



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Inferencia del clima y elevación de la formación Olmos, Coahuila,
México, del Cretácico tardío (Maestrichtiano) mediante la
fisonomía de hojas fósiles y determinación de nuevo material.**

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:

GUSTAVO AYALA ROBLEDO

TUTORA: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Ayala
Robledo
Gustavo
56123517
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307071376

2. Datos del tutor

Dra.
Laura
Calvillo
Canadell

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Sara Alicia
Quiroz
Barroso

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Juan Francisco
Sánchez
Beristain

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Yohan Alexander
Correa
Metrio

6. Datos del sinodal 4

M. en C. Alberto Javier
Reyes
García

7. Datos de la tesis

Inferencia del clima y elevación de la formación Olmos, Coahuila, México, del Cretácico tardío (Maestrichtiano) mediante la fisonomía de hojas fósiles y determinación de nuevo material.

152
2015

Dedicatorias

Dedico esta tesis a mi Mamá: la abuela “Pato”; a mi Papá: “el Diablo”; a mi hermana “Chio”; a mis sobrinos: “Odwen”, “Lupita” y “Guantek”; a mi prima “Holgasandra”, a mi tía “Yola” y a mi familia, ya que hicieron posible, ameno y placentero este camino.

A la Doctora Lau, por su amistad y por el gusto compartido por las plantas actuales y fósiles.

A mis compañeros de paleobotánica: Angy “buena” y Angy “mala”, Itzel, Dianita, Cipatli, Xóchitl, Isabel, Aldo, Mar, Luis, Gris, Faby y César; al buen Omar “Alfanno”, a Óscar y a Kaori, por una buena relación en esta etapa y porque les interesan las plantas pasadas y presentes.

A mis amigos, Gerardo “Reyes”, “Tania” y José “Julián”.

A mis profesores de la secundaria, la profesora Maribel y al Dr. Alfredo ya que fueron mis primeros pasos en Biología.

Y por último a todos los que les gusta, pero sobre todo, disfrutan y aprenden de la “*Ciencia de la βίδα*”.

-“...Una generación se va y viene la otra; pero la tierra permanece siempre.... Hay mucho que decir, uno se cansaría de tanto hablar. El ojo no terminará de ver, el oído no terminará de oír, pero lo que pasará es lo que ya pasó, y todo lo que se hará ya ha sido hecho. ¡No hay nada nuevo bajo el sol!

Si algo sucede y te dicen: “¡Mira, esto es nuevo!” no es así; las cosas que observan nuestros ojos ya pasaron en los siglos anteriores. Nadie se acuerda de las cosas de antaño: será lo mismo con los asuntos actuales, y de todo lo que pueda ocurrir en el futuro un día nadie más se acordará.”- Qohelet, 1,1-11

-“Al Círculo de Fuego; los que ya se han ido, los que están presentes y los que aún tienen que llegar”- Miguel Ruíz



Agradecimientos

Agradezco a la Doctora Laura Calvillo Canadell por su apoyo, asesoría, corrección y acompañamiento durante la elaboración de la tesis y por el tiempo que llevo de conocerla.

Al Doctor Yohan Alexander Correa Metrio por su ayuda en la elaboración de los modelos de mezcla finitos, los cuales no tenía ni idea de cómo hacerlos.

Al Maestro en Ciencias Alberto Javier Reyes García por su asesoría en la estancia que realicé en el herbario Nacional de México (MEXU) y por las discusiones tan enriquecedoras para las determinaciones taxonómicas de esta tesis.

A la Doctora Susana Valencia, por asesorarme en la determinación taxonómica.

A la Doctora Sara Alicia Quiroz Barroso, al Doctor Juan Francisco Sánchez Beristain, al Doctor Alexander Correa Metrio y al Maestro en Ciencias Alberto Javier Reyes García por aceptar ser mis sinodales en este trabajo y ayudar a titularme.

A los profesores del taller de paleobotánica: Laura Calvillo Canadell, Enrique A. González Torres, Sergio Cevallos Ferriz, Claudia Serrano Brañas, Uxue Villanueva Amadoz, María del Socorro Lozano García, Margarita Caballero Miranda, Helga Ochoterena Boot y a Hilda Flores Olvera, por sus conocimientos impartidos y por generar un taller tan integral y ameno.

Al Señor Antonio Altamira G., por su apoyo en la toma de las fotos del material fósil.

Al Maestro en Ciencias Felipe Ernesto Velázquez Montes y a la Maestra en Ciencias Rosa María Fonseca Juárez por su orientación en las determinaciones taxonómicas, por la facilitación de literatura y por su amena clase y gentil ayuda.

A la Doctora Liseth Carolina Pérez Alvarado por facilitarme el programa Canoco.

Al Doctor Tomás Morales Acoltzi por su orientación sobre el clima.

A Enoch Ortiz Montejo por su apoyo en la limpieza del material fósil.

A Faby por enseñarme a realizar las láminas de los fósiles.

A mis maestros: la “Rana” René por su chistosa forma de ser; al maestro “Cuauh” por su introducción en el “camino”; al maestro Alex y al maestro Roberto porque son unos #\$\$&%#”? en lo que hacen y enseñan; a la maestra Yulma y al maestro Daniel, por darme la mano en “mis primeros pasos”.

Pero, sobre todo a mis padres y familia, sin los cuales nada de esto hubiera sido posible. Por último, gracias a lo *innombrable*...

INDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	4
1.1 Marco teórico.....	5
<i>La atmósfera.....</i>	<i>5</i>
<i>Clima.....</i>	<i>6</i>
<i>Fisonomía foliar.....</i>	<i>7</i>
<i>Arquitectura foliar de angiospermas.....</i>	<i>8</i>
<i>Método para inferencia paleoclimática: CLAMP.....</i>	<i>10</i>
<i>CLAMP.....</i>	<i>11</i>
<i>Paleogeografía en el Cretácico.....</i>	<i>15</i>
<i>Paleogeografía de México en el Cretácico.....</i>	<i>16</i>
<i>Angiospermas cretácicas.....</i>	<i>17</i>
<i>Arquitectura foliar como herramienta en paleobotánica.....</i>	<i>20</i>
<i>Clima del Cretácico.....</i>	<i>20</i>
<i>Estudios paleoclimáticos en México.....</i>	<i>22</i>
1.2 Antecedentes.....	22
<i>El registro fósil de La Formación Olmos.....</i>	<i>22</i>
<i>El paleoclima y la paleoaltitud de la Formación Olmos.....</i>	<i>23</i>
1.3 Justificación.....	24
2. HIPÓTESIS.....	26
3. OBJETIVOS.....	26
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	27
Área de estudio: La Formación Olmos del Cretácico Tardío	
(Maestrichtiano).....	27
Material fósil.....	28
Métodos.....	29
4.1 Determinación paleoclimática.....	30
4.1.1 <i>Análisis estadístico multivariado: CLAMP (características</i>	
<i>fisonómicas).....</i>	<i>30</i>
4.1.2 <i>Modelos de mezcla finitos.....</i>	<i>33</i>

4.1.3 <i>Comparación e inclusión de los datos climáticos de la Formación Olmos obtenidos por medio del CLAMP en la clasificación climática de Köppen</i>	34
4.2 Cálculo de paleoelevación	36
4.2.1 <i>Cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz</i>	37
4.2.2 <i>Cálculo de la energía estática húmeda de la Formación Olmos</i>	38
4.2.3 <i>Ajuste de los dos resultados anteriores para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos</i>	39
4.3 Descripción y determinación taxonómica de las hojas fósiles	40
5. RESULTADOS	41
5.1 Determinación paleoclimática	41
5.1.1 <i>Análisis estadístico multivariado: CLAMP (características fisonómicas)</i>	41
5.1.2 <i>Modelos de mezcla finitos</i>	50
5.1.3 <i>Comparación e inclusión de los datos climáticos de la Formación Olmos obtenidos por medio del CLAMP en la clasificación de Köppen</i>	55
5.2 Cálculo de paleoelevación	56
5.2.1 <i>Cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz</i>	56
5.2.2 <i>Cálculo de la energía estática húmeda de la Formación Olmos</i>	56
5.2.3 <i>Ajuste de los dos resultados anteriores para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos</i>	57
5.3 Descripción y determinación taxonómica de las hojas fósiles	57
6. DISCUSIÓN	102
6.1 Análisis estadístico: CLAMP y Modelos de mezcla finitos	102
6.2 Determinación climática de la Formación Olmos	102
6.3 Cálculo de paleoelevación	106
6.4 Determinación taxonómica	107
7. CONCLUSIONES	116

8. LITERATURA CITADA.....	117
APÉNDICE I.....	128
APÉNDICE II.....	132
APÉNDICE III.....	137
APÉNDICE IV.....	150

RESUMEN

La determinación paleoclimática; a través de la fisonomía de hojas fósiles de angiospermas, utilizando el método estadístico multivariado CLAMP ha sido empleada en localidades fosilíferas Cenozoicas de México. Sin embargo, el análisis CLAMP no se ha empleado para determinar el paleoclima de localidades cretácicas en el norte del país, ni se ha obtenido la paleoelevación que de él se desprende. Además, aún queda mucho material fósil cretácico de angiospermas por estudiar.

Por tanto, en el presente trabajo se determinó cuantitativamente el paleoclima, la paleoelevación y se realizaron 26 descripciones de arquitectura foliar, logrando determinar ocho improntas provenientes de la Formación Olmos localizada en Coahuila, México, perteneciente al Cretácico Tardío (Maestrichtiano). Para la determinación paleoclimática el método CLAMP arroja un paquete compuesto por 11 parámetros climáticos. Sin embargo por características propias del material fósil, la codificación en el CLAMP y para evitar un sesgo de datos en los resultados, se generaron diez paquetes climáticos para la Formación Olmos. Éstos, a través de modelos de mezcla finitos se redujeron a dos. Ambos, basándose en la clasificación climática de Köppen, propusieron un clima *Csa* (clima mediterráneo), el cual corresponde a un clima templado con lluvias periódicas, veranos secos, subtropical.

Con la temperatura media anual, la humedad específica, la humedad relativa, la entalpía y el calor específico de la masa de aire a presión constante, obtenidas por medio del CLAMP y con un reajuste a la energía estática húmeda calculada para el estado de Veracruz, se obtuvieron dos paleoelevaciones: 81.169 msm ó 234.390 msm. Además de dos valores del calor específico de la masa de aire a presión constante prevaleciente en la Formación Olmos: 159.99 J/Kg°C ó 212.943 J/Kg°C.

Mediante los caracteres morfológicos, la arquitectura foliar y el sistema de clasificación APGIII se determinaron ocho fósiles: *Pelargonium* sp. nov. 1 (Geraniaceae), *Broussonetia* sp. nov. 2 (Moraceae), *Henriettea* sp. nov. 3 (Melastomataceae), *Miconia* sp. nov. 4 (Melastomataceae), *Blakea* sp. nov. 5 (Melastomataceae), *Quercus* sp. nov. 6 (Fagaceae), *Dendropanax* sp. nov. 7 (Araliaceae) y *Tetrapanax* sp. nov. 8 (Araliaceae).

El clima *Csa* propuesto es más seco y frío y la oscilación térmica es mayor, en comparación con los antecedentes directos para la Formación, y aún más seco, frío y la

oscilación térmica mayor, en comparación con las características climáticas del mundo en el intervalo Aptiano-Turoniano. Se proponen tres probables explicaciones. La primera asume que la Formación Olmos en el Maestrichtiano se encontraba más alejada de la influencia directa del mar. Una segunda explicación supone que aquella se situó más elevada que al nivel del mar. La tercera explicación, asume que el clima de la Formación refleja la influencia volcánica indirecta de las Trampas del Deccan, ocurridas en la India al mismo tiempo que la flora de Coahuila prevalecía. Además de los datos climáticos, el CLAMP arrojó valores cuantitativos del calor específico de la masa de aire a presión constante, reflejando la gran diferencia en la composición entre la atmósfera del Maestrichtiano y la actual.

De acuerdo con las determinaciones taxonómicas de los fósiles, pertenecientes a las familias Geraniaceae y Melastomataceae, se sugiere que éstas surgieron antes de lo que proponen algunos estudios. Las otras tres determinaciones de las familias Araliaceae, Moraceae y Fagaceae apoyan una temprana diversificación de éstas. Las familias y los géneros determinados de Geraniaceae, Moraceae, Melastomataceae y Araliaceae son los primeros registros para el país. El lugar de origen de las familias determinadas es el siguiente: Geraniaceae en África, Melastomataceae en el Este de Gondwana, Araliaceae en Sudamérica, Moraceae en el Este de Asia y Fagaceae en Laurasia. Por tanto, la presencia de las familias Geraniaceae, Melastomataceae y Araliaceae en la parte Sur de Norteamérica en el Cretácico Tardío, se explica por la migración realizada a través de los mares someros y las islas volcánicas y continentales esparcidas por todo el antiguo México y las Antillas y/o, por un origen y radiación de las angiospermas anterior al Cretácico, cuando aún Pangea estaba lo suficientemente unida para permitir un libre tránsito de floras entre Gondwana y Laurasia.

De esta manera, el registro fósil de la Formación Olmos indica que la flora actual de angiospermas de México comenzó desde el Cretácico Tardío, compartiendo miembros de familias con una actual distribución en Asia, África, Sudamérica y Norteamérica. La paleoflora de la Formación Olmos sigue apoyando un origen y diversificación precretácicos para las angiospermas.

El clima *Csa* y la segunda paleoelevación indican que la flora de la Formación Olmos prevaleció en un lugar con poca influencia directa marina, pero si se toman en cuenta las

trampas del Deccan, esto no excluye una altitud muy cercana al nivel del mar para la Formación.

El método estadístico CLAMP es sumamente fiel, robusto y preciso para el cálculo de paleoclimas y paleoelevación, a pesar de las críticas que se le han hecho.

La determinación de paleoclimas puede ayudar a mejorar o a retroalimentar los modelos actuales sobre el cambio climático y el calentamiento global, temas de suma importancia para la vida.

1. INTRODUCCIÓN

“Moléculas, células, tejidos, órganos, sistemas de órganos, organismos multicelulares, poblaciones, comunidades, ecosistemas y biósfera. Estos son los sistemas arquitectónicos de la vida, ensamblados en formas cada vez más complejas a lo largo de los últimos 3,800 millones de años (Ma)” (Starr y Taggart, 2008)... de los cuales se ha estimado que prevalecemos actualmente cerca del 1% (Contreras, *et al.*, 1997).

Algunos organismos han dejado huellas de la vida extinta. Muchas veces el registro fósil no solo revela la vida en sí, sino que puede proveer información de las condiciones climáticas que prevalecieron en un lugar y tiempo determinado. Éstas son inferidas con el uso de diversas herramientas estadísticas, como el CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Progame) (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

Las angiospermas; grupo monofilético de plantas vasculares, caracterizadas principalmente por presentar flores y semillas encerradas en un ovario, tienen un buen registro fósil de hojas. Se presume que estas plantas han estado en la Tierra desde hace más de 135 Ma (Período Cretácico), de tal suerte que mediante el CLAMP; basado en la fisonomía foliar de angiospermas leñosas y parámetros climáticos actuales, se han podido obtener parámetros climáticos para localidades de hasta 100 Ma de antigüedad utilizando improntas de angiospermas (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

Este método ya ha sido utilizado en localidades fosilíferas de México, de edades del Mioceno (Período Neógeno) tanto en Tlaxcala (Domínguez de la Torre, 2013) como en Chiapas (Hernández-Villalba, 2012) y para el Plioceno (Período Neógeno) en el estado de Hidalgo (Aguilar, 2000). Sin embargo, el método aún no ha sido utilizado para localidades con hojas fósiles de angiospermas más antiguas en México, ni se ha explorado el cálculo de paleoelevación que de él se desprende. Por tanto, en el presente trabajo se infirió el paleoclima y la paleoelevación, además de la determinación de nuevo material fósil de angiospermas proveniente de la Formación Olmos, localizada en el municipio de Sabinas-Múzquiz, en el estado de Coahuila, México, perteneciente al Cretácico Tardío, Maestrichtiano (de 72-65 Ma). La cual, gracias al gran avance que se ha hecho en su conocimiento, se puede explotar aún más (Villanueva, *et al.*, 2014).

Para un buen entendimiento de las angiospermas del pasado geológico y su contexto climático, es necesario conocer las angiospermas y el clima en que actualmente éstas se desarrollan. Entonces, para poner en contexto el aspecto paleoclimático, paleoaltitudinal y de las improntas de angiospermas, se estructuró el diagrama 1. El clima, la fisonomía foliar y las hojas de angiospermas son los temas actuales que primero se tratarán y cómo éstos desembocan en el método CLAMP. Después se mostrará un panorama paleogeográfico en el Periodo Cretácico. Por último, se dará una breve descripción del registro fósil de angiospermas y el paleoclima prevaleciente en el Cretácico en general y particularmente en México.

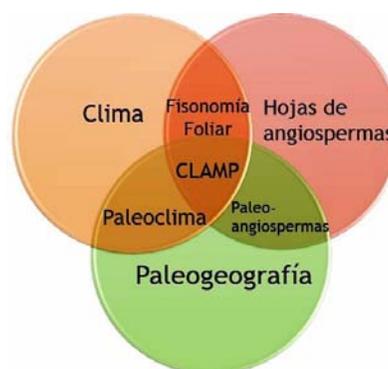


Diagrama 1. Estructuración del marco teórico.

1.1 Marco teórico

La atmósfera

El planeta Tierra es un sistema termodinámico abierto compuesto por cuatro subsistemas: la geósfera, la hidrósfera, la biósfera y la atmósfera (Tarbuck y Lutgens, 2005).

La atmósfera es una mezcla de gases que rodean la superficie terrestre de los 0 a más de 500 kilómetros sobre la superficie terrestre. Protege a la vida de la radiación solar, así como del impacto de materia extraterrestre. Está compuesta principalmente de N₂ (78.08%) y O₂ (20.95%) y en menor proporción Ar, CO₂, H₂, Ne, Kr, He, X, NH₃, I₂, H₂O y O₃. Está difuminada en cinco estratos debido a propiedades térmicas. De las capas que la componen: exósfera, termósfera, mesósfera, estratósfera y tropósfera, los fenómenos climáticos se desarrollan básicamente en la tropósfera, la cual se extiende de los 0 a los 8 Km (en los polos) ó 20 Km (en el ecuador). Además de que contiene el 75% de la masa total de la atmósfera. La temperatura en esta capa disminuye conforme aumenta la altura, a una razón de 0.6°C por cada 100 m (Lorente, 1966).

De los múltiples fenómenos que se dan en la atmósfera, el efecto invernadero es de suma importancia para la vida (Acot, 2007; Starr y Taggart, 2008; Hazen, 2010). Éste se

lleva a cabo cuando la energía de onda corta proveniente del Sol, atraviesa la atmósfera (ya que los gases de los que está compuesta, son inertes ante este tipo de energía) y llega a la superficie terrestre. Sin embargo, no toda la energía toca la corteza terrestre. Una parte de ésta es absorbida por la atmósfera, otra parte es reflejada por las nubes, una más es dispersada por reflexión y por último, una pequeña cantidad es absorbida por el suelo. Esta energía es reemitida en forma de onda larga (infrarroja), la cual no puede atravesar la atmósfera hacia el espacio y se mantiene dispersándose por todo el globo (O'Neill, 2001). Este tipo de energía, en forma de calor, es atrapada por los gases de efecto invernadero (CO₂, CH₄, H₂O, NO_x, O₃, Halocarburos y aerosoles) situados en la estratósfera y principalmente en la tropósfera. Éstos dejan pasar la energía de onda corta y absorben energía de onda larga (debido a que los movimientos vibracionales y rotacionales de sus moléculas coinciden con la emisión infrarroja) así, atrapan el calor y elevan la temperatura de la Tierra (O'Neill, 2001; Hewitt, 2005).

De esta forma se puede explicar por qué la Tierra tiene una temperatura en promedio de 15°C, la cual debería ser de -18°C únicamente si entra en juego la energía proveniente del Sol. La diferencia de 33°C está explicada por la energía absorbida por los gases de efecto invernadero y que se propaga por todo el planeta. Del efecto invernadero, el vapor de agua y el CO₂ son responsables del 60% y 26% respectivamente (Lovejoy y Hannan, 2005).

Clima.

La palabra clima (del latín *clima*, *-atis*; del griego *klima*, = inclinación) hace referencia a “la vertical del lugar en relación con el plano del ecuador, es decir, de los rayos del Sol en relación con la Tierra” (Acot, 2007). El clima se define como el promedio de 30 años de las condiciones meteorológicas en un lugar, en todo el globo o en un período dado (Francis y Oppenheimer, 2004; Rohli y Vega, 2008). Estas condiciones meteorológicas se ven afectadas por los elementos del clima y los factores del clima (Lorente, 1966).

Los primeros son la radiación solar, la irradiación terrestre, la temperatura y la humedad del aire, la temperatura y humedad del suelo, el viento, las nubes, las precipitaciones (lluvia, nieve, granizo, escarcha y rocío), la composición química del aire, los fenómenos luminosos de la atmósfera, el estado eléctrico del aire y las radiaciones cósmicas que llegan

a la superficie terrestre. Pero, debido a la complejidad de la mayoría de éstos para ser medidos, se suele considerar sólo la temperatura del aire y las precipitaciones, debido a que tienen una mayor influencia sobre la vida (Lorente, 1966; Starr y Taggart, 2008).

Los factores del clima no varían como los elementos del clima, y son las características propias y fijas de un lugar. Éstos son: la latitud geográfica, la altitud del lugar sobre el nivel del mar y sobre los lugares circundantes, las características del suelo, la exposición hacia una orientación determinada y la continentalidad o grado de alejamiento mayor o menor de cuerpos de agua, así como la orografía (Lorente, 1966).

Los elementos junto con los factores del clima permiten la elaboración de esquemas de clasificación climática a nivel global. Muchas clasificaciones han sido propuestas, sin embargo, la más utilizada a nivel mundial es la clasificación climática de Köppen con posteriores modificaciones, la cual principalmente se basa en los patrones de temperatura y precipitación (Woodward, 2003; Rohli y Vega, 2008).

La clasificación climática, generalmente se realiza de tal manera que coincida con la distribución de las plantas, por tanto, se puede deducir que la mayoría de las plantas tendrán caracteres morfológicos análogos en climas similares (Lorente, 1966; Wolfe, 1993; Rohli y Vega, 2008). Esta relación clima-planta ha sido llamada fisonomía (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

Fisonomía foliar

La fisonomía es la apariencia total de una comunidad vegetal, la cual es independiente de su composición en especies. Ésta es determinada por el clima prevaleciente en el sitio en el cual crece la vegetación, por tanto en climas similares, se espera fisonomías similares y viceversa (Skelton *et al.*, 2002; Woodward, 2003). Los factores del clima que más afectan la distribución de la vegetación y su ciclo de vida son la temperatura y la precipitación (Spurr y Barnes, 1980; Rzedowski, 1988; Lovejoy y Hannan, 2005).

El clima imprime su acción en muchos órganos de las plantas, como en el crecimiento de la madera y las hojas; destacando estas últimas por tener una gran influencia climática (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>; Moore *et al.*, 1995).

De las múltiples relaciones entre parámetros climáticos y caracteres foliares de angiospermas, la más destacable es la correlación estadística negativa entre el descenso de

la temperatura media anual con el aumento en la porción de especies que presentan márgenes dentados. Aun cuando esta relación no se ha esclarecido, se ha propuesto la hipótesis del intercambio de gases por Royer y Wilfa (2006). Esta sugiere que, el que haya una mayor proporción de especies con márgenes dentados en climas fríos, se debe a una mayor actividad fotosintética y de transpiración en hojas jóvenes durante la temporada de crecimiento. Lo cual le permite a la planta potenciar su crecimiento, si la temperatura es el único factor limitante. De este modo, quedaría explicado el por qué en zonas húmedas las especies dentadas o con dientes grandes son escasas, ya que la temprana actividad fotosintética activa comprometería la pérdida de agua. Sin embargo, otras relaciones entre clima-planta aún no se han comprendido en su totalidad (Royer y Wilfa, 2006).

De este modo las angiospermas deben su grado de crecimiento, tamaño y apariencia en menor o mayor medida al medio en el cual se desarrollan durante su vida (Spurr y Barnes, 1980).

Arquitectura foliar de angiospermas

Las angiospermas son las plantas dominantes en la actualidad, encontrándose prácticamente en todos los hábitats posibles: desde los trópicos hasta la tundra, de los desiertos hasta los ambientes marinos (Taylor y Hickey, 1996). Su altura abarca desde los pocos milímetros como en la subfamilia Lemnoideae, hasta cientos de metros como en la familia Myrtaceae. Las plantas con flores son de suma importancia para la vida (Heywood, 1993; Zomlefer, 1994; Taylor y Hickey, 1996; Starr y Taggart, 2008; Singh, 2010).

Dos tercios de las angiospermas se distribuyen en zonas tropicales y regiones adyacentes. Pese a ello, el conocimiento que se tiene de éstas, en comparación con las de regiones templadas es menor. Son la mayor vegetación dominante en el paisaje dando cobijo a mucha de la fauna terrestre (Heywood, 1993). Presentan mucha variabilidad morfológica tanto en sus flores, tallos, polen y hojas. (Heywood, 1993; Taylor y Taylor, 1993; Taylor y Hickey, 1996; Singh, 2010).

Las hojas son los órganos más abundante en las plantas (Moore *et al.*, 1995) siendo muy diversas en estructura y función (Esau, 1977). Generalmente están especializadas en la fotosíntesis (Esau, 1977) pero también sirven para la protección, soporte, almacenamiento y hasta la obtención de nitrógeno (Cronquist, 1977; Moore *et al.*, 1995; Mauseth, 1998).

Generalmente poseen estípulas, un peciolo y una lámina delgada, aplanada y expandida para maximizar la absorción de luz y dióxido de carbono (Cronquist, 1977; Esau, 1977).

Las hojas están compuestas por un sistema dérmico, un mesófilo y un sistema vascular. El sistema vascular; que transporta el agua y simultáneamente los productos de la fotosíntesis (Mauseth, 1998), se encuentra a lo largo de toda la lámina de la hoja y forma un sistema interconectado paralelo a la superficie de la lámina. Estos haces vasculares en la hoja son comúnmente llamados venas y el patrón formado por éstas, venación. La venación que asemeja una red; común en las angiospermas no-monocotiledóneas, es un sistema de ramificación con venas más delgadas que sucesivamente divergen como ramas de venas más gruesas. Las hojas con venación semejante a una red frecuentemente tienen una vena más grande, la vena media, la cual corre a lo largo del eje longitudinal de la hoja y está conectada con venas laterales más pequeñas y éstas a su vez, con venas aún más pequeñas, llegando hasta el nivel de las areolas y las venas libres terminales (Esau, 1977).

Con base en la venación de las hojas se desarrolló la arquitectura foliar, que consiste en el reconocimiento de patrones en los órdenes jerárquicos que presentan las venas en una lámina, basándose en el tamaño y curso de las mismas, así como su arreglo y orientación (Esau, 1977; Ellis, *et al.*, 2009). Este método sirve de herramienta para la taxonomía y/o utilizarlo en situaciones donde los caracteres sexuales son de difícil acceso (como en plantas con ciclos de vida muy largos, estructuras sexuales inaccesibles o en los fósiles), ya que el arreglo de las venas en la lámina de una hoja varía en detalle de especie a especie (Cronquist, 1977). Sumada a ésta estructuras como dientes, glándulas y tricomas, permiten realizar determinaciones más exitosas (Ellis, *et al.*, 2009).

Las hojas de angiospermas presentan entre cuatro a siete órdenes de venas, generalmente distinguibles entre sí por el ancho y curso que siguen las venas que componen cada orden (Esau, 1977). Los primeros tres órdenes son la estructura de mayor tamaño en el sistema de venas. Éstos son análogos a la estructura leñosa que presenta un árbol. Así, la o las venas primarias equivaldrían al tronco principal, las ramas serían análogas a las venas secundarias y las venas terciarias, generalmente realizan una conexión entre venas primaria-primaria, primaria-secundaria y entre secundaria-secundaria. Ubicando estos tres primeros órdenes, los órdenes de más alto nivel son fácilmente distinguibles guiándose por

la disminución del ancho de las venas que los componen y observando las venas de las cuales divergen (Esau, 1977; Ellis, *et al.*, 2009) (Fig. 1).

A pesar de que la arquitectura foliar está dictada genéticamente en las hojas, la fisonomía foliar sigue estando fuertemente dominada por el clima (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>; Moore *et al.*, 1995).

Considerando que las angiospermas son el grupo de plantas vasculares dominante en la vegetación actual (Heywood, 1993), el clima de un lugar puede ser estimado a través de analizar las caracteres fisonómicos foliares de las plantas con flores (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

La relación entre el clima y las hojas de angiospermas; y por ende la determinación climática de un lugar a través de su fisonomía foliar, no sólo se restringe a vegetaciones actuales. Ya que esta relación se desarrolló en etapas tempranas en la evolución de las angiospermas (Wolfe, 1993), es posible extrapolarla hasta 100 Ma atrás en la historia geológica. La inferencia de paleoclimas terrestres es uno de los objetivos del método estadístico multivariado llamado CLAMP (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

restringe a vegetaciones actuales. Ya que esta relación se desarrolló en etapas tempranas en la evolución de las angiospermas (Wolfe, 1993), es posible extrapolarla hasta 100 Ma atrás en la historia geológica. La inferencia de paleoclimas terrestres es uno de los objetivos del método estadístico multivariado llamado CLAMP (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

Método para inferencia paleoclimática: CLAMP

El conocimiento de paleoambientes marinos es más vasto que los paleoambientes terrestres debido a dos razones: primera porque hay más proxies climáticos en los mares y segunda, porque los rangos de variabilidad climática marina son menores que los terrestres. Respecto a climas terrestres, debido a los factores que los cambian la variabilidad de éstos es mayor, recurriendo a muchos datos indirectos para poder interpretarlos (Wolfe, 1993).

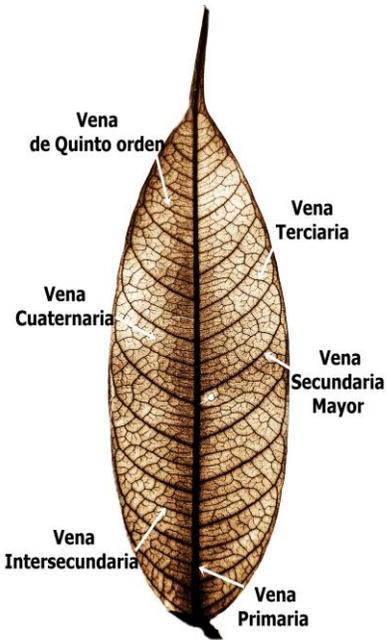


Figura 1. Hoja aclarada de *Stemonoporus nitidus*, Dipterocarpaceae, mostrando la jerarquía de los cinco órdenes en la venación. Modificado de Ellis *et al.* (2009).

Las plantas, al ser organismos sedentarios y estar fuertemente influenciadas por las condiciones climáticas, son las principales indicadoras para determinar climas terrestres pasados (Taylor y Taylor, 1990; Chaloner y McElwain, 1997).

Para la determinación de paleoclimas terrestres, los paleobotánicos recurren básicamente a dos métodos basados en las hojas fósiles.

El “Método del pariente vivo más cercano”. Éste método se basa en determinar las condiciones paleoclimáticas, comparando los rangos climáticos actuales de los parientes vivos más cercanos a los fósiles estudiados. Pero, el uso de este método para floras del Paleógeno y Cretácico suele ser menos preciso debido a la naturaleza de sus supuestos (Dolph y Dicher, 1979; Dodd y Stanton, 1990; Martínez-Cabrera H, *et al.*, 2014).

