



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DIVERSIDAD FOLIAR EN EL MIOCENO DE SAN
ESTEBAN TIZATLÁN, TLAXCALA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G O
P R E S E N T A:**

ANA LILIA HERNÁNDEZ DAMIÁN



TUTORA: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL

2010



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Hernández

Damián

Ana Lilia

56190731

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303281072

2. Datos del asesor

Dra.

Laura

Calvillo

Canadell

3. Datos del sinodal 1

M. en C.

Mario

Sousa

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Sergio Rafael Silvestre

Cevallos

Ferriz

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Maria Hilda

Flores

Olvera

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Margarita

Collazo

Ortega

7. Datos del trabajo escrito

Diversidad Foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala

68p.

2010

El presente trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. Laura Calvillo Canadell en el Laboratorio de Paleobotánica del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología gracias al apoyo económico otorgado con el proyecto de CONACYT 104515-Q, 82433 y PAPIIT: IN219810 y la Facultad de Ciencias en el Taller de “Biología de la reproducción, propagación y fisiología de angiospermas que viven en ambientes contrastantes” de la Universidad Nacional Autónoma de México.

DEDICATORIAS

“Nada es permanente a excepción del cambio” Heráclito

A Mamá: Gracias por el efusivo ¡Buenos días! de cada mañana, por cantar al preparar el desayuno, por el regaño de dejar mis cosas en la sala.... Gracias por estar conmigo y dejar que yo aprenda de ti cada día, pues aunque se que me falta mucho por vivir, tengo presente que solo con trabajo y dedicación se va construyendo un camino.

A Papá: El campo, el Ferrocarril, la Narvarte, Coyoacán, Santa Fe son solo algunos de los legados que dejas al compartir con tus hijos tu enorme experiencia, la cual me ha servido como ejemplo de vida. Gracias por creer en mí y darme la libertad de elegir y de equivocarme.

A mis hermanos:

Agustín: Extrañamente siempre terminas citando frases muy picaras, esas ocurrencias tuyas me han sacado una sonrisa y han puesto a volar mi imaginación y darle otra perspectiva al mundo...Los combates en la vida siguen hum!

Claudia: La seguridad sin duda es una de tus más grandes cualidades y la que siempre he admirado en ti, esa seguridad es la que he tratado de imitar para llevar a cabo mis objetivos y terminarlos. Gracias Cludia.

Jacqueline: Gracias por escuchar mis tormentas de agua todas las noches, por aguantar mis chistes bobos y más por reírte de ellos, gracias por ser mi hermana, por que hay que buscar pero más importante hay que encontrar lo que queremos en la vida.

Ariana: Verdaderamente me siento feliz de tenerte como mi hermana, noble y trabajadora. Gracias por el apoyo incondicional y concederme las palabras preciosas para que borre del mapa mis más agobiantes y lánguidos días...gracias por la nueva ola de las cabras y quesos.

Jonathan y Carlos: Gracias primos por tenerme la paciencia del mundo, por el apoyo que me han brindado los últimos meses, que espero den frutos próximamente.

José: Gracias por ser parte de la familia, que aunque se que debe de ser difícil aveces, pero se te aprecia realmente mucho Cuñao y pues siempre seras el favorito.

A mis amigas (o) de antaño: Icoos Aquino y del CCH-SUR Paola Hernández, África Torres, Verónica Morán, Violeta Ramírez, Estrella y Víctor Árguez porque después de ya unos años tengo la fortuna de seguir contando con ustedes. Juntos pasamos la etapa más emocionante y destrampada de la vida, los recuerdos son muchos e innumerables, pero espero que sean acumulables por mucho más tiempo, gracias por el apoyo, las quiero.

A mis amigos y cuates de la Facultad de Ciencias: Ivette Aguilar (Beto), Vere Carmona, Paola Flores (Palo malo), Dulce Navarro, Diana Ramírez, Oscar Sánchez (Moscar), Cristhian Soriano, Rafa Hernández, Carlos Morales al Equipo Jorge Adrián y Alejandro Montoya a cada uno le agradezco infinitamente el estar conmigo a lo largo de la carrera, por hacer las clases más divertidas, por el trolebus de la cafetería, por las tardes de biblioteca, por las prácticas de campo en las cuales sobreviví gracias a ustedes y en otras también casi muero, Cartagena, por compartir conmigo mis alegrías y mis tristezas, por ayudarme a secarme las lágrimas, por enseñarme a bailar y bailar conmigo y por lo que falta caray.

Y a todos los que han estado conmigo de alguna manera. Gracias.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Dra. Laura Calvillo Candell por brindarme la oportunidad de formar parte del laboratorio de paleobotánica, el cual me ha permitido desarrollar mis habilidades y aptitudes para el desarrollo este trabajo, a través de su apoyo académico incondicional y su constante entusiasmo transmitido en cada descripción convirtiéndose en un verdadero reto. Igualmente le doy las gracias por su valioso apoyo personal y dedicación conmigo, por sus valiosos consejos y observaciones minuciosas, mi admiración y cariño.

Al Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz le agradezco por dejar que forme parte de su equipo de trabajo, por su apoyo académico y personal que me ha sido concedido a lo largo de mi estancia en el laboratorio de paleobotánica que espero sea más, por su confianza y paciencia. Gracias Doc.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, Dra. Margarita Collazo Ortega, M. en C. Karina Jimenez Duran, Dra. Ana Laura López Escamilla, Biol. Patricia Olgún Santos y la Dra. Sonia Vásquez Santana por aceptarme en su taller el cual me permitió realizar este trabajo, gracias por las revisiones y comentarios a lo largo de dos años, por dejarme aprender; y a mis compañeros Izchel, Melba, Violeta, Nora, Eréndira, Edgar, Olmo, Manuel y Guillermo gracias.

Al M. en C. Mario Sousa por su ayuda académica en la realización de este trabajo a través de sus comentarios, asesorías, observaciones y por el material herborizado facilitado y su valioso tiempo gracias.

A la Dra. Hilda Flores por aceptar revisar mi trabajo, comentarios y ser parte de mi comité.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Paleobotánica: Enoch, Juliana Méndez, Alejandra Sainz, Emiliano Peralta, Mar Vázquez, Aldo Domínguez, Gris Guerrero, Ixchel Gonzalez, Karla Aguirre, Denisse Hernández, Luis Flores gracias por su apoyo e interés, por compartir conmigo la adicción a las plantas y por hacer tan agradable mi estancia en el laboratorio.

Agradezco al Instituto de Geología UNAM, por el apoyo económico concedido a través de la beca otorgada para la Licenciatura.

A todo el personal del Herbario del Instituto de Biología, UNAM (MEXU) que facilitaron el material para la realización de este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, a todos mis maestros de la carrera, gracias por otorgarme la facilidad de estudiar brindándome todas las facilidades incluyendo biblioteca, laboratorios, salones, gracias por ser mi segundo hogar, orgullosamente PUMA.

ÍNDICE

Resumen	1
I.INTRODUCCIÓN	2
1.1. Eventos geológicos durante el Mioceno	3
1.2. Registro fósil del Cenozoico en México	4
1.3. Estudios paleontológicos en Tlaxcala	5
1.4. Generalidades sobre los grupos estudiados	7
1.4.1. Anacardiaceae	7
1.4.2. Rhamnaceae	8
1.4.3. Leguminosae	10
II. ANTECEDENTES	12
2.1. Justificación	12
2.2. Objetivo	12
2.3. Hipótesis	12
III. METODOLOGÍA	14
3.1. Área de estudio	14
3.2. Material fósil	15
3.3. Observación de caracteres foliares	17
3.4. Comparación del material fósil con plantas actuales	17
3.5. Descripción del material fósil y plantas actuales	19
IV.RESULTADOS	20
4.1. <i>Cyrthopegia</i>	20
4.1.1. Comparación con taxa actuales	23
4.2. Morfotipo 1	26
4.2.1. Comparación con taxa actuales	29
4.3. <i>Lonchocarpus miocenicus</i> sp. nov	32
4.3.1. Comparación con taxa actuales	36
4.4. Ejemplares fósiles no identificados	40
V. DISCUSIÓN.	51
VI. CONCLUSIÓN	59
VII. BIBLIOGRAFÍA	60
VII. APÉNDICES	66

Resumen

Los estudios geológicos y paleontológicos en Tlaxcala han demostrado que a lo largo del Neógeno (~23 ma.-- 1.8 ma.) esta zona sufrió variación en altitud y clima; provocando cambios en la vegetación a través del tiempo. La presencia de una selva tropical durante el Mioceno de Tlaxcala es evidenciada con hojas fósiles de angiospermas de la localidad miocénica San Esteban Tizatlán, Tlaxcala; con base a sus caracteres morfológicos se describieron e identificaron tres morfotipos, uno con afinidad a la familia Anacardiaceae, otro a Rhamnaceae y uno a *Lonchocarpus* (Leguminosae), los cuales actualmente crecen en climas tropicales. La presencia de estos taxones durante el Mioceno permite sustentar la extensión de la flora boreotropical proveniente de latitudes altas de Norte América, reiterando que muchos de los elementos florísticos que formaron parte de la flora en el pasado de México, llegaron de distintas partes del mundo.

Introducción

Desde principios del siglo XIX los estudios paleontológicos se han caracterizado por ser descriptivos, y aportar interpretaciones sobre relaciones con el ambiente en el que vivieron los organismos, además de ubicarlos en la escala de tiempo geológico, marcando el momento en el que se establecieron en la región, dando a conocer detalles de la historia de vida de la región (García-Barrera, 2006). Para este tipo de estudios la paleobotánica es una rama de la paleontología y de la botánica que ayuda al entendimiento de los orígenes y relaciones entre las plantas del presente con las del pasado, apoyándose en diferentes disciplinas para su desarrollo (Steward y Rothwell, 1999).

Por cerca de 130 años, los paleobotánicos han publicado trabajos sobre descripciones paleoflorísticas de angiospermas. Parte de este registro se basa en hojas, frutos, semillas, maderas y polen (Ramírez-Garduño, 1996). Indiscutiblemente los megafósiles de las angiospermas más abundantes son las hojas, que llegan a ser el primer componente del registro fósil durante el Cretácico Inferior, aproximadamente hace 140-120 millones de años, y a partir de ellas los paleobotánicos remarcan su peculiar morfología (Doley y Hickey, 1976).

Las hojas fósiles han sido comparadas con las de las plantas actuales para ser identificadas y posteriormente establecer relaciones taxonómicas (Leaf Architecture Working Group, 1999). Un ejemplo claro de este tipo de ejercicios se basa en la morfología comparada de la arquitectura foliar, que permite comparaciones detalladas de estas hojas, que aportan información importante alrededor de la composición y la flora del pasado (Greenwood, 2005). Hickey (1974) utiliza el término de arquitectura foliar para designar la ubicación y la forma de aquellos caracteres que constituyen la expresión

externa de la estructura de la hoja, incluyendo tipo de venación, configuración marginal, forma de la hoja, posición del pecíolo y tipo de tricomas, así como de estomas. Estudios detallados basados en esta información han mostrado que la mayoría de las familias y géneros poseen patrones consistentes de arquitectura foliar.

Eventos geológicos durante el Mioceno en México

La evolución geológica de México y de América Central durante el Cretácico y el Cenozoico tuvo una influencia importante en el control de la integración de la vegetación en México. Los eventos geológicos que ocurrieron durante este intervalo de tiempo incluyen, por un lado, el desarrollo de grandes provincias magmáticas, como la Sierra Madre Occidental, la cual se orienta de N-S a lo largo de la costa del Pacífico, emergiendo en el norte del país y, expandiéndose durante el Cretácico hasta el Mioceno temprano. Por otro lado, el surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana, un arco volcánico con extensa variedad de estratovolcanes y conos monogenéticos, la cual ha sido activa desde el Mioceno medio y está compuesta por alrededor de 8,000 centros volcánicos en un área aproximada de 1,000 Km por 20-150 Km. (Luca-Ferrati *et al.*, en Velásco -Tapia y Verma, 2001). Su orientación en dirección E-W divide a México en dos regiones: una región subtropical y seca hacia el norte; y una región tropical y húmeda hacia el sur. Así mismo, el margen del Pacífico sur de México ha demostrado que esta fue expuesta a un intenso proceso de intemperismo y erosión (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2006). Estos últimos autores señalan que en México el material ígneo acumulado y las nuevas cadenas montañosas fueron las agentes causantes de la variación en altitud; abriendo y cerrando cuencas con un consecuente cambio en la hidrología. Este proceso, además, controló la magnitud de las barreras naturales y las fuerzas selectivas que influyeron la distribución de

las plantas; otro evento geológico característico del Cenozoico fue la fragmentación y el desplazamiento a lo largo del margen suroeste de la costa del Pacífico de México del Bloque Chortis, que actualmente se expande desde Guatemala a Panamá.

Registro fósil del Cenozoico en México

Las evidencias neobotánicas sugieren fuertemente relaciones entre la flora de México con otras partes del mundo. La identificación de macrofósiles de angiospermas han confirmado la presencia de distintas familias de plantas que crecieron en el pasado geológico del territorio mexicano y que; además formaron, paleocomunidades. Con el estudio del registro fósil y las inferencias neobotánicas se corrobora que en el pasado las plantas y la vegetación en México tuvieron intercambio local y externo importante entre regiones geográficas apartadas de elementos florísticos, además de demostrar la existencia de plantas endémicas con larga historia geológica (Calvillo-Canadell, 2005).

La presencia de plantas en el sur de México provenientes de latitudes altas de América del Norte (e.g., *Alnus*, *Cedrela*, *Engelhardtia*, *Mimosa*, *Platanus*, *Populus*, *Pterocarya*, *Salix*, *Tapirira* y *Tilia*) sugiere que éstas debieron estar presentes en esta zona antes del surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana, la cual funciona de manera importante como barrera biogeográfica. Además de la presencia de esta barrera, la constante perturbación de las comunidades alrededor de la zona, debida a la actividad volcánica, fue un factor selectivo influyente en la evolución y diversificación de linajes y comunidades. Para comprobar esta hipótesis es necesario documentar las relaciones entre las plantas y los cambios en el medio físico derivado de la actividad volcánica (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2000).

Existe otro grupo de plantas que crecieron en el pasado de 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 plantas relacionadas con *Sophora*, *Prosopis*, *Mimosa*, *Acacia* (Leguminosae), *Ficus* (Moraceae), *Rhus*, *Comocladia*, *Pistacia* (Anacardiaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Cedrelospermum* (Ulmaceae), *Karwinskia* (Rhamnaceae), *Mahonia* (Berberidaceae) y *Cercosarpus* (Rosaceae) (e.g. Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002; en Calvillo-Canadell, 2005). Estas plantas muestran que durante el Terciario la vegetación de México compartía muchos elementos con las floras norteñas, 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 (Calvillo-Canadell, 2005).

El estudio de la flora del Mioceno en México incluye trabajos con distinto material fósil y sitios, tales como flores en Simojovel de Allende (Chiapas) por Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz. (2007b) y Calvillo-Canadell *et al.*, (2010), infrutescencias (Baja California) por Estrada-Ruiz y Cevallos-Ferriz, (2007), maderas (Panotla, Tlaxcala) Castañeda-Posadas *et al.*, (2009) y hojas en Ixtapa (Chiapas) por Peralta-Medina, (2009).

Estudios paleontológicos en Tlaxcala

Los estudios paleontológicos realizados en Tlaxcala, México, han demostrado un importante cambio en el área en altitud, clima y fisiografía ocurrida durante los últimos 10 millones de años. Ohngemach y Stracka (1978), a través de un estudio realizado con

polen del Pleistoceno-Holoceno proveniente del volcán la Malinche, Tlaxcala, registran un cambio de temperatura, el cual influyó en el tipo de vegetación; señalan que en la base de la columna la paleovegetación existente era un bosque templado dominado por pinos y robles, el cual fue cambiando un bosque más frío compuesto por *Pinus*, *Abies*, *Picea* y *Juniperus*, el cual posteriormente se transformó debido a la actividad volcánica hasta el punto que actualmente dominan pastizales.

Otro trabajo realizado que describe el cambio de ambiente en Tlaxcala, fue realizado por Rico *et al.* (1993) con base en análisis paleolimnológicos con diatomeas; describen la presencia de un paleolago dulceacuícola de origen Plio-Pleistocénico en la parte central de Tlaxcala, el cual era probablemente alcalino, mesotrópico y de una zona templada; viéndose perturbado por la actividad volcánica de la zona hasta secarse.

Castañeda-Posadas (2004) realizó un estudio en afloramientos del Mioceno, en Panotla, Tlaxcala, donde reportó la presencia de tres tipos de angiospermas *Cedrela* (Meliaceae), cf. *Hypodaphnis* (Lauraceae) y *Terminalia* (Combretaceae) y dos grupos de gimnospermas *Podocarpus* (Podocarpaceae) y *Taxus* (Taxaceae) (Fig.1.). La importancia de estas plantas en Panotla reside en que *Cedrela*, cf. *Hypodaphnis* y *Terminalia* son grupos cuyos parientes actuales se desarrollan en condiciones tropicales, mientras que los parientes actuales de *Podocarpus* y *Taxus* se distribuyen en bosques mesófilos de montaña. Aspectos eco-fisiológicos del desarrollo de *Terminalia*, *Cedrela* y cf. *Hypodaphnis* que se comparten con un análisis paleoambiental, sugieren que estas plantas debieron establecerse en altitudes menores a 900 m.s.n.m (altura limitante para el desarrollo de *Terminalia*), y que el ambiente en que prosperaron tuvo temperaturas elevadas (entre 20° C y 25°C) y constante. Finalmente, los suelos en que crecieron fueron

bien drenados, preferentemente de origen ígneo (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007a).

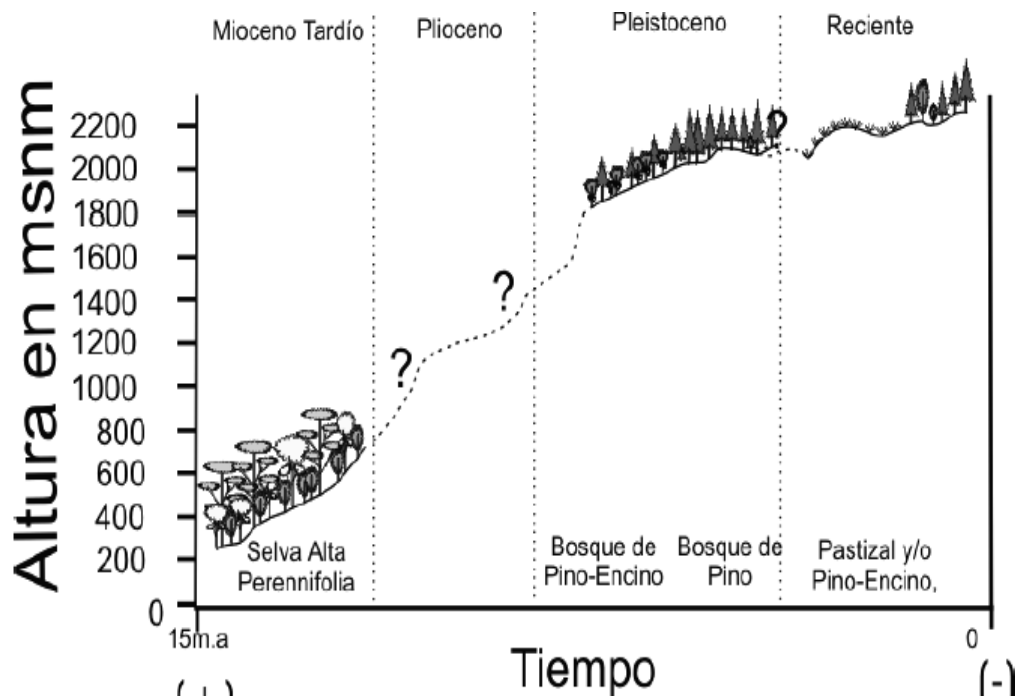


Figura.1. Perfil topográfico muestra el cambio de altitud y de las comunidades vegetales a través del tiempo, según el registro paleobotánico y palinológico de Tlaxcala (Tomado de Castañeda-Posadas, 2004).

