulo de la base: Es el ángulo que se forma al medir el vértice con respecto a la vena principal.

- 0= agudo: <90°.
- 1= obtuso: >90°.
- 2= obtuso ancho: >180°.
- 3= recto : =90°.

9) Ángulo del ápice: Es el ángulo de la parte terminal con respecto a la vena principal.

- 0= agudo: <90°.
- 1= obtuso: > 90°.
- 2= obtuso ancho: >180°.
- 3= recto: =90°.

10) Forma de la base: Forma que adquiere el 25% de la parte basal de la lámina.

- 1= truncada: la base remata en un borde transversal, como si se hubiera cortado.
- 2= convexa-decurrente: el margen de una parte de la base se curva lejos del centro de la hoja y la otra mitad de la base tiene un tejido laminar que se extiende gradualmente hacia el pecíolo/pecíolulo.
- 3= convexa-cuneada: el margen de una parte de la base se curva lejos del centro de la hoja o folíolo y la otra mitad no tiene curvaturas sino que es un margen recto.
- 4= redonda: los márgenes y el ápice forman un arco continuo.
- 5= cuneada-decurrente: mitad de base sin curvaturas, con margen recto y la otra mitad de la base tiene un tejido laminar que se extiende gradualmente hacia el pecíolo/pecíolulo.

6= truncada-cuneada: la base remata en un borde transversal, como si se hubiera cortado y la otra mitad no tiene curvaturas sino que es un margen recto.

7= decurrente: la base tiene un tejido laminar que se extiende gradualmente hacia el pecíolo/peciólulo.

8= cuneada: sin curvaturas sino que es un margen recto.

9= convexa-redonda: el margen de una parte de la base se curva lejos del centro de la hoja y la otra mitad sus márgenes forman un arco continuo.

10= truncada-convexa: una mitad de la base remata en un borde transversal, como si se hubiera cortado y la otra mitad el margen se curva lejos del centro de la hoja o folíolo.

11) Forma del ápice: los términos aplican al 25% de la lámina en su parte apical.

0= emarginado: con una muesca en el ápice.

1= convexo: margen del ápice curvado

2= mucronado: que termina abruptamente en una proyección corta, rígida y aguda (mucrón), formada por una extensión de la vena media.

3= redondo: los márgenes y el ápice forman un arco continuo.

4= agudo: con márgenes rectos que terminan en ángulo de 45-90 grados.

5= acuminado: con márgenes rectos que terminan en ángulo menor de 45 grados.

6= apiculado: termina en punta corta.

12) Tipo de margen: orilla de la lámina foliar.

0= entero: sin ningún tipo de proyección marginal.

1= semieroso: con dientes o lóbulos irregulares pero no muy prominentes.

13) Venación de primer orden: Son las venas de mayor grosor y surgen de la base de la lámina y a partir del pecíolo.

0= pinada: con una sola vena principal, del cual, se originan las venas secundarias.

1= actinódroma: con tres o más nervios primarios que divergen de un solo punto hacia el margen.

2= reducida a una vena media: con una sola vena media muy pronunciada.

3= actinódroma-pinada: con tres o más nervios primarios que divergen de un solo punto hacia el margen, pero la vena media es de mayor grosor.

14) Venación de segundo orden: Siguiente clase de venación después de la primera y se origina a partir de la vena o venas primarias.

0= broquidódroma: las venas secundarias se unen en una serie de arcos prominentes antes de llegar al margen de la hoja.

1= broquidódroma débil: los nervios secundarios se juntan en una serie de arcos.

2= broquidódroma con arcos adicionales: con más de una serie de arcos adicionales por fuera de los arcos principales.

3= reticular: las venas secundarias se unen formando una red.

4= eucamptódroma: las venas secundarias disminuyen gradualmente hacia la parte apical sin formar ningún tipo de arco.

15) Número de venas basales:

0= 1

1= 2

2= 3

3= 4

4= 5

5= 6

16) Espaciamiento entre las venas de segundo orden: patrón de distanciamiento entre las venas secundarias.

0= irregular: sin un patrón.

1= aumenta hacia la base: el espacio de las venas secundarias cambia abruptamente aumentando hacia la base.