El otro método comprende la fisonomía de las hojas fósiles, la cual está íntimamente relacionada con determinados parámetros climáticos (Dodd y Stanton, 1990; Martínez-Cabrera H, *et al.*, 2014). Los primeros estudios que emplearon este método utilizaban únicamente el tamaño y tipo de margen foliar, ya que las otras características foliares eran difíciles de observar por la naturaleza fragmentada del material fósil (Dolph y Dicher, 1979). Éste es un método que emplea modelos de regresión simple. El tipo de margen y tamaño de las hojas son utilizados para estimar la temperatura media anual y la precipitación media anual respectivamente. Esto se realiza al hacer una correlación entre datos fisonómicos de tipos de vegetación actual y datos climáticos propios del sitio donde crecen aquellas. Gracias a esta correlación, la temperatura y precipitación del sitio donde crecieron los fósiles se puede inferir (Huff, 2003). Sin embargo, Wolfe (1993) observó que dos lugares con características geográficas y meteorológicas similares en el Pacífico Sur, presentaron diferencias en un único grupo de caracteres fisonómicos, resultando en una incorrecta determinación paleoclimática. Contra estas dificultades el CLAMP hace frente utilizando modelos de regresión múltiple y más caracteres foliares (Wolfe, 1993; Spicer y Yang, 2010, CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

CLAMP

El CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Programme) es un método estadístico multivariado, el cual decodifica parámetros climáticos de la fisonomía de hojas de angiospermas leñosas, independientemente de la afinidad taxonómica de los especímenes

(Wolfe, 1993). El uso de especies leñosas se debe a que éstas; al ser perennes de larga vida, no sólo se deben adaptar a las condiciones climáticas, sino además a sus fluctuaciones a lo largo del tiempo (Spurr y Barnes, 1980).

Para realizar un análisis clásico CLAMP, se llevan a cabo seis pasos:

1) Una vez colectado el material fósil, este se separa en morfotipos. Para hacer esto, el agrupamiento se debe realizar con base en caracteres no-fisonómicos por ejemplo, la **arquitectura foliar** de los fósiles.

2) De un grupo de al menos 20 morfotipos como representantes de la vegetación de un determinado lugar de estudio, se codifican en una **matriz** 31 caracteres foliares de cada morfotipo. Éstos se agrupan en siete categorías: lobación, forma del margen, tamaño foliar, forma del ápice, forma de la base, porción largo: ancho de la lámina y forma de la lámina. Siguiendo los **criterios y definiciones de caracteres** y respetando rigurosamente el **esquema de puntaje** diseñado para el CLAMP.

3) Al llenar la **matriz**, para cada carácter foliar se obtiene un **porcentaje de puntuación** (es decir, se obtienen 31 valores en porcentaje correspondientes a los 31 caracteres foliares). Representando fisonómicamente el lugar de estudio, este **porcentaje de puntuación** se añade a alguno de los tres grupos de datos fisonómicos de vegetaciones actuales (PHYSG3BRCAZ, PHYSG3ARCAZ y PHYSGASIA1). Los caracteres fisonómicos de angiospermas leñosas actuales están correlacionados con datos meteorológicos (MET3BRAZ, MET3ARAZ Y GRIDMETASIA1, respectivamente) recabados de estaciones meteorológicas próximas a los sitios donde crecen las plantas o, en su defecto, a ajustes que se realizaron dependiendo de su latitud, utilizando información global (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>). Estos datos comprenden once variables: temperatura media anual, temperatura media del mes más caliente, temperatura media del mes más frío, duración de la temporada de crecimiento, precipitación durante la temporada de crecimiento, temperatura media mensual en la temporada de crecimiento, precipitación durante los tres meses consecutivos más húmedos, precipitación durante los tres meses consecutivos más secos, humedad relativa, humedad específica y entalpía; tomados en un período mínimo de 30 años (Spicer y Yang, 2010).

4) Los sitios de vegetación actual son ordenados en un espacio fisonómico multidimensional, a través de un análisis de correspondencia canónica (CCA; por sus siglas

en inglés Canonical Correspondence Analysis) utilizando el programa CANOCO 4.5 para Windows. El CCA pertenece a un grupo de métodos estadísticos multivariados llamados análisis de gradiente directo, los cuales asumen que se tiene más de una variable independiente para un grupo de variables dependientes. Los análisis de gradiente directo a su vez pertenecen a los métodos de ordenación, los cuales se basan en la observación de que la variación de ciertas características propias de un paisaje (siendo variables dependientes) como la composición de especies, se puede ordenar en uno, dos o tres ejes imaginarios, ya que ésta variación es consistente, predecible y depende de gradientes graduales. Cada eje representa variables ambientales, siendo éstas las variables independientes, como la temperatura, la precipitación, etc., bajo los cuales crecen los organismos y, algunas características de éstos pueden estar sometidas a aquellas (Roger, 1980). Así, al observar los diferentes sitios sobre el gradiente ambiental, se les pueden asignar coordenadas ambientales dependiendo de sus características fisonómicas. Lo interesante de esto es que hay un principio que asume que proximidad implica similitud, por tanto, los sitios más próximos entre sí comparten características ambientales similares. De este modo, al ordenar un sitio por sus variables dependientes (fisonomía) sobre el eje ambiental, se pueden estimar sus valores independientes (parámetros climáticos) si éstos no se conocen (Leps y Smilauer, 2003) (Fig. 2).

5) La forma en la que está ordenado el espacio fisonómico produce vectores climáticos que están calibrados con base en los datos meteorológicos recabados de los sitios de vegetaciones actuales. El programa CANOCO produce un **archivo de solución**, el cual tiene coordenadas de ejes correspondientes a temperatura, precipitación, humedad, etc., de todos los sitios de vegetación actual de cada grupo, incluyendo los valores del sitio de estudio. Los valores de las coordenadas del sitio de estudio se copian.

6) Los valores copiados se pegan en las **hojas de cálculo RES**, las cuales a través de regresiones polinomiales de segundo orden, estiman cuantitativamente parámetros climáticos para el sitio cuyos datos fisonómicos únicamente se conocen (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>) (Fig. 3).

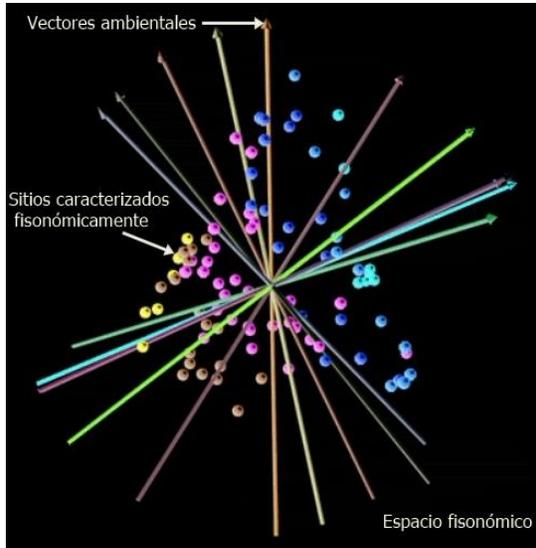


Fig. 2. Representación gráfica del espacio fisonómico elaborado por el CCA. Modificado del sitio web del CLAMP.

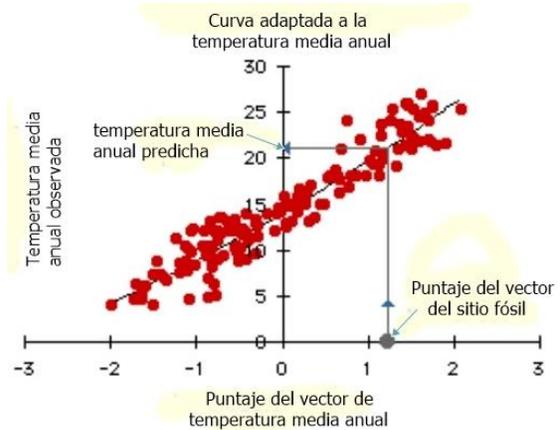


Fig. 3. Predicción de parámetros climáticos con base en las coordenadas fisonómicas del CCA. Modificado del sitio web del CLAMP.

Los resultados que arroja el CLAMP para la inferencia paleoclimática tienen buen alcance y precisión, para sitios cuyos fósiles tiene una antigüedad no mayor al Cretácico Tardío (100.5 Ma). Gracias a esto las hojas fósiles de angiospermas encontradas en la Formación Olmos, Coahuila, México, del Cretácico Tardío son buenas candidatas para inferir el paleoclima de dicha Formación.

Para adentrarse en el pasado geológico del mundo y particularmente en la Formación Olmos, es menester atender un principio que es pilar de la geología moderna y la paleontología, y es un puente para entender el pasado de la Tierra. Se trata del principio enunciado por Hutton a finales del siglo XVII, el principio de uniformitarismo, declarando que: *“las leyes físicas, químicas y biológicas que actúan hoy, lo han hecho también en el pasado geológico”* (Roger, 1980; Tarbuck y Lutgens, 2005). Sin este principio no se podría realizar ningún trabajo paleontológico (Cevallos-Ferriz, 1998).

Paleogeografía en el Cretácico

A lo largo de las distintas eras geológicas, han ocurrido una serie de eventos que involucran no sólo cambios dentro de la parte biótica, sino que han influido en la parte abiótica del planeta. Un ejemplo es la aparición de los procariontes fotosintéticos hace aproximadamente 3,500 Ma (Hofmann, *et al.*, 1999; Instituto de Geología, UNAM), los cuales al liberar O₂ a la atmósfera, generaron la oxidación del hierro en la superficie de la Tierra y esto a su vez, permitió la producción de 2,500 minerales nuevos sumados a los 1,500 que hasta entonces había en el planeta (Hazen, 2010).

Como éste, otros grandes eventos ocurrieron durante la Era Mesozoica (252-65 Ma), de la cual sin duda, el Cretácico (145-65 Ma) es un período de rica información. Grandes yacimientos de combustible en la actualidad provienen de esta edad, además de brindar un gran registro de micro y microfósiles (Martínez, *et al.*, 1980; Diéguez, 2003).

El Período Cretácico se extiende desde los 144 Ma (+/- 2.6) a los 65 Ma (+/-0.1) con estratos expuestos prácticamente en todos los continentes y en el piso oceánico (Skelton, *et al.*, 2002). El arreglo de las masas continentales (el supercontinente Pangea) emergidas durante el Mesozoico fue cambiando desde el Triásico hasta el final del Cretácico (252-65 Ma), de una configuración en forma de la letra “c” que presentó Pangea, con el océano Panthalassa al Oeste y el Paleotethys al Este (Fig. 5a); a un arreglo de dos grandes masas continentales en el Cretácico Temprano (145-100.5 Ma). Al norte Laurasia (Norteamérica y Eurasia) y al Sur Gondwana (América del Sur, África, Madagascar, India, Arabia, Australia y la Antártida) con un mar ecuatorial prácticamente continuo entre estas dos masas continentales. Además de que muchos mares epicontinentales se extendieron sobre Gondwana y Laurasia (Raven y Axelrod, 1974). En el arreglo continental hacia el Cretácico Tardío (100.5-65 Ma), la India se dirigía hacia el Norte, y ésta junto con África y Arabia cerrarían el Tethys durante el final del Cretácico y principios del Paleógeno (65-23 Ma) (Fig. 5c). Mientras que América del Sur, Australia y la Antártica permanecieron

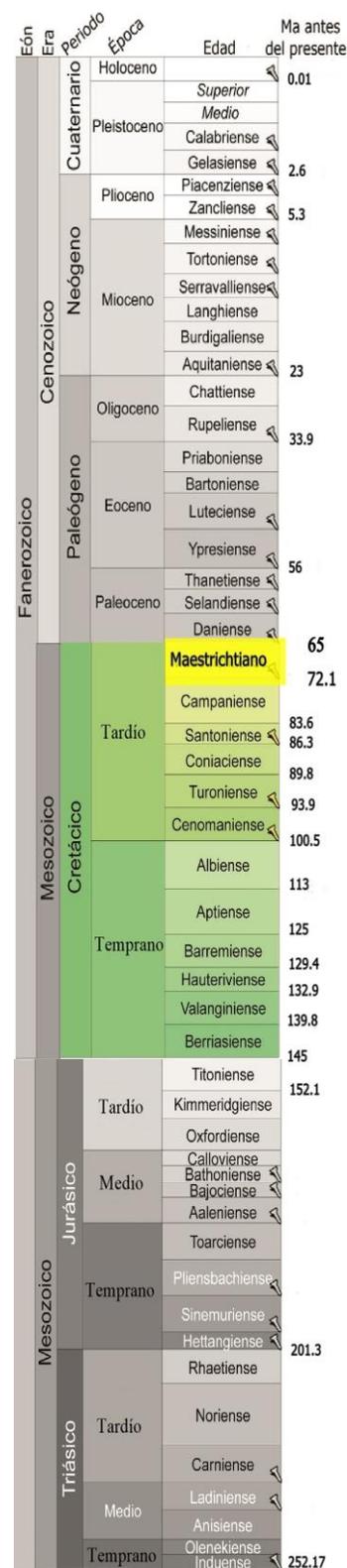


Fig. 4. Ubicación temporal del trabajo. Modificado de International Commission on Stratigraphy (2013).

unidas durante todo el Cretácico. Entre América del Sur-América del Norte y Europa-África ya se presentaba un Océano Atlántico bien definido en el Sur y parte del Norte (Skelton, *et al.*, 2002; Murphy y Nance, 2004). Sin embargo, la comunicación vía Atlántico continuó hacia principios del Paleoceno (65-56 Ma) (Raven y Axelrod, 1974; Sauer, 1988) (Fig. 4, Fig. 5b).

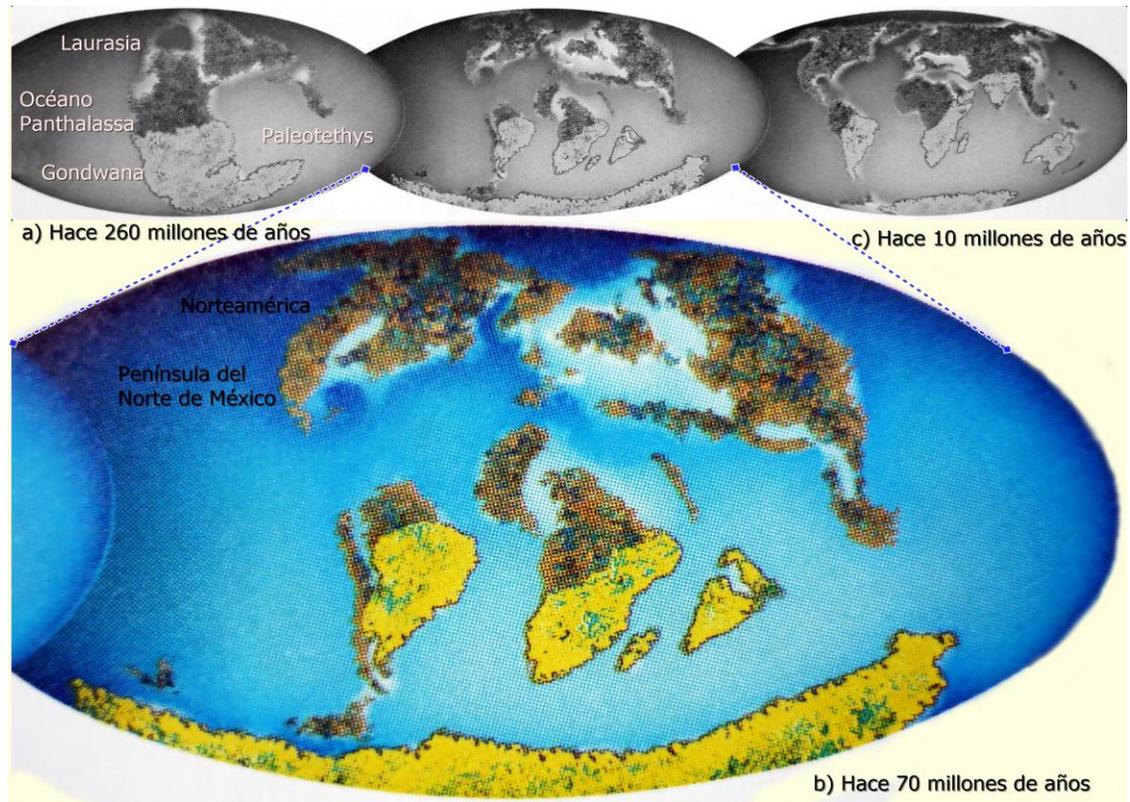


Figura 5. Evolución continental a través del Mesozoico y Cenozoico. Amarillo representa Gondwana, café representa Laurasia. Modificado de Starr y Taggart (2008).

Paleogeografía de México en el Cretácico

Dentro de las características paleogeográficas de América en el Cretácico, la costa de Norteamérica permanecía separada de la de Sudamérica por 3,000 Km de mares y por 1,200 de las Antillas. A pesar de esto, la comunicación se pudo haber dado por la gran cantidad de pequeñas islas de origen volcánico y continental esparcidas por todo México y América Central (Raven y Axelrod, 1974).

Un mar epicontinental dividía el continente Norteamericano, llamado el Mar Interior del Oeste, que se encontraba conectado con el antiguo Golfo de México. Este mar se extendía desde la península Sur de Norteamérica (formada por los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Chihuahua, Sonora y Coahuila), hasta el océano Ártico al Norte (Graham, 2010; Cevallos-Ferriz, *et al.*, 2012).

Desde el Jurásico Tardío (163-145 Ma), México presentó una gran influencia marina en la parte Noroeste, dejando al descubierto solo unas pequeñas islas en el Sur. La mayor parte del Cretácico, México estuvo bajo mares, sólo algunas zonas emergían constituyendo islas o zonas costeras. Durante el Cretácico Tardío, la Sierra Madre Occidental comenzó a levantarse, mientras que en el Sur, Oaxaca estaba constituido por llanuras y pocas montañas (Raven y Axelrod, 1974). Del Barremiano al Albiano (129-100 Ma), México presentó la máxima influencia marina y del Aptiano al Cenomaniano (113-93.9 Ma), el territorio mexicano fue cubierto por 300 m de mares. Posteriormente éstos se fueron retirando hacia el Este, con sus respectivas oscilaciones hasta que, durante el Maestrichtiano (72-65 Ma), el altiplano se drenó (Zenteno, 1994; Graham, 2010). Debido al continuo levantamiento producido por la subducción de la antigua placa Farallón situando el Norte de México, el cual se encontraba cercano a los 30° de latitud Norte (Raven y Axelrod, 1974; Skelton, *et al.*, 2002; Villanueva, *et al.*, 2014) (Fig. 6, Fig. 4).

Angiospermas cretácicas

El registro más temprano de macrofósiles que sin duda se asignan a las angiospermas se encuentra en estratos del Valanginiano (132-139 Ma; Cretácico Temprano) en Israel e Inglaterra. La diversidad fosilífera de esta edad es muy poca, sin embargo, para el final del Cretácico, el 50 % de los fósiles encontrados pertenecen a las angiospermas (Taylor y Taylor, 1990; Taylor y Hickey, 1996).

Para el resto del Cretácico Temprano los grupos encontrados han sido las Magnoliales, Laurales, Liliopsida y Eudicotiledóneas (Taylor y Hickey, 1996).

Del Barremiano al Aptiano (129-113 Ma) en el Hemisferio Norte, los fósiles de hojas de angiospermas encontrados son géneros de dicotiledóneas como: *Ficophyllum*, *Protearphyllum*, *Vitaphyllum* y *Celastrophyllum*. Hojas fósiles simples y pequeñas con venación pinnada y géneros de monocotiledóneas como *Acaciaephyllum* y *Plantaginopsis*

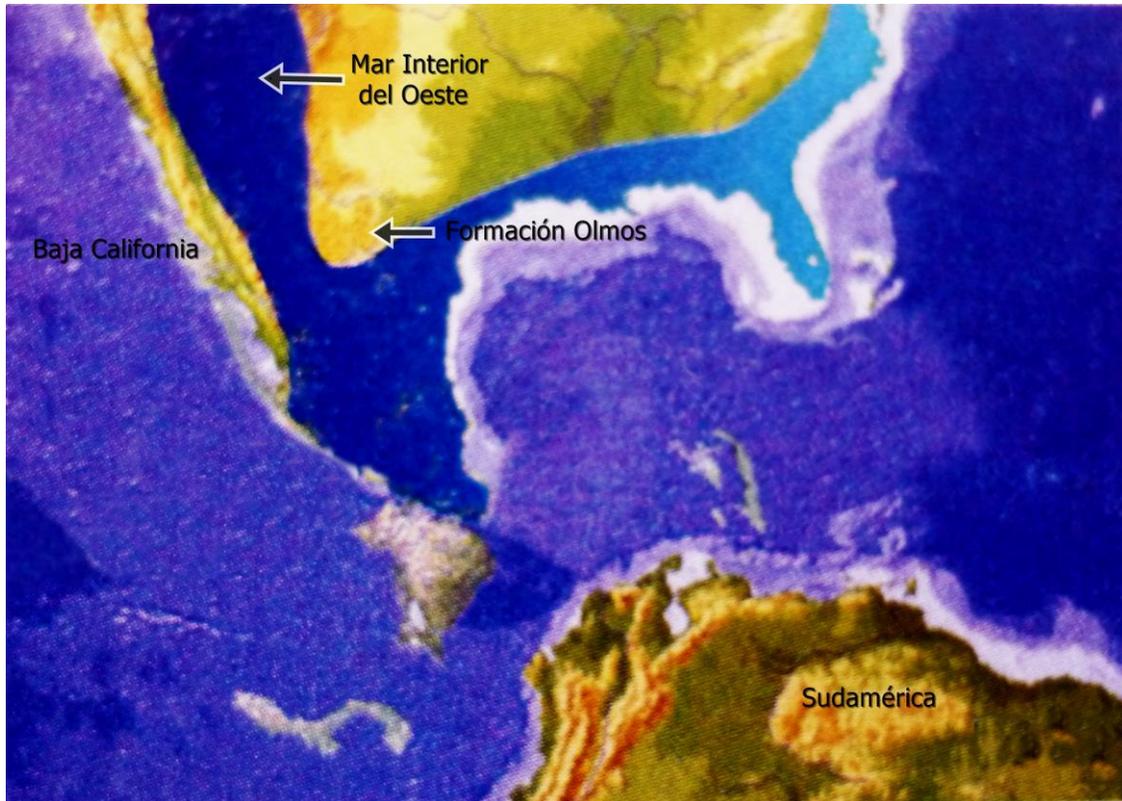


Figura 6. Paleogeografía de México durante el Cretácico Tardío. Modificado de Cevallos-Ferriz *et. al.* (2012).

(Stewart, 1983), además de un amplio registro de polen como *Clavatipollenites* y *Liliacidites* (Sauer, 1988).

En los fósiles también se encuentran hojas con venación más compleja representada por los géneros *Araliaephyllum* y *Araliopsoides*, además de hojas pinnadas no lobadas, como las encontradas en los géneros *Betulites* y *Populites* (Stewart, 1983). Del Albiano al Cenomaniano (129-93.9 Ma) se encuentran los géneros *Protophyllum*, *Pseudoaspidiophyllum* y *Pseudoprotophyllum*; llamadas formas “platanoides”; además de polen de *Clavatipollenites* y *Asteropollis*. Mientras que en la Antártida se encontró polen de *Liliapocidites* y *Tricolpites* (Taylor y Taylor, 1990; Sauer, 1988). Y otros fósiles de hojas de angiospermas con afinidad incierta han sido encontrados para el límite Turoniano Coniaciano (89.8 Ma) en el sureste de Argentina (Passalia, *et al.*, 2008).

Para el Cretácico Tardío (100-65 Ma), los fósiles se asemejan a los géneros actuales (Cronquist, 1977) como *Populus*, *Cercidiphyllum*, *Juglans*, *Platanus*, *Aristolochia*, *Magnolia*, *Vitus*, *Nymphaea*, *Laurus*, *Ficus* y *Quercus* (Stewart, 1983).

Algunos ejemplos son los fósiles *Hollickia quercifolia* y *Quereuxia angulata* encontrados en Alaska para el límite Campaniano-Maestrichtiano (72 Ma). Mientras que en la Antártida del Aptiano al Albiano (125-100 Ma), se ha encontrado polen del género *Afropollis* y para el Cretácico Tardío, polen de *Nothofagus*, además de fósiles representantes de las familias Proteaceae y Myrtaceae (Taylor y Taylor, 1990).

El ambiente en el cual se establecieron las primeras angiospermas fue en los márgenes de ríos, lagos, estuarios, zonas costeras, manglares en disturbio y zonas riparias, ya que las gimnospermas y helechos cretácicos dominaban los hábitats tierra adentro de los continentes (Sauer, 1988; Taylor y Taylor, 1990; Taylor y Hickey, 1996).

En México, el registro fósil de angiospermas es más escaso para el Cretácico Temprano que para el Tardío. Para el Albiano (113-100 Ma) las angiospermas están mejor representadas en el norte del país. Así, en el noreste se han encontrado fósiles de las familias Chloranteceae y Magnoliaceae y en el noroeste, fósiles de la familia Bombacaceae. Mientras que el sur en Chiapas, se han reportado frutos de Euphorbiaceae y Bignoniaceae (Villanueva, *et al.*, 2014).

Para el Maestrichtiano, las angiospermas ya contaban con representantes de las siguientes familias: Magnoliaceae, Arecaceae, Linaceae, Protaceae, Myrtaceae, Aquifoliaceae, Poaceae, Sapotacaceae, Buxaceae, Chlorantaceae, Winteraceae, Platanaceae, Annonaceae, Passifloraceae, Olaceae, Betulaceae, Meianaceae, Symplocaceae, Olacaceae, Moraceae y Fagaceae (Raven y Axelrod, 1974; Weber, 1972; Taylor y Taylor, 1990; Lehman, 2001).

A pesar de las múltiples disputas, antes del Turoniano (93.9-89.8 Ma) los fósiles de angiospermas ya presentan hojas con venación paralela y formando una red, hojas pinnadas, pinnatífidas y palmadas (Taylor y Taylor, 1990).

A través del Cretácico Tardío en el Hemisferio Norte, se ha detectado un cambio en la arquitectura de las hojas; pasando de una hoja sin distinción entre lámina y pecíolo, un patrón desorganizado de venación, forma elíptica, bases asimétricas y márgenes enteros; a una venación palmada y pinnadamente lobada, con un patrón de venación secundaria mayor broquidódroma (estructura donde una vena secundaria mayor se conecta con otra subyacente formando arcos) y un patrón terciario más regular y pecíolos más anchos (Stewart, 1983; Taylor y Taylor, 1993; Taylor y Hickey, 1996).

Arquitectura foliar como herramienta en paleobotánica

La paleobotánica es la única forma directa de reconstruir la historia de vegetaciones antiguas (Taylor y Taylor, 1993; Cevallos-Ferriz, 1998).

Para la determinación de plantas en la actualidad, los caracteres sexuales son los primeros en tomarse en cuenta (Cronquist, 1981). Sin embargo, en el registro fósil de plantas, los órganos que más se preservan son las partes vegetativas como la madera, raíces y hojas (Hickey L. 1973; Wolfe, 1993). Pese a las numerosas posibilidades de variación de las hojas en una especie, éstas son una herramienta de mucho valor para la determinación de plantas (Moore, *et al.*, 1995; Mauseth, 1998).

A pesar de los esfuerzos en los primeros estudios de hojas fósiles de angiospermas para ubicarlos en una categoría taxonómica, estas ubicaciones resultaron muy difíciles. No obstante, estudios posteriores sobre los patrones de venación, forma de la hoja, configuración del margen y glándulas desembocaron en la arquitectura foliar que, junto con la anatomía cuticular permiten una mejor determinación taxonómica de hojas fósiles (Hickey L. 1973; Taylor y Hickey, 1996; Ellis, *et al.*, 2009).

Con el empleo de este método, se ha observado que los patrones de venación han evolucionado a través del tiempo, resultando en cuatro cambios principales en la venación. En el primer cambio la forma de la hoja es irregular y las venas secundarias mayores y de más alto orden se distribuyen irregularmente sobre la lámina, así como el espacio intercostal (espacio entre las venas secundarias mayores; Ellis, *et al.*, 2009) y difieren en forma y tamaño entre ellas. En el siguiente cambio las venas secundarias se distribuyen más regularmente, a diferencia de las venas terciarias. En el tercer cambio las venas terciarias son regulares y la areolación (los espacios más pequeños de tejido foliar rodeados por venas; Ellis, *et al.*, 2009) es irregular en tamaño y orientación. Por último, las areolas están bien definidas en tamaño y orientación en el cuarto cambio (Taylor y Taylor, 1993; Taylor y Hickey, 1996).

Clima del Cretácico

Los tres períodos de la Era Mesozoica: Triásico, Jurásico y Cretácico se caracterizaron en general, por presentar climas cálido, cálido-templado y templado respectivamente

(Diéguez, 2003). El Período Cretácico se ha tomado como un ejemplo clásico del efecto invernadero a escala global, debido a que la concentración de CO₂ atmosférico era de tres a seis veces la concentración actual, la cual es de 300 ppm (Skelton, *et al.*, 2002).

Se asume que durante todo este período se mantuvo una temperatura y nivel de los mares muy altos y sin cuerpos de hielo en ningún continente (Skelton, *et al.*, 2002). Sin embargo, estudios recientes sugieren que al inicio del Cretácico Temprano hubo un desarrollo de cuerpos de hielo en ambos polos, por la presencia de glendonitas y evaporitas, presentando un clima más bien árido, además de una caída en el nivel del mar global por la apertura de cuencas oceánicas y mares epicontinentales. Después, una tendencia hacia un calentamiento global intenso se desarrolló sólo del Aptiano al Turoniano (125-89.8 Ma), siendo éste un clima húmedo, presentando un pico máximo en el Turoniano, cuya temperatura superficial de los mares fue mayor de 36°C en el ecuador y mayor a 20°C en altas latitudes, sin un desarrollo de cuerpos de hielo en los océanos. Por último, la temperatura decayó hacia un enfriamiento, no muy intenso, del Campaniano al Maestrichtiano (83-65 Ma) (Taylor y Taylor, 1990; Frakes *et al.*, 1992 en Baskin y Baskin, 2014; Moriya, 2011; Föllmi, 2012). Este último enfriamiento explicado en parte, por el gran secuestro de CO₂ por parte de las conchas de los coccolitofóridos y foraminíferos, los cuales fueron muy abundantes en las zonas planctónicas en todo el mundo del Cretácico Tardío (Fairbridge, 1982).

El nivel del mar global durante el Mesozoico sufrió muchas oscilaciones, debido a la eustasia que se presentó por la apertura de océanos y la formación de cadenas montañosas subacuáticas (Skelton, *et al.*, 2002). A pesar de estas oscilaciones, el nivel del mar global fue alto, cerca de 370 metros por arriba del nivel actual (Acot, 2007).

Las inferencias climáticas del Cretácico se han realizado gracias a proxies climáticos como núcleos de hielo, dendrocronología, estriaciones en rocas y el empleo de micro y microfósiles (Skelton, *et al.*, 2002; Rohli y Vega, 2008) y ya que en México pocos fueron los sitios terrestres emergidos durante el Cretácico Tardío, las angiospermas de la Formación Olmos brindan una gran oportunidad para determinar el paleoclima mediante el método CLAMP, como ya se ha hecho en otras localidades y épocas más jóvenes del país.

Estudios paleoclimáticos en México

El CLAMP ha sido empleado por diversos investigadores para determinar paleoclimas en México. Aguilar (2000) asignó para la formación en Santa María Amajac, Hidalgo del Plioceno, un clima templado subhúmedo correspondiente a una vegetación de chaparral con elementos de vegetación riparia, definido por una temperatura media anual de 16.7 °C y una precipitación media anual de 650 mm. Además determinó la presencia de las familias Platanaceae, Salicaceae, Rosaceae y Fagaceae. Por otra parte, Hernández-Villalba (2012) obtuvo para la formación miocénica en Ixtapa, Chiapas, una temperatura media anual de 10.48 °C, con una precipitación media durante la estación de crecimiento de 1119.1 mm, una humedad relativa de 67.24 % y una entalpía de 6.74 KJ/Kg; sugiriendo un clima semifrío húmedo, contrario a lo que indicaría el tamaño, tipo de margen y ápice de los fósiles estudiados, los cuales indicarían un clima templado-húmedo a cálido-húmedo. Por último, Domínguez de la Torre (2013) reconstruyó el clima que se presentó durante el Mioceno en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala. Obtuvo un clima templado húmedo con lluvias abundantes todo el año y veranos cálidos, con una temperatura media anual de 21.52 °C y una precipitación durante la estación de crecimiento de 2999 mm, además de una humedad relativa de 59.10 %, humedad específica de 8.18g/Kg y una entalpía de 31.54 KJ/Kg. Además logró determinar 3 de sus 72 morfotipos dentro de los géneros *Pithecellobium* y *Abarema* (Fabaceae).