Generalidades sobre los grupos estudiados

Anacardiaceae

La familia Anacardiaceae es moderadamente grande, e incluye 68 géneros aproximadamente y 600 especies. El hábito predominante en la familia es arbóreo, seguido de arbustivo, lianas, y muy pocos representantes herbáceos. Las flores son usualmente muy pequeñas, actinomorfas, pentámeras y unisexuales; el fruto es una drupa dispersada por animales (mamíferos y aves), aunque algunos géneros utilizan la dispersión por viento. Se encuentran principalmente en zonas tropicales de todo el mundo,

y los ambientes donde se pueden desarrollar son variados, desde las comunidades clímax de las selvas altas perennifolias y las selvas bajas caducifolias, hasta ambientes perturbados (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005).

Tradicionalmente la familia se ha dividido en 5 tribus, siguiendo la propuesta de Engler (1883, 1886; en Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005); tal como las nombró Engler son Mangifereae, Spondieae, Rhoideae, Semecarpeae y Dominneeae.

Registro fósil

La familia ha tenido un importante registro fósil tales como hojas en Tepexi de Rodríguez (Puebla) (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2002), en La Carroza la Popa (Nuevo León) (Rodríguez-Reyes, 2009), y maderas en Olmos (Coahuila) (Estrada-Ruíz *et al.*, 2010). La taxonomía, evolución y relaciones biogeográficas de la familia han sido raramente discutidas (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005).

México y algunas áreas de Sur América (e.g., el Chaco Argentina), son postulados como importantes centro de diversificación por su alta diversidad y nivel de endemismo (Terrazas-Salgado; en Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002).

Rhamnaceae

La familia Rhamnaceae comprende alrededor de 60 géneros y 550-560 especies, el tipo de hábito varía de arbóreo, arbustivo a herbáceo, son deciduos o siempre verdes, algunas tienen espínas y otras no son ornamentadas. Las flores son pequeñas o actinomorfas, bisexuales o poligámicas, el fruto es pequeño, las hojas alternas u opuestas, y simples, con nervadura pinnada o 3 tres nervaduras que emergen desde la base (Woodson *et al.*,

1971), venación secundaria eucamptódroma y venación terciaria percurrente aproximadamente perpendicular a la vena media. Se trata de una familia cosmopolita y actualmente crecen en regiones tropicales y subtropicales (Jones y Dilcher, 1980), así como en regiones templadas de ambos hemisferios (Fernández-Nava, 1986).

La familia se ha dividido en 11 tribus, una de ellas es Rhamneae, la cual presenta usualmente hojas alternas u opuestas, enteras o serradas; contiene alrededor de 30 géneros incluyendo a *Rhamnus*; que para algunos autores es difícil distinguirla de *Reynosia*, *Rhamnidium*, *Aurodentron* y *Karwinskia* (Medan y Schirarend, 2004). Actualmente la distribución de *Rhamnus* y *Karwinskia* no es paralela, por ejemplo, *Rhamnus californica* se localiza en California, el suroeste de Oregon, y Arizona (Página en red: Servicio Forestal, EUA, 2010), mientras que algunas especies de *Karwinskia* se distribuyen prácticamente en todo el territorio nacional, desde Baja California hasta Yucatán, y de Tamaulipas a Chiapas. La mayor concentración de poblaciones se encuentran en el norte y centro del país; por ejemplo, *Karwinskia mollis* se encuentra en Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí y Tamaulipas, *Karwinski rzedowski* en Durango, Jalisco y Zacatecas (Fernández-Nava, 1992).

Las relaciones filogenéticas de Rhamnaceae han sido discutidas debido a la gran cantidad de caracteres polimórficos que presentan (Medan y Schirarend, 2004).

Registró fósil

En México este grupo se encuentra representado en el Cretácico de Coahuila y también se encuentran en el Oligoceno de Puebla y continúan siendo un componente importante de la vegetación actual de México. Este registro fósil sugiere que el linaje de Rhamnaceae

durante el Cretácico y Paleógeno se desarrolló en el hemisferio norte, evolucionó y así se extendió hacia otras regiones (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2000). Por ejemplo, la familia se conoce en varias localidades de Estados Unidos, incluyendo hojas del Cretácico en Dakota (Daniel *et al.*, 2007) y en el Eoceno Kentucky y Tennessee (Jones y Dilcher, 1980).

Leguminosae

La familia Leguminosae comprende alrededor de 650 géneros y 18 000 especies, es la tercer familia más grande de plantas con flor (Polhill *et al.*, 1978), y en ella domina el hábito herbáceo, seguido del arbóreo y arbustivo, y son anuales o perennes. Sus estructuras reproductoras se organizan en inflorescencias, tipo racimos, panículas y espigas; las flores tienen una estructura variada, típicamente están compuestas de una corola dividida en 5 pétalos; estambres 10 o más libres o unidos por sus filamentos en varias formas, y un pistilo simple o libre. El fruto característico es una legumbre dehiscente o indehiscente y las hojas comúnmente son alternas y compuestas, bipinnadas o pinnadas (Allen y Allen, 1981). Es una familia cosmopolita, la cual se extiende en todos los hábitats terrestres, siendo más numerosa en climas tropicales; su diversidad es grande en áreas con topografía variada y clima estacional (Polhill *et al.*, 1978).

La familia se divide en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae, aunque Hutchinson (1964) y Cronquist (1981) tratan a las tres subfamilias como familias separadas. Papilionoideae presenta hojas pinnadas con tres o más folíolos, raramente simples y algunos tienen zarcillos o espínas, y con flores muy irregulares; se divide en 32 tribus (Allen y Allen, 1981) sin embargo; existen muchos cambios debido a estudios

soportados por datos moleculares, por lo cual muchos géneros han sido movidos de una tribu a otra (Lewis *et al.*, 2005). La tribu Millettieae, por ejemplo, dentro de su circunscripción tradicional contiene 915 especies aproximadamente en 45 géneros, presenta hojas imparpinnadas, de opuestas a alternas; folíolos en varios pares, con lámina de oblonga-lanceolada, reticuladas, nervadura pinnada y comúnmente presentan estipulas (Allen y Allen, 1981).

Dentro de Millettieae el género *Lonchocarpus* Kunth está dividido en 11 sect. (Sousa, en preparación), y está integrado por alrededor de 160 especies de los trópicos de América, con un representante en la costa occidental de África ecuatorial *L. sericeus*. Muchas especies se encuentran en México y en América Central (Sousa, 2009a).

Registro fósil

En México existen varios registros de leguminosas tales como frutos de *Inga* (Mimosoidae), *Senna* (Caesalpinioideae) y *Sophoreae* (Papilionoideae) del Eoceno en la Formación la Corroza la Popa, Nuevo León (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005), maderas de *Mimosoxylon*, *Bajacalifornioxylon* y *Copaiferoxylon* (Mimosoidae) del Oligoceno-Mioceno temprano de la Formación el Cien en Baja California Sur (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994), frutos de similares a *Lysiloma*, *Mimosa*, *Prosopis* y *Sophora* (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1993) y hojas de *Bauhcis* (Caesalpinieae) (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002) del Oligoceno en Tepexi de Rodríguez, Puebla; y flores de *Hymenaea* (Calvillo-Canadell et al., 2010) y *Acaciella* (Miranda, 1963) del Mioceno en Simojovel de Allende, Chiapas.

Las generalidades de las tres familias tratadas en el presente trabajo, se resumen en el Cuadro 1, con el fin de identificar diferencias y semejanzas relacionadas con su registro fósil, distribución, clima, ambiente y hábito.

	Anacardiaceae	Rhamnaceae	Leguminosae (<i>Lonchocarpus</i>)
Registro fósil en México	Cretácico	Cretácico	Primer registro
Distribución	Cosmopolita	Cosmopolita	Neotrópicos y una sp. en África
Clima	Tropical	Tropical	Tropical
Ambiente	Variado	Variado	Variado
Hábito	Arbóreo Arbustivo Lianas Herbáceos	Arbóreo Arbustivo Trepadoras Herbáceos	Arbóreo Arbustivo

Cuadro 1. Comparación del registro fósil en México, distribución, clima, ambiente y hábito entre las familias Anacardiaceae, Rhamnaceae y Leguminosae (*Lonchocarpus*).

Antecedentes

Justificación

El estudio de las hojas fósiles de angiospermas del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, a través de su arquitectura foliar e identificación de caracteres diagnósticos, aportaran información de los posibles componentes paleoflorísticos en el sitio; lo cual servirá para un mejor entendimiento de la taxonomía existente entre las plantas que se desarrollaron en el pasado en esta región.

La mayoría de los estudios taxonómicos se enfocan en caracteres reproductivos, rara vez en caracteres vegetativos, los cuales pocas veces reciben un tratamiento sistemático y detallado. Desde hace por lo menos un par de décadas autores como Cristophel y Hyland (1993) mencionan que el estudio de las hojas, *per se*, cobra mayor importancia en temas forestales y en la paleobotánica; en esta última ha sido especialmente desarrollada por Hickey, Wolfe y otros (e.g. Wolfe, 1975 y Tiffney, 1985).

Objetivo

Descripción e identificación de hojas fósiles de angiospermas de la localidad miocénica en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, con base en caracteres morfológicos foliares, y su comparación con los de plantas actuales.

Hipótesis

El registro paleobotánico en Tlaxcala sugiere, con base al estudio de maderas, que durante el Mioceno existieron elementos florísticos que se desarrollaron bajo condiciones tropicales (*Cedrela*, *cf. Hypodaphnis* y *Terminalia*), por tanto se espera encontrar en las

hojas fósiles de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, plantas con afinidad tropical. Así mismo, si los elementos paleoflorísticos del centro de México tienen una influencia de la Flora Boreotropical, entonces encontraremos plantas de este tipo de flora entre las hojas fósiles de angiospermas en el Mioceno de Tlaxcala.

Metodología

Área de estudio

La localidad de San Esteban Tizatlán está situada en el municipio de Tlaxcala en el estado de Tlaxcala, la cual comprende una superficie de 41.61 km², entre las coordenadas 19° 20' 29.91" N y 98° 12' 53.33" W a un altitud de 2300 a 2500 m.s.n.m. (Figs. 2 y 3). El territorio estatal es mayormente plano al formar parte del Valle de Puebla-Tlaxcala, pero con algunas elevaciones de relieve principalmente en el extremo norte del territorio, donde se encuentran el Cerro Ostos de 2,460 msnm y el Cerro Tepepan de 2,320 msnm. Fisiográficamente todo el municipio pertenece a la Provincia fisiográfica de la Faja Neovolcánica y a la Subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac (Páginas en red: INEGI a, b y c 2010). En la mayor parte del municipio prevalece el clima templado subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura máxima anual es de 24.3°C, y la mínima de 7.2 °C con una precipitación promedio anual de 800 a 1,000 mm (INEGI, 2010). La vegetación que menciona Rzedowsky (1988) para Tlaxcala es pastizal, matorral xerófilo y bosques de coníferas.

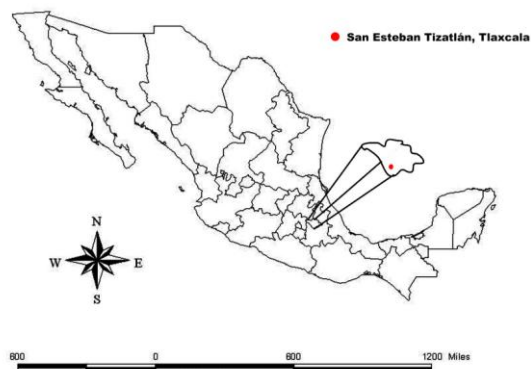


Fig.2. Localización geográfica de San Estebán Tizatlán, Tlaxcala

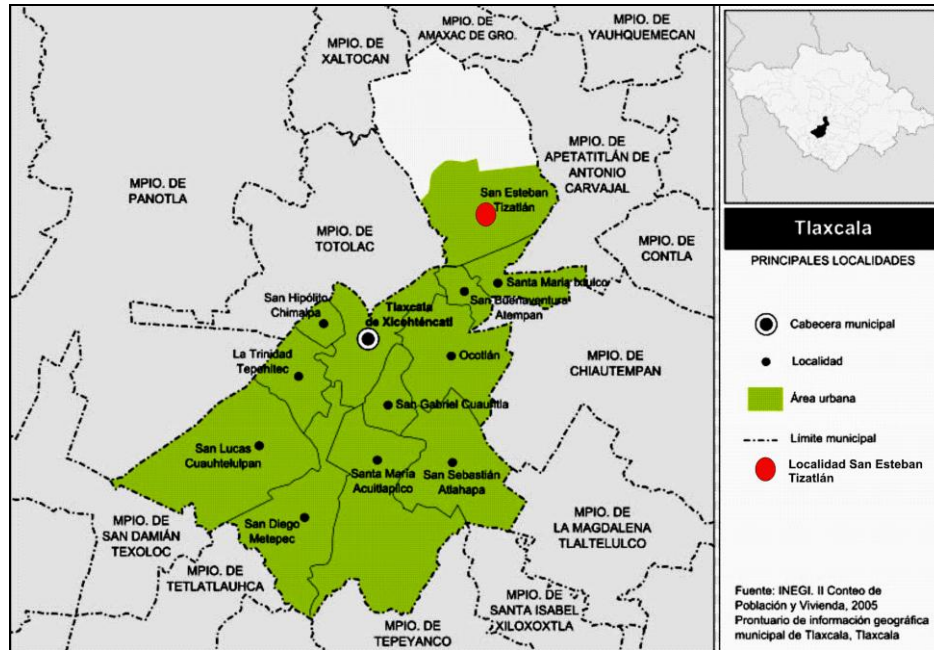


Figura.3. Localización geográfica de San Estebán Tizatlán, Tlaxcala. (Tomado y modificado INEGI, 2010).

Material fósil

El material utilizado para este estudio proviene de la localidad miocénica San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, donde los sedimentos portadores de las hojas fósiles se asignan al Bloque Tlaxcala, el cual se localiza entre la sierra Nevada y las faldas del volcán Malinche, formando una sierra ancha de laderas rocosas, abruptas y cimas aplanadas surcadas por muchas cañadas y zanjas, siendo un paraje rocoso cuyas laderas presentan capas de materiales volcánicos y lacustres que se han depositado y endurecido a lo largo de miles de años (Página en red: Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, 2009). Los sedimentos que afloran en la base del Bloque Tlaxcala son ignimbritas, seguidas por material piroclástico granuloso que fue depositado en los lagos salobres, dando origen a estratos verdes compuestos de nontronita (Castañeda–Posadas, 2007). Originalmente a esta secuencia se le asignó una edad tentativa de Plioceno por no tener

evidencia fósil (von Erffa *et al.*, 1976). Por encima de estos estratos, afloran otros que alternan paleosuelos arcillosos con areniscas finas y medias. Por último, en la cima afloran derrames andesíticos, con edad de 2.6 m.a. y tobas intermedias del Terciario superior (Fig. 3) (Mioceno tardío; INEGI, 1981; Castro, 1999; Castañeda-Posadas 2007.)

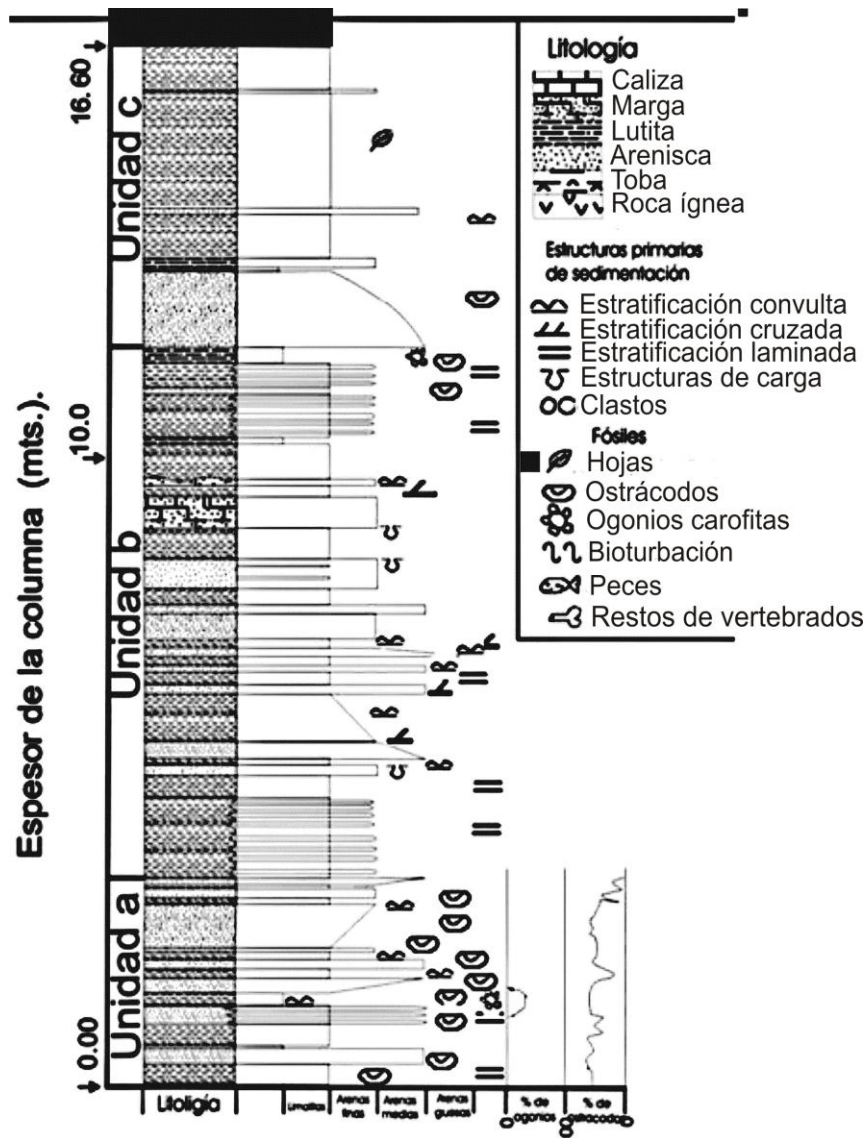


Figura. 3. Columna estratigráfica de la Localidad “La Mina” (Tomado y modificado de Castañeda-Posadas, 2004).

Observación de caracteres foliares

Se revisaron un total de 84 muestras fósiles, preservadas como impresiones carbonosas. Estas hojas se observaron en un microscopio estereoscópico Olympus® Stemi DV4 y Zeiss® Stemi 200-C, para posteriormente ser separadas por grupos, de los cuales se eligieron 13 tipos fósiles de los cuales 3 fueron identificados.

Los tipos fósiles fueron dibujados con ayuda de una cámara lúcida, y fotografiados con un microscopio estereoscópico Olympus® SHZ con cámara digital Olympus® DP1y una cámara modelo Sony® Cyber-Shot DSC-F828; para la elaboración de láminas fotográficas se usó Corel Draw® X4 y Adobe® Photoshop 7.0.