17) Ángulo de las venas secundarias: ángulo que forman las venas secundarias con respecto a la vena media.

0= aumenta ligeramente hacia la base: el ángulo aumenta poco de tamaño hacia la base

1= aumenta abruptamente hacia la base: el ángulo aumenta mucho de tamaño hacia la base.

2= decrece hacia la base: el ángulo disminuye hacia la base.

3= uniforme: el ángulo es constante, no cambia de tamaño.

4= último par de basales agudas: las dos últimas venas basales forman ángulos agudos.

18) Venas intersecundarias: son las venas que tienen un grosor y un curso similar a las venas secundarias pero son más delgadas.

0= ausentes: sin venas intersecundarias.

- 1= débiles: ligeramente marcadas.
- 2= fuertes: muy marcadas.

19) Venación de tercer orden: son las venas que se originan a partir de las venas de segundo orden y son más delgadas que estas.

- 0= alterna-percurrente: las venas terciarias cruzan las venas secundarias.
- 1= mixtas opuestas-alternas: las venas terciarias cruzan las secundarias y forman un curso que termina de manera opuesta y de manera alterna.
- 2= reticular al azar: las venas terciarias se anastomosan con otras venas terciarias y secundarias formando ángulos al azar.
- 3= reticular poligonal regular: las venas terciarias se anastomosan con otras venas terciarias formando polígonos similares en forma y tamaño.
- 4= dicotómicas: las venas terciarias se ramifican libremente.
- 5= reticular al azar y dicotómicas: parte de las venas terciarias se anastomosan al azar y la otra parte se ramifican libremente.

20) Curso de las venas de tercer orden: es la dirección y forma con que corren las venas de tercer orden con respecto a las venas secundarias.

- 0= irregular: sin un curso en particular.
- 1= sinuoso: las venas terciarias cambian la dirección de su curvatura.
- 2= admedial ramificado: la ramificación de las venas terciarias está orientada hacia la vena media.
- 3= exmedial ramificado: la ramificación de las venas terciarias está orientada hacia el margen de la hoja.

21) Angulo de las venas de tercer orden con respecto a la vena media: es el ángulo que forman las venas de tercer orden con respecto a la vena media.

- 0= menor de 45°
- 1= agudo (menor de 90°)
- 2= obtuso (mayor de 90°)
- 3= perpendicular (igual a 90°)
- 4= agudo y obtuso (menores y mayores de 90°)

22) Variabilidad del ángulo de las venas de tercer orden: patrón de distanciamiento entre las venas de tercer orden.

- 0= irregular: sin un patrón definido.
- 1= decrece exmedialmente: los ángulos que forman las venas terciarias se vuelven más agudos a medida que se alejan de la vena media.
- 2= incrementa basalmente: el ángulo que forman las venas terciarias se vuelven más obtusos hacia la base de la lámina.
- 3= uniforme: los ángulos que forman las venas terciarias no varían a lo largo de la lámina.

23) Venación de cuarto orden: son las venas que se originan a partir de las venas de tercer orden y son más delgadas que estas últimas.

- 0= ausente: sin venación de cuarto orden.
- 1= reticular poligonal regular: las venas de cuarto orden se anastomosan con otras venas cuaternarias formando polígonos similares en forma y tamaño.
- 2= dicotómica: las venas de cuarto orden se ramifican libremente.
- 3= reticular al azar: las venas de cuarto orden se anastomosan al azar.

24) Venación de quinto orden: son las venas que se originan a partir de las venas de cuarto orden y son más delgadas que estas últimas.

- 0= ausente: sin venación de quinto orden.
- 1= reticular poligonal regular: las venas de quinto orden se anastomosan con otras venas formando polígonos similares en forma y tamaño.
- 2= dicotómica: las venas de quinto orden se ramifican libremente.

25) Aréolas: subdivisión más pequeña de la superficie de la hoja o folíolo delimitada por las venas.

- 0= ausente: sin aréolas.
- 1= pobremente desarrolladas: poco definidas, con formas y tamaños irregulares.
- 2= moderadamente desarrolladas: con formas irregulares y tamaños regularmente definidos.
- 3= bien desarrolladas: con forma y tamaño bien definido.