1.2 Antecedentes

El registro fósil de la Formación Olmos

Durante el Cretácico, el territorio mexicano estuvo constituido principalmente por islas y penínsulas. Una de éstas fue constituida por los estados de Baja California y Tamaulipas-Coahuila en el Norte. Estas dos masas peninsulares estaban divididas por el Mar Interior del Oeste; así, en estos estados dominaron las angiospermas y gimnospermas cretácicas, siendo las primeras más abundantes en la región oriental (Tamaulipas-Coahuila) que junto con helechos cretácicos, habitaron zonas pantanosas (Martínez, *et al.*, 1980; Cevallos-Ferriz, *et al.*, 2012).

Los análisis palinológicos han revelado que durante el Cretácico, el mundo estuvo dividido en dos regiones palinológicas de afinidad desconocida; la región de los *Normapolles*, la cual se extendía del oriente del continente Norteamericano hasta el Oeste de Europa, contraria a la región de los *Aquilapollenites*, que se extendía hacia el Poniente del Mar Interior del Oeste. Coahuila perteneció a la región dominada por los *Normapolles* (Lehman, 2001; Graham, 2010; Villanueva, *et al.*, 2014).

La Formación Olmos en el Maestrichtiano se encontró en el margen de Norteamérica, situada entre los 15° y 35° Norte (Weber, 1980); en ésta se han encontrado diversos fósiles de angiospermas. Los estudios paleobotánicos de Weber (1972) arrojaron diversos tipos de improntas de Pteridophyta, Coniferophyta, Monocotyledoneae y Dicotyledoneae. De las Pteridophyta, el representante más importante fue *Salvinia*, de las coníferas fue *Brachyphyllum*, de las monocotiledóneas fue el género *Pistia* (Araceae) y hojas de *Sabalites Saporta* y *Phoenicites Brongn.* Mientras que los géneros y familias de dicotiledóneas determinadas fueron *Liriodendron* (Magnoliaceae), *Sassafras* (Lauraceae), *Artocarpus* (Moraceae), *Betuna* (Betulaceae) y *Zizyphus* (Rhamnaceae). Además de 600 muestras de madera fósil. Algunas de éstas han sido determinadas como miembros de las familias Lauraceae, Cornaceae, Malvaceae y Anacardiaceae o Burseraceae (Estrada-Ruíz, *et al.*, 2010) y Arecaceae (Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995).

Estrada-Ruíz *et al.*, (2007) realizaron la determinación taxonómica de tres maderas fósiles provenientes de la Formación Olmos. Una de ellas, *Quercinium centenoae* sp. nov. (Estrada-Ruíz E, Martínez-Cabrera H y Cevallos-Ferriz S R S) incluida en la familia Fagaceae y otra, *Sabinaxylon* gen. nov. (Estrada-Ruíz E, Martínez-Cabrera H y Cevallos-Ferriz S R S) con una dudosa inclusión en la misma familia, siendo los registros más tempranos de Fagáceas en México.

El paleoclima y la paleoaltitud de La Formación Olmos

Estudios paleobotánicos en el Parque Nacional Big Bend en Texas (cercano a la Formación Olmos y de la misma edad), indican un clima cálido seco con una temperatura entre 20°-25°C en el intervalo más caliente (Graham, 2010). Además, Lehman en el 2001, encontró dos especies de maderas de dicotiledóneas en la Formación Aguja, en el mismo Parque Nacional de Texas, las cuales exhibían características anatómicas, estructurales y

sedimentológicas, indicando que se trataba de una llanura de inundación perteneciente a una comunidad tropical con un dosel abierto, creciendo en zonas marginales de ríos perturbados.

Con base en estudios estratigráficos y tafonómicos como son el ambiente de depósito y un análisis ecomorfológico preliminar de hojas de dicotiledóneas, así como la presencia de *Salvinia* y otras plantas acuáticas, Weber (1972) determinó un clima tropical o subtropical. Sin embargo para este análisis únicamente se tomó en cuenta el tipo del margen de las hojas.

Estrada-Ruíz, *et al.* (2008), utilizando 35 especies y estudiando 23 caracteres foliares obtuvieron datos climáticos para la Formación Olmos y determinaron algunos fósiles. Por medio de modelos de regresión simple y de regresión múltiple obtuvieron una temperatura media anual (TMA) entre 20-23 °C correspondientes a la temperatura más fría y más caliente respectivamente; y una precipitación media anual (PMA) de 1.5-3 m, además de una precipitación en la temporada de crecimiento de 2 m. Analizando la presencia de madera de palmas de cinco especies y utilizando caracteres anatómicos como los anillos de crecimiento, tamaño de los vasos y el agrupamiento de éstos en las maderas de dicotiledóneas, estimaron cualitativamente una temperatura promedio del mes más frío mayor a 5 °C. Además, por la disposición de los vasos en la madera, predicen cualitativamente una temporalidad mínima en la precipitación. Todos estos parámetros indican un clima paratropical para la Formación Olmos.

Por último, con base en el buen estado de preservación del material fósil, la estimación del clima tanto cualitativa como cuantitativamente y a la tafonomía de la Formación Olmos, se ha concluido que ésta se encontraba a poca altitud del nivel del mar (Weber, 1980; Estrada-Ruíz, *et al.*, 2008).

1.3 Justificación

Un problema que puede presentar la flora de la Formación Olmos (común a toda la paleobotánica y aún para toda la paleontología) es referente a la coetaneidad del material fósil. El registro fósil además de ser parcial, estar sesgado y tener desorden estratigráfico, puede presentar desorden promedio temporal, es decir, que dos o más eventos diacrónicos se encuentren registrados en una misma posición estratigráfica (Fernández-López, 2000),

representando múltiples biocenosis de diferente tiempo (Dodd y Stanton, 1990). Dos perspectivas surgen al respecto. Primera, que la tasa de sedimentación en un ambiente determinado fuera lenta, por tanto habría más oportunidad de que múltiples comunidades de diferentes edades estuviesen representadas en el registro fósil (Dodd y Stanton, 1990; Contreras, *et al.*, 1992; Fernández-López, 2000). La segunda, que la tasa de sedimentación pudo ser rápida, generando un enterramiento en el cual, la mayoría de los organismos de una única comunidad temporalmente hablando, estén representados (Dodd y Stanton, 1990). La segunda propuesta caracteriza la formación del registro fósil por tasas deposicionales rápidas y separadas unas de otras por intervalos no-deposicionales o por la erosión (Dodd, Stanton, 1990). Ambas perspectivas están ejemplificadas en el registro fósil (Contreras *et al.*, 1992).

Apoyándose en la segunda propuesta, en el principio de continuidad original de la estratigrafía (Harris, 1991; Guerrero-Arenas y Bravo-Cuevas, 2011) y debido a que los registros que nos ofrece la litósfera son discontinuos, cada uno representando esencialmente lo que ocurría en el momento del depósito (Roger, 1980). Se toma la flora fósil estudiada como una orictocenosis sincrónica representativa de la biocenosis de la Formación Olmos en el Maestrichtiano.

Ya que el CLAMP es una herramienta sumamente fiel y robusta para el cálculo de paleoclimas para sitios con fósiles de angiospermas de hasta 100 Ma de antigüedad y no ha sido utilizado para localidades cretácicas en México, se aportaron nuevos datos cuantitativos sobre el clima de la Formación Olmos. Además, con la determinación de hojas fósiles de angiospermas se aumentó el conocimiento que se tenía de la paleoflora de finales del Período Cretácico en el antiguo territorio mexicano. Por último, fue una buena oportunidad para explorar el cálculo de la paleoaltitud que se presumía podía ser obtenida a través de algunos datos arrojados por el CLAMP.

2. HIPÓTESIS

Estudios paleobotánicos de la Formación Olmos del Cretácico Tardío y sitios cercanos a la misma, han arrojado datos climáticos cualitativos y cuantitativos, que sugirieron un clima subtropical/tropical y paratropical respectivamente; así que empleando el CLAMP como herramienta estadística y nuevo material fósil de dicha Formación, se espera obtener parámetros climáticos que, según la clasificación climática de Köppen, indiquen un clima subtropical/tropical y/o paratropical.

3. OBJETIVOS

Objetivo General:

Inferir el paleoclima prevaleciente en el Cretácico Tardío en la Formación Olmos, Coahuila, México, utilizando la fisonomía de hojas fósiles, a través de la herramienta estadística CLAMP.

Objetivos particulares:

Seleccionar, limpiar, agrupar, fotografiar y codificar improntas provenientes de la Formación Olmos del Maestrichtiano para usarlas en el CLAMP.

Aplicar el programa R para construir modelos de mezcla finitos, a fin de abarcar la mayor cantidad de variabilidad de los resultados obtenidos del CLAMP.

Explorar el cálculo de la paleoelevación de la Formación mediante los datos arrojados por el CLAMP y datos actuales del estado de Veracruz.

Aplicar los caracteres morfológicos y la arquitectura foliar de hojas de angiospermas para determinar taxonómicamente ocho fósiles de la Formación.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. La Formación Olmos del Cretácico Tardío (Maestrichtiano).

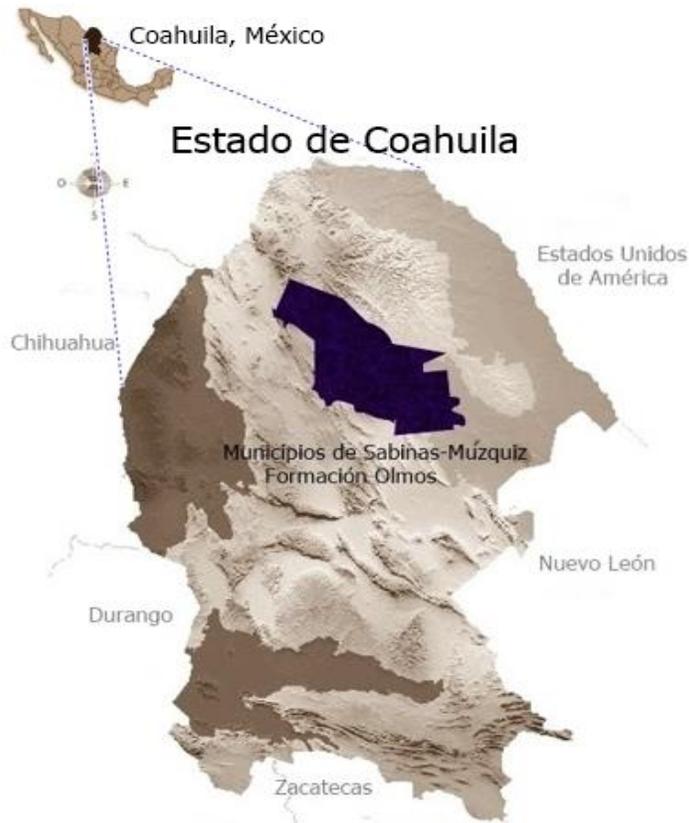
La Formación Olmos se localizó en la región carbonífera de Sabinas-Múzquiz, Coahuila de Zaragoza, México. Actualmente se extiende entre Piedras Negras al Norte y Monclova hacia el Sur. De Cuatro Ciénegas al Poniente hasta el Sinclinal de San Patricio al Oriente. Está entre los paralelos 26° y 28° Norte y los meridianos 100° y 102° Oeste (Mapa 1). Estratigráficamente esta Formación está compuesta de capas clásticas de grano fino a mediano y del llamado doble manto de carbón, en el cual se han encontrado diversos fósiles como frutos, raíces, maderas silificadas y hojas. (Weber, 1972).

La Formación Olmos pertenece al Maestrichtiano* (Cretácico Tardío, hace aproximadamente 72 Ma) cuya datación relativa se realizó con base en el contenido fósil de la misma Formación y de las dos formaciones que la subyacen y suprayacen (Martínez, *et al.*, 1980; González-Sánchez, *et al.*, 2007; Villanueva, *et al.*, 2014).

Se ha inferido que el ambiente de depósito corresponde a una llanura deltaica o fluvial. Aunque la ausencia de areniscas inmediatamente encima del carbón en esta Formación muestra que la sedimentación de un cuerpo de agua estancada o corrientes lentas, fue más importante que el sistema deltaico (Weber 1972, 1980). Los fósiles encontrados aquí, como las maderas y raíces, sugieren un origen autóctono. Otra parte del registro fósil indica transporte del material por ríos, ya que los especímenes se encuentran fragmentados (Graham, 2010).

La Formación San Miguel; que se toma como un frente deltaico, precede a la Formación Olmos con un contacto concordante, mientras que la Formación Escondido la suprayace con un contacto discordante (Vejar-Hernández, 1998), la cual se ha tomado como un ambiente marino. La Formación Olmos presenta zonas de inundación, pantanos, zonas de canales fluviales y cuerpos de agua dulce. (Weber, 1972; Martínez, *et al.*, 1980; González-Sánchez, *et al.*, 2007).

*La Doctora Sara Alicia Quiroz Barroso y el Doctor Juan Francisco Sánchez Beristain hicieron la observación que el nombre de la edad “Maestrichtiano” debería ser “Maastrichtiano” de acuerdo con la ortografía del nombre de la ciudad de la cual se tomó (Maastricht, Holanda) (Bertels, 1969). Sin embargo, el nombre Maestrichtiano es ampliamente usado en la literatura, por lo cual se dejó así.



Mapa 1. Municipios de Sabinas y Múzquiz, (morado) sitios donde aflora la Formación Olmos, Coahuila, México. Modificado de INEGI.

Material fósil

El material fósil de la Formación Olmos que se analizó en este trabajo, fue colectado previamente por Weber en la década de los setenta. Se trata de compresiones e impresiones de hojas de angiospermas. Weber (1972) encontró en tres minas de carbón la mayor diversidad de fósiles caracterizados por flores, frutos y ramas con hojas. Colectó fósiles preservados en la mina llamada “La Saucedá” situada en Palaú, la mina llamada “No. 6” situada en Nueva Rosita y la mina llamada “No.3” situada en Barroterán. Las primeras dos, localizadas en el sinclinal de Sabinas y la tercera en el sinclinal de Satillo.

Actualmente este material está depositado en el Laboratorio de Limpieza de Material Fósil y en la Colección Nacional de Paleontología, Museo Ma. Carmen Perilliat M., del Instituto de Geología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

En el presente trabajo las muestras fósiles estudiadas se manejaron bajo el concepto de morfotipo. En total se utilizaron 54 ejemplares separados en 42 morfotipos con base en su arquitectura foliar (por lo descrito en los antecedentes). Los primeros 23 morfotipos pertenecen al Laboratorio de Limpieza de Material Fósil mientras que los 19 morfotipos restantes se solicitaron al Museo Ma. Carmen Perilliat M.

Para la limpieza y observación de los morfotipos se utilizó un percutor, un microscopio estereoscópico Zeiss^R y una lámpara de fibra óptica. El material se procesó y observó en el Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM.

Para el fotografiado de los morfotipos y del material actual se utilizó una cámara digital Nikon^R D80F32 y fotolámparas del No. 2 y una cámara digital Panasonic DMC-FS3^R. Para la edición de las fotografías y la construcción de las láminas se utilizó el programa Photoscape versión 3.6.5; Adobe Photoshop CS5 y el programa Adobe Illustrator. Para la descripción de los fósiles se utilizó el manual de arquitectura foliar de Ellis, *et al.* (2009) y consulta de recursos electrónicos.

Métodos

Los métodos que se utilizaron fueron los siguientes:

4.1 Determinación paleoclimática

- 4.1.1 Análisis estadístico multivariado: CLAMP (características fisonómicas)
- 4.1.2 Modelos de mezcla finitos del análisis anterior
- 4.1.3 Ubicación en el sistema de clasificación climática de Köppen

4.2 Cálculo de paleoelevación

- 4.2.1 Cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz
- 4.2.2 Cálculo de la energía estática húmeda de la Formación Olmos
- 4.2.3 Ajustes de los dos resultados anteriores para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos

4.3 Determinación taxonómica

- 4.3.1 Descripción de arquitectura foliar y características morfológicas de ocho fósiles de la Formación Olmos

-4.3.3 Búsqueda en literatura, herbarios virtuales, visitas al herbario MEXU y consulta con especialistas para comparación de los fósiles con material actual.

4.1 Determinación paleoclimática

Para la determinación paleoclimática de la Formación Olmos se realizaron los siguientes análisis:

4.1.1 Análisis estadístico multivariado: CLAMP (se realizó el método CLAMP exactamente como se describió en los antecedentes).

4.1.2 Modelos de mezcla finitos. Estos análisis se emplearon para reducir a **dos**, los **diez** resultados que surgieron del paso anterior, debido a las características de la separación en morfotipos y a características propias del CLAMP (a continuación se aclararán estos puntos).

4.1.3 Ubicación de los dos resultados del paso anterior en climas actuales basándose en el sistema de clasificación de Köppen.

4.1.1 Análisis estadístico multivariado: CLAMP (características fisonómicas)

Los caracteres fisonómicos de los 42 **morfotipos** fueron codificados en una **matriz base** siguiendo los **criterios y definiciones de caracteres** proporcionados por el sitio web del **CLAMP** (<http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>). La **matriz base** contiene 42 renglones y 31 columnas.

Debido a la naturaleza de la separación del material en morfotipos; los cuales en la mayoría de los casos contaron con un único ejemplar, y el apego estricto al **esquema de puntaje** del CLAMP (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>), se generaron dos **matrices base** nombradas **0.25** y **0.50** para los 42 morfotipos.

Es importante aclarar la elaboración de dos **matrices base** y no una como se esperaría en un análisis convencional del CLAMP, porque los posteriores análisis de modelos de mezcla finitos y el cálculo de la paleoelevación estuvieron dictados por estas dos **matrices**.

Elaboración de dos **matrices base**

Las dos **matrices base** surgieron debido a la forma en que se codifican los caracteres fisonómicos de los fósiles en el CLAMP. De los 31 caracteres fisonómicos requeridos, los 4 correspondientes al apartado de “dientes” (regularidad en el espacio entre dientes; cercanía entre dientes; dientes redondeados y/o adpresos y dientes agudos), presentan cinco estados de carácter. A cada uno de éstos, se les asigna un puntaje de 0, **0.25**, 0.50, **0.50** y 1 respectivamente (anexo I). Los estados de carácter, cuyos puntajes son de **0.25** y **0.50**, varían en su descripción, únicamente en saber si “algunos” o “todos” los ejemplares de cada morfotipo presentan dicho estado de carácter (anexo I). Ya que fueron pocos los morfotipos que contaron con más de un ejemplar, no se podía elegir entre estos dos estados de carácter. Así que se recurrió a calcular los parámetros climáticos primero, **suponiendo** que “algunos” ejemplares de cada morfotipo presentasen el estado de carácter 0.25 y segundo, **suponiendo** que “todos” los ejemplares presentasen el estado de carácter 0.50 (anexo I).

Esto se realizó para cada morfotipo de los 42 utilizados, siempre y cuando fuese necesario (sí y sólo sí aplicasen las características de dientes), Por tanto, se obtuvieron dos **matrices base** y por ende dos **porcentajes de puntuación** para la Formación Olmos.

Diez escenarios climáticos

Hasta el momento se han generado cuatro pares de hojas de cálculo* (un par de hojas de cálculo contiene una base de **datos meteorológicos** y otra base de **datos fisonómicos**) en el CLAMP. Sin embargo, por errores de las mismas hojas de cálculo, sólo se utilizaron **tres** y no **una** como se indica en la página del CLAMP.

*Actualmente en el CLAMP están disponibles cuatro pares de hojas de cálculo, el cuarto par de datos incluye los datos del escenario 1 más 18 provenientes de India. También se realizó el cálculo para este escenario, sin embargo, por errores propios de la página de resultados “RES3RBINDIA1” los parámetros climáticos que esta hoja de cálculo arrojó, no se tomaron en cuenta en este estudio.

Los tres pares de hojas de cálculo aquí se manejaron como tres **escenarios**.

Los tres **escenarios** climáticos son:

<i>Escenario</i>	<i>Características</i>
1)	Grupo con 144 sitios modernos de vegetación predominantemente de regiones templadas del Hemisferio Norte.
2)	Grupo con 173 sitios modernos de vegetación predominantemente de regiones templadas del Hemisferio Norte con áreas que experimentan inviernos fríos.
3)	Grupo con 144 sitios modernos de vegetación predominantemente de regiones templadas del Hemisferio Norte más 45 sitios de China.

Cada **escenario** está representados por **11 parámetros climáticos** derivados de datos meteorológicos actuales, los parámetros climáticos son:

<i>Abreviación</i>	<i>Parámetros climáticos</i>
TMA	<i>temperatura media anual</i>
TMMC	<i>temperatura media del mes más caliente</i>
TMMF	<i>temperatura media del mes más frío</i>
DTC	<i>duración de la temporada de crecimiento</i>
PTC	<i>precipitación durante la temporada de crecimiento</i>
PMMTC	<i>precipitación media mensual en la temporada de crecimiento</i>
P3MCH	<i>precipitación durante los tres meses consecutivos más húmedos</i>
P3MCS	<i>precipitación durante los tres meses consecutivos más secos</i>
HR	<i>humedad relativa</i>
HE	<i>humedad específica</i>
ENTAL	<i>entalpía</i>

Para los escenarios **1)** y **2)** existen dos diferentes bases de **datos meteorológicos**. Los primeros corresponden a datos provenientes de estaciones cercanas a la vegetación moderna nombrados **Met3brAZ** para el escenario **1)** y **Met3arAZ** para el escenario **2)**. Los segundos provienen de ajustes que se realizaron a los primeros utilizando información meteorológica global, nombrados **GRIDMet3brAZ** para escenario **1)** y **GRIDMet3arAZ**

para el escenario **2**). Debido a que los primeros pueden estar reflejando un clima local por la influencia de la vegetación.

Por tanto, los datos de vegetación moderna **1**) y **2**) tuvieron una segunda versión nombradas **1a**) y **2a**). De esta manera, los **datos fisonómicos** se corrieron en el programa **CANOCO 4.5 para Windows** una vez, con sus correspondientes datos meteorológicos **Met**, y una vez más con sus correspondientes datos meteorológicos **GRID**.

Es importante destacar que, en total se tienen cinco escenarios: **1**), **1a**), **2**), **2a**), y **3**); por los dos **porcentajes de puntuación** derivados de las dos **matrices base**, se obtuvieron diez escenarios climáticos (diagrama 2).

Todas estas hojas de cálculo se exportaron al **Programa CANOCO 4.5 para Windows** y así se obtuvieron **archivos de solución**. De éstos, se tomaron las coordenadas de la Formación Olmos. Por último, estas coordenadas se exportaron a las hojas de cálculo **RES3B**, **RES3A**, **RES3BGRID**, **RES3AGRID** y **RESASIA1** para obtener datos paleoclimáticos pertenecientes a la Formación Olmos del Cretácico Tardío (diagrama 2).

La razón por la cual se elaboraron dos matrices base y se produjeron diez escenarios diferentes, fue para tratando de abarcar la mayor cantidad de variabilidad posible en los resultados y evitar sesgos.

4.1.2 *Modelos de mezcla finitos*

Los resultados obtenidos del apartado anterior se dividieron en dos grupos, dependiendo de la **matriz base** de la cual provenían, un grupo nombrado **0.25** y el otro nombrado **0.50**. Ambos grupos incluyeron los escenarios **1**), **1a**), **2**), **2a**), y **3**) (diagrama 2).

Con base en lo anterior, para cada parámetro climático (temperatura media anual, precipitación durante la temporada de crecimiento, etc.) de cada grupo (0.25 y 0.50) se tuvieron cinco diferentes estimaciones (cada una proveniente del escenario 1), 1a), 2), 2a) y 3)). Tomando en cuenta sus distribuciones, medias y desviaciones estándar entre ellas, todas se traslaparon, dificultando la elección de cuál escenario representaría mejor el paleoclima de la Formación. Por tanto, para **cada parámetro climático** de cada grupo, se realizó un modelo de mezcla finito con el programa R.

Un modelo de mezcla se utiliza cuando los datos a tratar presentan una distribución multimodal, en las cuales no se pueden saber las diferencias sistemáticas dentro de la

población que provocan que haya más de una moda en la distribución. Por tanto, una distribución estándar se puede extender para abarcar a todas las distribuciones individuales. Cuando se trata de un modelo de mezcla finito, se supone que las observaciones son dibujadas desde un grupo discreto de categorías desapercibidas, cada una con su propia distribución y generalmente presentan la misma distribución, pero con diferentes medias y desviaciones estándar. Todas estas distribuciones, generalmente se adaptan a una distribución unimodal. Los parámetros de esta nueva distribución del modelo de mezcla finito están basados en los parámetros de las distribuciones individuales, añadiendo una proporción para cada grupo de datos (Bolker, 2008). Para este trabajo se utilizó una confianza del 0.95 y para cada distribución individual se utilizaron dos desviaciones estándar. Así, de los **diez** escenarios resultantes en el paso anterior se redujeron a **dos**, uno utilizando la matriz base de **0.25** y otro utilizando la de **0.50**.

4.1.3 Comparación e inclusión de los datos climáticos de la Formación Olmos obtenidos por medio del CLAMP en la clasificación climática de Köppen

Los parámetros climáticos anteriores se compararon con la clasificación climática de Köppen en Rohli y Vega (2008) y en Lorente (1966) para obtener el tipo de clima que prevaleció en la Formación Olmos. El sistema de Köppen, modificado por Enriqueta García para la República Mexicana no se utilizó en este estudio debido a la causa de su origen. Este sistema se generó como consecuencia al escaso detalle climático por parte del sistema de Köppen para México, ya que éste presenta una enorme variabilidad en climas debido, principalmente, a su fisiografía (Sánchez y Garduño, 2008). Sin embargo, el México del Maestrichtiano no presentó esta fisiografía, estuvo conformado por islas y penínsulas. Además, los tipos climáticos *Am*, *Aw*, *BS*, *BW* y *Cs* del sistema de Köppen se pueden aplicar para México actual sin ningún problema (Sánchez y Garduño, 2008).

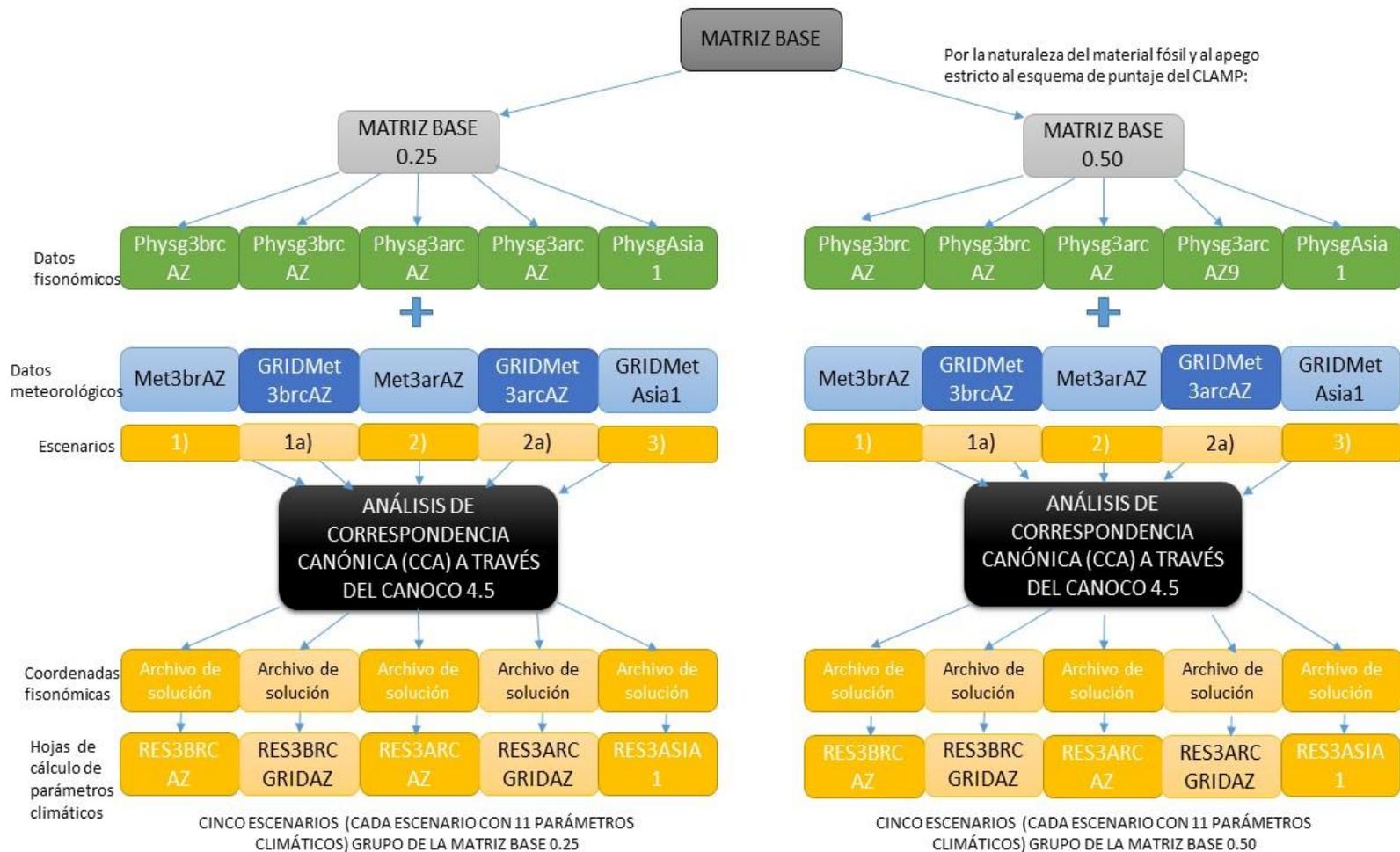


Diagrama 2. Análisis estadístico CLAMP, mostrando las dos **matrices base**, que resultaron por la naturaleza del material fósil y al apego estricto al esquema de puntaje del CLAMP. Los dos porcentajes de puntuación de ambas matrices se introdujeron en los datos fisonómicos de vegetación actual. Los datos de los sitios caracterizados por su fisonomía incluyen los datos de la Formación Olmos. Éstos, junto con los datos meteorológicos constituyen los escenarios aquí manejados. Los escenarios se corrieron con el CCA para obtener archivos de solución. Los valores de los ejes en el espacio fisonómico se exportan a las hojas de cálculo RES3, las cuales mediante regresiones polinomiales de segundo orden, asignaron valores a los once parámetros climáticos para la Formación Olmos.

4.2 Cálculo de paleoelevación

Para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos del Cretácico Tardío por medio de los datos arrojados por el CLAMP, se requiere conocer las medidas termodinámicas que a continuación se describen:

a) La entalpía

b) La energía estática húmeda

La entalpía (H) es una medida termodinámica y se refiere a la cantidad de energía que tiene una masa de aire a una determinada temperatura, presión y humedad (Spicer y Yang, 2010). Como se describe la energía, suele representarse en múltiples unidades, en el caso de los datos arrojados por el CLAMP está descrita por Kilojoules (KJ) entre kilogramos (Kg) (ecuación 1).

Otra variable termodinámica muy importante para el estudio de la atmósfera es la energía estática húmeda (h), que describe la cantidad de energía interna que tiene una masa de aire por su temperatura, presión, humedad y por la altura a la cual se encuentra. Por tanto ésta es una función de la temperatura y de la humedad del aire (Spicer y Yang, 2010) (ecuación 2), además de que aquellas son variables de suma importancia en la supervivencia de las plantas. Una relación entre la entalpía y la energía estática húmeda se observa en la ecuación 3.

$$H = CpT + Lvq \dots\dots\dots(1)$$

$$h = CpT + Lvq + gZ \dots\dots\dots(2)$$

por tanto:

$$h = H + gZ \dots\dots\dots(3)$$

donde:

H = entalpía (KJ/Kg)

Cp = calor específico de la masa de aire a presión constante (J/g/°C)

T = temperatura del aire (°C)

Lv = calor latente de vaporización del agua (KJ/Kg)

q = humedad específica de la masa de aire (g/Kg)

g = aceleración debido a la gravedad (m/s²)

Z = elevación (msm)

De la ecuación 3, despejando, se puede obtener una ecuación para calcular la altura del sitio donde creció la vegetación, sin embargo, para realizar esto se requiere conocer la energía estática húmeda de dicho lugar. Spicer *et al.*, (2003), calcularon la paleoaltitud de la base Namling que se encuentra al sur de la plataforma Tibetana, donde se encontraron fósiles de hojas de 15 Ma de antigüedad. Mediante un modelo de circulación general para esta zona, obtuvieron una energía estática húmeda y junto con los datos de entalpía que resultaron del CLAMP, calcularon una paleoelevación de 4,689+/-895 m ó 4,638+/- 847 m. Para el sitio de estudio es muy difícil determinar la energía estática húmeda que prevaleció durante el Cretácico Tardío debido, en primer lugar, a que la edad del sitio de estudio es de más de 70 Ma y segundo, a que la altitud y vegetación actuales, distan mucho de ser comparadas con las pasadas (Rzedowski J, 1988). Sin embargo, debido a las características sedimentológicas, fosilíferas y paleoclimáticas de los estudios de Weber, (1972), (1980), Martínez, *et al.*, (1980), Estrada-Ruíz *et al.*, (2008), Estrada-Ruíz (2009) y de este trabajo; apoyándose en el principio de Hutton, el sitio de estudio se podría equiparar a uno actual en vegetación y clima.