Comparación del material fósil con plantas actuales

Se consultó al especialista en Leguminosae M. en C. Mario Sousa, para la orientación y sugerencia de la posible semejanza del material fósil con el actual; llevando a cabo la comparación con ejemplares herborizados de la colección del Herbario Nacional (MEXU), Instituto de Biología, UNAM, así mismo se consulto la colección de hojas aclaradas actuales del Museo de Paleontología, Universidad de California (Página en red: UMPC: <http://ucmpdb.berkeley.edu>) y del Instituto de Geología UNAM (Página en red: <http://132.248.20.125:3020/>).

No obstante, debido a que en algunos géneros existen varias especies, se eligieron los ejemplares tipo para llevar acabo la comparación con el fósil. Se tomó una muestra de hojas actuales semejantes a los fósiles elegidos para su identificación por ejemplar consultado, para ser sometida a la técnica de aclarado propuesta por Payne (1969)

aplicando algunas modificaciones, como el uso de resina para ser encapsuladas, lo que facilitó su observación. Muchas características, especialmente las relacionadas con los altos niveles de venación, son difíciles de observar en el material del herbario. La técnica de aclarado de hojas tiene la ventaja de permitir la observación de características morfológicas que de otra manera son oscurecidas por los tejidos de las hoja, como el mesófilo, la cutícula gruesa o la presencia de esclereidas; permite, además, la observación al microscopio estereoscópico y óptico, de tal manera que estructuras como los estomas, los tricomas, cristales y altos niveles de venación pueden observarse sin necesidad de dañar permanentemente el material (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005).

La técnica de aclarado de hojas, consiste en varios pasos; sin embargo, debido a que cada hoja tiene características diferentes de color, textura, grosor, contenido de clorofila, alcaloides, y otras sustancias, cada hoja reacciona diferente a la técnica, por lo que las concentraciones y los tiempos pueden variar y es necesario ajustarlos.

1. Las hojas del herbario se rehidratan en agua.
2. Se sumergieron en una solución de NaOH al 20%, después de que ésta hirviera.
3. Las hojas contenidas en NaOH al 20% se pasaron a cloro al 10%.
4. Posteriormente se pasaron a agua y enseguida a alcohol al 50%.
5. Se realizó la tinción de las hojas con safranina.
6. Las muestras de hojas se pasaron a OH a distintas concentraciones que van 50%, 70% y 100%.

7. Las hojas en OH a distintas concentraciones pasaron después a xilol, para finalmente ser montadas en resina agregando 35 gotas de catalizador por cada 100 mL.

Descripción del material fósil y plantas actuales

La descripción de caracteres foliares se realizó bajo el criterio del Manual de Arquitectura Foliar (Leaf Architecture Working Group, 1999 y Manual of Leaf Architecture, 2009) y bibliografía relacionada con el tema.

Resultados

Se describieron un total de trece morfotipos, tres de ellos ubicados taxonómicamente de acuerdo al esquema de clasificación de APG II (2003). Un Morfotipo con afinidad a la familia Anacardiaceae, otro a Rhamnaceae y un tercero al género *Lonchocarpus* (Leguminosae).

CLASE: Magnoliopsida

SUBCLASE: Rosidae

ORDEN: Sapindales

Familia: Anacardiaceae

Género: *Cyrthopegia*

Número de especímenes examinados: Uno

Holotipo: Hoja 127

Estratigrafía: Bloque Tlaxcala

Edad: Mioceno

Diagnosis: Hoja ovada, micrófila, margen entero, ápice recto y base convexa; venación de primer orden pinnada, venación de segundo orden eucamptódroma que llega a ser broquidódroma hacia la parte distal, unión de la vena secundaria con respecto a la vena primaria excurrente; presencia de venas intersecundarias fuerte; venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente mixto; venación de cuarto orden reticulado regular; venación de quinto orden reticulado regular y vénulas no ramificadas.

Descripción: Folíolo completo (Lamina 1. Fig. A.), forma ovada, simétrica, con 45 mm de largo y 14 mm de ancho, micrófila (420 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto al parecer recto formando un ángulo agudo de 55°, base convexa con un ángulo agudo de 64° (Lámina 1. Fig. E.). Venación primaria pinnada del tipo monopodial.

Venación secundaria eucamptódroma en el 75% de la lámina aproximadamente, con disposición alterna, y llega a ser broquidódroma en la parte distal, en un 25% de la lámina, con disposición alterna. El espaciamiento de las venas secundarias es irregular (Lámina 1. Fig. B). El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos e inconsistentes varían de 50° a 60° y proximalmente decrecen ligeramente. La unión de las venas secundarias mayores con la vena media es excurrente. Presencia de vena intersecundaria fuerte, con curso proximal y distal paralelo a las venas secundarias mayores, largo con respecto a las secundarias subyacentes < 50% con una frecuencia de 1 por área intercostal (Lámina 1. Fig. D.). Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente mixto con curso sinuoso, ángulo obtuso que incrementa proximalmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de las terciarias epimediales es perpendicular a la vena media y la porción exmedial es paralela a las terciarias intercostales (Lámina 1. Fig. C y D). Venación de cuarto orden reticulado regular, venación de quinto orden reticulada regular, formando areolas bien desarrolladas, de 4 a 5 lados.

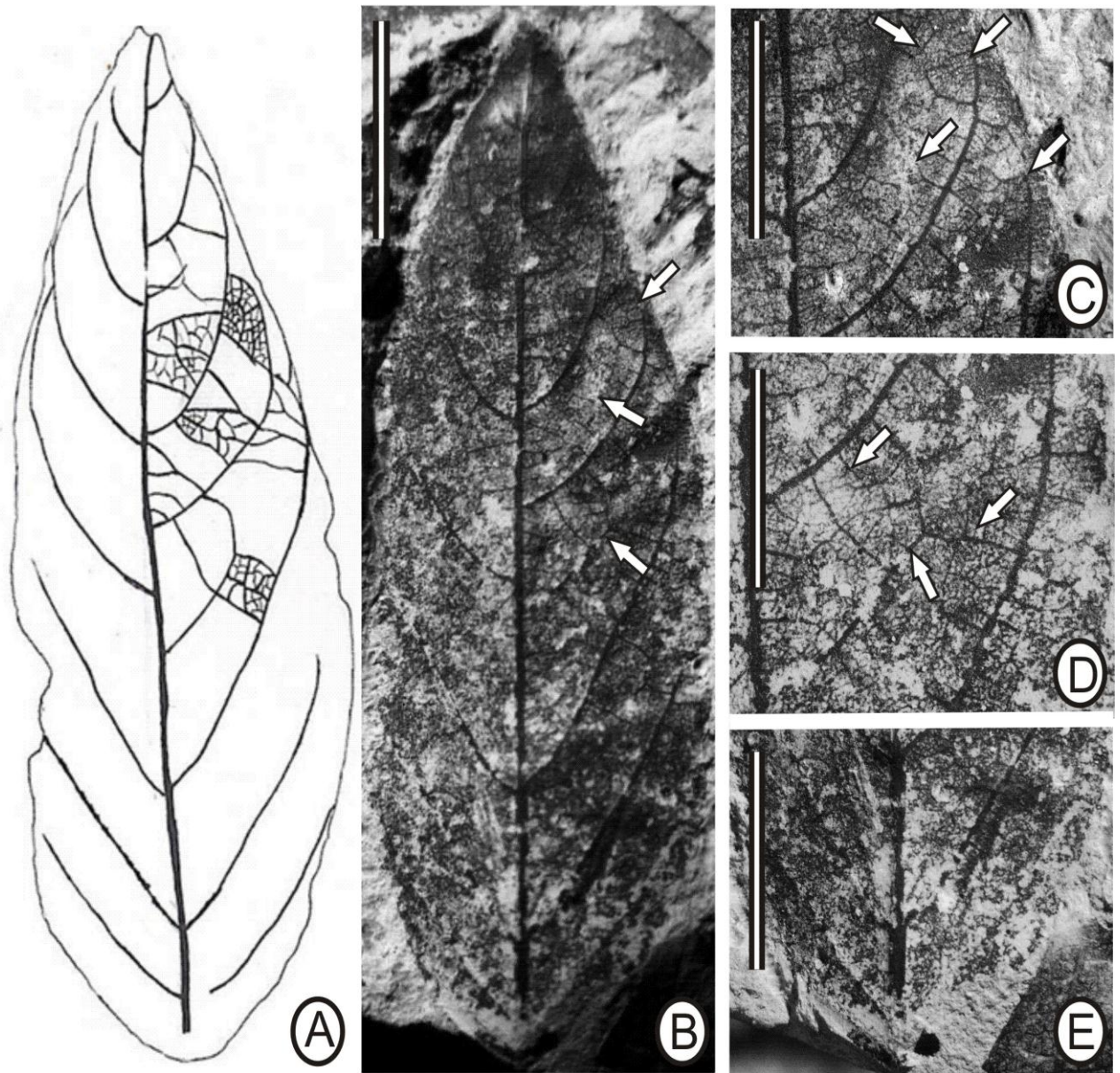


Lámina 1. A. Esquema del *Cyrthopegia*. Hoja fósil completa B. Lámina de *Cyrthopegia* (escala= 10 mm), flecha superior venación de segundo orden broquidódroma en la parte distal, flecha media venación de tercer orden percurrente mixto, flecha inferior venación intersecundaria fuerte. C. Flecha superior izquierda venación de cuarto orden reticulado regular, flecha superior derecha venación de quinto orden reticulado regular formando aerolas de 4 a 5 lados, flecha inferior izquierda venación de tercer orden percurrente mixto y flecha inferior derecha venación de segundo orden broquidódroma. D. Flecha superior venación de cuarto cuarto orden reticulado regular, flecha media vena intersecundaria fuerte y flecha inferior venación de quinto orden reticulado regular. E. Base convexa.

Comparación con taxa actuales

Dentro de la familia Anacardiaceae la venación secundaria del tipo eucamptódroma es común, y se encuentra presente en los géneros *Cyrtocarpa* Kunth, *Dracontomelon* Blume, *Nothopegia* Blume, *Tapirira* Aubl. y *Pseudopondias* Engl. (Lámina 2) (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005); además de este carácter *Cyrthopegia* comparte otros caracteres, tales como, margen entero, base convexa, el primer orden de venación pinnada, y la venación de cuarto orden reticulado regular. El material fósil de Tlaxcala puede diferenciarse de *Dracontomelon dao* Merrill et Rolfe por el tercer orden de venación reticulado poligonal, mientras que en *D. cumingianum* Baill. la venación de tercer orden es percurrente mixto (alterno/percurrente) con curso inconsistente; en *Pseudopondias microcarpa* Engl. el curso es convexo, en *Tapirira mexicana* March. el curso es sinuoso, mientras que en *Nothopegia beddomie* Gamble es recto (Lámina 3. Fig. B, C y D). Así mismo, en *Cyrtocarpa procera* H.B.K., *Tapirira mexicana* (Lámina 3. Fig. A y B) y *Pseudopondias microcarpa* las venas de quinto orden son dicotómicas mientras que *Dracontomelon dao* y *Nothopegia beddomie* es reticulado regular (Lámina 3. Fig. C y D) al igual que *Cyrthopegia*. Por presentar caracteres foliares similares con distintos géneros de Anacardiaceae, y por el mosaico de caracteres que presenta el fósil, es difícil de definir y determinar con exactitud a que género actual se parece más; sin embargo, presenta mayor afinidad con *Cyrtocarpa procera* y *Nothopegia beddomie* por compartir un mayor número de caracteres (Apéndice 1). Por la mezcla de caracteres presentes en el fósil y su mayor parecido con *Cyrtocarpa* y *Nothopegia*, podemos reconocerlo como un nuevo género *Cyrthopegia*.

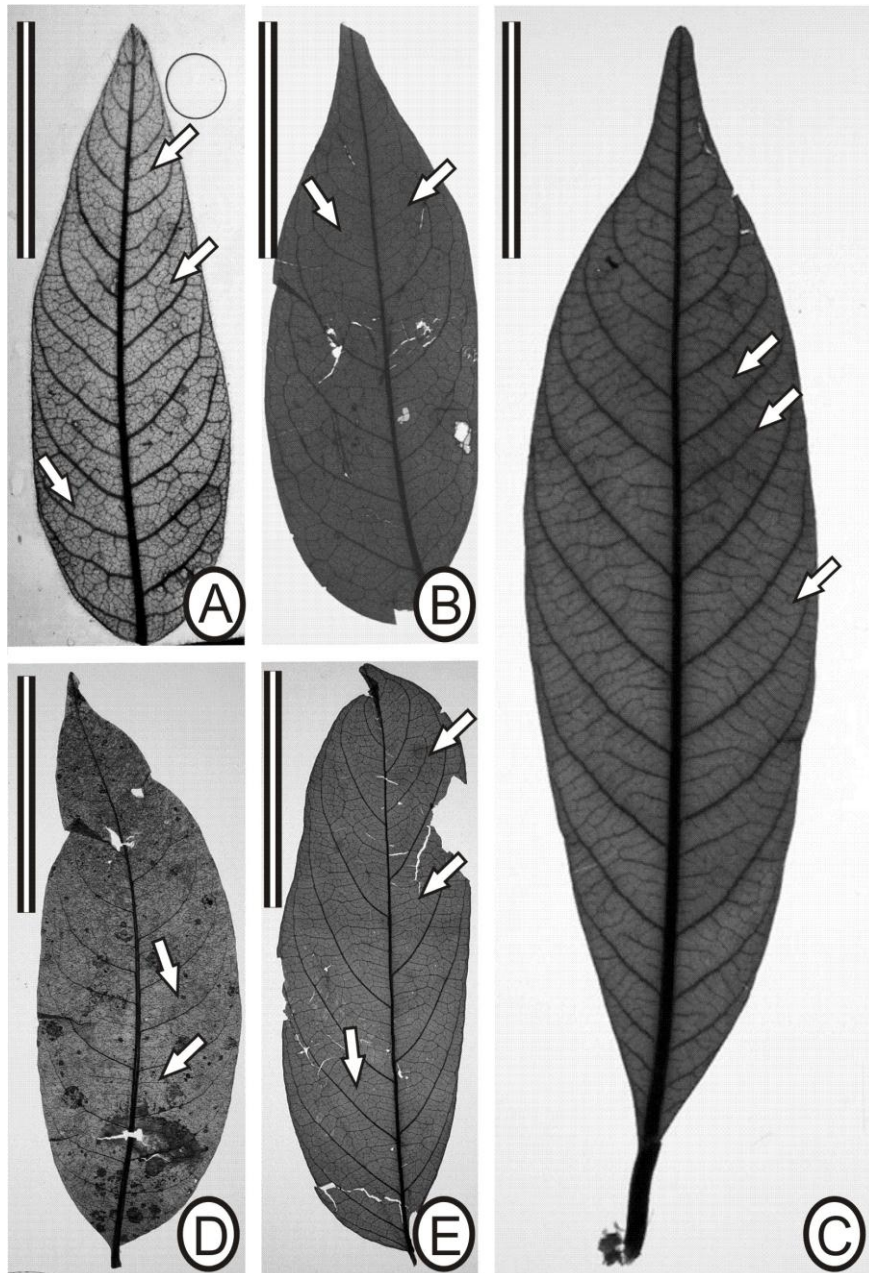


Lámina 2. Hojas aclaradas (Tomado y modificado de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). **A.** *Cyrtocarpa procera* (escala=10 mm) flecha superior derecha venación intersecundaria, flecha inferior derecha venación de tercer orden percurrente alterno. **B.** *Dracontomelon dao* (escala=20 mm) flecha derecha venación intersecundaria y flecha izquierda venación de tercer orden reticulado poligonal. **C.** *Nothopegia beddomie* (escala=10 cm) flecha superior derecha venación de tercer orden percurrente mixto, flecha media, vena intersecundaria y flecha inferior derecha venación de cuarto orden reticulada regular. **D.** *Tapirira mexicana* (escala=20 mm) flecha superior derecha venación de tercer orden percurrente mixto y flecha inferior derecha venación intersecundaria. **E.** *Pseudopondias microcarpa* (escala=52 mm) flecha superior derecha venación intersecundaria, flecha inferior derecha vena intersecundaria y flecha izquierda venación de tercer orden percurrente mixta.

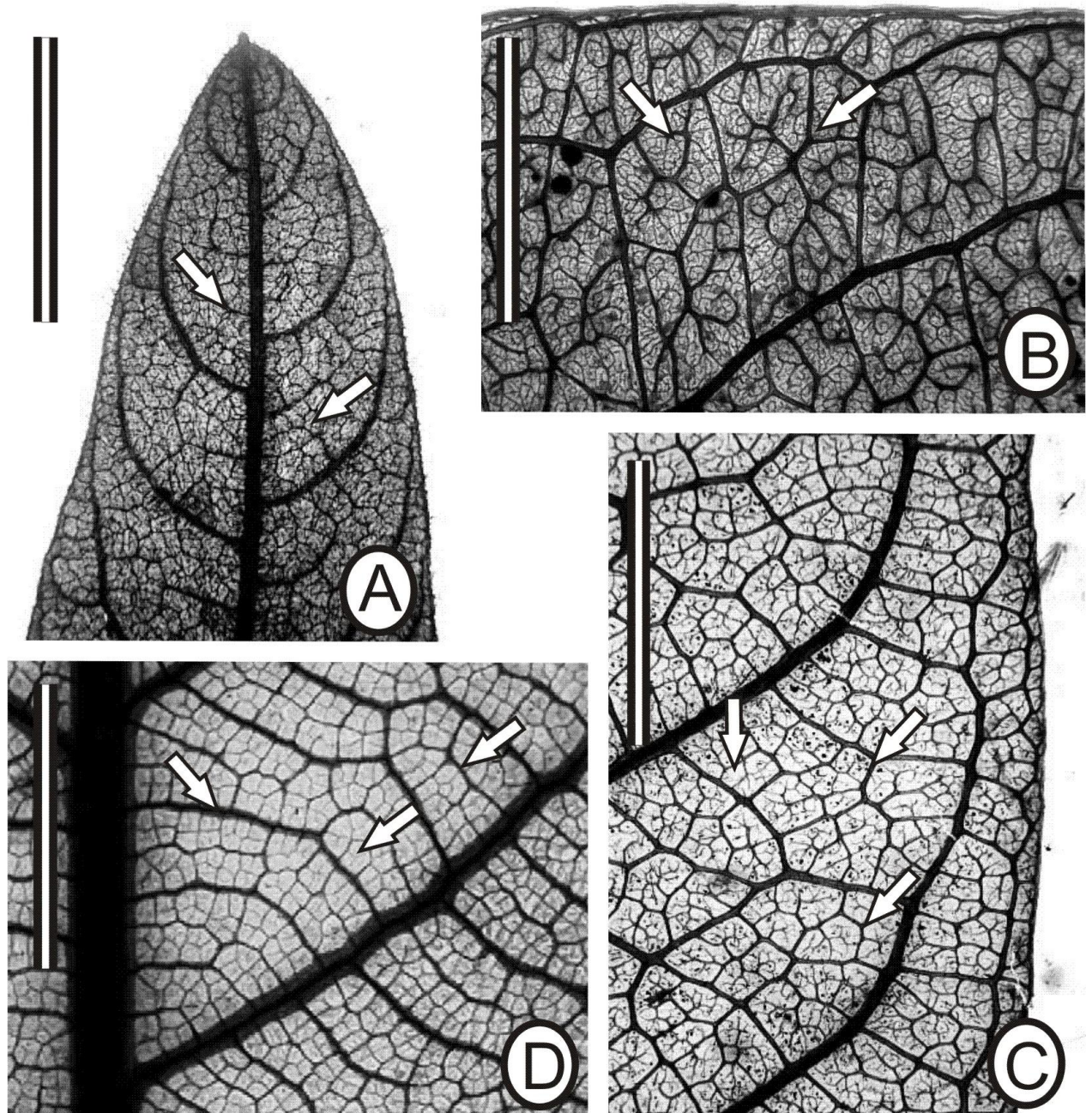


Lámina 3. Hojas aclaradas (Tomado y modificado de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). **A.** *Cyrtocarpa procera* (escala= 5 mm) flecha derecha venación de tercer orden percurrente alterna y flecha izquierda venación de cuarto orden reticulado regular. **B.** *Tapirira mexicana* (escala= 5 mm) flecha derecha venación de cuarto orden reticulado regular y flecha izquierda venación de quinto orden reticulado regular. **C.** *Dracontomelon cumingianum* (escala= 5 mm) flecha derecha superior reticulado regular, flecha derecha inferior venación de cuarto orden reticulado regular y flecha izquierda venación de quinto orden percurrente mixto y **D.** *Nothopegia beddomie* (escala= 5 mm) flecha derecha venación de tercer orden percurrente mixta, flecha derecha inferior venación de cuarto orden percurrente mixta y flecha izquierda venación de quinto orden dicotómica.