26) Forma de las aréolas: es el tipo de figura que forman las aréolas.

- 0= ausentes: sin aréolas.
- 1= cuatro lados principalmente: de formas cuadrangulares.
- 2= cuatro y cinco lados: cuadrangulares y pentagonales.
- 3= cinco y más lados: pentagonales y hexagonales.

4= cuatro, cinco y más lados: poligonales.

27) Vénulas: es la última vena libre de la hoja.

0= ausentes: sin vénulas.

1= una vez ramificadas: la vénula se divide una vez.

2= no ramificadas y una vez ramificadas: conjunto de vénulas mixtas con vénulas sin ramificar y vénulas ramificándose una vez.

3= dos o más veces ramificadas: las vénulas se dividen dos o más veces.

4= mixtas: con cualquier tipo de vénulas, es decir, ramificadas y no ramificadas

28) Venación última marginal: es la última vena que corre cerca del margen de manera libre o no.

0= arcos incompletos: las vénulas cercanas al margen terminan libremente.

1= con arcos: la última vena se curva formando arcos.

2= vena fimbrial: los órdenes de venación mayores se fusionan formando una vena que corre justo dentro del margen.

3= vena intramarginal: las venas secundarias se fusionan y forman una vena que corre paralelamente al margen de la lámina

4= sin vena última marginal: los órdenes de venación mayores no forman una vena marginal.

29) Nectarios extraflorales: órgano capaz de producir néctar.

0= ausentes: sin nectarios.

1= entre folíolos: nectarios en la base de los folíolos.

2= sobre pecíolo: nectario sobre la superficie del pecíolo.

3= entre pinas y entre folíolos: nectarios en la base de las pinas y en la base de los folíolos.

4= sobre pecíolo y entre folíolos: nectarios sobre la superficie del pecíolo y en la base de los folíolos.

5= entre pinas: nectarios en la base de las pinas.

6= peciolulares: nectarios sobre la superficie de los peciólulos.

30) Braquiblastos:

0= ausente: sin braquiblastos.

1= presente: con braquiblastos.

31) Raquis alado: eje principal de una hoja pinadamente compuesta.

0= ausente: sin expansión de tejido foliar lateral.

1= presente: con expansión de tejido foliar lateral.

32) Estípulas: apéndices foliares que se originan en la base del pecíolo.

0= ausentes: sin estípulas

1= presentes: con estípulas

33) Textura: consistencia de la hoja.

0=papirácea: textura delgada con la consistencia del papel.

1= coriácea: con la consistencia del cuero y leñosa.

2= membranosa: textura muy delgada y translúcida como una membrana.

34) Indumento: cobertura de la hoja en forma de tricomas.

0= ausente (glabro): sin ningún tipo de indumento.

1= presente (pubescente): con indumento.

35) Cantidad de tricomas: número de tricomas por centímetro cuadrado.

0= sin: no hay tricomas.

1= pocos: menos de cinco tricomas por centímetro cuadrado.

2= moderados: más de cinco tricomas por centímetro cuadrado.

3= muchos: la cantidad de tricomas es tal que no se puede determinar el número de tricomas por centímetro cuadrado, además se observan a simple vista.

36) Posición de tricomas: lugar en donde se originan los tricomas.

0= sin tricomas

1= raquis, vena media, margen.

2= margen, raquis.

3= vena media, raquis.

4= raquis

5= raquis, vena media, margen, lámina.

37) Pares de folíolos: cantidad de folíolos por pina.

0= 2

1= por lo menos 3 pares

2= 4

3= 6

4= 7

5= 8

6= más de 10.

7= más de 20.

38) Mucrón: prolongación de la vena principal más allá del margen de la lámina.

0= ausente: sin mucrón.

1= presente: con mucrón

Nota: Cuando los caracteres 34, 35 y 36 se codificaron de manera distinta, el número de cladogramas así como su topología varió, lo que demuestra la necesidad de tener mayor y nueva información del tema. Esto se hizo como parte de los estudios que se realizarán en un futuro.