4.2.1 Cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz

De los múltiples climas que prevalecen en toda la República Mexicana, el sitio que más se pareció a la Formación Olmos en parámetros climáticos de temperatura, precipitación, humedad relativa y humedad específica fue el estado de Veracruz (INEGI). De éste se tomaron las variables necesarias de la ecuación 2 para obtener la energía estática húmeda de Veracruz que probablemente sería similar a la de Formación Olmos en el Cretácico Tardío. Revisando la literatura, de las variables requeridas por la ecuación 2, no se pudo saber la humedad específica de la masa de aire en Veracruz, sólo se registraba la humedad relativa. Para poder obtener la energía estática húmeda de Veracruz es necesaria la humedad específica de la masa de aire, por tanto, se recurrió a calcularla mediante la ecuación descrita en Taylor (1954), ecuación 4.

$$Q = 622 \frac{e}{p} \dots \dots \dots (4)$$

Donde:

Q = humedad específica de la masa de aire (g/Kg)

e = presión de vapor (mb)

p = presión atmosférica total (atm)

Ahora, para saber la presión de vapor “ e ” se requiere conocer la humedad relativa y la presión de vapor de saturación, tres variables relacionadas por la ecuación 5.

$$f = (e/e_m) 100 \dots \dots \dots (5)$$

donde:

f = humedad relativa (%)

e = presión de vapor (mb)

e_m = presión de vapor de saturación (mb)

La e_m se obtuvo de las tablas de presión de vapor de saturación de Taylor (1954); conociendo la temperatura y presión atmosférica de Veracruz que fueron de 23°C (INEGI) y de 1011.4 mb (CONAGUA, 2000) respectivamente. De este modo, despejando e y sustituyendo e_m en la ecuación 5 se obtuvo e , sustituyendo e en 4 se obtuvo Q y sustituyendo Q en 2 se obtuvo la energía estática húmeda para Veracruz. Conociendo ésta, se colocó en 3 la h de Veracruz, suponiendo que ésta fuera parecida a la de la Formación Olmos en el Cretácico Tardío y así, despejándola, se obtuvo la paleoelevación del sitio de estudio (obteniendo dos paleoelevaciones por lo descrito en el apartado **modelos de mezcla finitos**). Sin embargo, el valor de la paleoelevación resultó muy grande y no coincidió con los antecedentes paleoambientales. Por tanto, se revisaron los valores de la ecuación de la energía estática húmeda utilizados para Veracruz y se compararon con los disponibles para la Formación Olmos obtenidos por medio del CLAMP.

4.2.2 Cálculo de la energía estática húmeda de la Formación Olmos

De los datos de la energía estática húmeda de Veracruz, la temperatura media anual y la humedad específica fueron muy parecidos a los obtenidos para la Formación Olmos, además de que coincidió la humedad relativa y la precipitación media anual (ver apéndice II).

Por tanto, de la ecuación de la energía estática húmeda, las variables que podrían haber cambiado con el paso de más de 70 Ma serían la constante de aceleración gravitacional, el calor latente de vaporación del agua y el calor específico de la masa de aire a presión constante. Las dos primeras asumiendo el principio de Hutton no cambiarían, a

pesar de los más de 70 Ma de antigüedad de la Formación. Sin embargo, el calor específico de la masa de aire a presión constante sí puede variar con el tiempo, ya que éste depende de la composición de la atmósfera y ésta, cuando menos en el Cretácico, contenía de tres a seis veces el valor actual (300 ppm) de CO₂ (Skelton, *et al.*, 2002).

Así, del valor de la **entalpía** obtenida para el sitio de estudio por medio del CLAMP (ver tabla 2), basándose en la ecuación 1, se obtuvo el **calor específico de la masa de aire a presión constante** prevaleciente en la Formación Olmos durante el Maestrichtiano, éste se sustituyó en la ecuación 2 para obtener una **nueva energía estática húmeda** para Veracruz, y así fueran comparables la Formación Olmos y Veracruz (ver apéndice II). Como se obtuvieron límites de confianza para cada parámetro climático, superior e inferior (tabla 2), se recurrió a calcular el calor específico de la masa de aire y la paleoelevación para cada media, límite superior y límite inferior, tanto para los datos de la matriz base 0.25 como para la matriz de 0.50 respecto a la **entalpía**.

4.2.3 Ajuste de los dos resultados anteriores para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos

Como el cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz se realizó mediante cálculos matemáticos, empíricamente se notó que dicha ecuación es muy sensible a los valores de la temperatura media anual. Con dos grados de diferencia entre la temperatura media anual de Veracruz y la Formación Olmos, la paleoelevación se vuelve muy grande; y como se está asumiendo que dicha energía estática húmeda de Veracruz fue similar a la de la Formación Olmos durante el Maestrichtiano, por tanto, los datos que se utilizaron debieron ser lo más parecidos posible.

De esta manera, analizando los datos del apartado anterior y los resultados de los modelos de mezcla, se notaron dos cosas. Primera, que la media de los valores de la precipitación media anual y la humedad relativa; de ambas matrices para la Formación Olmos, fueron más parecidos a los valores de la precipitación media anual y la humedad relativa que presentó Veracruz, que los valores de los límites superiores e inferiores de ambas matrices. Y segundo y más importante, que la temperatura media anual de los límites superiores de ambas matrices, se parecieron más a la temperatura media anual de Veracruz que la media y el límite inferior de la temperatura media anual de ambas matrices. Por

tanto, se utilizó una combinación de datos en la ecuación de la energía estática húmeda de Veracruz para que la paleoelevación estuviera mejor representada.

Para ambas matrices, se utilizó la media de los valores de temperatura media anual y la humedad específica, así se obtuvo el calor específico de la masa de aire a presión constante (media); esta media se sustituyó en la ecuación de la **nueva energía estática húmeda** de Veracruz y para calcular la paleoelevación, en vez de utilizar el valor de la media de la entalpía, se ocupó el valor del límite superior de la misma (esto se hizo porque dicho valor corresponde a la temperatura media anual del límite superior, más parecido a la temperatura media anual de Veracruz) (ver apéndice II).

4.3 Descripción y determinación taxonómica de las hojas fósiles

De los 42 morfotipos, se describieron 26 con base en la arquitectura foliar y los caracteres morfológicos propuestos por Ellis B. *et. al.*, (2009), logrando determinar 8 morfotipos. Para esta determinación se utilizaron recursos electrónicos como: Tropicos.org, The New York Botanical Garden y J. STOR global plants, más visitas al Herbario Nacional de México (MEXU), además de la consulta con especialistas. De este modo, se revisó la distribución de los grupos actuales con los que se comparó cada morfotipo, tratando de corroborar y apoyar los datos climáticos obtenidos en la sección de **determinación paleoclimática**.

5. RESULTADOS

5.1 Determinación paleoclimática

5.1.1 *Análisis estadístico multivariado: CLAMP (Características fisonómicas)*

De los 42 morfotipos estudiados, sus características fisonómicas fueron las siguientes: 16.6% presentaron láminas lobadas y 61% de las hojas tuvieron margen no dentado.

Once morfotipos tuvieron tamaño foliar micrófilo II; 11 en micrófilo III; 10 en mesófilo I; 7 en mesófilo II y 9 en mesófilo III.

Cuatro morfotipos tuvieron ápice emarginado; 9 tuvieron ápice redondeado; 16 tuvieron ápice agudo y 3 tuvieron ápice atenuado.

Cuatro morfotipos tuvieron base cordada; 12 base redondeada y 27 tuvieron base aguda.

Dos morfotipos tuvieron porción largo-ancho de menos de 1:1; 14 tuvieron porción de 1-2:1; 15 tuvieron porción de 2-3:1; 11 tuvieron porción 3-4:1 y 3 tuvieron porción de más de 4:1.

Cuatro morfotipos tuvieron forma obovada; 20 tuvieron forma elíptica y 21 forma ovada (Fig. 7, lámina 1-6).

En general, los patrones de venación primaria que dominaron fueron los pinnados. Únicamente ocho morfotipos tuvieron venación palmada (morfotipo 3, 6, 10, 15, 22, 27, 31 y 37; lámina 1-6) y tres con venación acródroma (morfotipo 18, 20 y 21; lámina 3 y 4). Respecto a la venación secundaria mayor, de los 26 morfotipos descritos, quince tuvieron venación broquidódroma (morfotipos 1, 5, 7, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 19, 22, **23**, 31, 35 y 37; lámina 1-6), nueve venación caspedódroma (morfotipos 2, 4, 6, 8, 9, 12, 14, **23** y 37; lámina 1-6), dos con venación semicaspedódroma (morfotipos 3 y 15; lámina 1 y 3) y uno con venación eucaptódroma (morfotipo 17; lámina 3). En tres morfotipos, la venación secundaria mayor no aplicó (morfotipos 18, 20 y 21; lámina 3 y 4). Nótese que existen morfotipos con más de un tipo de venación secundaria mayor (morfotipos 14, 15, 23 y 37; lámina 3, 4 y 6). Ver apéndice III y apéndice IV para aclaraciones sobre términos de arquitectura foliar.

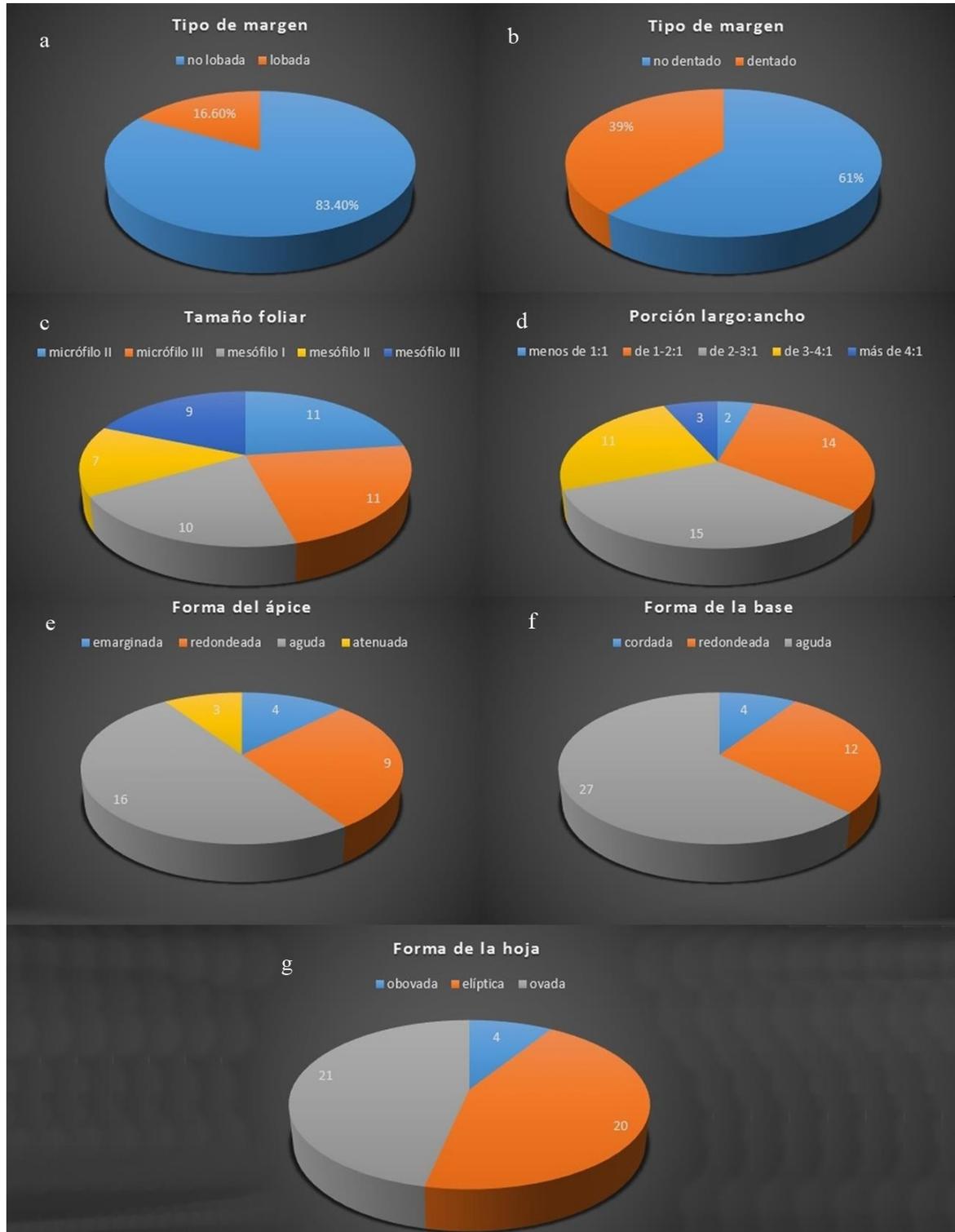


Figura 7. Gráficas de pastel ilustrando las porciones de características fisonómicas que presentaron los morfotipos de la Formación Olmos. (a) tipo de margen (lobación) y (b) tipo de margen (dentado) se encuentran en porcentajes; (c), (d), (e), (f) y (g) se encuentran en número de morfotipos, ya que un morfotipo en estos caracteres podía tener más de un estado de carácter.

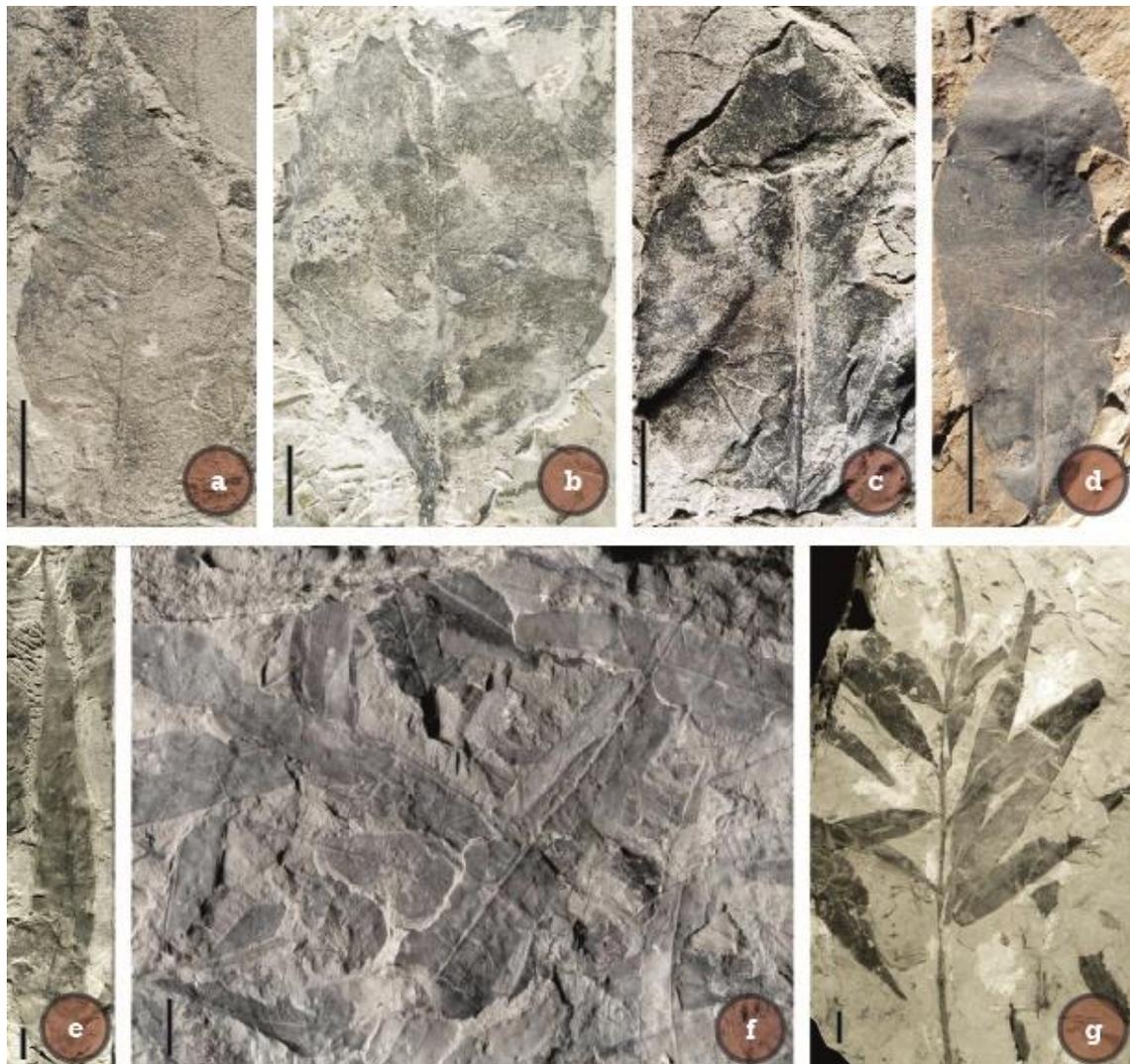


Lámina 1. Morfotipos codificados para la realización del CLAMP. (a) morfotipo 1; (b) morfotipo 2; (c) morfotipo 3; (d) morfotipo 4; (e), (f) y (g) morfotipo 5*. Escala = 1 cm.

*La numeración de los morfotipos que aquí se siguió es informal, aplicable solo para este trabajo.

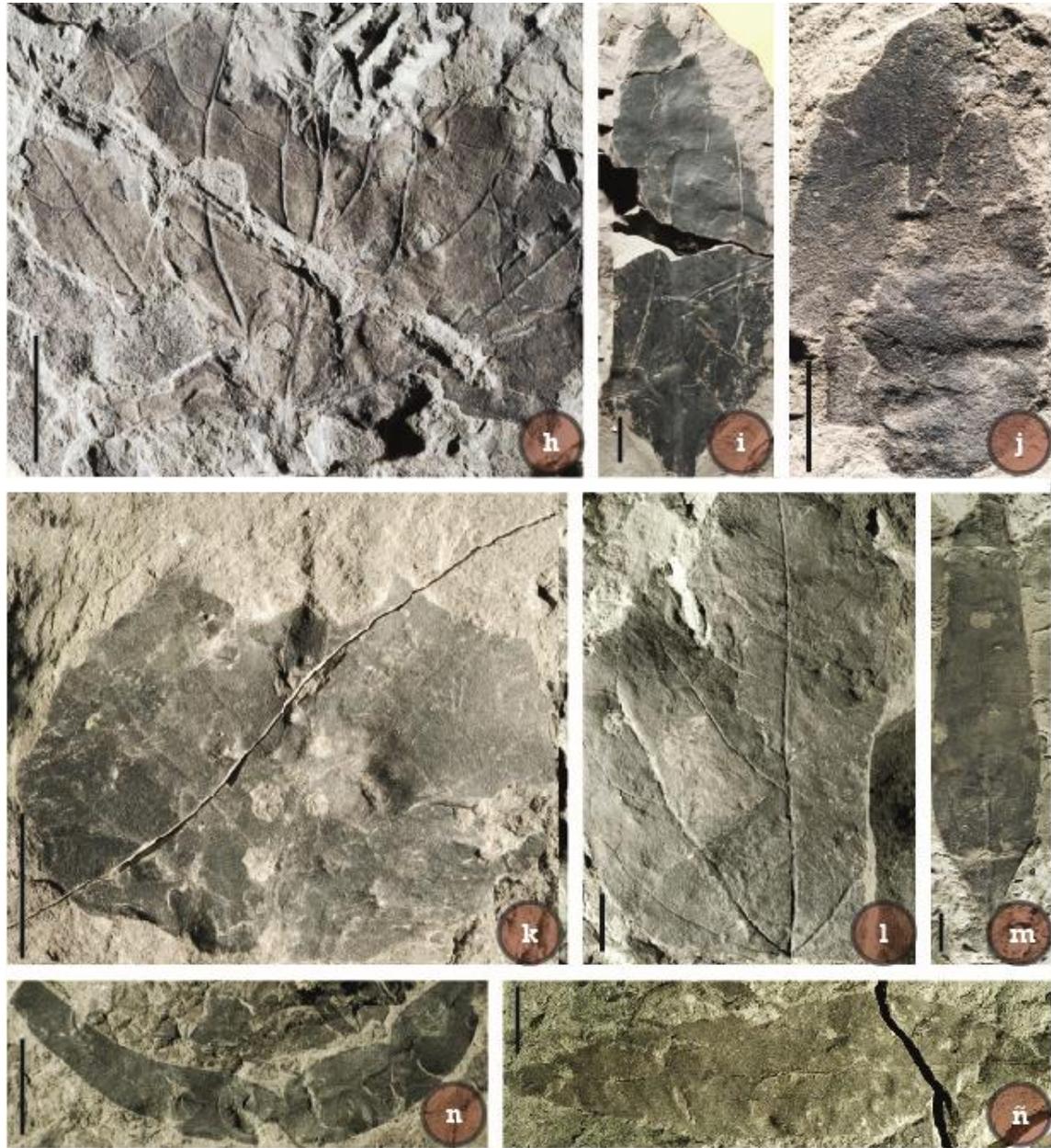


Lámina 2. Morfortipos codificados para la realización del CLAMP. (h) morfortipo 6; (i) morfortipo 7; (j) morfortipo 8; (k) morfortipo 9; (l) morfortipo 10; (m) morfortipo 11; (n) morfortipo 12; (ñ) morfortipo 13. Escala = 1 cm.

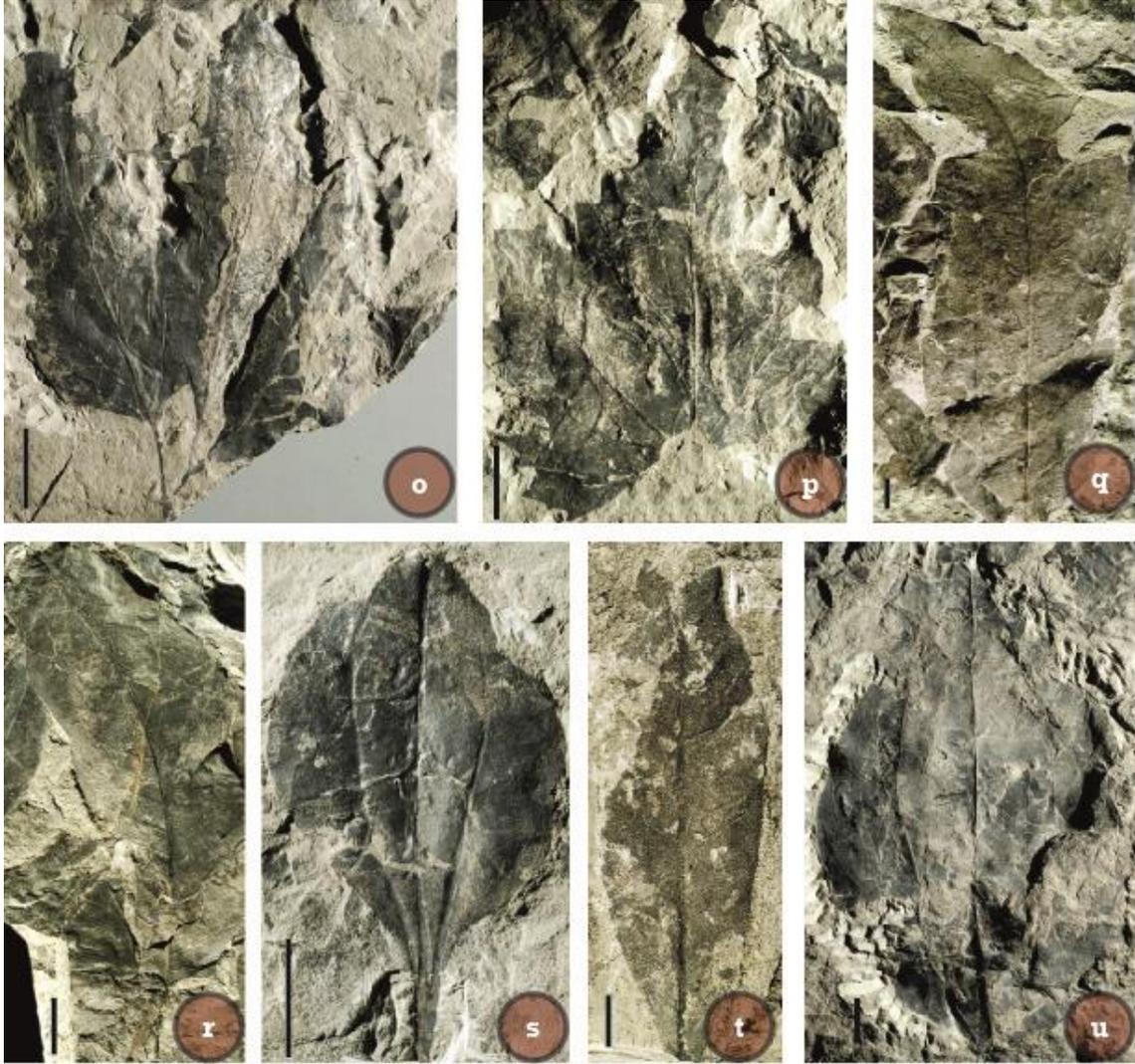


Lámina 3. Morfotipos codificados para la realización del CLAMP. (o) morfotipo 14; (p) morfotipo 15; (q) morfotipo 16; (r) morfotipo 17; (s) morfotipo 18; (t) morfotipo 19 y (u) morfotipo 20. Escala = 1 cm.

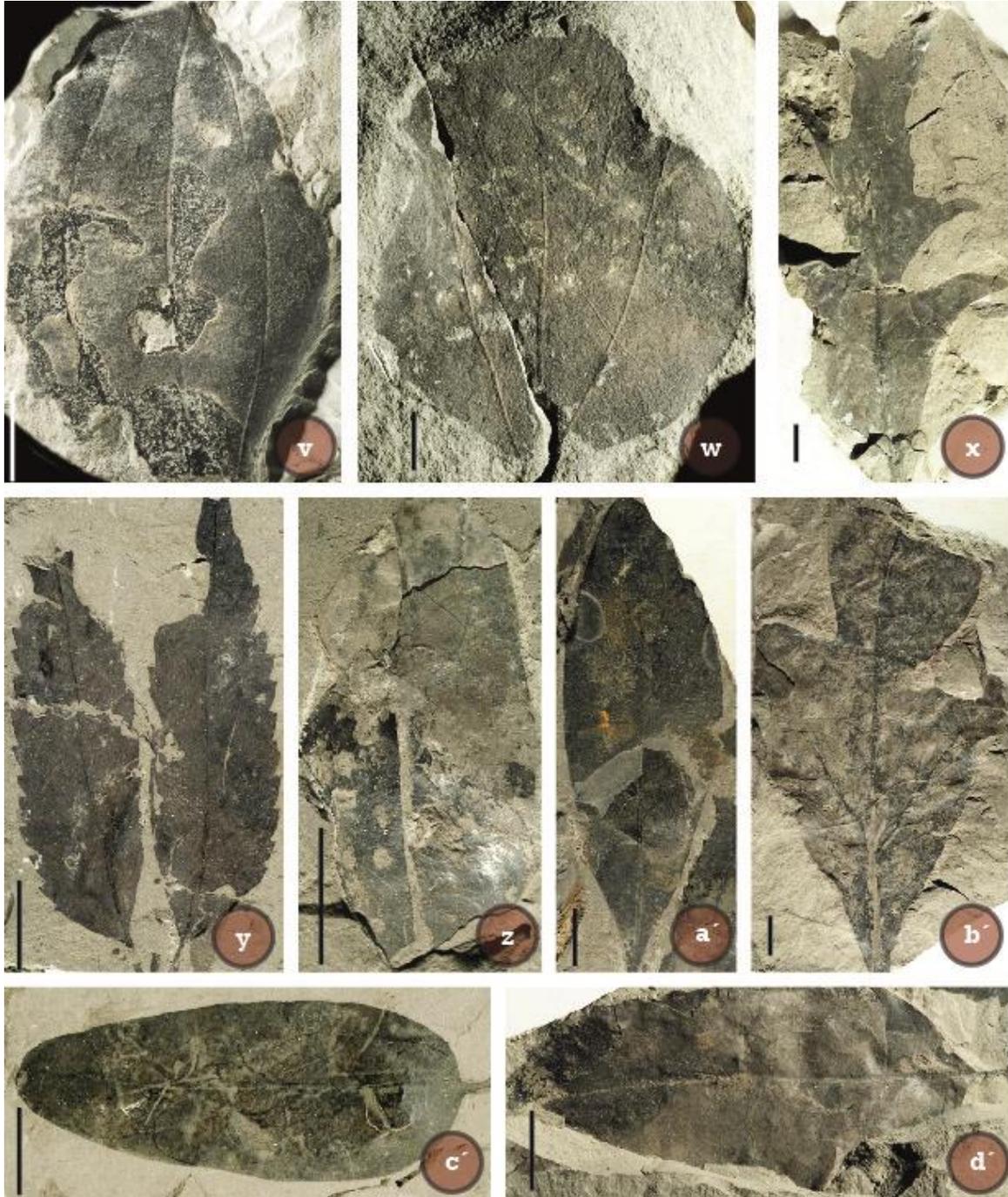


Lámina 4. Morfotipos codificados para la realización del CLAMP. (v) morfotipo 21; (w) morfotipo 22; (x) morfotipo 23; (y) morfotipo 24; (z) morfotipo 25; (a') morfotipo 26; (b') morfotipo 27; (c') morfotipo 28 y (d') morfotipo 29. Escala = 1 cm.