ORDEN: Rosales

FAMILIA: Rhamnaceae

TRIBU: Rhamneae

Morfotipo 1

Número de especímenes examinados: Uno

Holotipo: Hoja 018

Estratigrafía: Bloque Tlaxcala

Edad: Mioceno

Diagnosis: Hoja oblonga, micrófila, margen entero, ápice y base convexa; pecíolo con unión marginal, venación de primer orden pinnada, segundo orden eucamptódroma, unión de la vena secundaria con respecto a la vena primaria excurrente, presencia de un par de venas basales agudas, venación de tercer orden percurrente mixto; venación de cuarto orden percurrente alterna, venación de quinto orden reticulado regular.

Descripción: Hoja simple incompleta, forma oblonga, simétrica, con 44 mm de largo y 14 mm de ancho, micrófila (411 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto al parecer convexo formando ángulo agudo de 43°, base convexa con ángulo agudo de 60° (Lámina 4. Fig. A). Unión de la lámina con el pecíolo del tipo marginal (Lámina 4. Fig. E). Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma (Lámina 4. Fig. B y C) con disposición alterna. El espaciamiento de las venas secundarias disminuye hacia la zona proximal. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y disminuyen hacia la zona proximal, varía de 40° a 30°. La unión de las venas secundarias mayores con respecto a la vena primaria es excurrente. Presencia de un par de venas basales agudas. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente mixto con curso sinuoso, ángulo obtuso que

decrece proximalmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial es perpendicular a la vena media y paralelo a las secundarias mayores, y la porción exmedial es paralela a las terciarias intercostales. Venación de cuarto orden percurrente alterna, venación de quinto orden reticulado regular, formando aerolas, de 5 a 6 lados (Lámina 4.Fig. D).

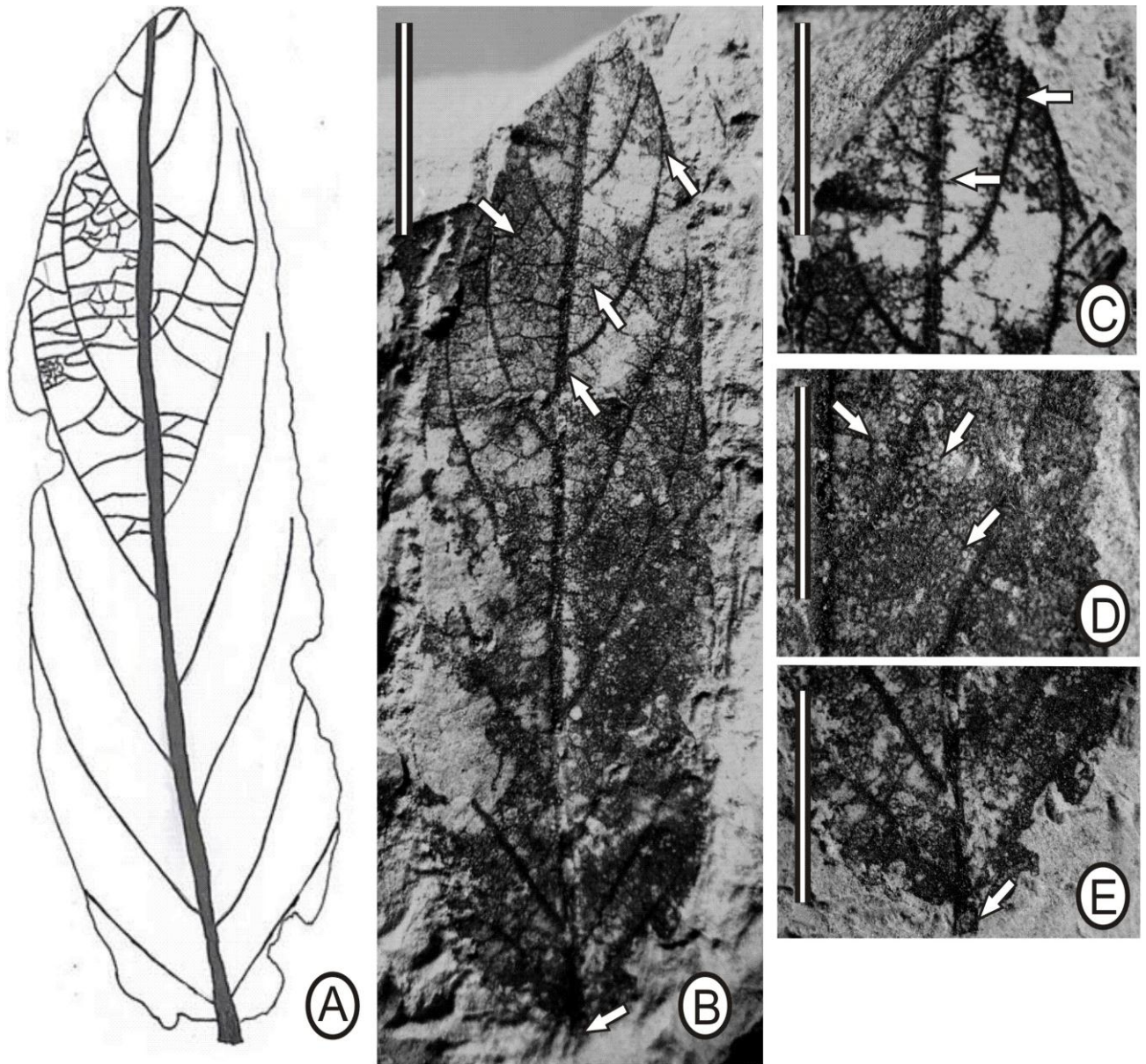


Lámina 4. A. Esquema del Morfotipo 1. **B.** Hoja fósil incompleta (escala=8 mm) flecha superior derecha venación de segundo eucamptódroma, flecha superior izquierda venación de tercer orden percurrente mixto, flecha media venación de cuarto orden percurrente alterna, flecha media venación de primer orden pinnada y flecha inferior pecíolo. **C.** Ápice convexo, flecha superior derecha venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de primer pinnada. **D.** Flecha superior derecha venación de tercer orden percurrente mixto, flecha media venación de quinto orden reticulado regular y flecha inferior venación de cuarto orden percurrente alterna. **E.** Base convexa, flecha pecíolo.

Comparación con taxa actuales

Existen varias características morfológicas diagnósticas en el Morfotipo 1 que se han descrito para la familia Rhamnaceae, tales como hojas simples, muchas de las cuales tienen margen entero, la venación primaria pinnada, venación secundaria eucamptódroma y la venación de tercer orden percurrente con un espaciado angosto (Peppe *et al.*, 2007), las cuales son aproximadamente perpendiculares con la vena media (Jones y Dilcher, 1980), estos caracteres se presentan en el Morfotipo 1, aunque la venación de tercer orden es percurrente mixto (alterno y opuesto).

Dentro de la familia Rhamnaceae, la tribu Rhamneae comúnmente presenta hojas alternas u opuestas y enteras e incluye a *Rhamnus* y *Karwinskia* (Medan y Schirarend, 2004) con quien el Morfotipo 1 tiene importantes semejanzas. El fósil se asemeja a *Rhamnus tomentella* Benth. (Lámina 5. Fig. A y B) y *Rhamnus californica* Eschsch. (Lámina 5.Figs. C y D) al tener el primer orden de venación pinnado, venación secundaria eucamptódroma, y venación de tercer orden percurrente mixto, dominando el opuesto; sin embargo difieren por la forma de la lámina que es oblonga en el Morfotipo 1 y elíptica en las actuales, y los ángulos de las venas secundarias van incrementando hacia zona proximal, mientras en el fósil decrece.

Así mismo, la semejanza del fósil con *Karwinskia* se debe a la forma oblonga, la venación eucamptódroma y el tercer orden de venación percurrente alterno como en *Karwinskia rzedowskii* Fernández, *Karwinskia humboltiana* Roem & Schult y *Karwinskia mollis* Schlecht (Lámina 6. Figs. A, B y C). La mezcla de caracteres presentes en el fósil de *Karwinskia* y *Rhamnus* ha dificultado su identificación; sin embargo el primer orden de

venación pinnado, el segundo orden eucamptódroma y el tercer orden percurrente mixto indican que se trata de un miembro de la familia Rhamnaceae (Apéndice 2).

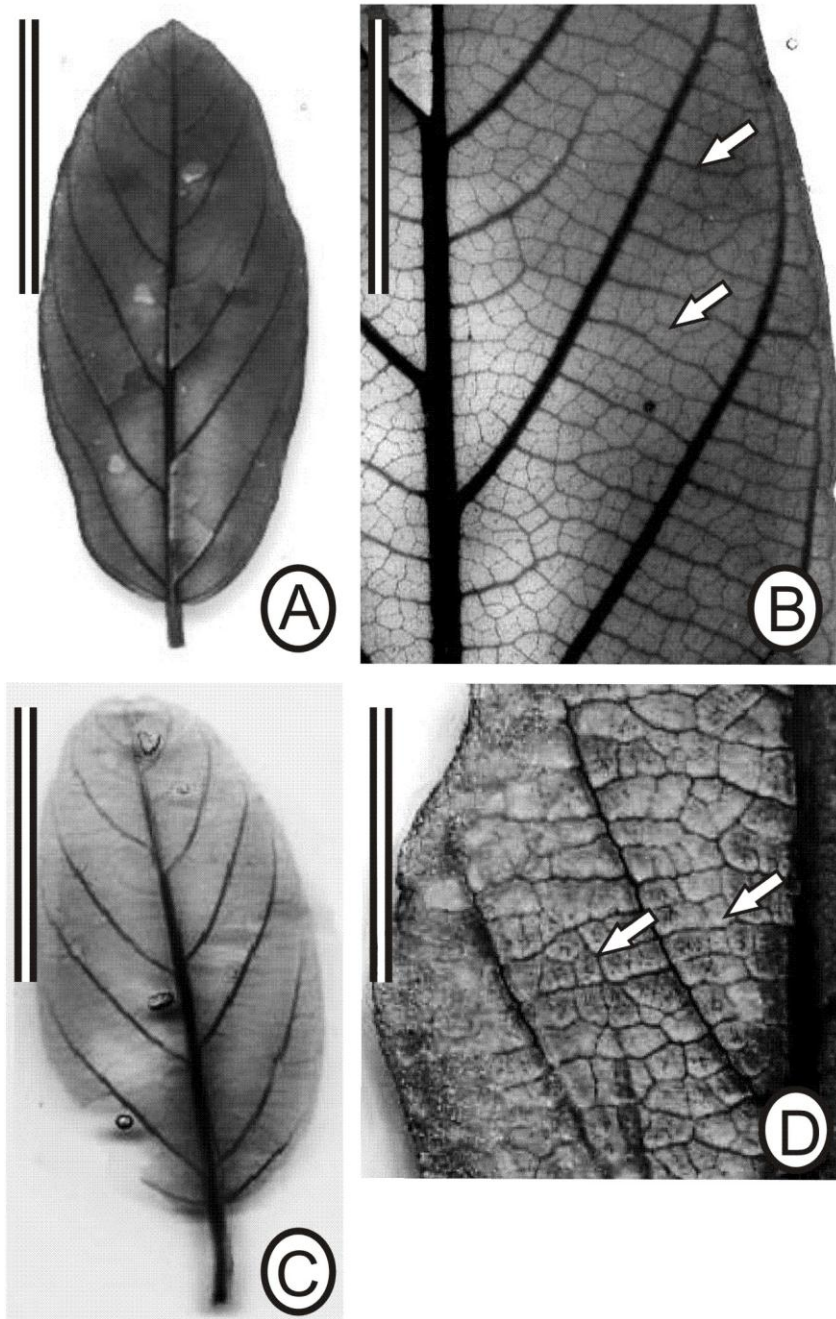


Lámina 5. A y B. *Rhamnus tomentella* (escala= 20 mm) flecha superior derecha venación de tercer orden percurrente opuesta y, **C. y D.** *Rhamnus californica* (escala= 20 mm) flecha superior derecha venación de tercer orden percurrente opuesta (tomado de Museo de Paleontología, Universidad de California UMPC, Página en red: <http://ucmpdb.berkeley.edu>).

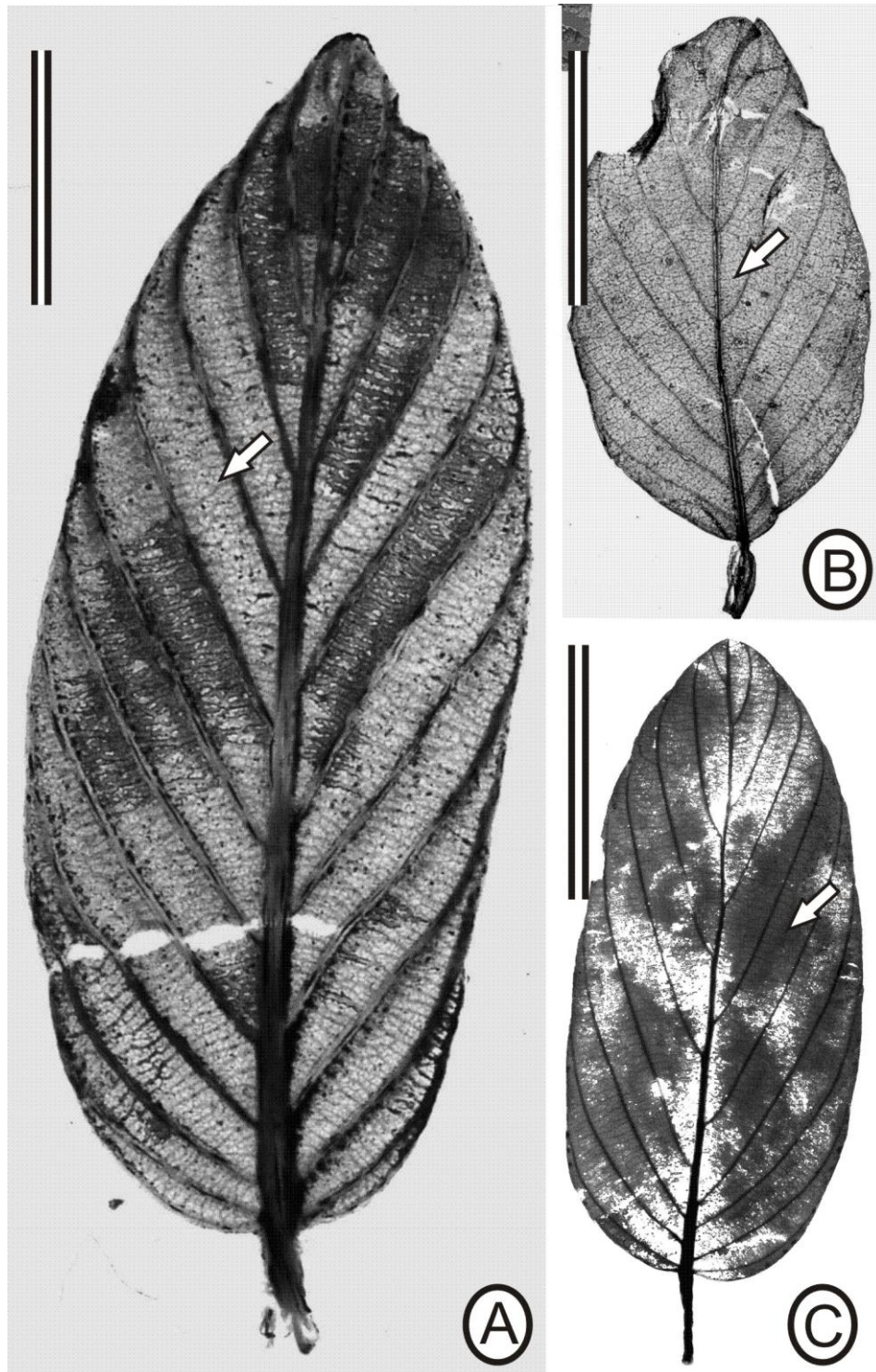


Lámina 6. A. *Karwinskia rzedowskii* flecha venación terciaria percurrente mixta. B. *Karwinskia humboltiana* flecha venación terciaria percurrente mixta. C. *Karwinskia mollis* flecha venación terciaria percurrente mixta

(tomado de Colección de hojas aclaradas, Instituto de Geología, UNAM, 2010. Página en red: <http://132.248.20.125:3020/>).

FAMILIA: Leguminosae

SUBFAMILIA: Papilionoideae

TRIBU: Millettieae

GÉNERO: *Lonchocarpus* Kunth

ESPECIE: *Lonchocarpus miocenicus* Hernández-Damián

Número de especímenes examinados: Tres (22, 23 y 30)

Holotipo: 22

Estratigrafía: Bloque Tlaxcala

Edad: Mioceno

Diagnosis: Folíolo elíptico, micrófilo, margen entero, ápice y base convexa; pecíolo pulvinado con unión marginal; venación primaria pinnada, secundaria craspedódroma, unión de la vena secundaria con respecto a la vena primaria decurrente; venas basales y venas intersecundarias débiles. Venación de tercer orden percurrente opuesto con curso sinuoso, cuarto orden de venación reticulado regular, formando aerolas bien desarrolladas de 5 a 6 lados.

Descripción: Folíolo incompleto (Lámina 7. Fig. A-Lámina 8. Fig. A), forma elíptica, simétrica, que va de 92 a 53 mm de largo y de 26 a 18 mm de ancho, micrófila (de 1595 a 468 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo formando un ángulo agudo de 83 a 61°, base convexa con un ángulo agudo de 83° a 65°. Unión de la lámina con el pecíolo pulvinado del tipo marginal (Lámina 7. Fig. D-Lámina 8. Fig. D). Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria craspedódroma con disposición alterna. El espaciamiento de las venas secundarias decrece ligeramente hacia la zona proximal. El ángulo de las venas secundarias con

respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y varían de 40° a 83 ° incrementan proximalmente ligeramente (Lámina 7.Fig. D-Lámina 8. Fig. D). La unión de las venas secundarias con respecto a la vena primaria decurrente (Lámina 9. Fig. A). Presencia de un par de venas basales obtusas (Lámina 7.Fig. D-Lámina 8. Fig. D), e intersecundarias débiles con curso proximal y distal paralelo a las venas secundarias mayores, largo con respecto a las secundarias subadyacentes <50% con una frecuencia de 1 por área intercostal (Lámina 8. Fig. A). Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto y mixto dominado el primer tipo en la lámina, con curso sinuoso, ángulo obtuso y decrece exmedialmente. Terciarias epimediales percurrente opuestas, la porción admedial de las terciarias epimediales es paralela a las terciarias intercostales y la porción exmedial es paralela a las terciarias intercostales (Lámina 7.Fig. C-Lámina 8. Fig. C). Venación de cuarto orden reticulado regular formando aerolas de 5 a 6 lados (Lámina 9. Fig. B). Presencia de vénulas sin ramificación.

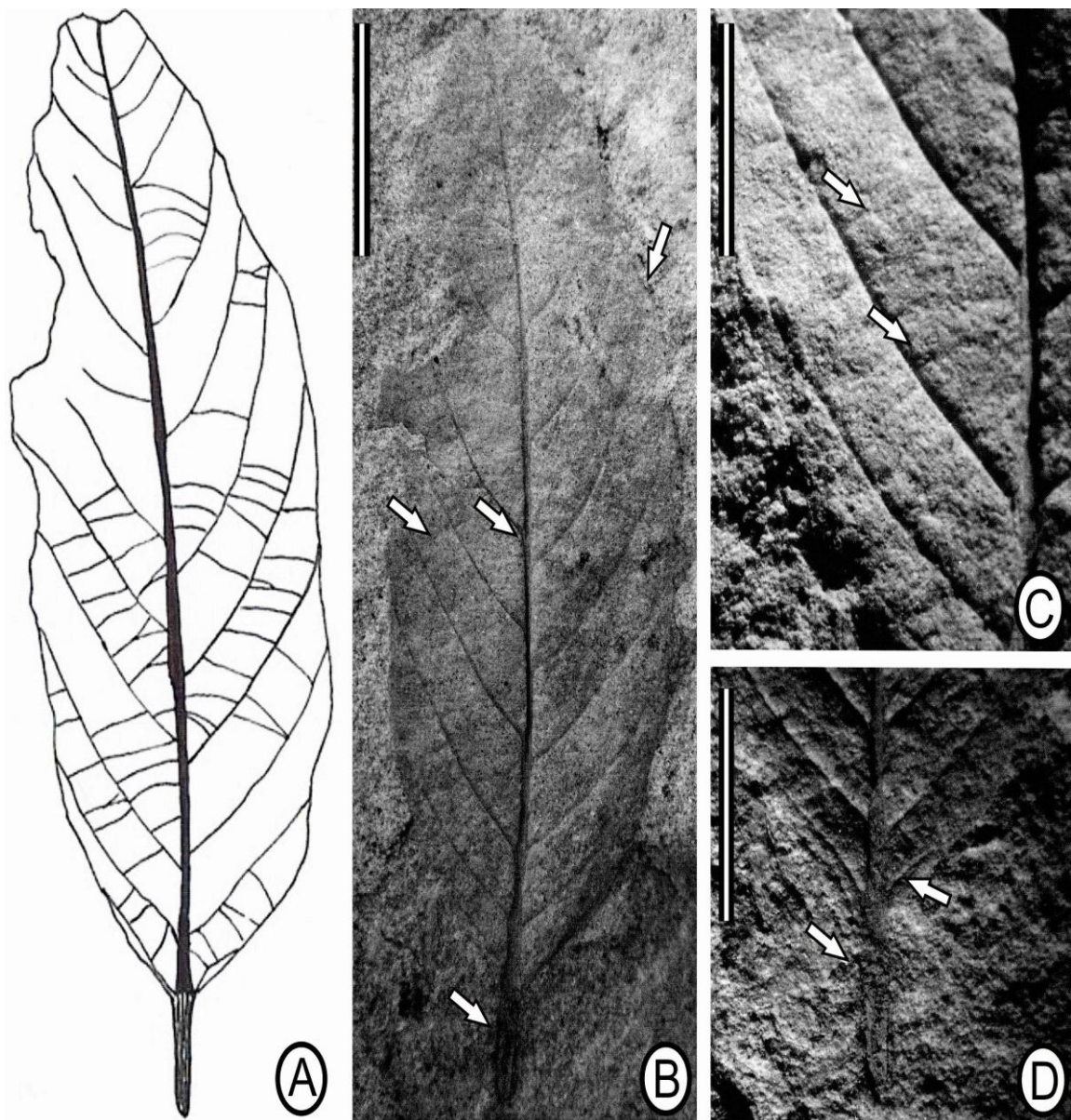


Lámina 7. A. Esquema del *Lonchocarpus miocenicus* sp. nov. **B.** Hoja fósil incompleta (escala= 10 mm), flecha superior venación de segundo orden craspedódroma, flecha media superior unión de la vena secundaria con la vena media del tipo decurrente, flecha media inferior venación de tercer orden percurrente opuesto y flecha inferior pecíolo pulvinado. **C.** flecha superior venación de tercer orden percurrente opuesto con curso sinuoso y flecha inferior venación de cuarto orden reticulado regular. **D.** Base de la lámina, flecha superior venas basales obtusas y flecha inferior pecíolo pulvinado.

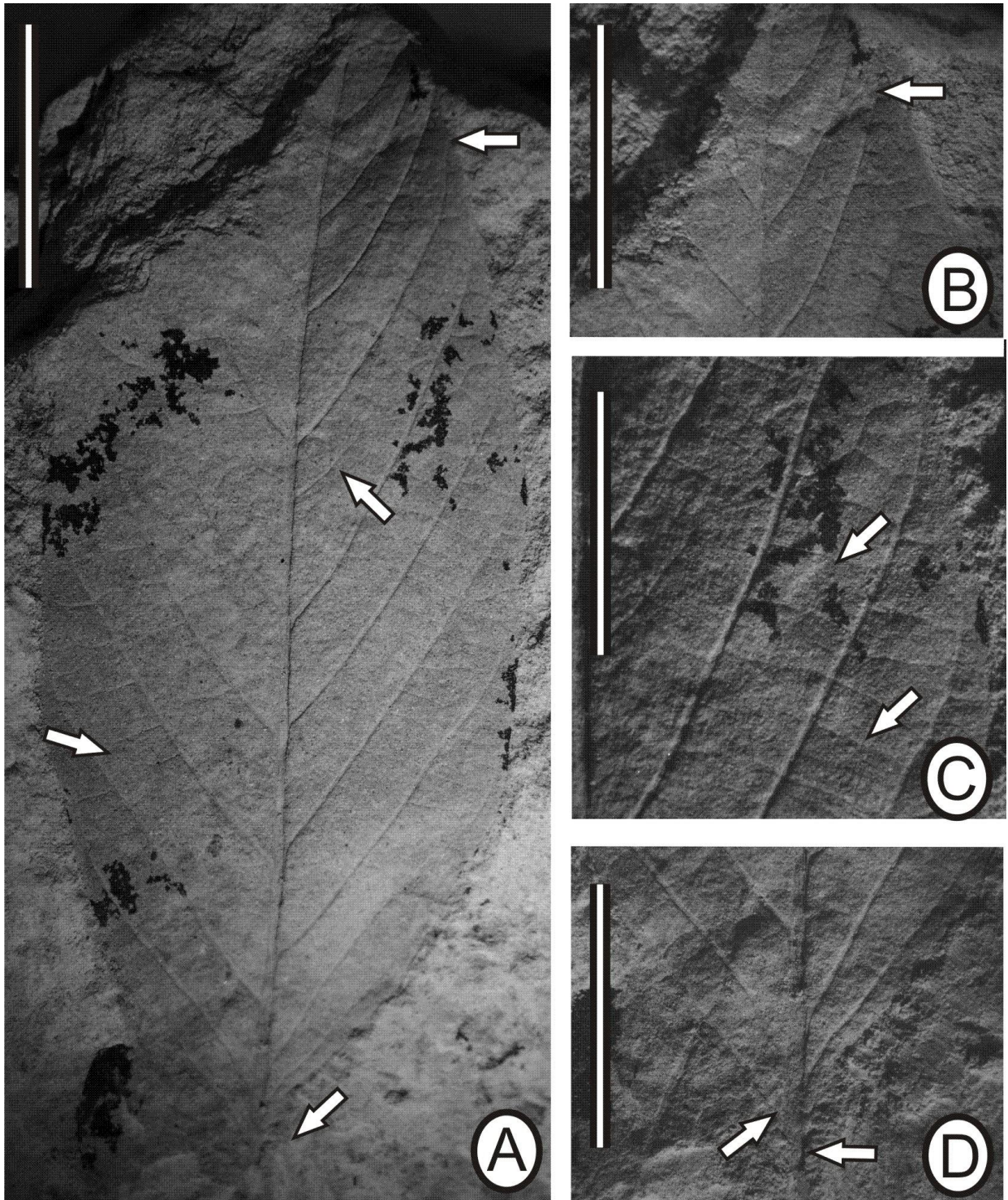


Lámina 8. *Lonchocarpus miocenicus* sp. nov. **A.** Hoja fósil incompleta (escala= 32 mm) flecha derecha superior venación de segundo orden craspedódroma, flecha media venación intersecundaria débil y flecha izquierda venación de tercer orden percurrente opuesto y flecha inferior derecha base convexa. **B.** Ápice, flecha venación de segundo orden craspedódroma, **C.** Flecha superior venación de tercer orden percurrente opuesta y flecha inferior venación de cuarto orden reticulado regular, **D.** Base convexa flecha izquierda venación basal y flecha derecha venación inferior peciolo pulvinado.

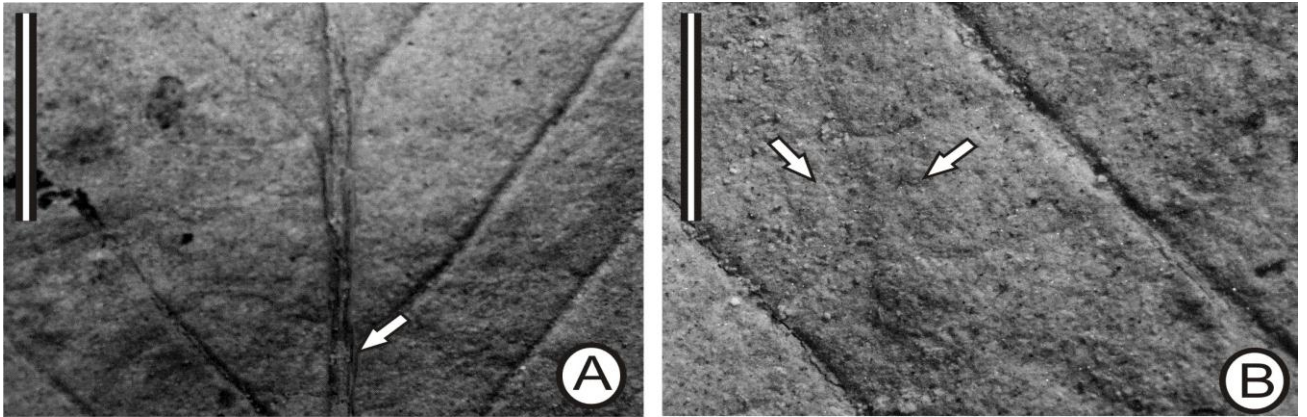


Lámina 9. *Lonchocarpus miocenicus* sp. nov. **A.** Flecha unión de la venación secundaria con la vena media del tipo decurrente (escala= 10 mm), **B.** Flecha derecha venación de cuarto orden reticulado formando aerolas de 5 o 6 lados y flecha izquierda vénula sin ramificar (escala= 10 mm).

Comparación con taxa actuales

La hoja fósil presenta caracteres que la asocian a *Lonchocarpus* Kunth sect. *Obtusifolii* Bentham M. Sousa (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae). Las hojas de esta sect. según Sousa (2009a) son pelosas, epunteadas y en ocasiones foveoladas; tienen folíolos con el ápice obtuso a emarginado, en ocasiones acuminados y nervaduras frecuentemente realzadas, camptódromas o craspedódromas.

De la sect. *Obtusifolii* se prepararon para comparar con el fósil *Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli, *L. phlebophyllus* Standley y Steyermark, *L. pilosus* M. Sousa, *L. costaricensis* (Donn. Sm.) Pittier y de la sect. Standley *L. phaseolifolius* Benth (Lámina 10. y 11.); mismo que comparten con el fósil el pecíolo pulvinado, margen entero, lámina simétrica, venas realzadas, venación primaria pinnada, el segundo orden de venación craspedódromo con unión decurrente a la vena media, un par de venas basales obtusas, venas intersecundarias débiles y venación de tercer orden percurrente opuesto con curso sinuoso.

A pesar de la enorme similitud del fósil con las actuales no se puede determinar de que especie se trata, pues las actuales son muy parecidas entre si en los patrones de venación mayor, y difieren entre ellas en la forma de la lámina. Sin embargo, el fósil presenta una mayor afinidad con *L. eriocarinalis* y debido a que presenta similitud en la forma de la lámina elíptica, base convexa y el cuarto orden de venación reticulado regular formando aerolas bien desarrolladas de 5 o 6 lados, así mismo el tamaño micrófilo nos indica mayor similitud con *L. eriocarinalis* (Apéndice 3). El mosaico de caracteres encontrados sugiere que debemos reconocer una especie nueva hasta que la reconstrucción completa de la planta pueda confirmar o cambiar esta decisión.

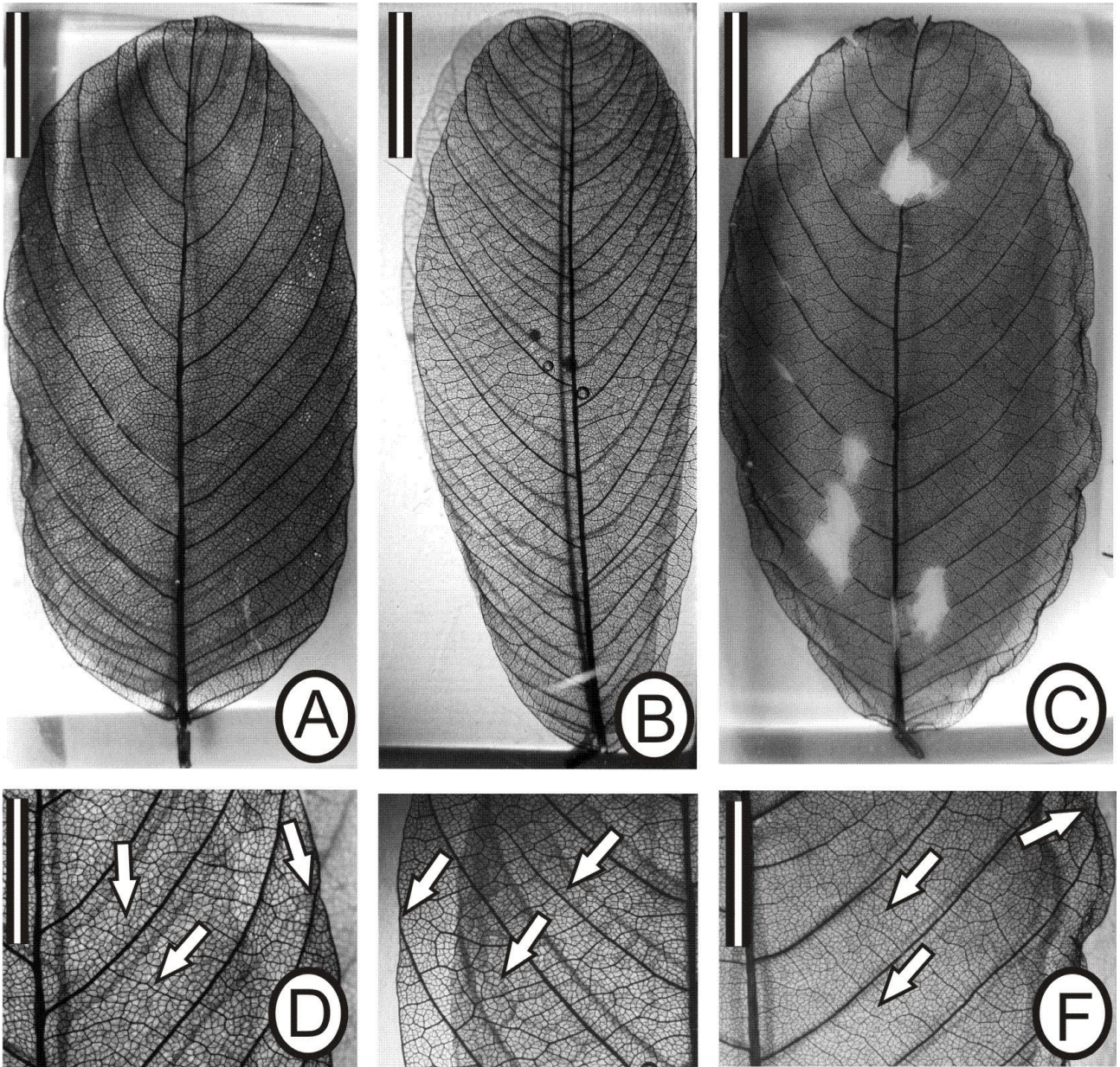


Lámina 10. Hojas aclaradas de *L. eriocarinalis*, *L. phlebophyllus* y *L. pilosus* **A.** folíolo de *L. eriocarinalis* (escala= 18 mm). de forma elíptica. **B.** folíolo de *L. phlebophyllus* (escala= 14 mm) de forma obovada. **C.** folíolo de *L. pilosus* (escala= 21 mm) de forma elíptica **D.** Acercamiento de *L. eriocarinalis* (escala= 5 mm) flecha derecha venación de segundo orden craspedódoma, flecha media venación de tercer orden percurrente opuesto y flecha izquierda venación de cuarto orden reticulado regular. **E.** Acercamiento de *L. phlebophyllus* (escala= 5 mm) flecha izquierda venación de segundo orden craspedódoma, flecha derecha venación de tercer orden percurrente opuesto y flecha media venación de cuarto orden percurrente alterna. **F.** Acercamiento de *L. pilosus* (escala= 5 mm) flecha derecha venación de segundo orden craspedódoma, flecha media venación de tercer orden percurrente opuesto y flecha inferior venación de cuarto orden reticulado regular.