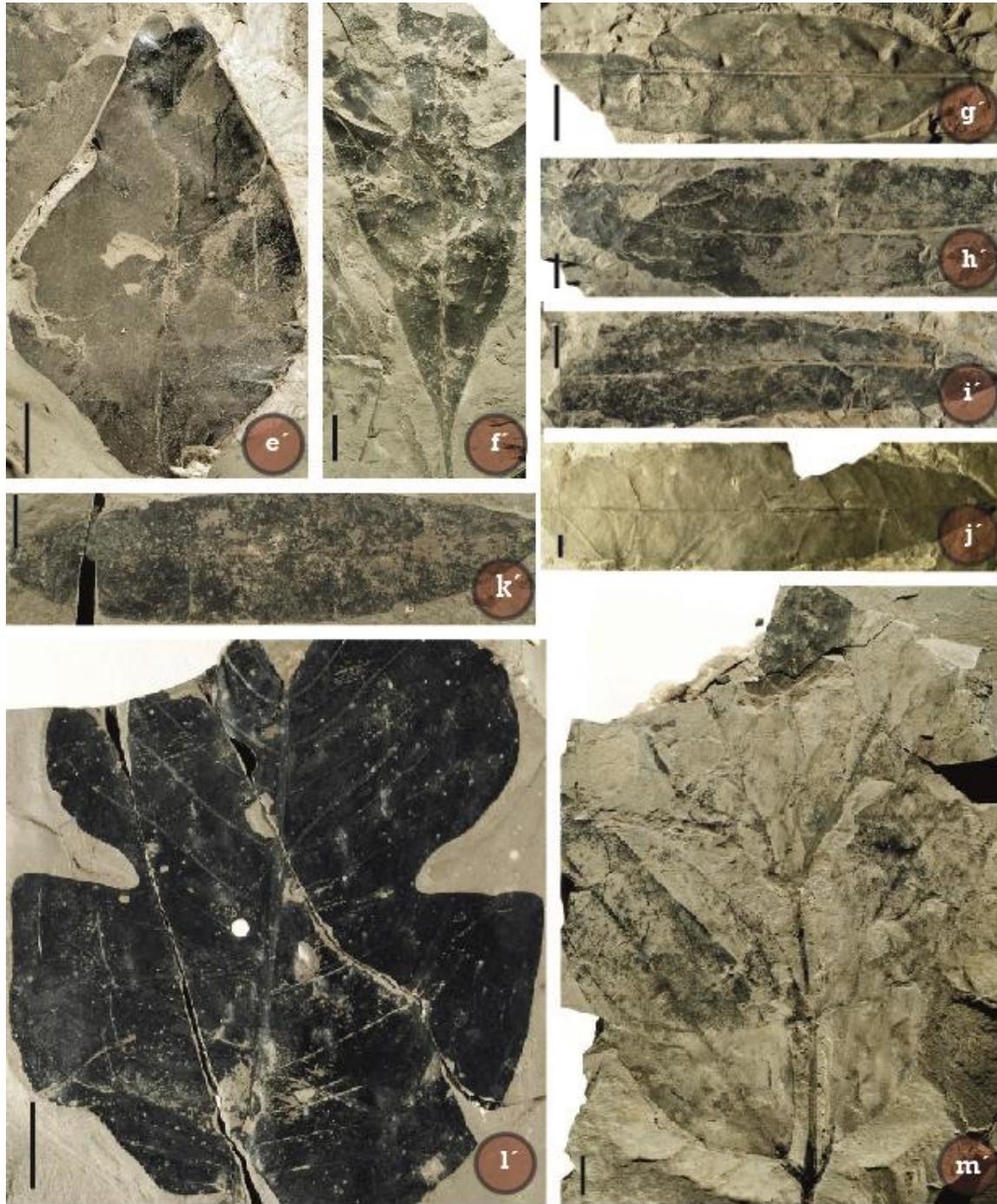


Lámina 5. Morfotipos codificados para la realización del CLAMP. (e') morfotipo 30; (f') morfotipo 31; (g') morfotipo 32; (h'), (i') y (j') morfotipo 33; (k') morfotipo 34; (l') morfotipo 35 y (m') morfotipo 36. Escala = 1 cm.

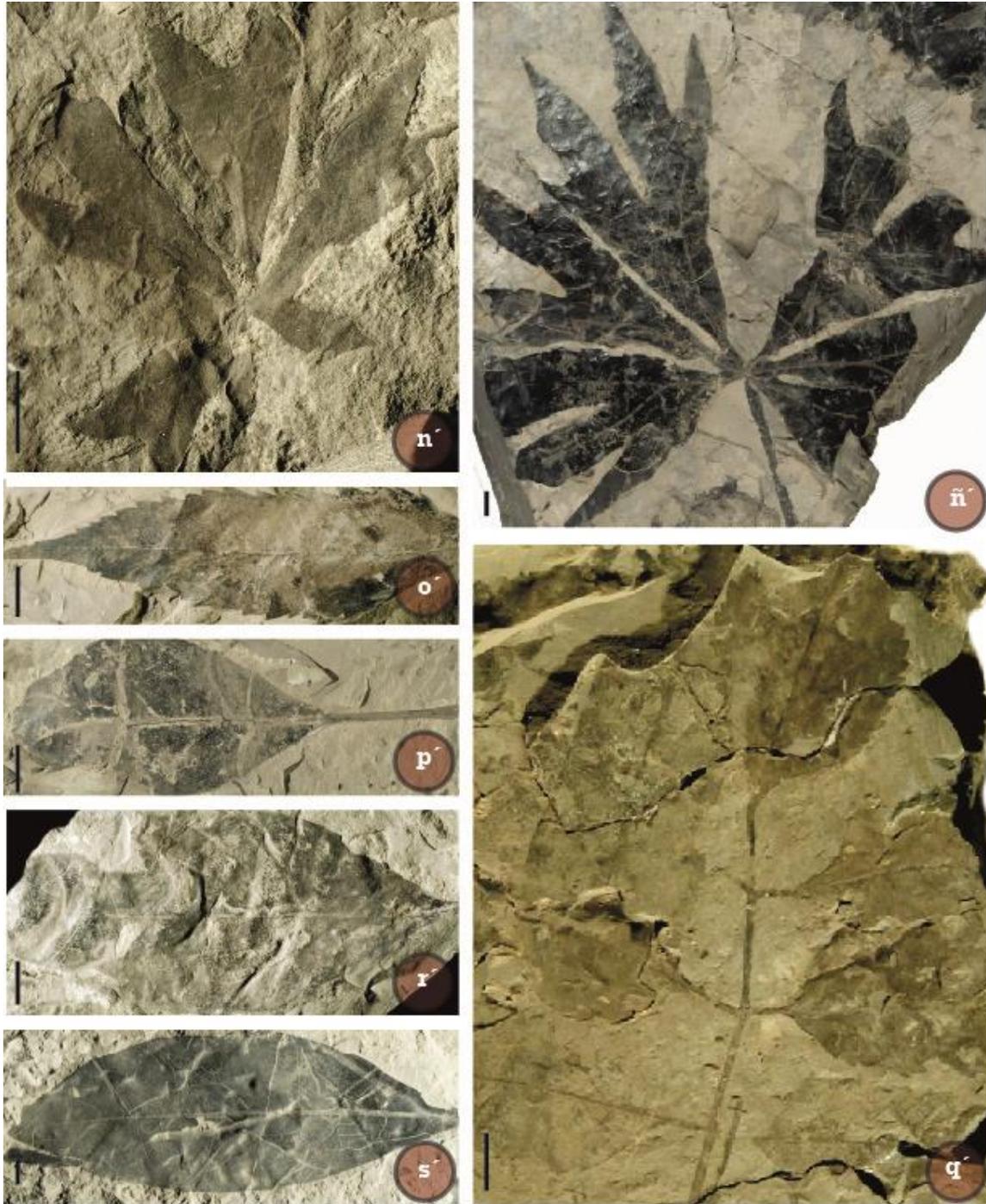


Lámina 6. Morfotipos codificados para la realización del CLAMP. (n') y (ñ') morfotipo 37; (o') morfotipo 38; (p') morfotipo 39;(q') morfotipo 40; (r') morfotipo 41 y (s') morfotipo 42. Escala = 1 cm.

Escenarios arrojados por el CLAMP

Utilizando el método CLAMP se obtuvieron en total diez escenarios climáticos, cinco pertenecientes a la **matriz base 0.25** y cinco pertenecientes a la **matriz base 0.50** (tabla 1; Fig. 8 y 9). Los once valores de los parámetros climáticos arrojados por el CLAMP en general, fueron más bajos en los cinco escenarios basados en la **matriz base 0.50** que los cinco escenarios basados en la **matriz base 0.25**. Tanto en los escenarios provenientes de la matriz 0.50 como de la matriz 0.25, el escenario que resultó con los parámetros climáticos más bajos fue el escenario 3), mientras que los otros cuatro escenarios en general, se alternaron en cuanto a los valores climáticos más altos. Tanto en los datos de la **matriz base 0.25 y 0.50**, si se observa la dispersión en las estimaciones individuales, tomando en cuenta dos desviaciones estándar, y si se comparan entre sí las cinco distribuciones de cada **matriz base**, se notará que todas ellas se traslapan, por lo que no son diferentes estadísticamente (Tabla 1; fig. 8 y 9). Por tanto, no se pudo hacer una elección de cual escenario sería el que mejor representara el paleoclima de la Formación Olmos.

a) Matriz 0.25										
Parámetros climáticos	Res3brcAZ(1)		Res3arcAZ(2)		ResAsia(3)		Res3brcGRIDAZ(1a)		Res3arcGRIDAZ(2a)	
	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar
TMA	19.72	1.18	19.31	1.76	16.47	1.25	18.99	1.17	18.94	1.83
TMMC	24.05	1.58	22.20	1.83	21.10	1.51	23.49	1.39	22.47	1.77
TMMF	16.02	1.88	17.09	2.54	10.71	2.57	14.60	1.88	15.47	2.12
DTC	10.43	0.71	10.18	0.85	9.97	0.74	10.24	0.89	10.21	0.77
PTC	164.52	33.68	151.55	31.66	61.71	21.77	170.38	20.17	164.40	19.48
PMMTC	16.93	3.68	15.51	3.66	4.40	2.53	16.77	2.81	15.48	2.50
P3MCH	75.10	14.03	69.79	13.76	49.90	13.90	75.65	14.83	85.24	13.37
P3MCS	26.41	9.32	22.33	9.00	7.11	4.12	25.24	3.20	26.96	3.54
HR	79.89	7.29	80.20	8.13	72.27	6.04	81.56	5.08	81.14	6.28
HE	12.96	0.91	13.47	0.99	9.15	1.18	13.00	1.00	13.57	1.00
ENTAL	32.81	0.32	32.98	0.35	32.60	0.54	34.31	0.45	34.55	0.44

b) Matriz 0.50										
Parámetros climáticos	Res3brcAZ(1)		Res3arcAZ(2)		ResAsia(3)		Res3brcGRIDAZ(1a)		Res3arcGRIDAZ(2a)	
	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar	Coahuila	Desviación estándar
TMA	18.84	1.18	18.46	1.75	15.68	1.25	18.24	1.17	18.16	1.83
TMMC	23.80	1.58	21.91	1.83	21.04	1.51	23.34	1.39	22.20	1.77
TMMF	14.59	1.88	15.70	2.54	9.53	2.57	13.30	1.88	14.19	2.12
DTC	10.04	0.71	9.81	0.85	9.51	0.74	9.91	0.89	9.87	0.77
PTC	154.72	33.68	141.36	31.66	61.30	21.77	161.06	20.17	154.96	19.48
PMMTC	16.55	3.68	15.13	3.66	4.83	2.53	16.39	2.81	15.10	2.50
P3MCH	72.21	14.03	66.79	13.76	49.87	13.90	73.03	14.83	82.52	13.37
P3MCS	26.94	9.32	22.83	9.00	7.46	4.12	24.77	3.20	26.16	3.54
HR	79.55	7.29	79.92	8.13	72.07	6.04	81.37	5.08	80.98	6.28
HE	12.49	0.91	12.99	0.99	8.77	1.18	12.54	1.00	13.04	1.00
ENTAL	32.59	0.32	32.76	0.35	32.37	0.54	34.05	0.45	34.25	0.44

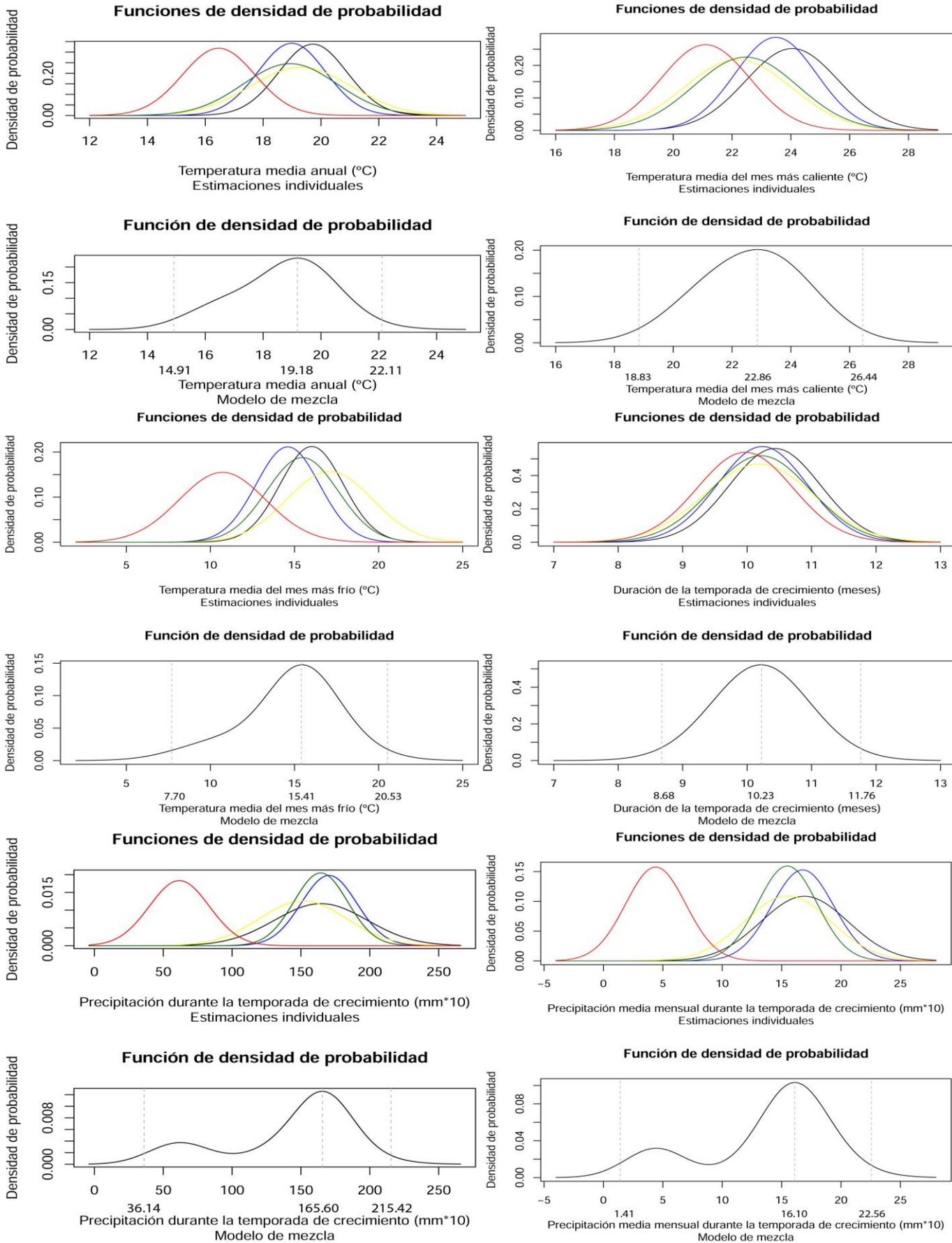
Tabla 1. Cinco escenarios climáticos arrojados por el CLAMP para las matrices base 0.25 a) y 0.50 b), mostrando medias (Coahuila) y una desviación estándar, utilizando los cinco escenarios (de izquierda a derecha: escenario 1, 2, 3, 1a y 2a).

5.1.2 Modelos de mezcla finitos

A falta de criterios objetivos para elegir un determinado escenario climático frente a otro se hicieron modelos de mezcla finitos, los cuales produjeron medias probabilísticas para cada parámetro climático, **once medias probabilísticas** para los datos provenientes de la **matriz base 0.25** y **once medias probabilísticas** para los que provenían de la **matriz base 0.50**. Así, de los diez escenarios del paso anterior se redujeron a dos, cada uno con sus respectivos once parámetros climáticos y éstos con medias y límites superiores e inferiores (fig. 8 y 9).

En la mayoría de los modelos de mezcla el ajuste de una distribución unimodal fue posible, a excepción de los pertenecientes a la precipitación durante la temporada de crecimiento, la precipitación media mensual durante la temporada de crecimiento, la precipitación durante los meses más secos, humedad específica y entalpía, las cuales además de la media probabilística presenten otro “pico” en su distribución (fig. 8 y 9). Los dos escenarios producidos por los modelos de mezcla correspondiente a **la matriz base 0.25** y **0.50** no difieren estadísticamente uno de otro. Sin embargo se puede observar que las medias provenientes de los datos de la **matriz base 0.50** tuvieron valores climáticos más bajos que los de la **matriz base 0.25**, reflejando el efecto de la codificación para generar las **dos matrices base**, de las cuales, en la **matriz base 0.25** se asumió que “algunos” ejemplares de cada morfotipo exhibieron un estado de carácter frente a los pertenecientes a la **matriz base 0.50** que asumieron que “todos” los ejemplares de cada morfotipo exhibieron otro estado de carácter (tabla 2). Así, por ejemplo, en la temperatura media anual observada en la tabla 2 en *b*) de 18.402 °C resultó ser más baja que la de la matriz 0.25 *a*) de 19.186 °C, ocurriendo lo mismo con los otros diez parámetros climáticos (tabla 2).

El resumen de los once parámetros climáticos tanto de la **matriz base 0.25** y **0.50** se observa en la tabla 2, especificando las medias, límites superiores y límites inferiores.



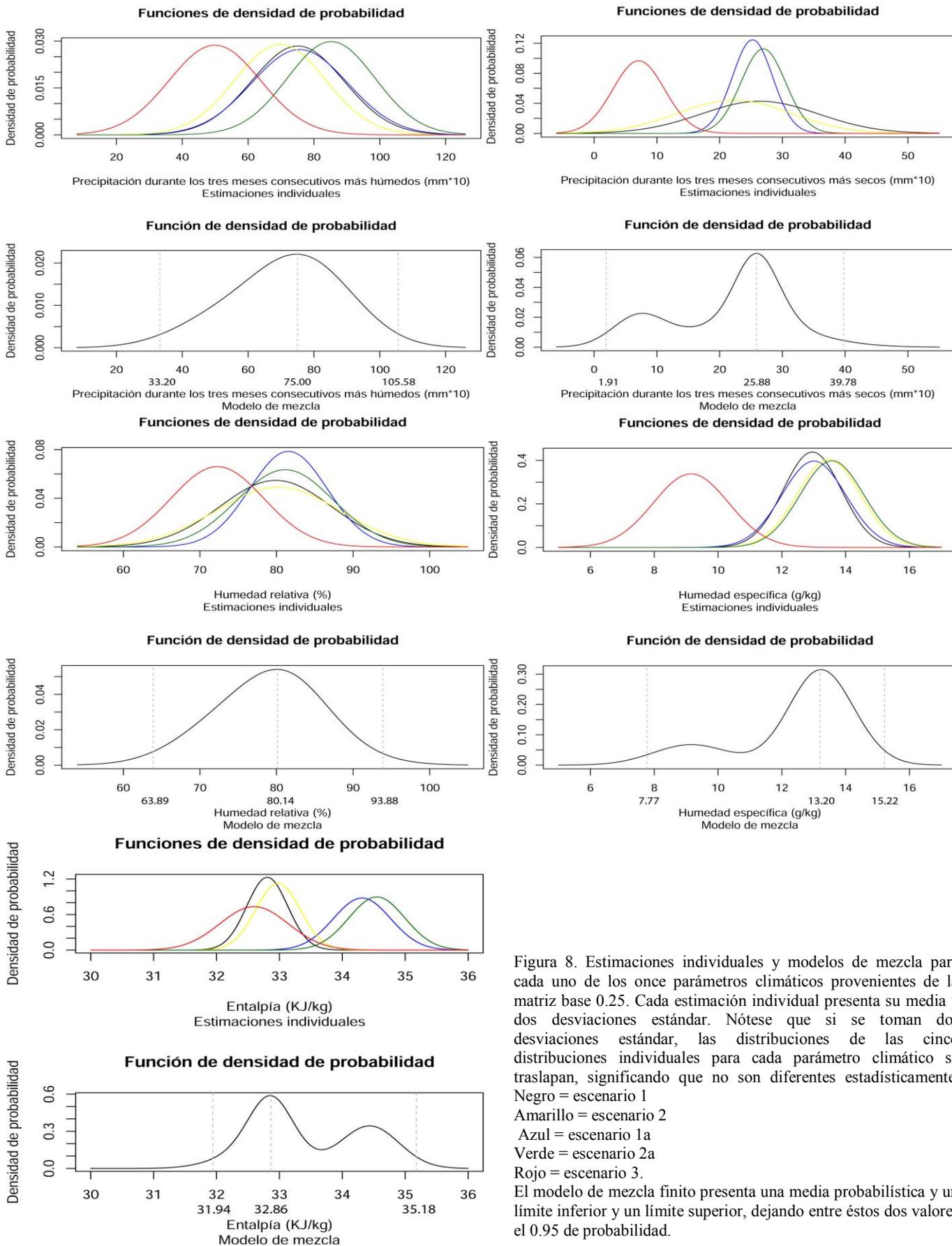
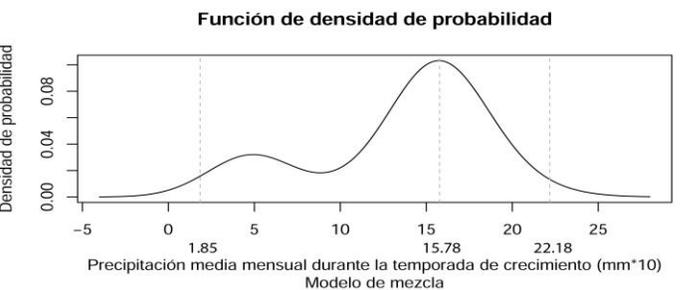
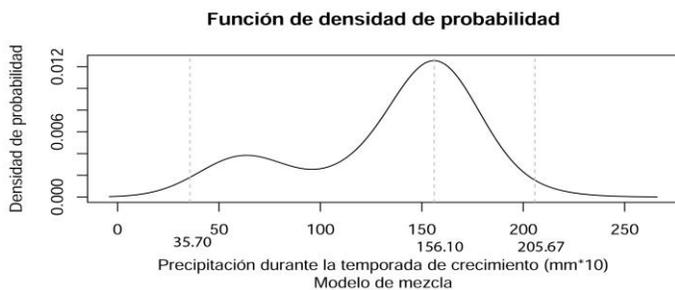
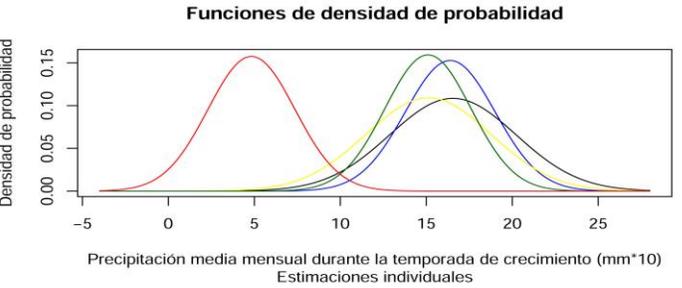
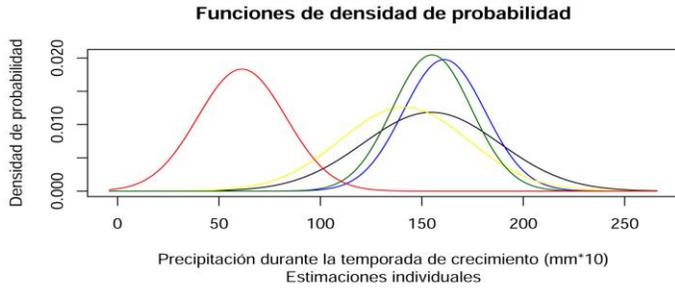
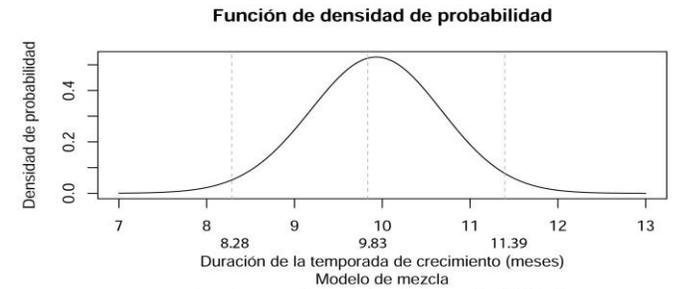
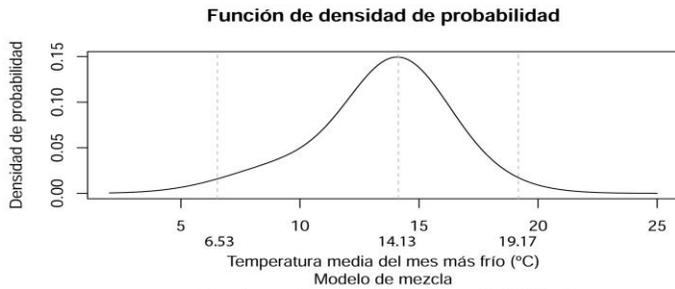
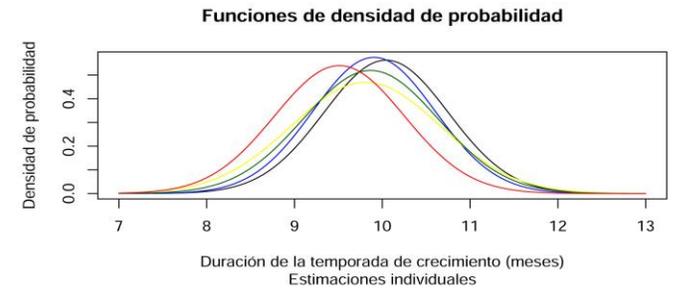
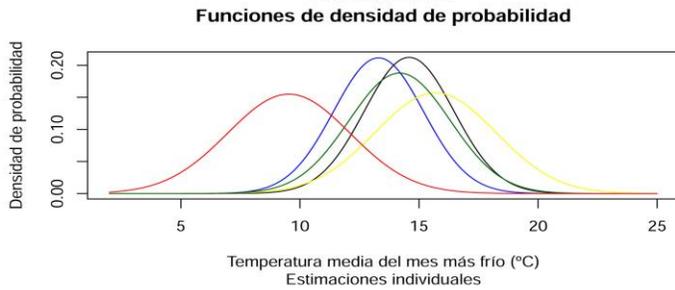
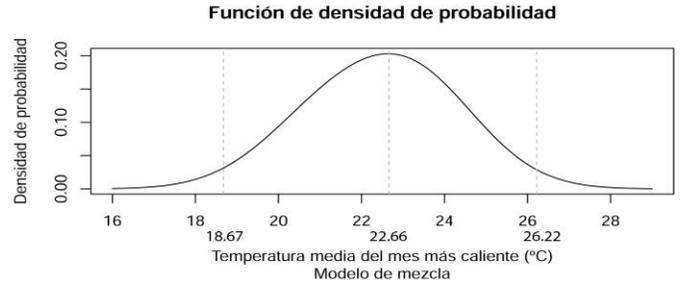
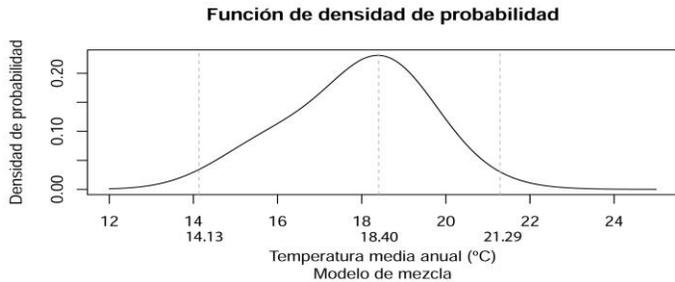
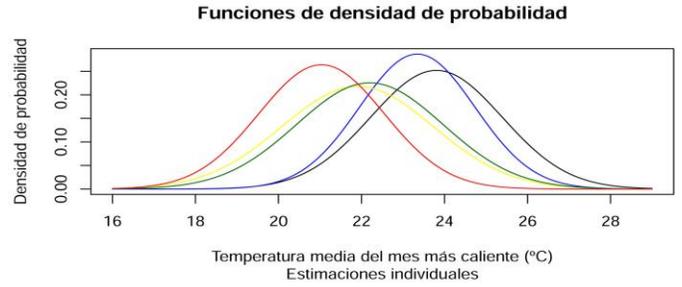
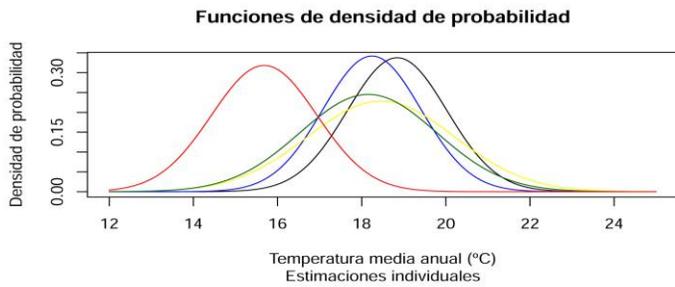


Figura 8. Estimaciones individuales y modelos de mezcla para cada uno de los once parámetros climáticos provenientes de la matriz base 0.25. Cada estimación individual presenta su media y dos desviaciones estándar. Nótese que si se toman dos desviaciones estándar, las distribuciones de las cinco distribuciones individuales para cada parámetro climático se traslapan, significando que no son diferentes estadísticamente. Negro = escenario 1
 Amarillo = escenario 2
 Azul = escenario 1a
 Verde = escenario 2a
 Rojo = escenario 3.
 El modelo de mezcla finito presenta una media probabilística y un límite inferior y un límite superior, dejando entre éstos dos valores el 0.95 de probabilidad.



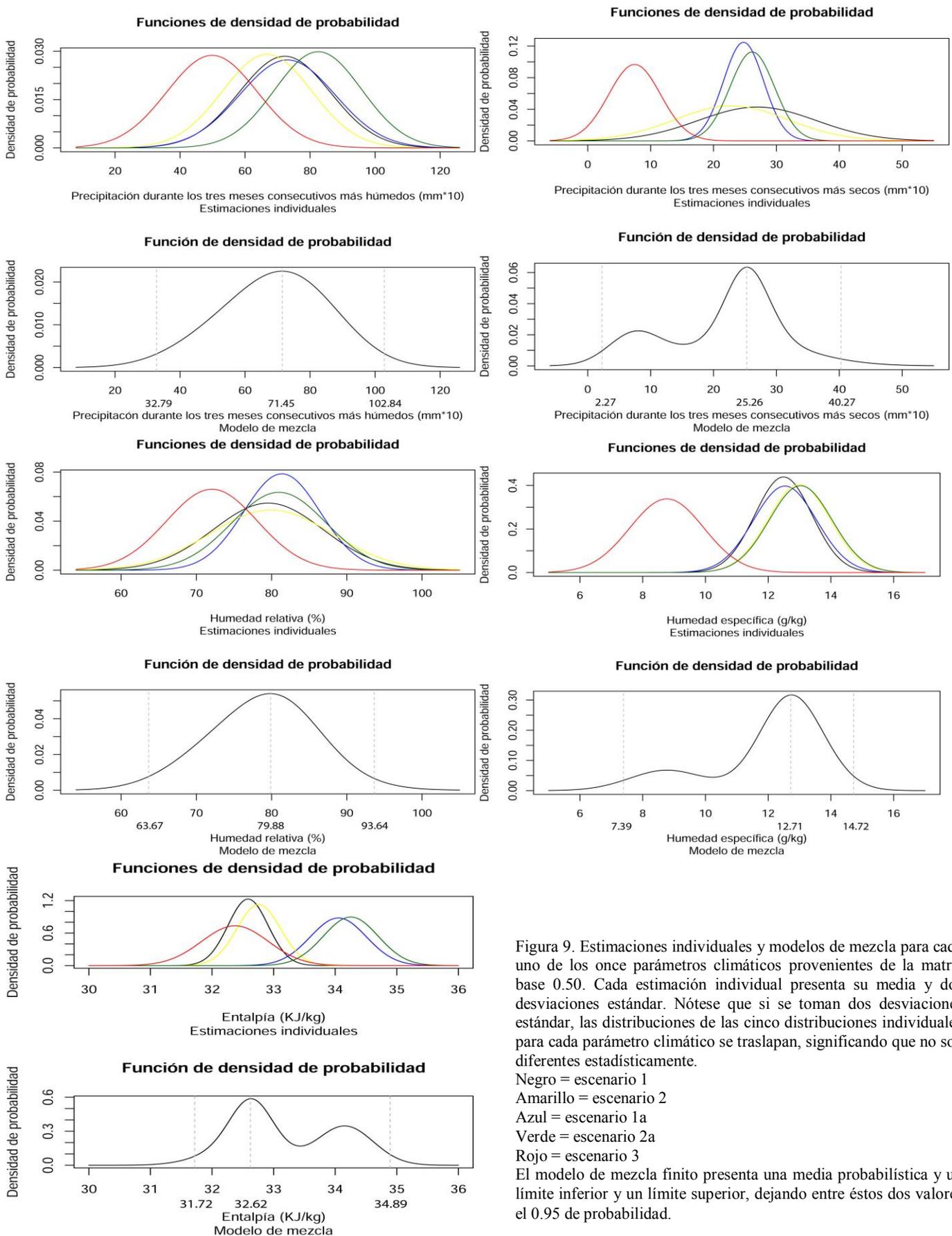


Figura 9. Estimaciones individuales y modelos de mezcla para cada uno de los once parámetros climáticos provenientes de la matriz base 0.50. Cada estimación individual presenta su media y dos desviaciones estándar. Nótese que si se toman dos desviaciones estándar, las distribuciones de las cinco distribuciones individuales para cada parámetro climático se traslapan, significando que no son diferentes estadísticamente.
 Negro = escenario 1
 Amarillo = escenario 2
 Azul = escenario 1a
 Verde = escenario 2a
 Rojo = escenario 3
 El modelo de mezcla finito presenta una media probabilística y un límite inferior y un límite superior, dejando entre éstos dos valores el 0.95 de probabilidad.

a) Matriz base 0.25				b) Matriz base 0.50			
Parámetros climáticos	Límite inferior	Media	Límite superior	Parámetros climáticos	Límite inferior	Media	Límite superior
TMA (°C)	14.910	19.186	22.110	TMA (°C)	14.132	18.402	21.288
TMMC (°C)	18.834	22.859	26.445	TMMC (°C)	18.673	22.663	26.221
TMMF (°C)	7.700	15.407	20.538	TMMF (°C)	6.536	14.136	19.169
DTC (meses)	8.676	10.226	11.763	DTC (meses)	8.285	9.834	11.395
PTC (mm)	361.459	1655.980	2154.167	PTC (mm)	357.018	1561.005	2056.776
PMMTC (mm)	14.139	161.005	225.623	PMMTC (mm)	18.474	157.789	221.806
P3MCH (mm)	332.050	750.050	1055.849	P3MCH (mm)	327.968	714.472	1028.375
P3MCS (mm)	19.088	258.794	397.776	P3MCS (mm)	22.695	252.663	402.753
HR (%)	63.892	80.141	93.884	HR (%)	63.668	79.884	93.642
HE (g/Kg)	7.770	13.201	15.223	HE (g/Kg)	7.389	12.718	14.725
ENTAL (KJ/Kg)	31.941	32.884	35.177	ENTAL (KJ/Kg)	31.718	32.623	34.892

Tabla 2. Resumen de los once parámetros climáticos producidos por los modelos de mezcla finitos para las dos **matrices base**, con sus correspondientes límites de confianza inferiores y superiores. a) Once parámetros climáticos producido por los modelos de mezcla derivados de la **matriz base 0.25**. b) Once parámetros climáticos producidos por los modelos de mezcla derivados de la **matriz base 0.50**. TMA= temperatura media anual; TMMC= temperatura media del mes más caliente; TMMF=temperatura media del mes más frío; DTC=duración de la temporada de crecimiento; PTC= precipitación durante la temporada de crecimiento; PMMTC=temperatura media mensual en la temporada de crecimiento; P3MCH= *precipitación* durante los tres meses consecutivos más húmedos; P3MCS=precipitación durante los tres meses consecutivos más secos; HR=humedad relativa; HE= Humedad específica y ENTAL= entalpía.