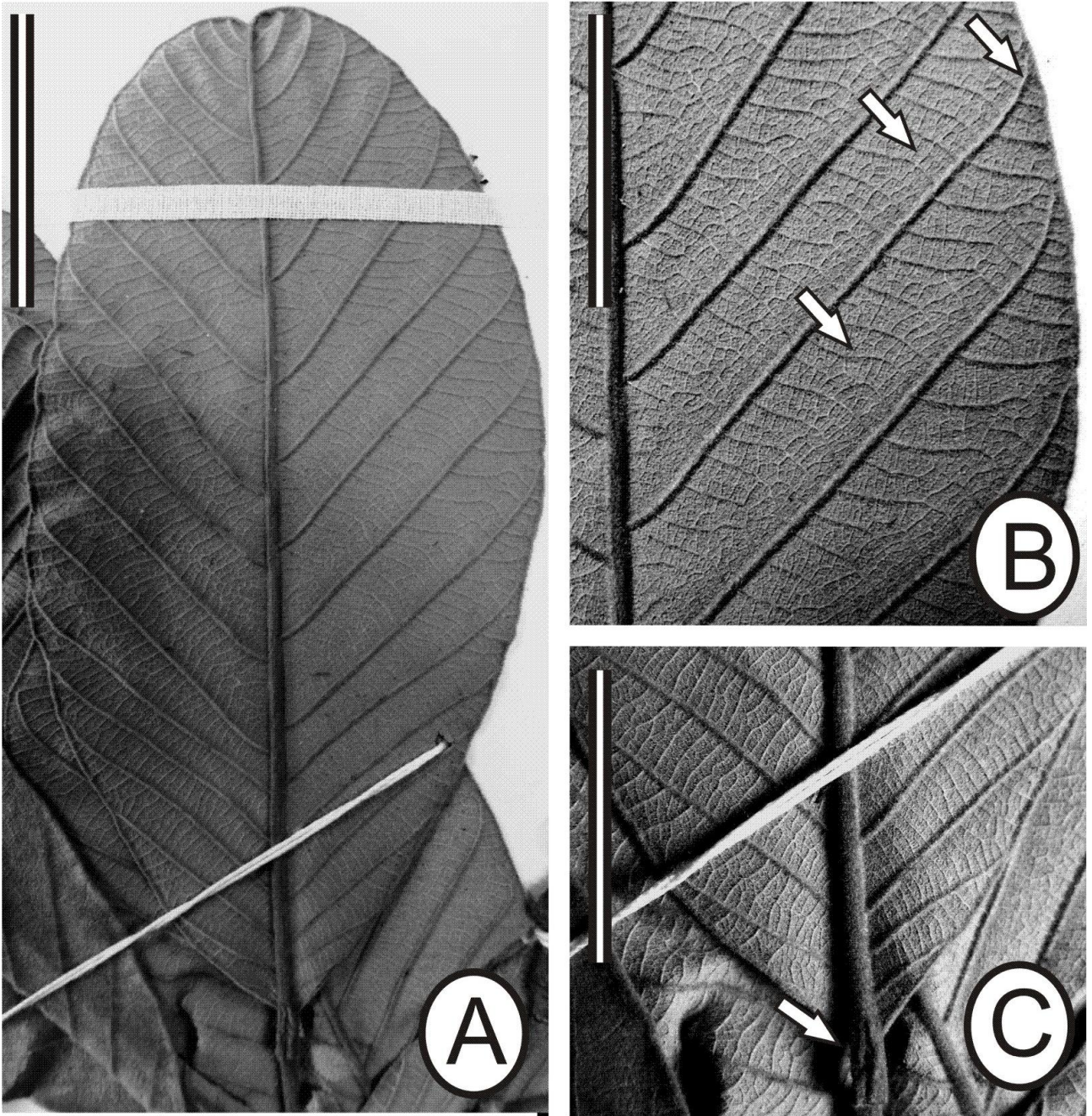


Lámina 11. A. Foliolo de *L. costaricensis* (escala= 30 mm), **B.** Venación flecha derecha superior venación de segundo orden craspedódroma, flecha inferior venación de tercer orden percurrente opuesta, y flecha media venación de cuarto orden percurrente opuesto. **C.** Base convexa y flecha pecíolo pulvinado.

Ejemplares fósiles no identificados

Tipo: Morfotipo 2

Afinidad probable: Leguminosae

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 20)

Descripción: Lámina de forma oblonga, con 75 mm de largo y 22 mm de ancho, micrófila (937.5 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto y base cuneada. Unión de la lámina con el pecíolo pulvinado del tipo marginal. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma. El espaciamiento de las venas secundarias decrece hacia la zona proximal. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media son agudos y decrecen proximalmente. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena primaria excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto con curso recto, ángulo obtuso y decrece exmedialmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de las terciarias epimediales es paralela hacia las terciarias intercostales y la porción exmedial de la terciaria epimedial es paralelo a las terciarias intercostales. Venación de cuarto orden percurrente alterna, venación de quinto orden reticulado regular, formando aerolas de 4-5 lados (Lámina 12. Figs. A y F).

Tipo: Morfotipo 3

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 121)

Descripción: Hoja simple, incompleta, de forma elíptica, con 60 mm de largo y 20 mm de ancho, micrófila (800 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer recto y base incompleta al parecer convexa. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria craspedódroma. El espaciamiento de las venas secundarias es regular. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y uniformes. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena primaria excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto, con curso recto en el ángulo con respecto a la vena media es obtuso e incrementa proximalmente. Terciarias epimediales son percurrente opuesto, la porción admedial de las terciarias epimediales es paralela hacia las terciarias intercostales; la porción exmedial es paralelo a la terciaria intercostal. Venación de cuarto orden percurrente alterna (Lámina 12. Figs. B y G).

Tipo: Morfotipo 4

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 102)

Descripción: Hoja simple, incompleta, de forma elíptica, con 46 mm de largo y 10 mm de ancho, micrófila (307 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo y base incompleta, al parecer cuneada (recta). Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria craspedódroma, el espaciamiento de las venas secundarias es regular. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y uniformes. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena primaria excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente alterna (Lámina 12. Figs. C y H).

Tipo: Morfotipo 5

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 18)

Descripción: Hoja simple, incompleta, al parecer de forma elíptica, con 42 mm de largo y 18 mm de ancho, y micrófila (504 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo y base incompleta. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias gradualmente incrementa hacia la zona proximal. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y uniformes. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena primaria excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto con curso convexo, el ángulo con respecto a la vena media es obtuso, la variación del ángulo de la vena intercostal terciaria decrece exmedialmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de las terciarias epidemiales es perpendicular a la vena media y la porción exmedial es paralela a las terciarias intercostales. Venación de cuarto orden percurrente mixta (Lámina 12 Figs. D y I).

Tipo: Morfotipo 6

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 32)

Descripción: Hoja simple incompleta, de forma oblonga, con 53 mm de largo y 18 mm de ancho, micrófila (638 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto al parecer convexo y base incompleta. Venación primaria pinnada del tipo monopodial.

Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias gradualmente incrementa proximalmente. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y uniformes. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena media excurrente. Presencia de intersecundarias débiles paralelas a las venas secundarias superiores, con un largo <50% de la secundaria subyacente, con una frecuencia de 1 por área intercostal. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente mixto con curso sinuoso, el ángulo con respecto a la vena media es obtuso, la variación del ángulo de la vena intercostal terciaria incrementa proximalmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de la terciaria epimedial es paralela hacia las áreas intercostales y la porción exmedial es paralela a las terciarias intercostales (Lámina 12. Figs. E y J).

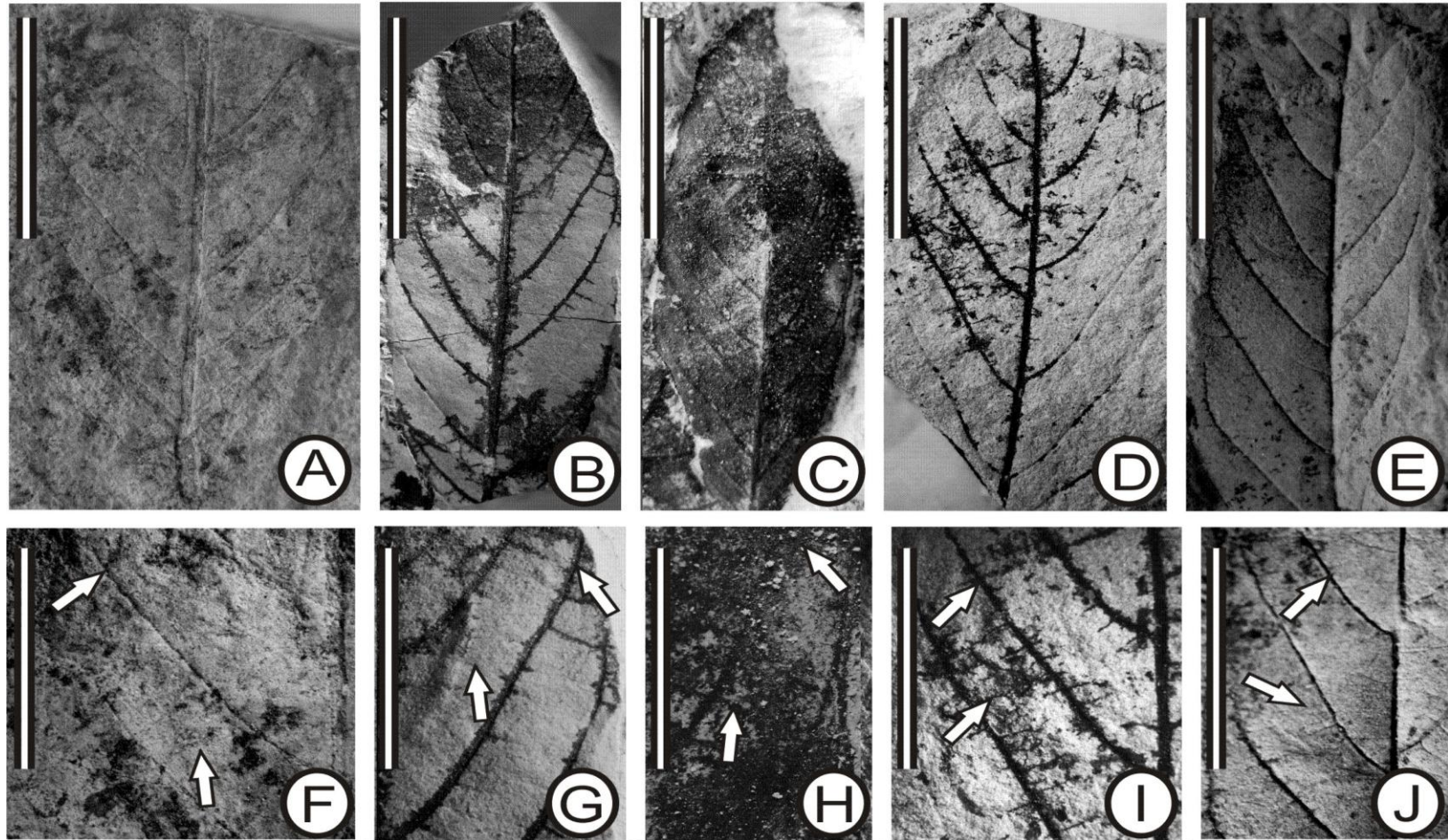


Lámina 12. Hojas no identificadas. **A.** Morfotipo 2 (escala=24 mm) de forma oblonga con peciolo pulvinado. **B.** Morfotipo 3 (escala=28 mm) de forma elíptica. **C.** Morfotipo 4 (escala=24 mm) de forma elíptica. **D.** Morfotipo 5 (escala=28 mm) de forma elíptica. **E.** Morfotipo 6(escala=28 mm) de forma oblonga. **F.** Flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente opuesto. **G.** Flecha superior venación de segundo orden craspedódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente opuesto. **H.** Flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente alterna. **I.** Flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente opuesto. **J.** Flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente mixto.

Tipo: Morfotipo 7

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 2 (Hoja 31 y 32)

Descripción: Hoja simple incompleta, con 67 mm de largo y 28 mm de ancho, al parecer micrófila. Margen entero. Ápice acuminado (punta de goteo) y base incompleta. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias incrementa proximalmente. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina son agudos y decrecen proximalmente ligeramente. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena media excurrente. Presencia de venas intersecundarias débiles paralelas a las venas secundarias superiores, con un largo < 50% de la secundaria subyacente, con una frecuencia de 1 por área intercostal. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente mixto, el ángulo con respecto a la vena media es obtuso. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de la terciaria epidemial es perpendicular a la vena media y la exmedial es paralela a la terciaria intercostal. Venación de cuarto orden reticulado regular (Lámina 13. Figs. A y F).

Tipo: Morfotipo 8

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: (Hoja 40 y 41)

Descripción: Hoja simple, incompleta, de forma oblongo-linear, con 43 mm de largo y 10 mm de ancho, micrófila (258 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo y base convexa. Venación primaria del tipo monopodial Unión de la

lámina con el pecíolo del tipo marginal. Venación primaria pinnada. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias es irregular. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina es inconsistente. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena media excurrente. Presencia de venas intersecundarias débiles paralelas a las venas secundarias superiores, con un largo > 50% de la secundaria subyacente, 1 por área intercostal. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) reticulado irregular, la variación del ángulo de la vena intercostal terciaria es irregular. Terciarias epimediales reticulada irregular, la porción admedial es reticulada irregular y la porción exmedial de la terciaria epidemial es irregular a las terciarias intercostales (Lámina 13. Figs. B y G).

Tipo: Morfotipo 9

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 45)

Descripción: Hoja simple, incompleta, al parecer de forma obovada, con 25 mm de largo y 7 mm de ancho, nanófila (105 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto y base incompleta. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias es regular. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina es uniforme. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena media excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto, la variación del ángulo de la vena intercostal incrementa proximalmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto con curso convexo, la porción admedial de la terciaria epimedial es paralela a la

terciaria intercostal y la exmedial paralela a las terciarias intercostales (Lámina 13. Figs. C y H).

Tipo: Morfotipo 10

Afinidad probable: Rhamnaceae

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 17)

Descripción: Hoja simple, incompleta, de forma elíptica, con 25 mm de largo y 10 mm de ancho, nanófila (150 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo y base cuneada. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias regular. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina decrece proximalmente ligeramente. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena excurrente. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente alterna con curso convexo. Terciarias epimediales percurrente opuesto la porción admedial es paralela a la terciaria intercostal y la porción exmedial de la terciaria epidemial es paralela a las terciarias intercostales (Lámina 13. Figs. D, I).

Tipo: Morfotipo 11

Afinidad probable: No establecida

Localidad: San Esteban, Tizatlán

Ejemplares revisados: 1 (Hoja 28)

Descripción: Hoja simple, incompleta, de forma oblonga, con 57 mm de largo y 20 mm de ancho, micrófila (453 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice incompleto, al parecer convexo y base redonda. Venación primaria pinnada del tipo monopodial. Venación secundaria eucamptódroma, el espaciamiento de las venas secundarias decrece

proximalmente ligeramente. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media a lo largo de la lámina es agudo y ligeramente decrece proximalmente. La unión de las venas secundarias con respecto a la vena media excurrente. Presencia de venas intersecundarias débiles paralelas a las venas secundarias superiores, con largo <50% de la secundaria subyacente, 1 por área intercostal. Venación de tercer orden (Intercostal Tertiary Vein Fabric) percurrente opuesto con curso convexo, la variación del ángulo de la vena intercostal incrementa proximalmente. Terciarias epimediales percurrente opuesto, la porción admedial de la terciaria epidemial es paralela a la terciaria intercostal y la exmedial de la terciaria epidemial es paralela a las terciarias intercostales. Venación de cuarto orden reticulado regular formando aerolas de 5 o más lados (Lámina 13. Figs. E y J).

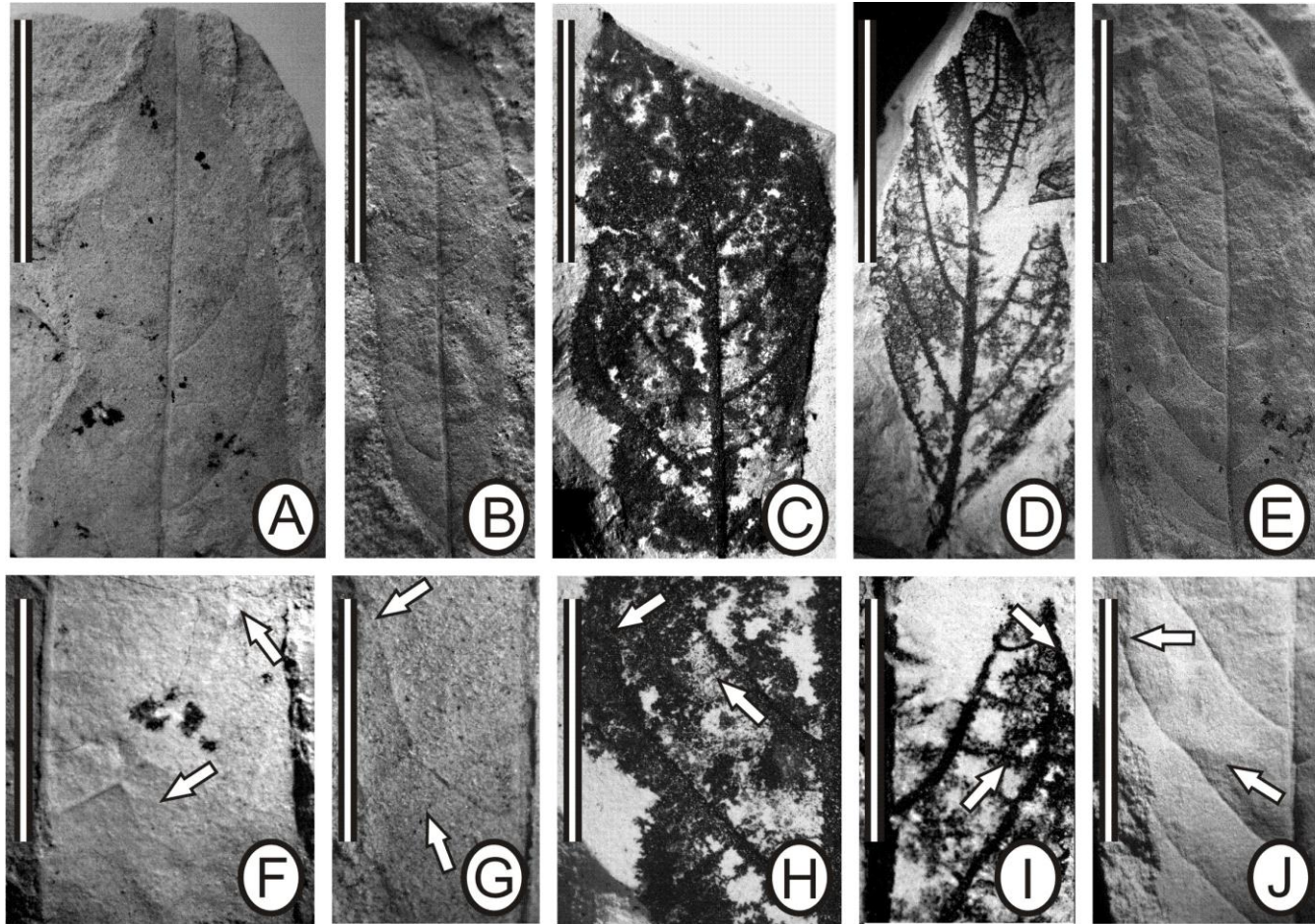


Lámina 13. Hojas no identificadas. **A.** Morfotipo 7 (escala=24 mm) con ápice acuminado (punta de goteo), **B.** Morfotipo 8 (escala=28 mm) de forma oblonga-linear. **C.** Morfotipo 9 (escala=24 mm) de forma al parecer obovada. **D.** Morfotipo 10 (escala=28 mm) de forma elíptica. **E.** Morfotipo 11 (escala=28 mm) de forma oblonga. **F.** flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente mixto. **G.** flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden reticulado irregular. **H.** flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente alterna. **I.** flecha superior venación de segundo orden eucamptódroma y flecha inferior venación de tercer orden percurrente opuesta.