5.1.3 Comparación e inclusión de los datos climáticos de la Formación Olmos obtenidos por medio del CLAMP en la clasificación de Köppen

Aun cuando las dos medias probabilísticas para cada parámetro climático que arrojaron los modelos de mezcla no son exactamente iguales, no causaron problema alguno al determinar un clima actual a la Formación Olmos. La Formación Olmos presentó una temperatura media del mes más frío entre 0 y 18°C; por otro lado la precipitación media mensual fue de 1411.171 mm y 1279.243 mm (esta se obtuvo al multiplicar la PTC por la DTC y dividirla entre 12 meses), la precipitación del mes más húmedo fue 250.016 mm y 238.157 mm, por otro lado la precipitación durante el mes más seco fue de 86.264 mm y 84.221 mm (se obtuvieron al dividir P3MCS y P3MNH entre tres; ver Lorente, 1966); la temperatura media del mes más caliente fue mayor a 22 °C. Todos estos datos, según el sistema de clasificación de Köppen, indican que la Formación Olmos en el Cretácico Tardío presentó un clima *Csa* (clima mediterráneo), el cual corresponde a templado con lluvias periódicas, veranos secos, subtropical.

5.2 Cálculo de paleoelevación

5.2.1 Cálculo de la energía estática húmeda de Veracruz

Según INEGI el estado de Veracruz presenta una temperatura media anual de 23 °C y una precipitación media anual de 1500 mm. CONAGUA (2000) predice una humedad relativa de 78% y una presión atmosférica de 1011.4 mb a una altura de 19.4 msm. La humedad específica calculada para este estado fue de 14.224 g/Kg y tomando el calor específico de la masa de aire de 1.007 J/g°C (Coronel, 2013), se obtuvo una energía estática húmeda para el estado de Veracruz de 55,569.882 m²/s². Utilizando este dato y las medias de la entalpía producidas por los modelos de mezcla del paso anterior, se obtuvieron dos alturas para la Formación Olmos en el Cretácico Tardío: 2,302.809 msm (**utilizando entalpía media de la matriz base 0.25**) ó 2,327.397 msm (**utilizando entalpía media de la matriz base 0.50**).

5.2.2 Cálculo de la energía estática húmeda de la Formación Olmos

Recalibrando la ecuación de la energía estática húmeda de Veracruz, con el calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos utilizando la entalpía, la temperatura y la humedad específica del límite superior, media y límite inferior; tanto de la **matriz base 0.25** como de la **matriz base 0.50**, se obtuvieron los siguientes valores:

Para la **matriz base 0.25**, los valores que se obtuvieron fueron:

- a) Media: un C_p de la masa de aire de 159.99 J/Kg°C; una h de 35,973.652 m²/s² y una elevación de 316.95 msm.
- b) Límite inferior: un C_p de la masa de aire de 966.09 J/Kg°C; una h de 54,513.952 m²/s² y una elevación de 2,300.975 msm.
- c) Límite superior: un C_p de la masa de aire de 37.045 J/Kg°C; una h de 33,145.917 m²/s² y una elevación de -207.081 msm.

Para la **matriz base 0.50**, los valores que se obtuvieron fueron:

- a) Media: un C_p de la masa de aire de 212.943 J/Kg°C; una h de 37,191.689 m²/s² y una elevación de 465.694 msm.
- b) Límite inferior: un C_p de la masa de aire de 1,064.358 J/Kg°C; una h de 56,774.116 m²/s² y una elevación de 2,554.091 msm.
- c) Límite superior fueron: un C_p de la masa de aire de 77.878 J/Kg°C; una h de 34,085.086 m²/s² y una elevación de -82.275 msm.

5.2.3 Ajuste de los dos resultados anteriores para el cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos.

La ecuación de la energía estática húmeda de Veracruz recalibrada con el calor específico de la masa de aire a presión constante, obtenido indirectamente por medio del CLAMP y con el empleo de la humedad específica, temperatura media anual y la entalpía, los seis resultados anteriores se redujeron a dos paleoelevaciones:

- a) Para la **matriz base 0.25** una altitud de 81.169 msm y
- b) Para la **matriz base 0.50** una altitud de 234.390 msm.

5.3 Descripción y determinación taxonómica de las hojas fósiles

De los 42 morfotipos se realizaron 26 descripciones foliares y 12 descripciones foliares de ejemplares actuales con los que se compararon los fósiles (ver apéndice III), logrando determinar 8 morfotipos. La primera especie determinada fue *Pelargonium* sp. nov. 1* (morfotipo 6), se comparó con *P. hortorum* L. H. Bailey, de la familia Geraniaceae. La segunda especie determinada fue *Broussonetia* sp. nov. 2 (morfotipo 10) comparada con las especies *B. papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent., y *Ficus carica* L., de la familia Moraceae.

Dentro de la familia Melastomataceae se determinaron las siguientes especies. *Henriettea* sp. nov. 3 (morfotipos 18) se comparó con *H. cuneata* (Standl.) L.O. Williams; *Miconia* sp. nov. 4 (morfotipo 20) se comparó con *M. dodecandra* Cogn., y *Blakea* sp. nov. 5 (morfotipo 21) se compararon con *Blakea calycosa* Gleason.

La especie *Quercus* sp. nov. 6 (morfotipo 23), se cotejó con *Q. alba* L., *Q. gambelii* Nutt., y *Q. falcata* Michx de la familia Fagaceae.

A la familia Araliaceae pertenecieron las siguientes especies. *Dendropanax* sp. nov. 7 (morfotipo 31) se comparó con *D. arboreus* (L.) Decne. & Planch., y *Tetrapanax* sp. nov. 8 (morfotipo 37) se comparó con *T. papyrifera* (Hook.) K. Koch. La clasificación que se siguió para estas determinaciones fue la propuesta por APG III.

A continuación se describe la arquitectura foliar tanto de los morfotipos como de los ejemplares actuales con los que se compararon los fósiles.

*Los nombres formales para las especies determinadas se dejan pendientes para su publicación.

Familia: Geraniaceae Juss.

Género: *Pelargonium* L'Hér. ex Aiton.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, "La Saucedá"-Nueva Rosita, "mina no. 6"-Barroterán, "mina no. 3".

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Pelargonium* sp. nov. 1 (Morfotipo 6).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple incompleta hacia el ápice, de forma ovada, tamaño notófilo 1:1, de 4.35 cm de largo y 3.26 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.75:1, en total 1,063.58 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice redondeado, formando un ángulo obtuso de 110°, base cordada, formando un ángulo reflexo de 198° (Lamina 7; Fig. a). Venación primaria palmada-palinactinódroma con 6 venas basales visibles, formando un ángulo respecto a la vena media de 25° para el primer par de venas, 55° para el segundo par de venas y 110° para la última vena; venación secundaria mayor caspedódroma-cladódroma, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas con la vena primaria es excurrente y forman ángulos inconsistentes en toda la lámina (Lámina 7; Fig. b); presentan venas secundarias interiores (Lámina 7; Fig. c). Venas terciarias epimediales reticulares, venas terciarias intercostales reticulares irregulares (lámina 7; Fig. e y f); venas cuaternarias forman un retículo irregular (Lámina 7; Fig. g). Venas agrófitas simples con curso caspedódromo (Lámina 7; Fig. d). Lámina con margen dentado-serrado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular y con un diente por centímetro, aunque suelen ser muy variable, sus formas son recto en el lado distal y recto en el lado proximal (st/st), convexo en el lado distal y convexo en el lado proximal (cv/cv) y convexo en el lado distal y cóncavo en el lado proximal (cv/cc), el sinus es redondeado y se observa venación secundaria mayor entrando en el diente y terminando en el ápice de éste (Lámina 7; Fig. h). Ver apéndice IV para aclaraciones sobre términos de arquitectura foliar.

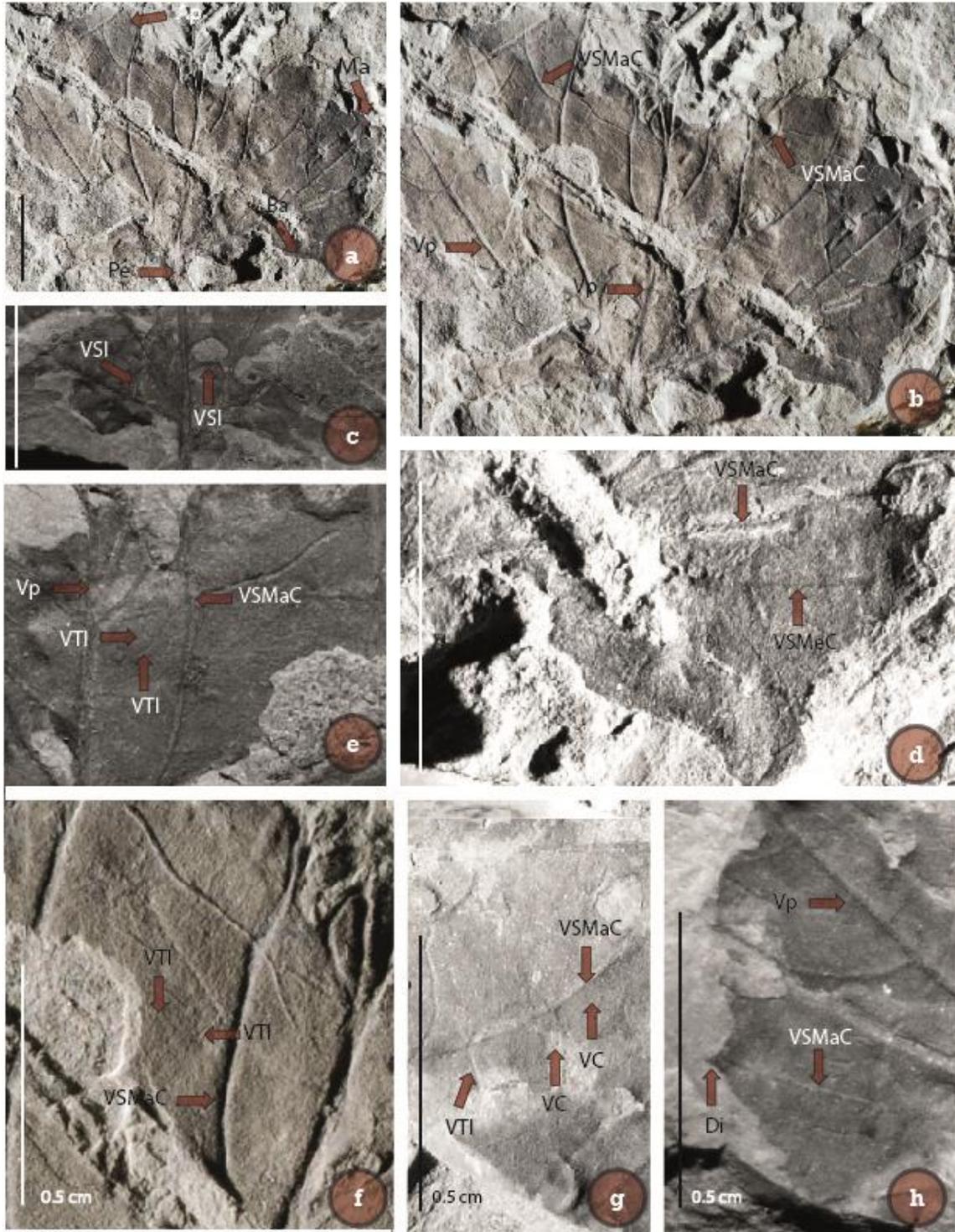


Lámina 7. *Pelargonium* sp. nov. 1 comparado con la familia Geraniaceae, género *Pelargonium*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), peciolo (Pe) y margen (Ma). b) Venación primaria palinactinódroma (Vp) y venación secundaria mayor caspedódroma-cladódroma (VSMaC). c) Venas secundarias interiores (VSI). d) Vena secundaria menor caspedódroma (VSMaC). e) Venas terciarias intercostales (VTI) reticulares irregulares. f) Venas terciarias intercostales (VTI) reticulares irregulares. g) Venas cuaternarias reticuladas (VC). h) Diente (Di) con venación secundaria mayor caspedódroma (VSMaC) terminando en el ápice.

Familia: Geraniaceae Juss.

Género: *Pelargonium* L'Hér. ex Aiton.

Especie: *Pelargonium hortorum* L.H. Bailey.

Etimología: *hortorum* perteneciente a los huertos.

Descripción: *Pelargonium hortorum* Bailey.

Hoja actual simple completa, de forma ovada, tamaño micrófilo 1:1, de 4 cm de largo y 4.7 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.8:1, en total 1410 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice redondeado, formando un ángulo obtuso de 115°, base cordada, formando un ángulo reflexo de 280° (Lámina 8; Fig. a); venación primaria palmada-palinactinódroma con 9 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 30° para el primer par de venas, 80° para el segundo par de venas, 110° para el tercer par de venas y 130° para el último par de venas; venación secundaria mayor caspedódroma-cladódroma, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas con la vena primaria es excurrente y forman ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 8; Fig. b), presenta venas secundarias interiores y venas intersecundarias que se convierten en venas interiores (Lámina 8, Fig. c, d y e). Venas terciarias epimediales reticulares, venas terciarias intercostales reticulares irregulares y venas terciarias exteriores reticulares (Lámina 8; Fig. f y g); venas cuaternarias forman un retículo irregular; areolación bien desarrollada (Lámina 8; Fig. f). Venas agrófitas simples con curso caspedódromo (Lámina 8; Fig. e). Lámina con margen crenado-dentado, con 3 órdenes de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular y con tres dientes por centímetro, sus formas son principalmente retroflexo en el lado distal y convexo en el lado proximal (rt/cv) y convexo en el lado distal y convexo en el lado proximal (cv/cv), el sinus es angular y se observa venación secundaria mayor entrando al diente y terminando en el ápice de éste (Lámina 8; Fig. g).

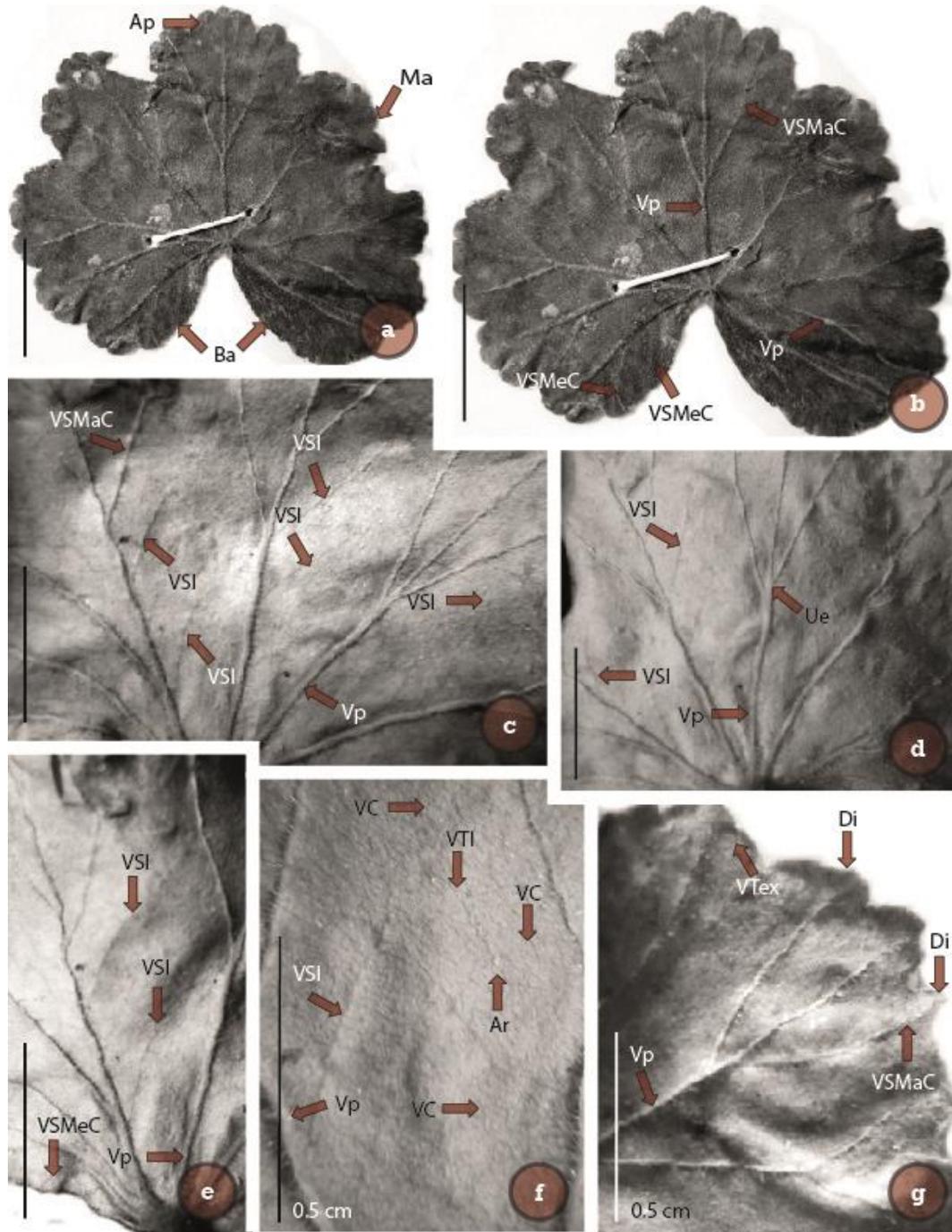


Lámina 8. Hoja de *Pelargonium hortorum* Bailey. Escala =1cm y 0.5 cm. a) ápice (Ap), base (Ba) y margen (Ma). b) Estructura de venación primaria palmada palinactinódroma (Vp), venas secundarias caspedódromas-cladódromas (VSMaC) y venas secundarias menores caspedódromas (VSMeC). c) Estructura palmada palinactinódroma que presentan las venas primarias en la base y venas secundarias interiores (VSI). d) Venas secundarias interiores y unión excurrente (Ue) de las venas secundarias mayores a la vena primaria. e) Venas secundarias interiores y secundarias menores. f) Estructura reticular formada por la venación terciaria intercostal (VTI) y de cuarto orden (VC), areolación (Ar) bien desarrollada. g) Diente (Di) proximal con una vena principal llegando al ápice del diente y venas terciarias exteriores (VTeX).

a), b), c), d), e), f) y g) *Pelargonium hortorum* Bailey MEXU No. 1047575.

Caracteres foliares	<i>Pelargonium hortorum</i>	<i>Pelargonium</i> sp. nov. 1
Organización foliar		Simple
Forma laminar		Ovada
Tamaño laminar	Micrófilo 1:1	Notófilo 1:1
Largo y ancho (cm)	4 y 4.7	4.35 y 3.26
Relación largo-ancho	0.8:1	0.75:1
Área laminar (mm ²)	1,410	1,063.58
Simetría		Simétrica
Unión del peciolo		Marginal
Forma del ápice		Redondeada
Ángulo del ápice	Obtuso de 115°	Obtuso de 110°
Forma de la base		Cordada
Ángulo de la base	Reflexo de 280°	Reflexo de 198°
Venación primaria		Palmada-palínactinódroma
Número de venas basales	Nueve	seis visibles
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	30° para el primer par, 80° para el segundo par, 110° para el tercer y 130° para el último par de venas	25° para el primer par, 55° para el segundo par y 110° para la última vena
Venación secundaria mayor		Caspedódroma-cladódroma
Espaciamiento de la venación secundaria mayor		Aumenta abruptamente de forma proximal
Unión de las venas secundarias mayores con la vena primaria		Excurrente
Ángulos de las venas secundarias mayores respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	Inconsistentes
Venas secundarias interiores		Presentes
Venas intersecundarias	Presentes convirtiéndose en interiores	No se aprecian
Venas terciarias epimediales		Reticulares
Venas terciarias intercostales		Reticulares irregulares
Venas terciarias exteriores	Reticulares	No se aprecian
Venas cuaternarias		Reticulares irregulares
Areolación	Bien desarrollada	No se distingue
Venas agrófitas		Simples caspedódromas
Tipo de margen	Crenado-dentado	Dentado-serrado
Orden de dientes	Tres	Uno
Espaciamiento entre dientes		Irregular
Dientes por cm	Tres	Uno
Forma del diente (distal/proximal)	rt/cv y ca/fo	st/st; ca/fo y cv/cc
Forma del sinus	Angular	Redondeada
Venación principal		Secundaria mayor terminando en el ápice del diente

Tabla 3. Comparación de las características foliares entre *Pelargoium hotorum* y *Pelargonium* sp. nov. 1. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Moraceae Gaudich.

Tribu: Moreae Dumort.

Género: *Broussonetia* L'Hér. ex Vent.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Broussonetia* sp. nov. 2 (Morfotipo 10).

Parte de una hoja fósil simple con más de la mitad izquierda de la lámina, de forma elíptica-ovada, tamaño mesófilo 1:1, de 8.6 cm de largo y ancho incompleto, aunque probablemente de 10.2 cm, la relación largo-ancho es probablemente de 1.19:1, en total probablemente 6,462.9 mm² de área laminar, probablemente simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice recto, formando un ángulo agudo de 85°, base ligeramente cordada, formando un ángulo reflexo de 185° (Lámina 9, Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma basal con 3 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 50° (Lámina 9; Fig. a); venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas con la vena media es excurrente y forman ángulos que disminuyen suavemente de forma proximal (Lámina 9; Fig. b, c y e); venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente (Lámina 9; Fig. c y e); presenta venas secundarias interiores (Lámina 9; Fig. d). Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular y obtuso a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo (Lámina 9; Fig. g), venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y éste varía consistentemente (Lámina 9; Fig. f), venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias forman un retículo regular; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada (Lámina 9; Fig. h); venación última marginal es curvada

(Lámina 9; Fig. d). Venas agrófitas simples con curso broquidódromo (Lámina 9, Fig. b y d). Lámina con margen palmadamente lobado y no dentado (Lámina 9; Fig. a).

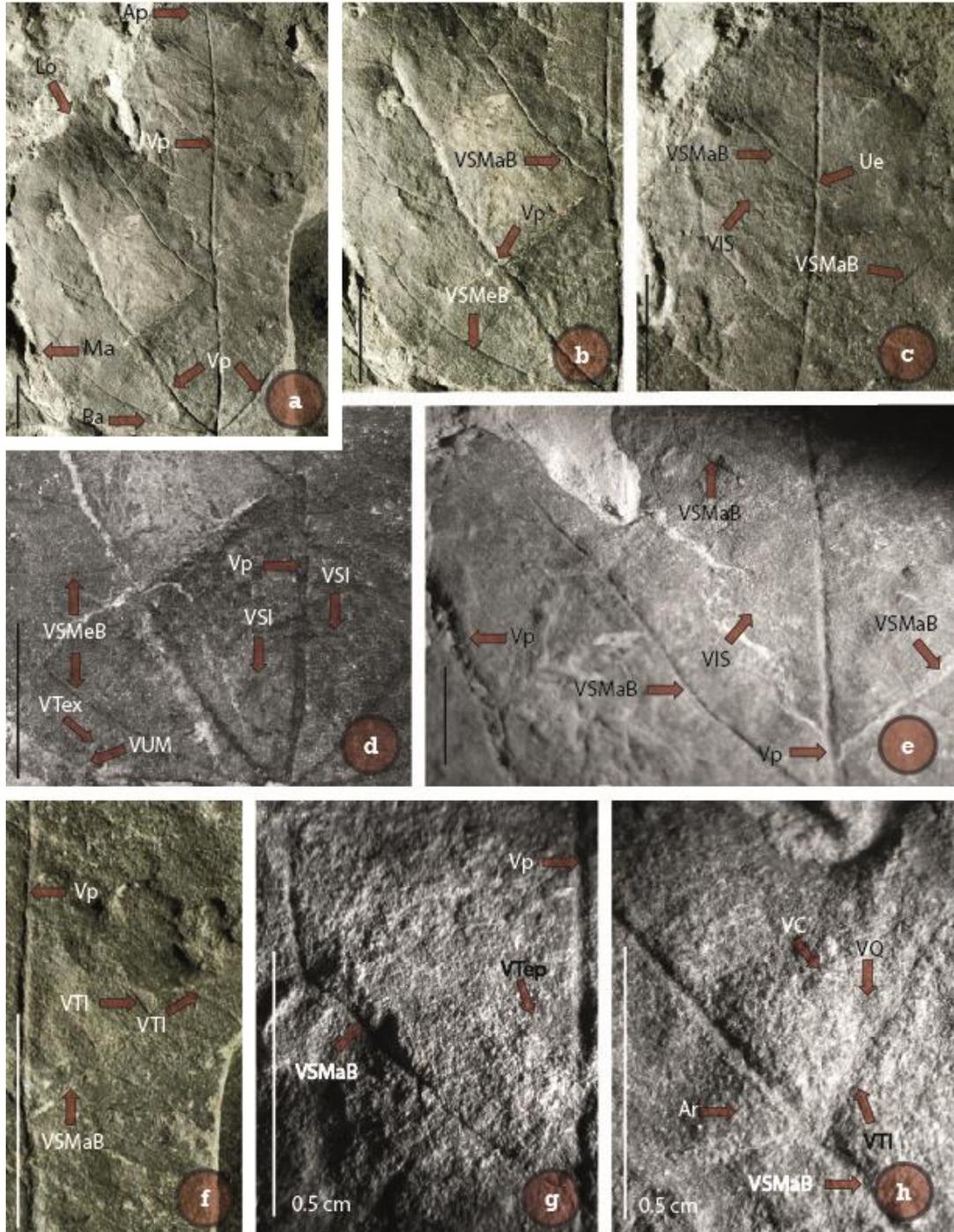


Lámina 9. *Broussonetia* sp. nov. 2 comparada con la familia Moraceae, género *Broussonetia*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma), lóbulos (Lo) y venación primaria (Vp). b) Venación secundaria mayor brochidódroma (VSMaB) y venas secundarias menores brochidódromas (VSMeB) proximalmente. c) Venación secundaria mayor brochidódroma simple y venas intersecundarias (VIS) distalmente. d) Venas secundarias interiores (VSI) y venación última marginal (VUM). e) Venación secundaria mayor brochidódroma simple y venas intersecundarias. f) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrente opuesta recta y cóncava. g) Venas terciarias epimediales (VTep) percurrentes opuestas. h) Venación de cuarto (VC) y quinto orden (VQ) con un arreglo reticular regular y areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Moraceae Gaudich.

Tribu: Moreae Dumort.

Género: *Broussonetia* L'Hér. ex Vent.

Especie: *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.

Etimología: *Papyrifera* que produce papiros, ya que en China con las fibras de su tronco se produce papel.

Descripción: *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.

Hoja actual simple, de forma ovada, tamaño mesófilo 1.5:1, de 17.2 cm de largo y 16.5 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.0:1, en total 21,285 mm² de área laminar, ligeramente asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice acuminado, formando un ángulo agudo de 70°, base ligeramente cordada, formando un ángulo reflexo de 184° (Lámina 10; Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma basal con 3 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 34°; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento que aumenta suavemente de forma proximal, la unión de éstas con la vena media es excurrente y forman ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 10; Fig. b), venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de menos de una por área costal, con curso proximal perpendicular a la vena media en la parte media de la lámina, mientras que es paralelo a la vena secundaria mayor subyacente en la parte apical, con curso distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente (Lámina 10; Fig. b), presenta venas secundarias interiores (Lámina 10; Fig. c y e). Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular y obtuso a la vena media y curso distal paralelo a las terciarias intercostales y basiflexo (Lámina 10; Fig. e), venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas, con ángulo obtuso a la vena media y el ángulo aumenta de forma proximal (Lámina 10; Fig. d y e), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 10; Fig. c); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 10; Fig. e y f), areolación bien desarrollada (Lámina 10; Fig. f), vénulas libres terminales simples (Lámina 10; Fig. f). Venas agrófitas simples con curso broquidódromo simple (Lámina 10; Fig. b y c). Lámina con margen palmadamente lobado y serrado, con dos órdenes de dientes que se distribuyen

con un espaciamiento regular excepto en la zona de los sinus entre lóbulos y en la base, con siete dientes por centímetro, sus formas son recto en el lado distal y convexo en el lado proximal (st/cv) y convexo en el lado distal y convexo en el lado proximal (cv/cv), el sinus es angular y la venación ultima marginal es curvada (Lámina 10; Fig. b y f).