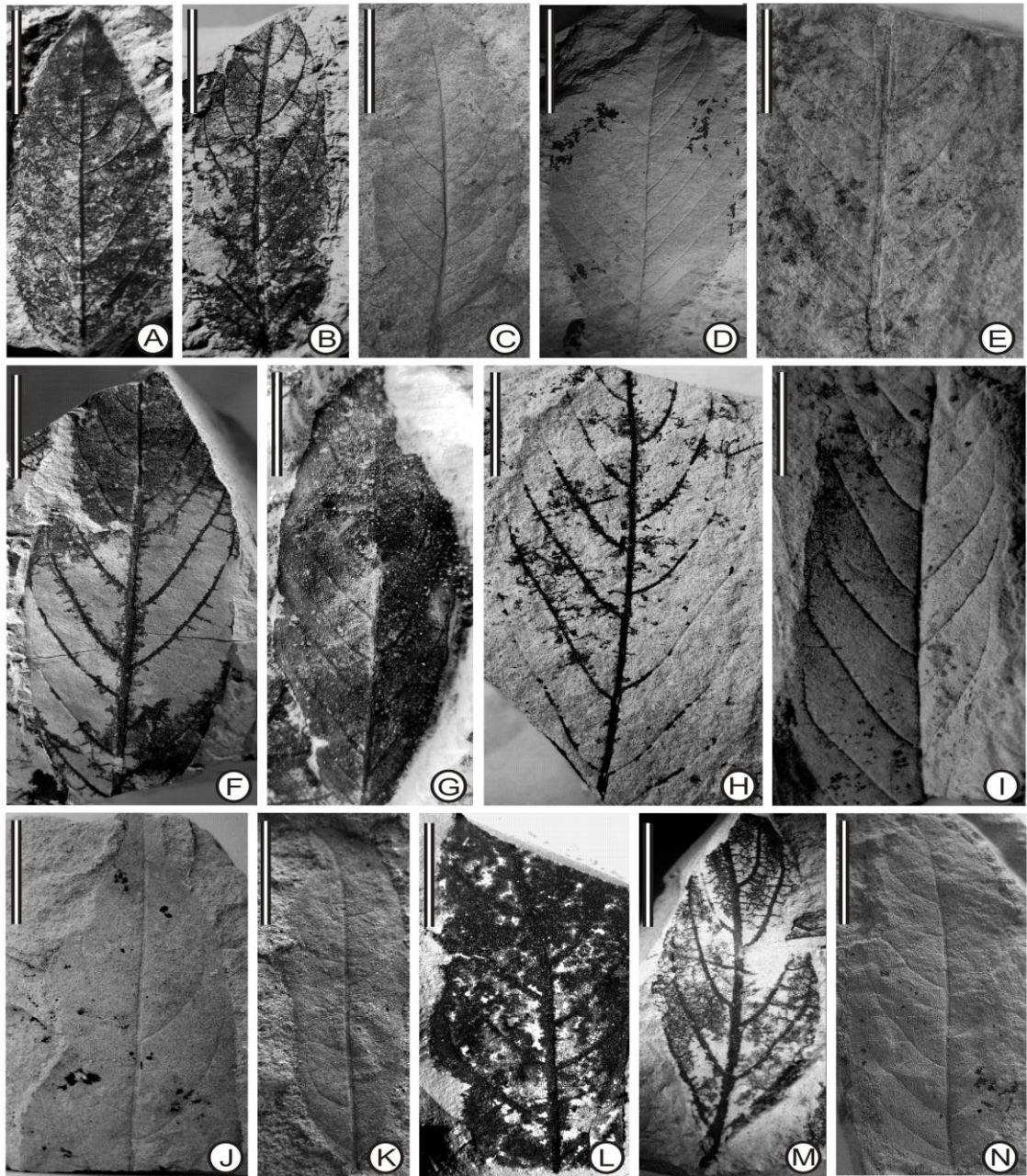


Lámina 14. Diversidad de hojas fósiles de angiospermas de San Esteban, Tizatlán, Tlaxcala. **A.** hoja fósil *Cyrthopegia* (escala= 10 mm); **B.** hoja fósil incompleta asociada a Rhamnaceae Morfotipo 1(escala=8 mm); **C.** y **D.** *Lonchocarpus miocenicus* sp. nov. (escala=10 y 32 mm); **E.** Morfotipo 2 (escala=24 mm); **F.** Morfotipo 3 (escala=28 mm); **G.** Morfotipo 4 (escala=24 mm); **H.** Morfotipo 5 (escala=28 mm); **I.** Morfotipo 6 (escala=28 mm); **J.** Morfotipo 7 (escala=24 mm); **K.** Morfotipo 8 (escala=28 mm); **L.** Morfotipo 9 (escala=24 mm); **M.** Morfotipo 10 (escala=28 mm) y **N.** Morfotipo 11 (escala=28 mm).

Discusión

El estudio de las hojas fósiles de angiospermas de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, a través de la arquitectura foliar muestra de nueva cuenta la importancia de los caracteres foliares como fuente de información en la identificación taxonómica, debido a que se pudieron reconocer tres morfotipos con afinidad a familias diferentes, con base a que existen patrones morfológicos visibles en el material fósil, consistentes y comparables con los estudiados en las plantas actuales.

Cyrthopegia se distingue por presentar venación secundaria eucamptódroma que llega a ser broquidódroma hacia la zona distal, las venas secundarias mayores presentan recorrido recto y disposición alterna, lo cual indica afinidad con Anacardiaceae. La combinación de caracteres presente en *Cyrthopegia* de Tlaxcala es, similar a la de algunos representantes actuales de la familia (*Cyrtocarpa*, *Dracontomelon*, *Nothopegia*, *Pseudospondias* y *Tapirira*). A pesar del reconocimiento de dichos caracteres, es difícil definir a que género pertenece el fósil, pues este último se caracteriza por presentar una mezcla de caracteres no observados en un taxón actual. La hoja fósil asignable a esta familia tampoco presenta semejanza suficiente como para identificarla como una representante de ellas, por lo que la asignación de un género nuevo es justificable. Por otro lado, el Morfotipo 1 tiene venación pinnada, venación secundaria eucamptódroma, y el espaciamiento entre las venas secundarias mayores angosto, caracteres que indican afinidad con Rhamnaceae. Más aún la venación de tercer orden percurrente mixto, permite asociarlo con *Karwinskia* y *Rhamnus*. Pese a estas características reconocidas en los fósiles, su identificación a nivel genérico es difícil de determinar en el caso de las hojas fósiles asociadas a Anacardiaceae y Rhamnaceae, puede deberse a que si bien para este

momento se presume que las plantas tienen mayor afinidad con las plantas actuales de México (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000.), no necesariamente todos los grupos se “modernizan” al mismo tiempo, y Anacardiaceae y Rhamnaceae aparentemente tienen en el Mioceno representantes que más bien se relacionan con plantas de la Flora Boreotropical y, por lo tanto, pueden representar especies fósiles con mosaicos de caracteres que permiten pensar que aun en tiempos relativamente recientes existieron plantas que hoy son extintas, y que si bien indican la presencia de la familia en el área, también sugieren que su diversidad en el pasado era mayor, y distinta a la que podemos encontrar en México actualmente. La persistencia de estos géneros extintos es de por lo menos 12 m. a., como lo sugieren estos fósiles de San Esteban Tizatlán.

Un tercer Morfotipo con lámina elíptica, margen entero, ápice y base convexa, pecíolo pulvinado, venación primaria pinnada; sugiere que se trata de un miembro de Papilionoideae. Aun más, la presencia de venas basales, venas intersecundarias y venación de tercer orden percurrente opuesto, además de cuarto orden de venación reticulado regular, con aereolas bien desarrolladas permite compararla de manera muy cercana a *Lonchocarpus*. Dentro de este género, las características del fósil sugieren mayor afinidad con especies de la sect. *Obtusifolii* la cual se caracteriza por tener el segundo orden de venación craspedódromo con la unión de las venas secundarias mayores a la vena media decurrente (Sousa, 2009b). *Lonchocarpus eriocarinalis*, *L. costaricensis* y *L. pilosus* son los que presentan mayor afinidad con el fósil con base a la presencia del segundo orden de venación craspedódromo con unión a la vena media decurrente y al tercer orden de venación percurrente opuesto. En México crecen de forma natural cerca del 70% de las especies de México de la sect. *Obtusifolii* (Sousa y Delgado,

1993); pero de entre las especies actuales comparadas con el fósil es importante destacar que aquellas con mayor semejanza morfológica, no crecen en esta área geográfica; por ejemplo, *L. costaricensis* es de provincias pacíficas de Costa Rica en Guanacaste y Puntarenas, *L. eriocarinalis* se localiza en la costa occidental de México (Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Colima), *L. phlebophyllus* se distribuye desde Guatemala a Costa Rica y *L. pilosus* es endémica de Nicaragua en Matagalpa y Chontales (Sousa, 2009b).

Existen reportes de microfósiles de *Lonchocarpus*, de los cuales algunas identificaciones son erróneas y requieren reinterpretación (Sousa y Alfonso-Delgado, 1993). Como ejemplo de esto Berry en 1924 sugiere que la vaina de "*Lonchocarpus anceps*" del Eoceno de Tennessee, se parece más al fruto de *Gleditsia aquatica* y *Lonchocarpus novae-caesareae* del Pleistoceno de New Jersey (Hollick, 1986). El fósil *Lonchocarpus oregonesis* (Sanborn, 1935) del Eoceno superior del Oregon se ha sugerido que es el que presenta mayor afinidad a *Lonchocarpus*. Así, el registro fósil sugiere que *Lonchocarpus* se originó en el Eoceno de América del Norte (Sousa y Alfonso-Delgado, 1993), y entonces muy probablemente formó parte de la llamada Flora Boreotropical, que se extiende a latitudes bajas de América del Norte y ahora lo conocemos del Neógeno del Sur de México, de donde seguramente amplió su distribución a centro y Sur América, en donde formas más semejantes al fósil de San Esteban Tizatlán crecen de manera natural. También sugieren que la presencia del género en la costa este de África representado por *Lonchocarpus sericeus* puede explicarse por dispersión a larga distancia desde América del Sur.

La presencia de *Cyrtocarpa*, *Dracontomelon*, *Nothopegia*, *Pseudopondias* y *Tapirira* (Anacardiaceae), *Rhamnus* y *Karwinskia* (Rhamnaceae) y *Lonchocarpus* (Leguminosae)

en el Mioceno de Tlaxcala, vuelve a generar la interrogante acerca de su establecimiento en México. Para contestar esta pregunta se han formulado distintas hipótesis, algunas de las cuales se basan en evidencia neobotánica y otras en el registro fósil. Por ejemplo, las familias Anacardiaceae y Leguminosae han sido interpretadas como introducidas a México a consecuencia del establecimiento del Istmo de Panamá (Neógeno) (Lavin y LuMckow, 1993). Sin embargo el registro fósil conocido de estas familias en México, América del Norte y Europa sugiere que puede remontarse al Cretácico (Cevallos-Ferriz y Gonzales-Torres, 2006), y muy probablemente debe visualizarse que estas taxa formaran parte de la llamada Flora Boreotropical típica del Paleógeno, proveniente de latitudes altas del Hemisferio Norte, la cual se extendió durante el Neógeno (~23 ma.-- 1.8 ma) hacia el sur. Este patrón de distribución y la forma de ampliar su área de crecimiento natural a través del tiempo probablemente permita incluir a Rhamnaceae (Velásco de León *et al.*, 1998). El origen de estas familias es aún debatido, sin embargo, queda claro que México ha sido un área importante para su evolución y radiación, lo que se evidencia por su alta diversidad y nivel de endemismos. En el caso particular de Leguminosae el nivel de endemismo a nivel género es bajo, lo cual sugiere que la familia no se originó en México; sin embargo, su alto nivel de endemismos a nivel especie en comparación con el de otras partes del mundo, ha permitido reconocer una provincia fitogeográfica de Leguminosae en México (Sousa y Delgado, 1993).

Las hojas fósiles de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, forman parte de un nuevo registro taxonómico de plantas que crecieron durante el Mioceno de México; la relación de las hojas fósiles con su ambiente y distribución puede ser inferida mediante el principio del actualismo biológico (Peralta-Medina, 2009), cuya premisa es que los fenómenos que

observamos en la actualidad pueden ser estudiados en el pasado (Cevallos-Ferriz y Ramírez-Garduño, 1998). La diversidad observada en las hojas fósiles de Tlaxcala se extiende al menos a 30 morfotipos, incluyendo los 10 morfotipos descritos y tres identificados (Lámina 14.).

Dentro de los 30 morfotipos de hojas reconocidos, incluyendo los 13 descritos aquí, dominan hojas de tamaño micrófilo (225-2025 mm²), margen entero, venación primaria pinnada, venación secundaria craspedódroma-eucamptódroma y la venación terciaria percurrente. Autores como Raup y Stanley (1978) indican que las hojas con márgenes enteros, como las del Mioceno de Tlaxcala, son comunes en los climas tropicales; así mismo, la presencia de un Morfotipo con ápice acuminado conocido también como punta de goteo, sugiere la presencia de agua en la zona, debido a que dicha estructura sirve para que el agua resbale y caiga al suelo en ambientes tropicales. Los patrones del orden de venación observados en las hojas fósiles, así como el tamaño mediano a moderadamente grande (es decir, de micrófilo a mesófilo, respectivamente) de la lámina, predominando el tamaño mediano y el desarrollo de márgenes en su mayoría enteros en las hojas de San Esteban Tizatlán, refuerzan la hipótesis de que la comunidad fósil representa una selva alta perennifolia, como lo propuso Castañedas-Posadas (2004).

Por otro lado, los taxones reconocidos en las hojas fósiles también nos permiten inferir el clima e incluso el ambiente. Por ejemplo, *Lonchocarpus* es un elemento característico en la actualidad de bosques tropicales clímax (Rzedowski, 1988) o también conocido como la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963); mientras que *Karwinskia* sugeriría distintos tipos de selva tropical caducifolia (Fernández-Nava, 1992). La interpretación de los caracteres morfológicos del material foliar de Tlaxcala apoya la propuesta de

Castañeda-Posadas (2004) sobre la presencia de un clima tropical húmedo en Tlaxcala, donde probablemente se desarrolló una selva alta, en esta región en la que hoy dominan pastizales y paisaje árido.

La selva alta perennifolia se desarrolla comúnmente en México en altitudes entre 0 y 1000 m.s.n.m, aunque en algunas partes de Chiapas asciende hasta 1500 m.s.n.m. (Rzedowski, 1988), lo cual concuerda en el rango en el que se desarrollan *L. eriocarinalis*, *L. costaricensis* y *L. pilosus* (200 m.s.n.m-700 m.s.n.m) así como otros taxones reconocidos con base en maderas *Terminalia* (Combretaceae, 900 m.s.n.m.) y cf. *Hypodaphnis* (Lauraceae); sin embargo las hojas fósiles de Tlaxcala podrían representar plantas de una selva subcaducifolia (0-1300 m.s.n.m) o una selva caducifolia 0-1900 m.s.n.m, donde también prospera *Lonchocarpus* (Rzedowski, 1988), así como *Cyrtocarpa*, *Tapirira* y *Nothopegia* (Anacardiaceae) (KEW, 2010), *Rhamnus* y *Karwinskia* (Rhamnaceae). Aunque Anacardiaceae, Rhamnaceae (sólo algunos géneros) y Leguminosae, se asocia principalmente a climas tropicales, es difícil de definir el tipo de clima. Se debe aceptar que la flora hasta ahora conocida y sus características morfológicas-anatómicas en realidad sugieren que crecieron en un clima tropical, pero el ambiente bajo el cual se desarrollan juntas es enigmático, pues de manera general en la actualidad cada una se establece en un ambiente distinto. El hecho de que las hojas de Anacardiaceae y Rhamnaceae identificadas aquí no correspondan con formas actuales puede sugerir que dentro de estos linajes las nuevas plantas representan formas adaptadas a condiciones más húmedas y calientes, probablemente más cercanas a las condiciones de las selvas altas por lo que la idea de que formarían parte de la Flora Boreotropical vuelve a ser interesante. Aún más, la combinación de plantas más típicas de

la Flora Boreotropical Paleógena en Tlaxcala Anacardiaceae, Rhamnaceae y *Lonchocarpus*, sugiere que los miembros actuales del linaje localizados en centro y Sudamérica, son resultado de la actividad tectónica del Neógeno; la cual influyo en la diversificación paulatina de los taxa, así como de su distribución actual. Pero mayor discusión sobre este problema escapa el alcance de esta tesis.

Sin embargo, es importante señalar que el registro de *Terminalia* en Panotla Tlaxcala y de *Lonchocarpus* en San Esteban Tizatlán durante el Mioceno, recuerda a una asociación que se puede visitar actualmente en Chiapas, especialmente en las selvas altas perennifolias (Salgado-Mora *et al.*, 2007). Se debe continuar documentando la presencia de esta asociación en el Mioceno de Tlaxcala, pues de confirmarse, se documentaría un cambio importante en la interacción de factores abióticos y bióticos, como son la hidrografía, la fisiografía, la temperatura y la biota, de un momento en que estos factores no eran limitantes para el desarrollo de una comunidad cálida húmeda, prácticamente sin período de sequía, al estado actual en donde de forma contrastante factores han seleccionado y preferenciado condiciones de menor temperatura y humedad.

Estudios realizados en otras localidades miocénicas en México sugieren que durante este tiempo distintas comunidades vegetales se desarrollaban en climas tropicales. Por ejemplo, Cevallos-Ferriz y Ramírez (2004) menciona que en el este de Oaxaca durante el Mioceno, existieron elementos florísticos relacionados con un bosque tropical perennifolio (e.g., *Bursera*). También se han documentado, plantas fósiles con afinidad tropical en Chiapas, tal es el caso de *Swietenia* (Meliaceae) e *Hymenaea* (Leguminosae) en Simojovel de Allende (Castañeda-Posadas, 2007; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010) y en Ixtapa, *Eugenia*, (Peralta-Medina, 2009).

Aparentemente fue durante el Mioceno que en el Sur de México el clima tropical y los tipos de vegetación en el que se desarrollaron aumentaron su distribución y, se inició la diferenciación de las distintas selvas o bosques tropicales. Este aumento de actores y conjuntos de actores representando por los tipos de vegetación extendidos en el Sur de México y Sudamérica, debe de encontrar explicación en la actividad geológica de estas regiones, que en ese tiempo fue un constante modificador de escenarios y, en consecuencia, promotor de procesos de expansión, migración y radiación biológica, que se traducen en la biodiversidad que caracteriza a los trópicos actualmente.

Conclusión

Empleando la arquitectura foliar como herramienta taxonómica, se confirma la presencia de Anacardiaceae, Rhamnaceae y *Lonchocarpus* (Leguminosae) en el registro de hojas fósiles de angiospermas en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, siendo linajes con una larga historia que tienen representantes en México, posiblemente desde el Cretácico (Anacardiaceae y Rhamnaceae) y Eoceno (Leguminosae), e indican ser una extensión de la llamada Flora Boreotropical en México durante el Mioceno. Las condiciones climáticas que permitieron el desarrollo y la asociación de dichas plantas en el pasado de Tlaxcala, probablemente se asemejen a las de una selva tropical, como lo sugiere Castañeda-Posadas (2004). Sin embargo los nuevos taxa que se reportan, si bien, pueden encontrarse en zonas tropicales, no descartan la posibilidad de que el sitio fuera menos húmedo ya que pueden crecer en zonas más secas (Aldo-Domínguez, com. pers. 2010); para afirmarlo se debe seguir documentando el registro fósil de la zona. Además, su posición en la columna estratigráfica de la zona, sugiere que las maderas de Panotla realmente representen a un trópico húmedo, y las hojas de San Esteban Tizatlán, un episodio del proceso de cambio de vegetación hacia pinares, encinares, pastizales y matorrales que se desarrollan actualmente en la zona. Investigaciones futuras nos ayudara a entender más el paleoclima y la composición florística del lugar ubicando estos cambios y posibles procesos ocurridos en el tiempo, permitiendo el reconocimiento de los factores que influyeron en la diversificación de éstos y de otros linajes en el pasado de México, y que dieron por resultado la diversidad de la flora actual.

Bibliografía

Allen O. N. y E. K. Allen 1981. The Leguminosae a source book of the Characteristics, uses and nodulation. University of Wisconsin Press. E. U. A. 807 pp.

APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Journal Botany Linnean Soc.* 141: 399-436.

Berry E.W. 1924. The middle and upper Eocene floras of southeastern North America. *US. Geol. Surv. Prof. Pap.* 92:1-206.