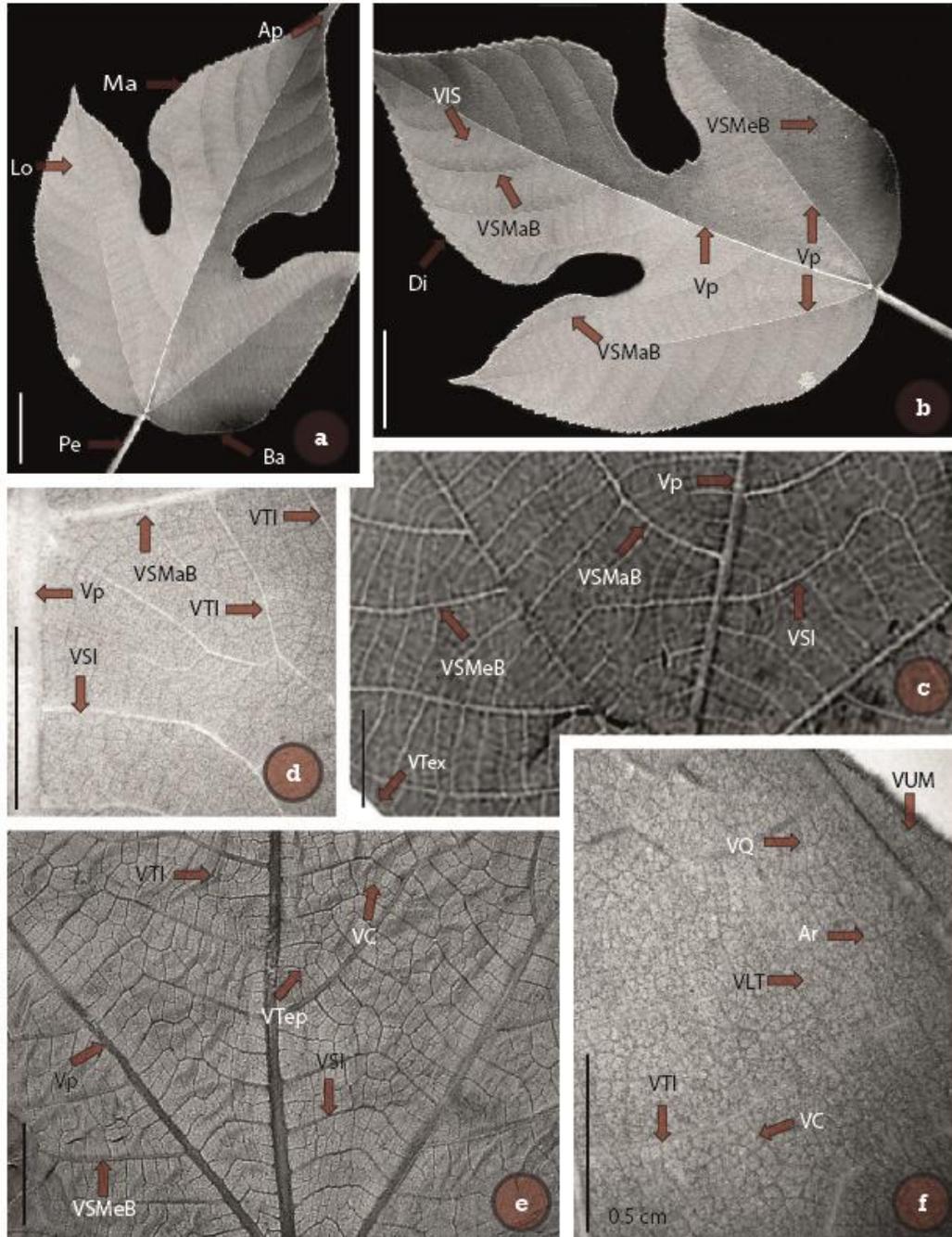


Lámina 10. Hoja de *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent., y *Ficus carica* L. Escala =1 cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), peciolo (Pe), margen (Ma) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) palmada actinódroma basal, venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) simple y venas secundarias menores broquidódromas (VSMeB). c) Venas secundarias interiores (VSI), venas secundarias menores broquidódromas y venas terciarias exteriores (VTex). d) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes puestas rectas. e) Venas cuaternarias (VC) percurrentes mixtas. f) Venación de cuarto orden percurrente mixta, venas de quinto orden (VQ) formando un retículo, areolación (Ar), vénulas libres terminales (VLT) y venación última marginal (VUM).

a) y b) *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent., proveniente de la página de trópicos.org; c) *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent New York Botanical Garden No. 00663878; d) e) y f) *Ficus carica* L. MEXU No. 3703430.

Caracteres foliares	<i>Broussonetia papyrifera</i>	<i>Broussonetia</i> sp. nov. 2
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Ovada	Elíptica-ovada
Tamaño laminar	Mesófilo 1.5:1	Mesófilo 1:1
Largo y ancho (cm)	17.2 y 16.5	8.6 y probablemente 10.2
Relación largo-ancho	1.0:1	Probablemente 1.19:1
Área laminar (mm ²)	21,285	Probablemente 6,462.9
Simetría	Ligeramente asimétrica	Probablemente simétrica
Unión del peciolo	Marginal	
Forma del ápice	Acuminada	Recta
Ángulo del ápice	Aguda de 70°	Aguda de 85°
Forma de la base	Cordada	
Ángulo de la base	Reflexo de 184°	Reflexo de 185°
Venación primaria	Palmada-actinódroma basal	
Número de venas basales	Tres	
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	34°	50°
Venación secundaria mayor	Broquidódroma simple	
Espaciamiento de la venación secundaria mayor	Aumenta suavemente de forma proximal	Aumenta abruptamente de forma proximal
Unión de las venas secundarias mayores con la vena primaria	Escurente	
Ángulos de las venas secundarias mayores respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	Disminuyen suavemente de forma proximal
Venas secundarias interiores	Presentes	
Longitud de las venas intersecundarias	Más del 50% de su secundaria mayor subyacente	
Frecuencia de las venas intersecundarias	Menos de una por área costal	Una por área costal
Curso proximal de las venas intersecundarias	perpendicular a la vena media y paralelo a la vena secundaria mayor subyacente	Paralelo a la vena secundaria mayor subyacente
Curso distal de las venas intersecundarias	Paralelo a la vena secundaria mayor subyacente	
Venas terciarias epimediales	Percurrentes opuestas	
Curso proximal de las venas terciarias epimediales	Perpendicular y obtuso a la vena media	
Curso distal de las venas terciarias epimediales	Paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo	
Venas terciarias intercostales	Percurrentes opuestas rectas	Percurrentes opuestas rectas y convexas
Ángulo de las venas terciarias intercostales respecto a la vena media	Obtuso	
Variación del ángulo de las venas terciarias intercostales	Aumenta de forma proximal	consistentemente
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Percurrentes mixtas	Reticulares regulares
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Vénulas libres terminales	simples	No se aprecian
Areolación	Bien desarrollada	
Venación última marginal	Curvada	
Venas agrófitas	Simples broquidódromas	
Tipo de margen	Probablemente áspero y serrado	Probablemente áspero y no dentado
Orden de dientes	Dos	No aplica
Espaciamiento entre dientes	Regular	No aplica
Dientes por cm	Siete	No aplica
Forma del diente (distal/proximal)	st/cv y cv/cv	No aplica
Forma del sinus	Angular	No aplica

Tabla 4. Comparación de las características foliares entre *Broussonetia papyrifera* y *Broussonetia* sp. nov. 2. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Miconieae DC.

Género: *Henriettea* DC.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Henriettea* sp. nov. 3 (Morfotipo 18).

Parte de una hoja fósil simple casi completa, faltando una pequeña parte del ápice, de forma elíptica, tamaño micrófilo 2:1, de 4.5 cm de largo y 3 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.5:1, en total 1,012.5 mm² de área laminar, asimétrica en la base, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice recto, formando un ángulo obtuso de 95°, base decurrente, formando un ángulo agudo de 85° (Lámina 11; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma suprabasal con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 20° para el primer par de venas y 50° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 11; Fig. b). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas y convexas, cuyo espaciamiento es regular formando ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 11; Fig. c y d), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 11; Fig. d); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 11; Fig. f y e), areolación bien desarrollada (Lámina 11; Fig. e). Lámina con margen entero (Lámina 11; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

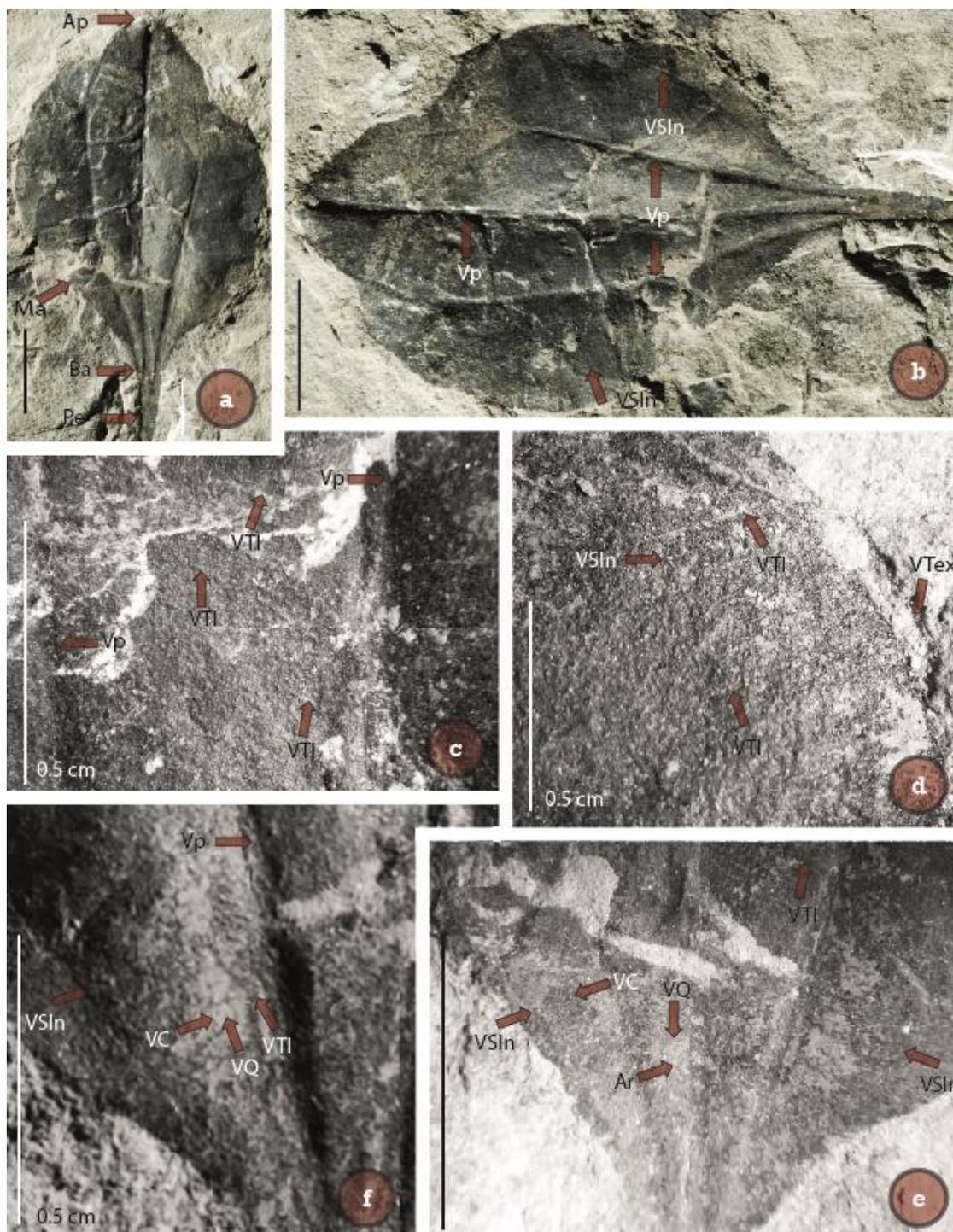


Lámina 11. *Henriettea* sp. nov. 3 comparada con la familia Melastomataceae, género *Henriettea*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma) y peciolo (Pe). b) Venación primaria (Vp) palmada acródroma suprabasal y venas secundarias intramarginales (VSIn). c) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas rectas y convexas. d) Vena secundaria intramarginal, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas y venas terciarias exteriores (VTex) distalmente. e) Venación de tercer y cuarto orden percurrente opuesta y venas de quinto orden (VQ) reticulares proximalmente. f) Venación de cuarto orden percurrente mixta y venas de quinto orden forman un retículo, areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Miconieae DC.

Género: *Henriettea* DC.

Especie: *Henriettea cuneata* (Standl.) L.O. Williams.

Etimología: *cuneata* hace referencia a la forma de cuña que tiene la base en la hoja.

Descripción: *Henriettea cuneata* (Standl.) L. O. Williams

Hoja actual simple, de forma obovada, tamaño mesófilo 1:1, de 15 cm de largo y 7.5 de ancho, la relación largo-ancho es de 2:1, en total 8,437.5 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice acuminado, formando un ángulo obtuso de 110°, la base es decurrente, formando un ángulo agudo de 80° (Lámina 12; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma suprabasal con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 15° para el primer par de venas y de 30° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 12; Fig. b). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente convexas en la parte exmedial, cuyo espaciamiento es regular formando ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 12; Fig. c y d), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 12; Fig. c); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 12; Fig. e y f), areolación bien desarrollada (Lámina 12; Fig. e). Lámina con margen entero (Lámina 12; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

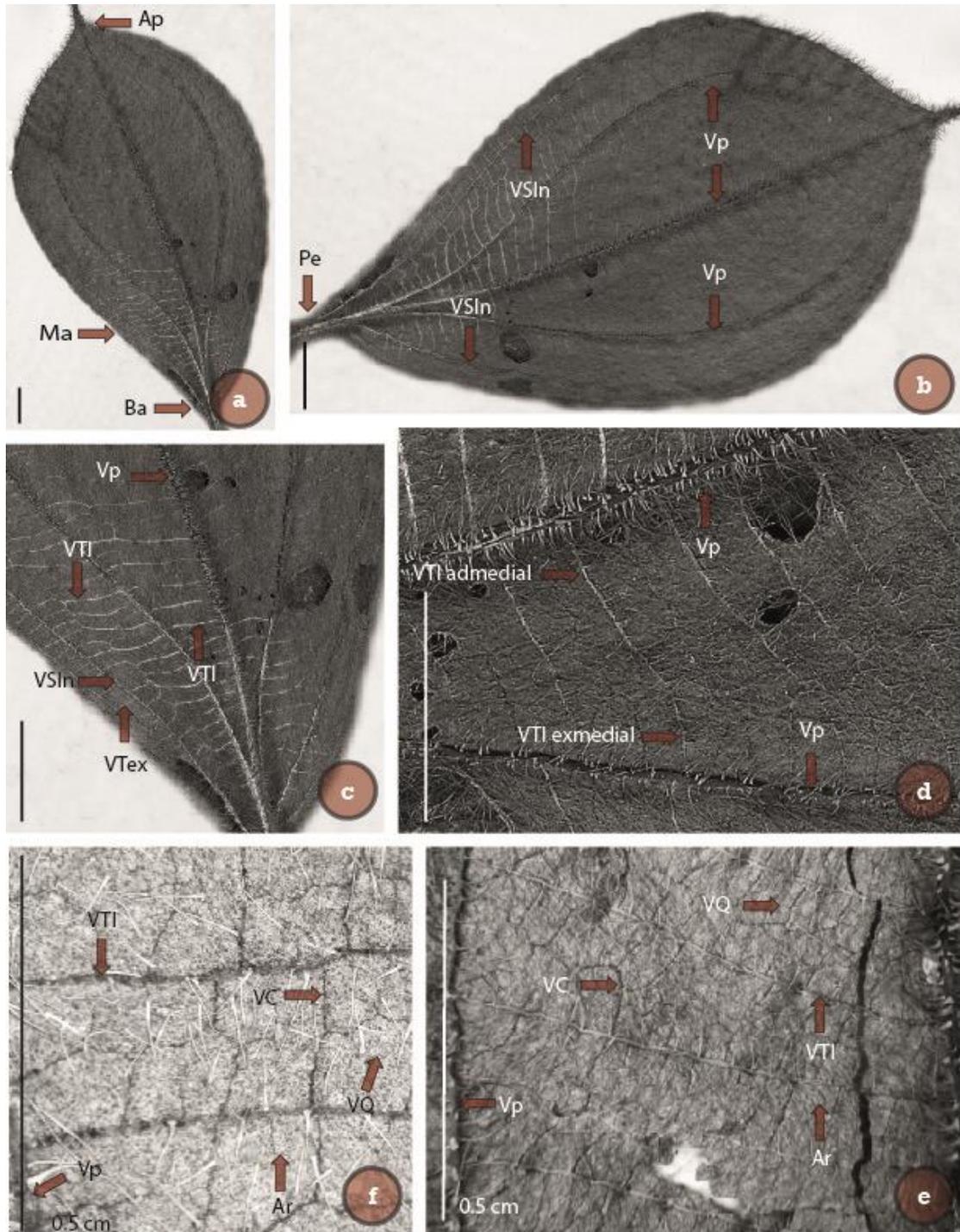


Lámina 12. Hoja de *Henriettea cuneata* (Standl.) L.O. Williams. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap) y margen (Ma). b) Venación primaria (Vp) acródroma suprabasal, venas secundarias intramarginales (VSIIn) y peciolo (Pe). c) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes rectas y venas terciarias exteriores (VTeX). d) Curso admedial y exmedial de las venas terciarias intercostales. e) y f) Venas cuaternarias (VC) percurrentes mixtas, venas de quinto orden (VQ) reticulares regulares y areolación (Ar) bien desarrollada.

a), b), c) y d) *Henriettea cuneata* (Standl.) L.O. Williams Missouri Botanical Garden Herbarium No. 987768; e) y f) *Henriettea cuneata* (Standl.) L.O. Williams MEXU No. 541447.

Caracteres foliares	<i>Henriettea cuneata</i>	<i>Henriettea</i> sp. nov. 3
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Obovada	Elíptica
Tamaño laminar	Mesófilo 1.:1	Micrófilo 2:1
Largo y ancho (cm)	15 y 7.5	4.5 y 3
Relación largo-ancho	2:1	1.5:1
Área laminar (mm ²)	8,437.5	1,012.5
Simetría	Simétrica	Asimétrica en la base
Unión del peciolo	Marginal	
Forma del ápice	Acuminada	Recta
Ángulo del ápice	Obtuso de 110°	Obtuso de 95°
Forma de la base	Decurrente	
Ángulo de la base	Agudo de 80°	Agudo de 85°
Venación primaria	Palmada-acródroma suprabasal	
Número de venas basales	Cinco	
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	15° para el primer par y de 30° para el segundo par de venas	20° para el primer par y 50° para el segundo par de venas
Venas perimarginales	Secundarias intramarginales	
Venas terciarias intercostales	Percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente convexas en la parte exmedial	Percurrentes opuestas rectas y convexas
Espaciamiento de las venas terciarias intercostales	Regular	
Ángulos de las venas terciarias respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Percurrentes mixtas	
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Areolación	Bien desarrollada	
Tipo de margen	Entero	

Tabla 5. Comparación de las características foliares entre *Henriettea cuneata* y *Henriettea* sp. nov. 3. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Miconieae DC.

Género: *Miconia* Ruiz & Pav.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Miconia* sp. nov. 4 (Morfortipo 20).

Contraparte de una hoja fósil simple casi completa, faltando una pequeña parte del ápice, de forma ovada-elíptica, tamaño mesófilo 1:1, de 10.7 cm de largo y 7 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.52:1, en total 5,617.5 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice recto-acuminado, formando un ángulo agudo de 60°, base redondeada, formando un ángulo obtuso de 135° (Lámina 13; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma basal con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 30° para el primer par de venas y 60° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 12; Fig. b). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas y convexas, con un espaciamiento regular y ángulos que son casi perpendiculares a la vena media sobre toda la lámina (Lámina 12; Fig. c y e), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 12; Fig. d); venas cuaternarias percurrentes opuestas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 13; Fig. f y g), areolación bien desarrollada (Lámina 11; Fig. g). Lámina con margen entero (Lámina 13; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

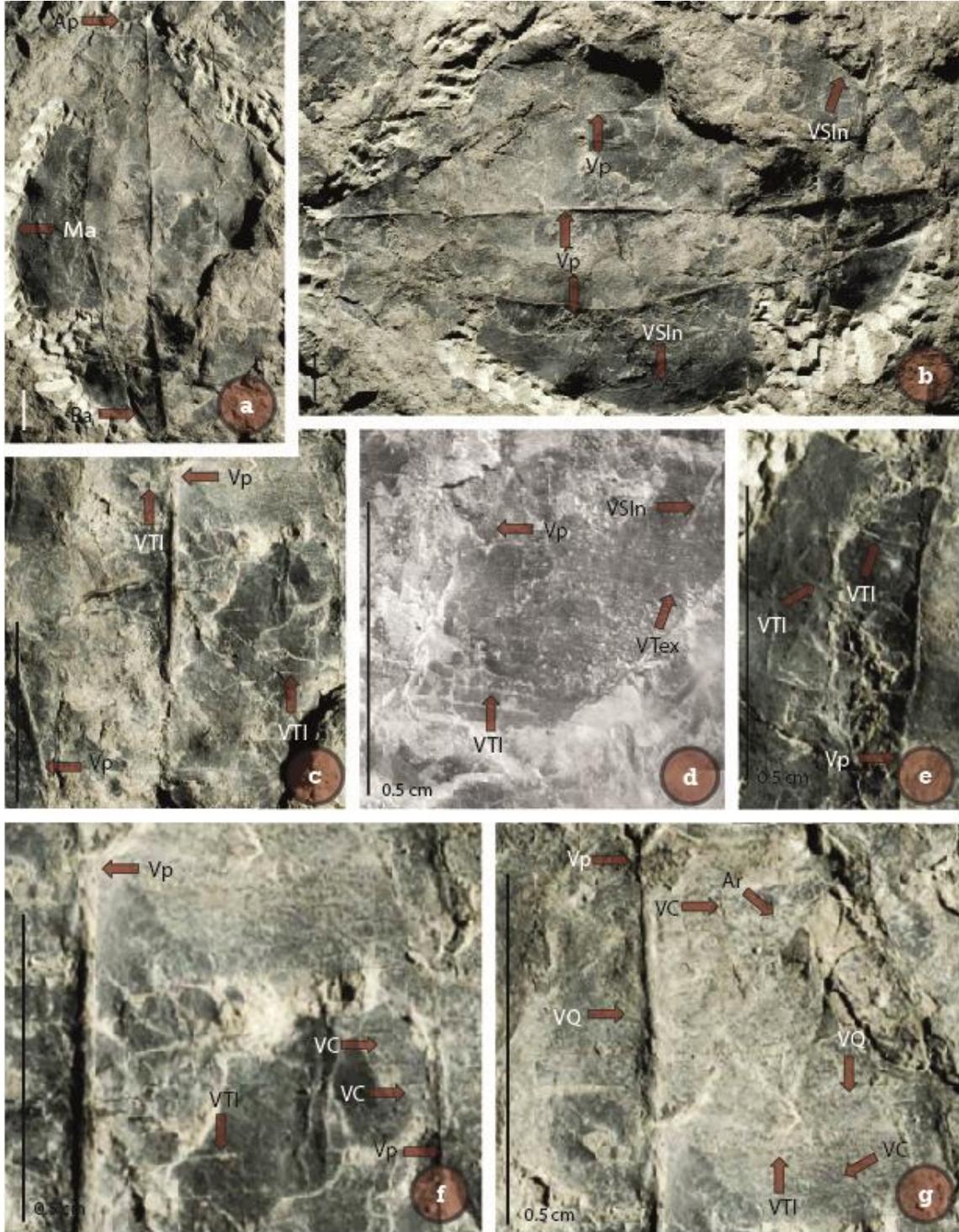


Lámina 13. *Miconia* sp. nov. 4 comparada con la familia Melastomataceae, género *Miconia*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap) y margen (Ma). b) Venación primaria (Vp) palmada acródrroma basal y venas secundarias intramarginales (VSIn). c) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas rectas y convexas. d) Vena secundaria intramarginal, venas terciarias intercostales y venas terciarias intercostales exteriores (VTeX) curvadas proximalmente. e) Venas terciarias intercostales percurrentes opuestas apicalmente. f) Venación de cuarto orden (VC) percurrente opuesta. g) Venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular y areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Miconieae DC.

Género: *Miconia* Ruiz & Pav.

Especie: *Miconia dodecandra* (Desr.) Cogn.

Etimología: *dodecandra* se refiere a que posee doce estambres.

Descripción: *Miconia dodecandra* (Desr.) Cogn.

Hoja actual simple, de forma ovada, tamaño mesófilo 1.5:1, de 17.5 cm de largo y 9 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.9:1, en total 11,812.5 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice acuminado, formando un ángulo agudo de 55°, base redondeada, formando un ángulo obtuso de 152° (Lámina 14; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma basal con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 35° para el primer par de venas y de 65° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 14; Fig. b). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente cóncavas en la parte exmedial, con un espaciamiento regular y ángulos que aumentan muy poco suavemente de forma proximal (Lámina 14; Fig. c y d), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 14; Fig. f); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 14; Fig. c y e), areolación bien desarrollada (Lámina 14; Fig. e). Lámina con margen entero (Lámina 14; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

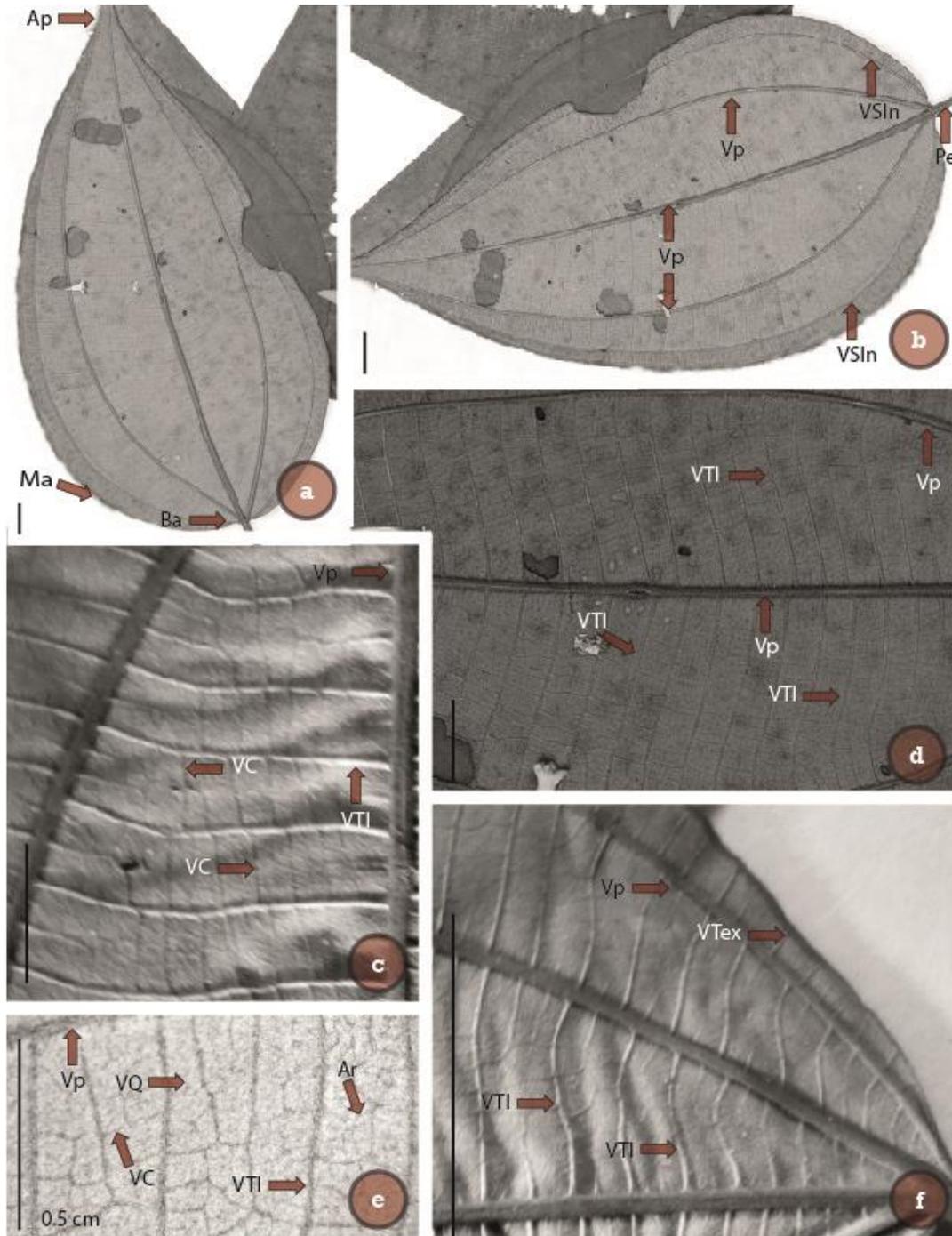


Lámina 14. Hoja de *Miconia dodecandra* Cogn. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap) y margen (Ma). b) Venación primaria (Vp) palmada acródroma basal, venas secundarias intramarginales (VSIIn) y peciolo (Pe). c) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas rectas y venas cuaternarias (VC) percurrentes mixtas. d) Venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas. e) Venas cuaternarias percurrentes mixtas, venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular y areolación (Ar) bien desarrollada. f) Venas terciarias intercostales y venas terciarias exteriores (VTeX) proximalmente.
a), b), c), d) y f) *Miconia dodecandra* Cogn. New York Botanical Garden No. 00521529; e) *Miconia dodecandra* Cogn. MEXU No. 850578.

Caracteres foliares	<i>Miconia dodecandra</i>	<i>Miconia</i> sp. nov. 4
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Ovada	Ovada-elíptica
Tamaño laminar	Mesófilo 1.5.:1	Mesófilo 1:1
Largo y ancho (cm)	17.5 y 9	10.7 y 7
Relación largo-ancho	1.9:1	1.52:1
Área laminar (mm ²)	11,812.5	5,617.5
Simetría	Simétrica	
Unión del peciolo	Margina	
Forma del ápice	Acuminada	Recta- acuminada
Ángulo del ápice	Agudo de 55°	Agudo de 60°
Forma de la base	Redondeada	
Ángulo de la base	Obtuso de 152°	Obtuso de 135°
Venación primaria	Palmada-acródroma basal	
Número de venas basales	Cinco	
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	35° para el primer par y de 65° para el segundo par de venas	30° para el primer par y 60° para el segundo par de venas
Venas perimarginales	Secundarias intramarginales	
Venas terciarias intercostales	Percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente cóncavas en la parte exmedial	Percurrentes opuestas rectas y convexas
Espaciamiento de las venas terciarias intercostales	Regular	
Ángulos de las venas terciarias respecto a la vena media	Aumentan muy poco de forma proximal	Perpendiculares en toda la lámina
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Percurrentes mixtas	Percurrentes opuestas
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Areolación	Bien desarrollada	
Tipo de margen	Entero	

Tabla 6. Comparación de las características foliares entre *Miconia dodecandra* y *Miconia* sp. nov. 4. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Blakeeae Benth. & Hook. f.

Género: *Blakea* P. Browne.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3” (27°50'54"N 101°07'12"O).

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Blakea* sp. nov. 5 (Morfortipo 21).