Calvillo-Canadell L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2002. *Bauchis moranni* gen. et. sp. nv. (Cercidae, Caesalpinidae), an Oligocene plant from Tepexi of Rodriguez, Puebla, Mexico, with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*. *Review Paleobotany & Palynogy.* 122:171-184.

Calvillo-Canadell L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of plant Sciences.* 166:671-692.

Calvillo-Canadell L. 2005. Leguminosae del Eoceno y Oligoceno de México: Contribución al entendimiento histórico de su biodiversidad en el país. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 102 pp.

Calvillo-Canadell L. y S.R.S., Cevallos Ferriz. 2007. Reproductive structures of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) y Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, Mexico. *American Journal Botany.* 94:1658-1669.

Calvillo-Canadell L., S. R. S. Cevallos-Ferriz y L. Rico-Arce. 2010. Miocene *Hymenaea* flowers preserved in amber from Simojovel de Allende Chiapas, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology.* 160: 126-134.

Castañeda-Posadas C. 2004. Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera en las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chacajul, Chiapas. Tesis de Maestría (Sistemática). Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 160 pp.

Castañeda-Posadas C. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007a. Las plantas como indicadores de cambios climáticos por efecto del nacimiento del eje neovolcánico. *GEOS. Unión Geofísica Mexicana.* 26: 131-132.

Castañeda-Posadas C. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007b. *Switenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene-Early Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal Botany.* 94:1921-1927.

- Castañeda-Posadas C., L. Calvillo-Canadell y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, México. *Review of Paleobotany & Palynology*.156:494-506.
- Castro-Goeva R. 1999. Historia eruptiva reciente del volcán la Malinche. Tesis de Maestría. Posgrado de Geofísica, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 160 pp.
- Cevallos-Ferriz S.R.S. y J. Barajas-Morales.1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal*.15: 229-245.
- Cevallos-Ferriz S. R. S y J. L., Ramírez.1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias*.52-57.
- Cevallos-Ferriz S. R. S y J. L., Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García-Mendoza A. J., M de J. Ordoñez y Briones-Salas Miguel (Eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza y World Wildlife Found. México. p: 87-104.
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y E. González-Torres. 2006. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: Vega J. F., T. G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R.S. Cevallos-Ferriz y S. A. Quiroz-Barroso (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Springer. Netherlands. p: 1-18.
- Cristophel D. C. y B. P. M. Hyland. 1993. Leaf atlas of Australian tropical rains forest trees. *CSIRO*, Melbourne. 260 pp.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, Nueva York. 345 pp.
- Daniel J.P, M. Erickson y L. J. Hickey. 2007. Fossil leaf species from the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous: North Dakota, USA) and their Paleogeographic Significance. *Journal Paleontology*.81:550-567.
- Denk, T., E. Grímsson y R. Zetter. 2010. Episodic migration of oaks to Iceland: evidence for a North Atlantic "Land Bridge" In the Latest Miocene. *American Journal Botany*. 97: 276-287.
- Doley, A. J. y L. J. Hickey 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. En: Taylor N. T. y Smoot L. E. (Eds.). 1984. *Paleobotany part II Triassic Pliocene*. Van No strand Reinhold Company Scientific and Academic Editions, E.U.A. p: 206-230.
- Estrada-Ruiz E. y S. R. S Cevallos-Ferriz. 2007. Infructescences from the Cerro del Pueblo Formation (late Campanian), Coahuila, and El Cien Formation (Oligocene-Miocene), Baja California Sur, Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. 168: 507-519.

- Estrada-Ruíz, E., Martínez-Cabrera H. I., y Cevallos-Ferriz S. R. S. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (Late Campanian-Early Maastrichtian), Coahuila, México. *American Journal of Botany*. 97:1179-1194.
- Ellis B., J. Douglas, C. Daly, J. L. Hickey, K.R. Jhonson, J.D. Mitchel, P. Wilf y S. L Wing. 2009. Manual of Leaf Architecture. The New York Botanical Garden Press. Nueva York. 190 pp.
- Felix J. y H. Lenk 1899. Übersicht ubre die geologischen Verhältnisee des mexicanischen States Oaxaca. En: Felix J. y Lenk H. (Eds.). Beiträge zur geologie und paläontologie der Republik Mexico. p: 39-54
- Fernández-Nava R. 1986. Rhamnaceae. Flora de Veracruz. *Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos*. Veracruz. 5:36-410
- Fernández-Nava R. 1992. Nombres comunes, usos y distribución del género *Karwinskia* (Rhamnaceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Botánica*. 63:1-23.
- García-Barrera P. 2006. Fossilización. En: Contreras, A., E. Cota, P. García, C. González, M. Montellano, S. Quiroz, S. Rivera, F. Sour (Eds.). Paleontología. 2da. Imp. Ed. Las prensas de ciencias. México, D.F. 246 pp.
- González-Medrano, F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Ciencias*. 52-65
- Greenwood D. R. 2005. Leaf form and reconstruction of past climates. *New Phytologist*. 166: 355-357.
- Hickey L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 2:2-25.
- Hickey, L. J. y A. J. Wolfe 1975. The Bases of Angiosperm Phylogeny: Vegetative Morphology. *Annals the Missouri Botanical Garden*. 3: 538-589.
- Hollick A. 1986. New species of leguminous pods from the Yellow Gravel at Bridgeton, N.J. *Bull. Torrey Bot. Club*. 23:46-66.
- Hutchinson J. 1964. The genera of flowering plants, Vol. 1. Oxford University Press.
- Jones H. J. y D. J. Dilcher. 1980. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: *Rhamnus marginatus* (Rhamnaceae) Reexaminado. *American Journal Botany*. 67: 959-967.
- Lavin M. y M. Ludckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal Botany*. 80: 1-14.
- Luca-Ferrari M., Valencia-Moreno y B. Scott. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 3:343-378.

Leaf Architecture Working Group. 1999. Manual of leaf architecture: morphological and description and categorization of dicotyledonous and net veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 65 pp.

Lewis G., M. B. Schrire, B. Mackinder., M. Lock. 2005. Legumes of the World. The Royal Botanical Gardens, Kew. Inglaterra. 577 pp.

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

Martínez-Millán M. y S. R. S Cevallos-Ferriz. 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 72: 137-190.

Medan, D. y C. Schirarend. 2004. Rhamnaceae. En: Kubitzuki K. (Eds.) The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ed. Springer Verlag, Heiderberg, Alemania. p: 320-328.

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

Navarro C., S. Cavers, N. Colpaert, G. Hernández, P. Breyne y J. Lowe. 2005. Chloroplast and total genomic diversity in the endemic Costa Rain tree *Lonchocarpus costaricensis* (J.D. Smith) Pitter (Papilionaceae). *Silvae Genetica*. 54: 293-300.

Ohngemach, D. y H. Straka. 1978. Contribuciones para la historia de la vegetación y del clima en la región de Puebla-Tlaxcala durante el Cuaternario Tardío. *Comunicaciones proyecto Puebla-Tlaxcala*. 15:189-205.

Payne, W.W. 1969. A quick method for clearing leaves. *Ward's Bulletin New Series*. 8:4-5

Peppe J. D., M. Erickson y L. J. Hickey. 2007. Fossil leaf species from the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous: North Dakota, USA) and their paleographic significance. *The Paleobotany Society*. 81: 550-56.

Peralta-Medina, E. 2009. Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México. Tesis en Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 77 pp.

Polhill R. M., P. H. Raven y C.T. Stirton.1978a. Evolution and Systematics of the Leguminosae. En: Polhill, R.M. y P.H. Raven (Eds.). Advances in Legume systematic. Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 1-26.

Polhill, R.M. y P.H. Raven. 1978b. Biogeography of the Leguminosae. En: Polhill R.M. y Raven P.H. (Eds.). Advances in Legume systematics Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew. p: 27-34.

- Poole I. 1994. Twig-wood anatomical characters as paleoecological indicators. *Review of paleobotany and palynology*. 81: 32-33.
- Ramírez-Garduño J. L. 1996. Análisis foliar de plantas del Terciario, Tepexi de Rodríguez, Puebla: *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae). Tesis en Licenciatura (Biólogo), Facultad de estudios superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 51 pp.
- Ramírez J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. *GEOS, Unión Geofísica Mexicana*.12: 433-444.
- Ramírez J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal Botany*. 89: 535-345.
- Raup M. D. y S. M. Stanley 1998. *Principles of paleontology*. 2da. ed. W.H. Freeman and Company. Nueva York. 481 pp.
- Rico K., G. Villaclara, L. Martínez, M. del R. Fernández y J.L. Aragón. 1993. Las diatomeas fósiles del paleolago Tlaxcala, Tlax., México. En: III Congreso Latinoamericano, I Reunión Iberoamericana y I Congreso Mexicano, 17 al 23 de octubre, México.
- Rodríguez-Reyes O. J. 2009. Material foliar del Eoceno de la formación la Carroza en la Popa, Nuevo León, México. Tesis de Maestría (Sistemática). Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 79 pp.
- Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. 4ª. Reimpresión. Ed. Limusa. México D.F. 397 pp.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México 360 pp.
- Salgado-Mora M. G., G. Ibarra-Núñez, J. E. Macías-Sámamo y O. López-Baéz. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del Soconusco, Chiapas, México. *Interciencias*. 32: 763-768.
- Sanborn E. I. 1935. The Comstock flora of west Central Oregon. *Pub. Carnegie InstWash*. 465: 21-22.
- Sousa M. 1986. Adiciones a las Leguminosas de la flora de Nicaragua. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 73: 722-737.
- Sousa, M. y A. Delgado. 1993. Mexican Leguminosae: Phytogeography, endemism and origins. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York. p: 459-511.

Sousa M. 2009a. *Standleyi* una nueva sección del género *Lonchocarpus* (Leguminosae), nuevas especies y subespecies para Mesoamérica y Sudamérica. *Acta Botánica Mexicana*. 86: 39-69.

Sousa M. 2009b. La Sect. *Obtusifolii* del Género *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilioideae, Millettieae) para Mesoamérica. *NOVON*. 19: 250-533

Stewart, W.N. y Rothwell W.G. 1999. *Paleobotany and evolution of plants*. 2a. ed. University of Cambridge. E. U. A. 486 pp.

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

Velasco de León P., S. R. S. Cevallos Ferriz y A. Silva-Pineda. 1998. Leaves of *Karwinskia axamilpense* sp.nov. (Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Canadian Journal of Botany*. 76: 410-419.

Velasco de León. P. 1999. Estudio paleoecológico de una comunidad del Terciario en el estado de Puebla. Tesis en Doctorado, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 119 pp.

Velasco-Tapia F. y P. S. Verma. 2001. Estado actual de la investigación geoquímica en el campo monogenético de la Sierra del Chichinautzin: análisis de información y perspectivas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 18: 1-39.

Von Erffa, A., W. Hilger, K. Knoblich y R. Weyl. 1976. Geología de la Cuenca alta de Puebla-Tlaxcala y sus contornos. *Comunicaciones proyecto Puebla Tlaxcala*. 13:99-116.

Woodson, E. R., R. W. Schery y J. W. Nowicke. 1971. Flora of Panama. Part VI. Family 111. Rhamnaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 58: 267-283.

Páginas en Red

Colección Paleobotánica, Instituto de Geología, UNAM. 2010. Página en red: <http://132.248.20.125:3020/>

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (INEGI). 2010. Páginas en red:

a. <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/tlax/clim.cfm?c=444&e=29>

b. <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/tlax/temperat.cfm?c=444&e=29>

c. <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/tlax/agri.cfm?c=444&e=29>

Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Tlaxcala. 2009. Página en red: <http://www.inafed.gob.mx>

Museo de Paleontología, Universidad de California (UMPC, colección de hojas aclaradas actuales). 2009. Página en red: http://ucmpdb.berkeley.edu/photos/cleared_leaf.html

Royal Botanic Gardens, Kew. 2010. Página en red: <http://www.kew.org/>

Servicio Forestal de E.U.A. 2010. Página en red: <http://www.fs.fed.us/>

APÉNDICE 1

Caracter	<i>Cyrthopegia</i>	<i>Cyrtocarpa procera</i>	<i>Dracontomelon dao</i>	<i>Nothopegia beddomie</i>	<i>Pseudopondias microcarpa</i>	<i>Tapirira mexicana</i>
Tamaño laminar	mic.	mic.	mic.	mic.	mes.	not. /mes.
Forma laminar	ovada	ovada	ovada	elíptica	oblonga	elíptica
Margen	entero	entero	entero	entero	entero	entero
Ángulo de la base	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo
Forma de la base	convexa	convexa (ligeramente asimétrica)	convexa (ligeramente asimétrica)	convexa	convexa y cuneada	convexa
Ángulo del ápice	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo
Forma del ápice	recto	recto	acuminado	acuminado	retuso-acuminado	acuminado
Vena 1°	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada
Vena 2°	broquidódroma que llega a ser eucamptódroma hacia la parte distal	eucamptódroma	semicraspedódroma	eucamptódroma	eucamptódroma	eucamptódroma
Espacio entre venas 2°	disminuye hacia la zona proximal y distal	uniforme	uniforme	disminuye hacia la zona proximal y distal	disminuye hacia la zona proximal y distal	irregular
V. Intersecundarias	débiles	robustas	ausente	débiles	ausentes	débiles u ausentes
Venación de 3° intercostal	percurrente mixta	percurrente alterno	reticulado regular	percurrente mixta	percurrente mixta	percurrente alterno o mixto
Venación 4°	reticulado regular	reticulado regular	dicotómico	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular
Venación de 5°	reticulado regular	dicotómico	reticulado regular	reticulado regular	dicotómico	dicotómico
Venulas	no ramificadas	ausentes o no ramificadas	ramificadas dos veces	ausentes o ramificadas	ramificadas una o dos veces	ramificadas dos o más veces

Cuadro.1. Comparación de estados de caracter entre *Cyrthopegia*, *Cyrtocarpa procera*, *Dracontomelon dao*, *Nothopegia beddomie*, *Pseudopondias microcarpa* y *Tapirira mexicana*. mic: micrófila, not: notófila y mes: mesófila.

APÉNDICE 2

Caracter	Morfotipo 1	<i>Rhamnus tomentella</i>	<i>Rhamnus californica</i>	<i>Karwinskia mollis</i>	<i>Karwinskia humboltiana</i>	<i>Karwinskia rzedowskii</i>
Tamaño laminar	mic.	mic.	mic.	mic.	nan.	mic.
Forma laminar	oblonga	ovada/elíptica	elíptica	oblonga	elíptica	oblonga
Margen	entero	entero	entero	entero	entero	entero
Ángulo de la base	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo
Forma de la base	convexa	convexa (ligeramente asimétrica)	convexa (ligeramente asimétrica)	convexa	convexa	convexa
Ángulo del ápice	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo
Forma del ápice	convexo	acuminado	recto	convexo	convexo	convexo
Vena 1°	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada
Vena 2°	eucamptódroma	broquidódroma que llega a ser eucamptódroma hacia la parte distal	broquidódroma que llega a ser eucamptódroma hacia la parte distal	eucamptódroma	eucamptódroma	eucamptódroma
Espacio entre venas 2°	decrece hacia la zona proximal	ligeramente decrece hacia la zona proximal	decrece hacia la zona proximal y distal	decrece hacia la zona distal	decrece hacia la zona distal	ligeramente decrece hacia la zona distal
Número de venas basales	2	2	2	2	2	2
Ángulo de Venas basales	agudas	obtusas	agudas	obtusas	obtusas	agudas
Venación de 3° intercostal	percurrente mixto	percurrente opuesto	percurrente opuesto	percurrente mixto	percurrente mixto	percurrente mixto
Venación 4°	percurrente alterna	percurrente alterna	percurrente alterna	percurrente alterna	percurrente alterna	reticulado poligonal regular
Venación de 5°	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular
Venulas	ramificadas/no ramificadas	no ramificadas	no ramificadas	no ramificadas	no ramificadas	no ramificadas

Cuadro.2. Comparación de estados de caracter entre Morfotipo 1, *Rhamnus tomentella*, *Rhamnus californica*, *Karwinskia mollis*, *Karwinskia humboltiana* y *Karwinskia rzedowskii*. mic: micrófila, not: notófila, nan: nanófila y mes: mesófila.

APÉNDICE 3

Carácter	<i>L. miocenicus</i>	<i>L. eriocarinalis</i>	<i>L. phlebophyllus</i>	<i>L. pilosus</i>	<i>L. costaricensis</i>	<i>L. phaseolifolius</i>
Pecíolo	pulvínado	pulvínado	pulvínado	pulvínado	pulvínado	pulvínado
Unión del peciolar	marginal	marginal	marginal	marginal	marginal	marginal
Tamaño laminar	mic.	mic. /not.	mic. /not.	mic.	mic. /not.	mic. /not.
Forma laminar	elíptica	elíptica/obovada	elíptica/ovada	elíptica/oblongo	elíptica/ovada	ovada
Margen	entero	entero	entero	entero	entero	entero
Ángulo de la base	agudo	agudo	agudo/obtuso	agudo/obtus o	agudo	agudo
Forma de la base	convexo	convexo	convexo/recto	redondo/cun eado	convexo/recto	convexo/recto
Ángulo del ápice	agudo	obtuso/agudo	obtuso	obtuso	obtuso	agudo
Forma del ápice	convexo	convexo/retuso	retuso	retuso/mucr onado	convexo/retuso	recto/retuso
Vena 1°	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada	pinnada
Número de Venas basales	2	2	2	2	2	2
Ángulo de las venas basales	obtuso	obtuso	obtuso	obtuso	obtuso	obtuso
Venación de 2°	craspedódroma	craspedódroma	craspedódroma	craspedódro ma	craspedódroma	broquidódroma que llega a ser eucamptódroma hacia la parte distal
Unión de la vena 2° a la vena media	decurrente	decurrente	decurrente	decurrente	decurrente	decurrente
Espacio entre venas 2°	ligeramente decrece hacia la zona proximal	ligeramente decrece hacia la zona distal y proximal	uniforme	ligeramente decrece hacia la zona proximal	ligeramente decrece hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal
Ángulo de la vena de 2°	ligeramente aumenta hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal	ligeramente aumenta hacia la zona proximal
V.intersecundarias	paralelas a las venas 2° mayores	paralelas a las venas 2° mayores	paralelas a las venas 2° mayores	paralelas a las venas 2° mayores	paralelas a las venas 2° mayores	paralelas a las venas 2° mayores

Carácter	<i>L. miocenicus</i>	<i>L. eriocarinalis</i>	<i>L. phlebophyllus</i>	<i>L. pilosus</i>	<i>L. costaricensis</i>	<i>L. phaseolifolius</i>
Venación de 3° intercostal	percurrente opuesto	percurrente opuesto	percurrente opuesto	percurrente opuesto	percurrente opuesto	percurrente alterna
Variabilidad del ángulo vena 3°	aumenta exmedialmente	aumenta exmedialmente	aumenta exmedialmente	aumenta exmedialmente	aumenta exmedialmente	no determinable
Venación de 3° intercostal	perpendicular a la vena media	perpendicular a la vena media	perpendicular a la vena media	perpendicular a la vena media	perpendicular a la vena media	perpendicular a la vena media
Venación de 4°	reticulado regular	reticulado regular	reticulado alterna	percurrente regular	percurrente opuesta	percurrente alterna
Venación de 5° orden	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular	reticulado regular

Cuadro.3. Cuadro comparativo de estados de carácter entre *Lonchocarpus miocenicus* y *L. eriocarinalis*, *L. phlebophyllus*, *L. pilosus*, *L. costaricensis* y *L. phaseolifolius*. mic: micrófila, not: notófila y mes: mesófila.