Parte de una hoja fósil simple incompleta, faltando tanto ápice como base, de forma probablemente elíptica, tamaño micrófilo 1.5:1, de 4.52 cm de largo y 3.49 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.48:1, en total 1,183.11 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina probablemente de forma marginal (Lámina 15; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 40° para el primer par de venas y 44° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 15; Fig. b). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas y convexas, con un espaciamiento regular y ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 15; Fig. c y d), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 15; Fig. f); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 15; Fig. e y f), areolación bien desarrollada (Lámina 15; Fig. f). Lámina con margen entero (Lámina 15; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

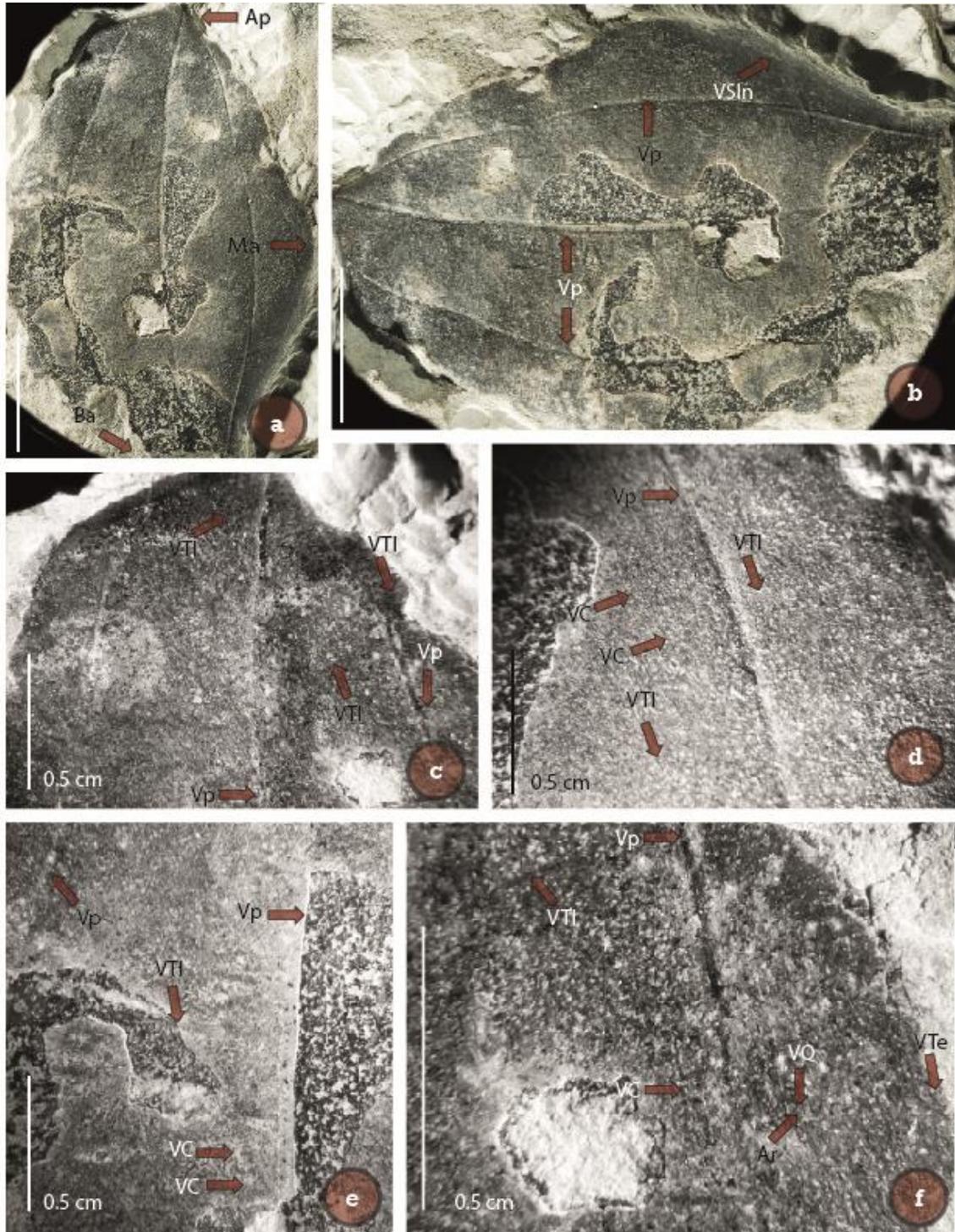


Lámina 15. *Blakea* sp. nov. 5 comparada con la familia Melastomataceae, género *Blakea*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) Vista general del morfotipo mostrando hacia dónde está la parte proximal; base (Ba), distal; ápice (Ap) y margen (Ma). b) Venación primaria (Vp) palmada acródroma y venas secundarias intramarginales (VSIn). c) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas rectas y convexas. d) Venas terciarias intercostales distalmente. e) Venas terciarias percurrentes opuestas y venas cuaternarias (VC) opuestas mixtas. f) Venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular y areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Melastomataceae Juss.

Subfamilia: Melastomatoideae Ser. ex DC.

Tribu: Blakeeae Benth. & Hook. f.

Género: *Blakea* P. Browne.

Especie: *Blakea calycosa* Gleason.

Etimología: *calycosa*, que presenta un cáliz notable.

Descripción: *Blakea calycosa* Gleason.

Hoja actual simple, de forma elíptica, tamaño mesófilo 1:1, de 12.5 cm de largo y 8 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.5:1, en total 7,500 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 85°, la base es redondeada, formando un ángulo obtuso de 140° (Lámina 16; Fig. a); venación primaria palmada-acródroma basal con cinco venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 30° para el primer par de venas y de 60° para el segundo par de venas; presenta un par de venas secundarias intramarginales (Lámina 16; Fig. b y c). Venas terciarias intercostales* percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente convexas en la parte exmedial, con un espaciamiento regular y ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 16; Fig. d), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 16; Fig. d); venas cuaternarias percurrentes mixtas y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 16; Fig. e, f y g), areolación bien desarrollada (Lámina 16; Fig. f); venación última marginal curvada (Lámina 16; Fig. d). Lámina con margen entero (Lámina 15; Fig. a).

*Para las especies *Henriettea* sp. nov. 3, *Miconia* sp. nov. 4 y *Blakea* sp. nov. 5 así como para los ejemplares de *H. cuneata*, *M. dodecandra* y *B. calycosa*, las características de las venas secundarias mayores e intersecundarias no aplican, además las características de **espaciamiento** y **variación del ángulo** de la venación secundaria mayor se modificaron para ajustarlas a las necesidades de los ejemplares, aplicándolas a las venas terciarias intercostales.

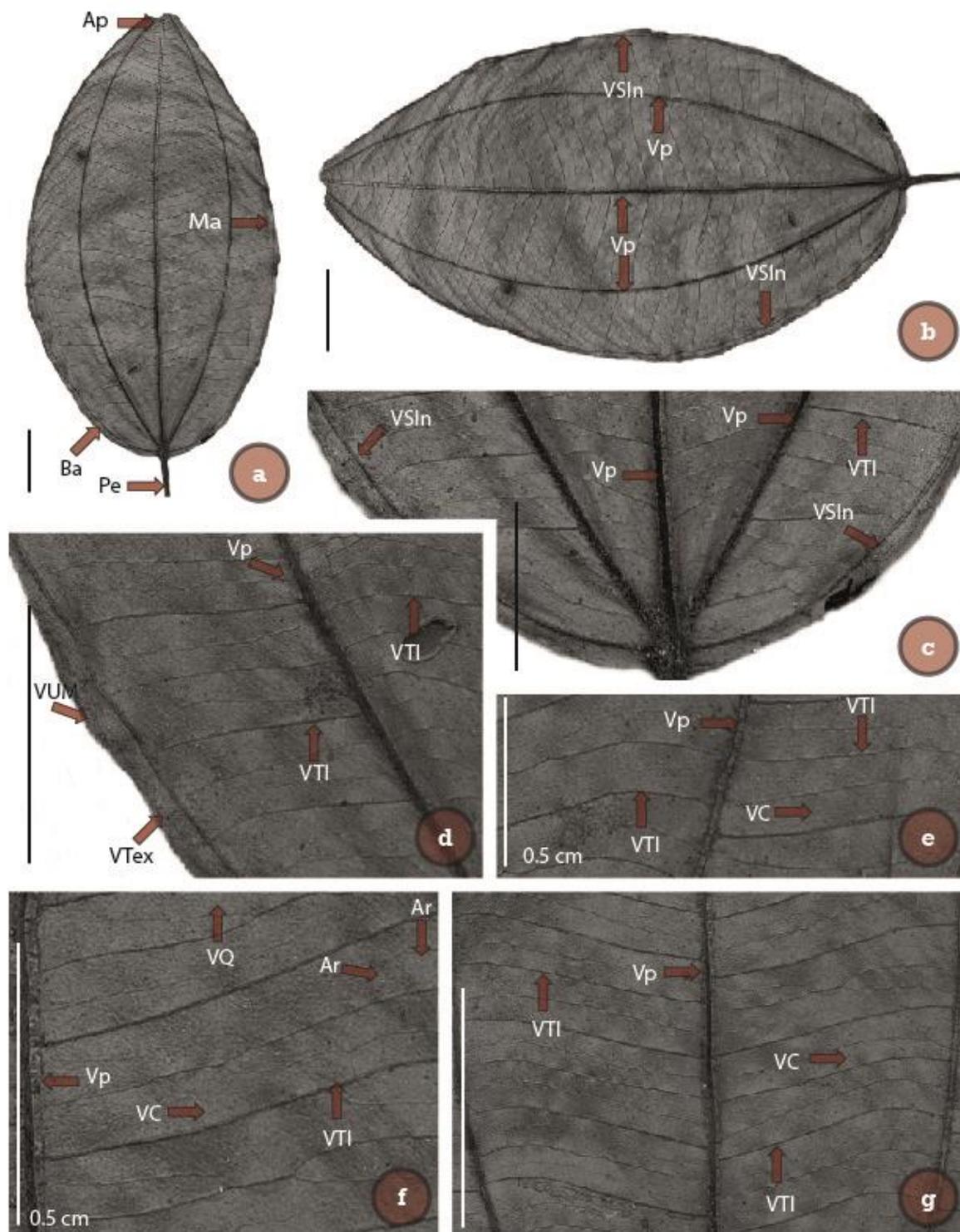


Lámina 16. Hoja de *Blakea calycosa* Gleason. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma) y peciolo (Pe). b) y c) Venación primaria (Vp) acródroma basal y venas secundarias intramarginales (VSIIn). d) y g) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas rectas, venas terciarias exteriores (VTeX) y venación última marginal (VUM). e) Venas cuaternarias (VC) percurrentes mixtas. f) Venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular y areolación (Ar) bien desarrollada. a), b), c), d), e), f) y g) *Blakea calycosa* Gleason Missouri Botanical Garden Herbarium No. 1188965.

Caracteres foliares	<i>Blakea calycosa</i>	<i>Blakea</i> sp. nov. 5
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Elíptica	Probablemente elíptica
Tamaño laminar	Mesófilo 1.:1	Micrófilo 1.5:1
Largo y ancho (cm)	12.5 y 8	4.52 y 3.49
Relación largo-ancho	1.5:1	1.48:1
Área laminar (mm ²)	7,500	1,183.11
Simetría	Simétrica	
Unión del peciolo	Marginal	Probablemente marginal
Forma del ápice	Recta	Faltante
Ángulo del ápice	Agudo de 85°	Faltante
Forma de la base	Redondeada	Faltante
Ángulo de la base	Obtuso de 140°	Faltante
Venación primaria	Palmada-acródroma basal	Palmada-acródroma
Número de venas basales	Cinco	
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	30° para el primer par y de 60° para el segundo par de venas	40° para el primer par y 44° para el segundo par de venas
Venas perimarginales	Secundarias intramarginales	
Venas terciarias intercostales	Percurrentes opuestas rectas en la parte admedial y ligeramente convexas en la parte exmedial	Percurrentes opuestas rectas y convexas
Espaciamiento de las venas terciarias intercostales	Regular	
Ángulos de las venas terciarias respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Percurrentes mixtas	
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Areolación	Bien desarrollada	
Venación última marginal	Curvada	No se aprecia
Tipo de margen	Entero	

Tabla 7. Comparación de las características foliares entre *Blakea calycosa* y *Blakea* sp. nov. 5. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Fagaceae Dumort.

Subfamilia: Quercoideae Ørsted

Género: *Quercus* L.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Quercus* sp. nov. 6 (Morfotipo 23).

Parte de una hoja fósil simple con incompleta, faltando una parte de la base y dos lóbulos, de forma ovada, tamaño mesófilo 1:1, de 14.1 cm de largo y 6.2 cm ancho, la relación largo-ancho es de 2.27:1, en total 6,556.5 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma probablemente marginal; ápice recto-redondeado, formando un ángulo agudo de 50°, la base es recta, formando un ángulo agudo de 80° (Lámina 17; Fig. a); venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma (lámina 17; Fig. b) y broquidódroma simple hacia el ápice (Lámina 17; Fig. c), con un espaciamiento que aumenta gradualmente de forma proximal, la unión de éstas con la vena media es decurrente y forman ángulos uniformes (Lámina 17; Fig. d); venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de más una por área costal, curso proximal es paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente, perpendicular a la vena media y basiflexo (Lámina 17; Fig. c y d). Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular y obtuso a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo (Lámina 17; Fig. f), venas terciarias intercostales reticulares regulares (Lámina 17; Fig. e), y pocas percurrentes mixtas hacia la base (Lámina 17; Fig. f), mientras que en los lóbulos presentan una estructura broquidódroma ambigua mezclada con retículos (Lámina 17; Fig. g), las venas terciarias percurrentes mixtas con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía inconsistentemente (Lámina 17; Fig. f), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 17;

Fig. g); venas cuaternarias forman un retículo regular; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada (Lámina 17; Fig. g) Lámina con margen pinnadamente lobado y no dentado, con seis lóbulos, pero faltando dos (Lámina 17; Fig. a).

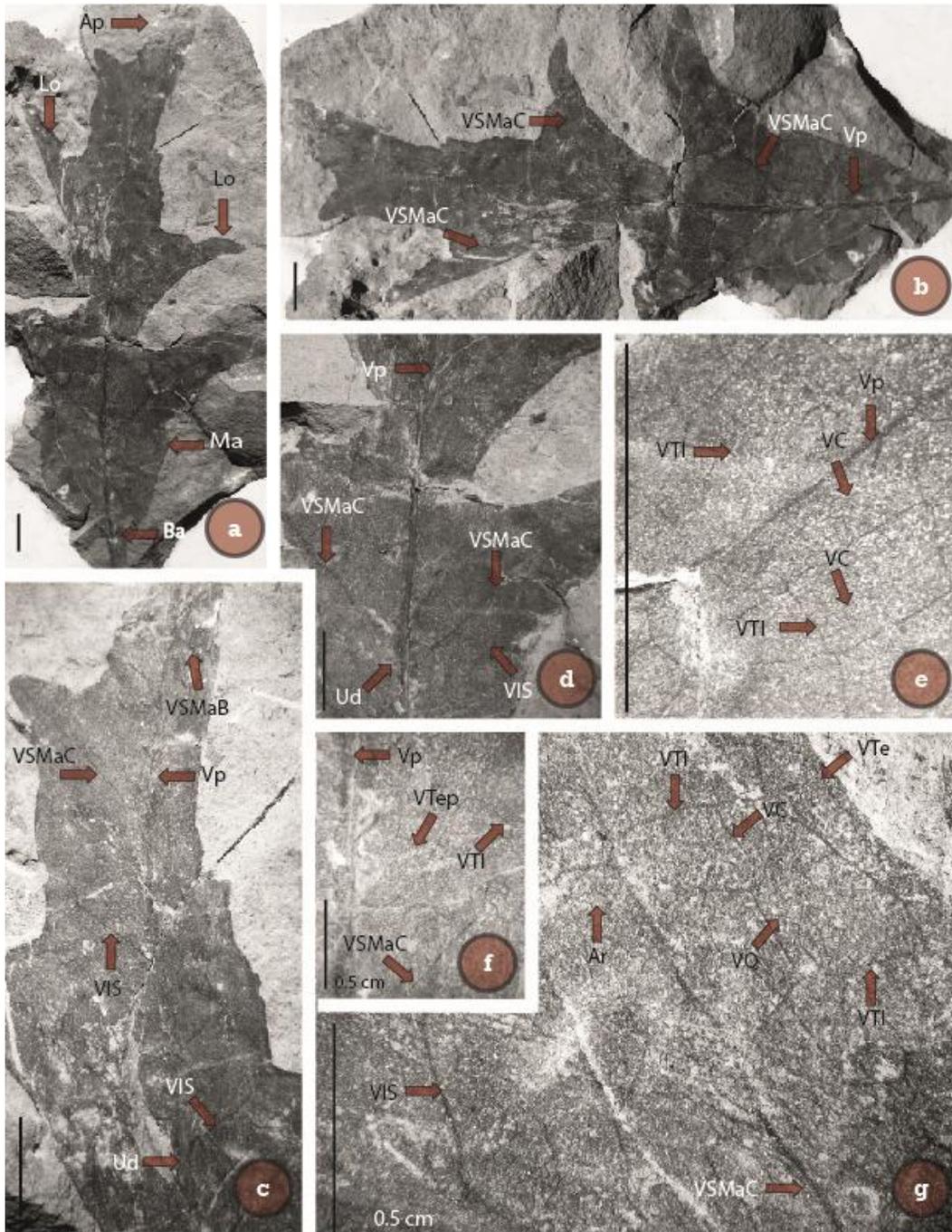


Lámina 17. *Quercus* sp. nov. 6 comparada con la familia Fagaceae, género *Quercus*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) pinnada y venación secundaria mayor caspedódroma (VSMaC). c) Venación secundaria mayor caspedódroma y venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) hacia el ápice, unión decurrente (Ud) a la vena media y curso de las venas intersecundarias (VIS). d) Unión de la venación secundaria mayor a la vena media. e) Venas terciarias intercostales (VTI) forman un retículo en un lóbulo. f) Venas terciarias intercostales percurrentes mixtas en una zona interlobular. g) Venas terciarias intercostales broquidódromas ambiguas en un lóbulo, vena terciaria exterior (VTe) curvada, venas cuaternarias (VC) y de quinto orden (VQ) forman un retículo regular y areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Fagaceae Dumort.

Subfamilia: Quercoideae Ørsted.

Género: *Quercus* L.

Especie: *Quercus alba* L.

Etimología: *Alba* se refiere al color blanco, indicando el color gris claro de su corteza.

Descripción: *Quercus alba* L.

Hoja actual simple, de forma obovada, tamaño mesófilo 1:1, de 11.5 cm de largo y 7.4 cm ancho, la relación largo-ancho es de 1.55:1, en total 6,382.5 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice recto-redondeado, formando un ángulo agudo de 75°, la base es recta-cóncava, formando un ángulo agudo de 70° (Lámina 18; Fig. a); venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma y broquidódroma simple hacia el ápice, cuyo espaciamiento es regular, la unión de éstas con la vena media es decurrente y forman ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 18; Fig. b); venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal, curso proximal es paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal basiflexo (Lámina 18; Fig. c y d). Venas terciarias epimediales percurrentes mixtas con curso proximal agudo y perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo (Lámina 18; Fig. c), venas terciarias intercostales percurrentes mixtas (Lámina 18; Fig. c), mientras que en los lóbulos presentan una estructura broquidódroma (Lámina 18; Fig. c y d), las venas terciarias percurrentes mixtas con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo aumenta de forma proximal (Lámina 18; Fig. c), venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 18; Fig. d). Venas cuaternarias forman un retículo regular en la zona interlobular (Lámina 18; Fig. d) y percurrentes mixtas en los lóbulos (Lámina 18; Fig. d y e); venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada, vénulas libres terminales simples ((Lámina 18; Fig. e) Lámina con margen pinnadamente lobado y no dentado, con ocho lóbulos (Lámina 18; Fig. a).

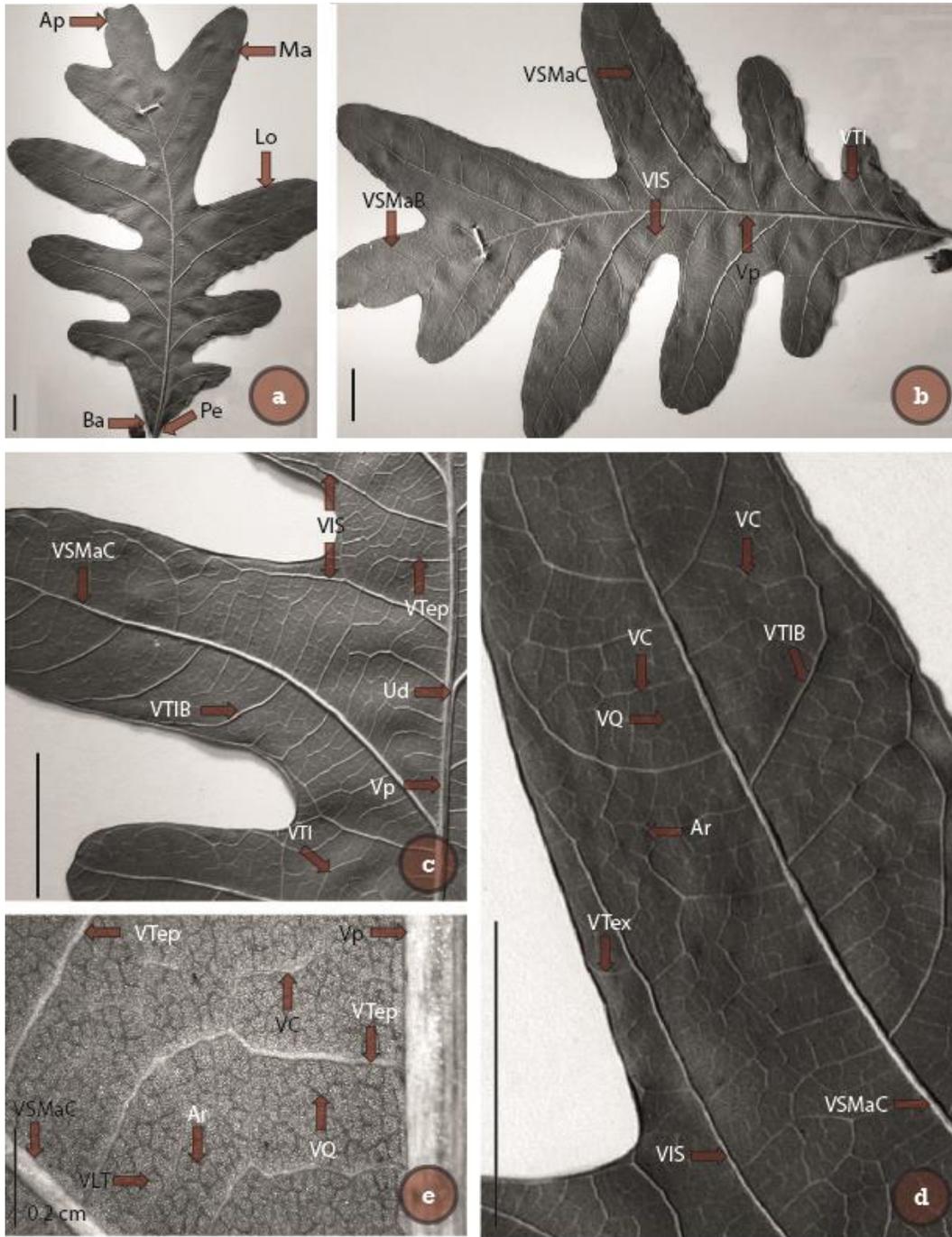


Lámina 18. Hoja de *Quercus alba* L. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), peciolo (Pe), margen (Ma) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) pinnada y venación secundaria mayor caspedódroma (VSMaC) y venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) apicalmente. c) Venación secundaria mayor y unión decurrente (Ud) a la vena media, venas intersecundarias (VIS), venas terciarias intercostales (VTI) broquidódromas en lóbulos y venas terciarias epimediales (VTep) percurrentes mixtas. d) Venas terciarias intercostales broquidódromas, venas cuaternarias (VC) percurrentes y formando un retículo, venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular, areolación (Ar) bien desarrollada y venas terciarias exteriores (VTex). e) Venas cuaternarias formando un retículo, de quinto orden forman un retículo, areolación bien desarrollada y vénulas libres terminales (VLT). a), b), c), d) y e) *Quercus alba* L. MEXU No. 457271.

Caracteres foliares	<i>Quercus alba</i>	<i>Quercus</i> sp. nov. 6
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Obovada	Ovada
Tamaño laminar	Mesófilo 1:1	Mesófilo 1:1
Largo y ancho (cm)	11.5 y 7.4	14.1 y 6.2
Relación largo-ancho	1.55:1	2.27:1
Área laminar (mm ²)	6,382.5	6,556.5
Simetría	Asimétrica	
Unión del peciolo	Marginal	
Forma del ápice	Recta-redondeada	
Ángulo del ápice	Agudo de 75°	Agudo de 50°
Forma de la base	Recta -cóncava	Recta
Ángulo de la base	Agudo de 70°	Agudo de 80°
Venación primaria	Pinnada	
Número de venas basales	Una	
Venación secundaria mayor	Caspedódroma y broquidódroma simple (ápice)	
Espaciamiento de la venación secundaria mayor	Regular	Aumenta gradualmente de forma proximal
Unión de las venas secundarias mayores con la vena primaria	Decurrente	
Ángulos de las venas secundarias mayores respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	Uniformes
Longitud de las venas intersecundarias	Más del 50% de su secundaria mayor subyacente	
Frecuencia de las venas intersecundarias	Una por área costal	
Curso proximal de las venas intersecundarias	Paralelo a la vena secundaria mayor subyacente	
Curso distal de las venas intersecundarias	Basiflexo	Paralelo a la vena secundaria mayor subyacente, perpendicular a la vena media y basiflexo
Venas terciarias epimediales	Percurrentes mixtas	Percurrentes opuestas
Curso proximal de las venas terciarias epimediales	Agudo y perpendicular a la vena media	Perpendicular y obtuso a la vena media
Curso distal de las venas terciarias epimediales	Paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo	
Venas terciarias intercostales	Percurrentes mixtas y broquidódromas simples	Reticulares regulares, percurrentes mixtas y broquidódromas simples
Ángulo de las venas terciarias intercostales respecto a la vena media	Obtuso	
Variación del ángulo de las venas terciarias intercostales	Aumenta de forma proximal	Inconsistentemente
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Percurrentes mixtas y reticulares regulares	Reticulares regulares
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Vénulas libres terminales	Simples	No se aprecian
Areolación	Bien desarrollada	
Tipo de margen	Prácticamente liso y un dentado	

Tabla 8. Comparación de las características foliares entre *Quercus Alba* y *Quercus* sp. nov. 6. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Araliaceae Juss.

Subfamilia: Aralioideae

Tribu: Schefflerieae

Género: *Dendropanax* Decne. & Planch.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Dendropanax* sp. nov. 7 (Morfotipo 31).

Contraparte de una hoja fósil simple incompleta, faltando una parte del ápice, de forma obovada, tamaño notófilo 2:1, de 10 cm de largo y 4.9 ancho, la relación largo-ancho es de 2.04:1, en total 3,675 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice incompleto, base decurrente, formando un ángulo agudo de 54° (Lámina 19; Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma suprabasal con 3 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 45° (Lámina 19; Fig. b); venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas con la vena media es excurrente y forman ángulos que disminuyen suavemente de forma proximal (Lámina 19; Fig. b, c y f); venas terciarias epimediales forman un retículo (Lámina 19; Fig. h), venas terciarias intercostales forman un retículo regular (Lámina 19; Fig. h), venas terciarias exteriores se confunden con la venación última marginal, en cualquier caso son curvadas (Lámina 19; Fig. e); venas cuaternarias y venas de quinto orden forman un retículo irregular; areolación poco desarrollada (Lámina 9; Fig. h); venación última marginal es curvada (Lámina 19; Fig. e). Venas agrófitas simples con curso broquidódromo (Lámina 19; Fig. d, e y g). Lámina con margen palmadamente lobado y no dentado (Lámina 19; Fig. a).

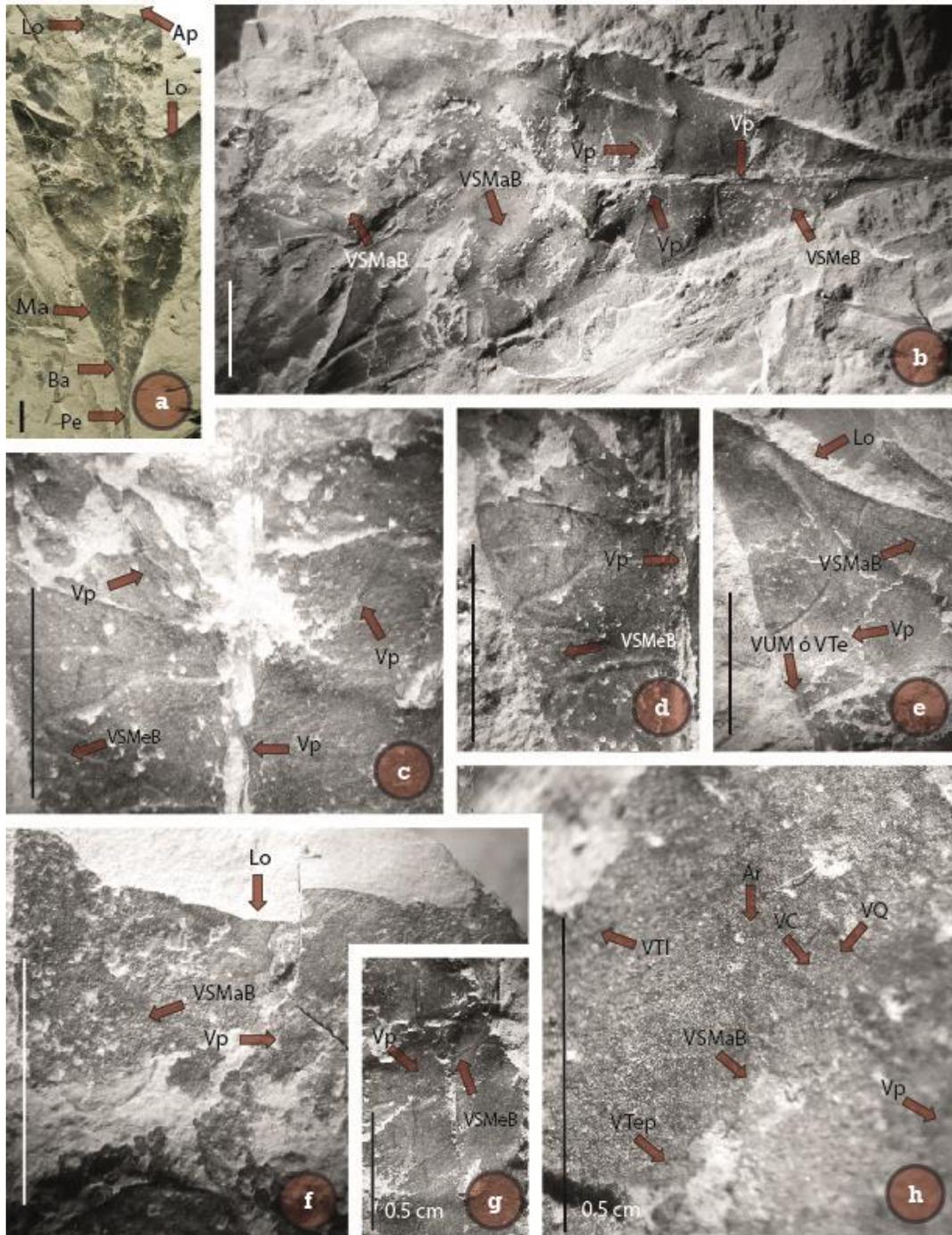


Lámina 19. *Dendropanax* sp. nov. 7 comparado con la familia Araliaceae, género *Dendropanax*. Escala =1cm y 0.6 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma), peciolo (Pe) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) palmada actinódroma suprabasal, venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) y venas secundarias menores broquidódromas (VSMeB) simples. c) Venación primaria y venación secundaria mayor proximalmente. d) venas secundarias menores broquidódromas. e) Venación secundaria mayor en un lóbulo y venación terciaria exterior (VTe) o venación última margina (VUM) curvada. f) Venación secundaria mayor broquidódroma apicalmente. g) Venas secundarias menores broquidódromas en un lóbulo. h) Venación de tercer (VTI), venas cuaternarias (VC) y venas de quinto orden (VQ) que forman un retículo irregular y areolación (Ar) poco desarrollada.

Familia: Araliaceae Juss.

Subfamilia: Aralioideae.

Tribu: Schefflerieae.

Género: *Dendropanax* Decne. & Planch.

Especie: *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch.

Etimología: *Arboreus*, que es como un árbol o tiene hábito arbóreo.

Descripción: *Dendropanax arboreus* L.

Hoja actual simple, de forma ovada, tamaño notófilo 1.5:1, de 8.4 cm de largo y 6.2 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.3:1, en total 3,906 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice acuminado, formando un ángulo agudo de 60°, la base es redondeada, formando un ángulo obtuso de 130° (Lámina 20; Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma suprabasal con 3 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 50°; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento que aumenta suavemente de forma proximal, la unión de éstas con la vena media es excurrente y forman ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 20; Fig. b), venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de menos de una por área costal, curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente, curso distal reticulado (Lámina 20; Fig. b); presenta venas secundarias interiores (Lámina 20; Fig. c). Venas terciarias epimediales y terciarias intercostales reticulares regulares (Lámina 20; Fig. d); venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 20; Fig. c); venas cuaternarias y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 20; Fig. e y f), areolación bien desarrollada y vénulas libres terminales simples (Lámina 20; Fig. f). Venas agrófitas simples con curso broquidódromo simple (Lámina 20; Fig. c). Lámina con margen palmadamente lobado y no dentado (Lámina 10; Fig. a).

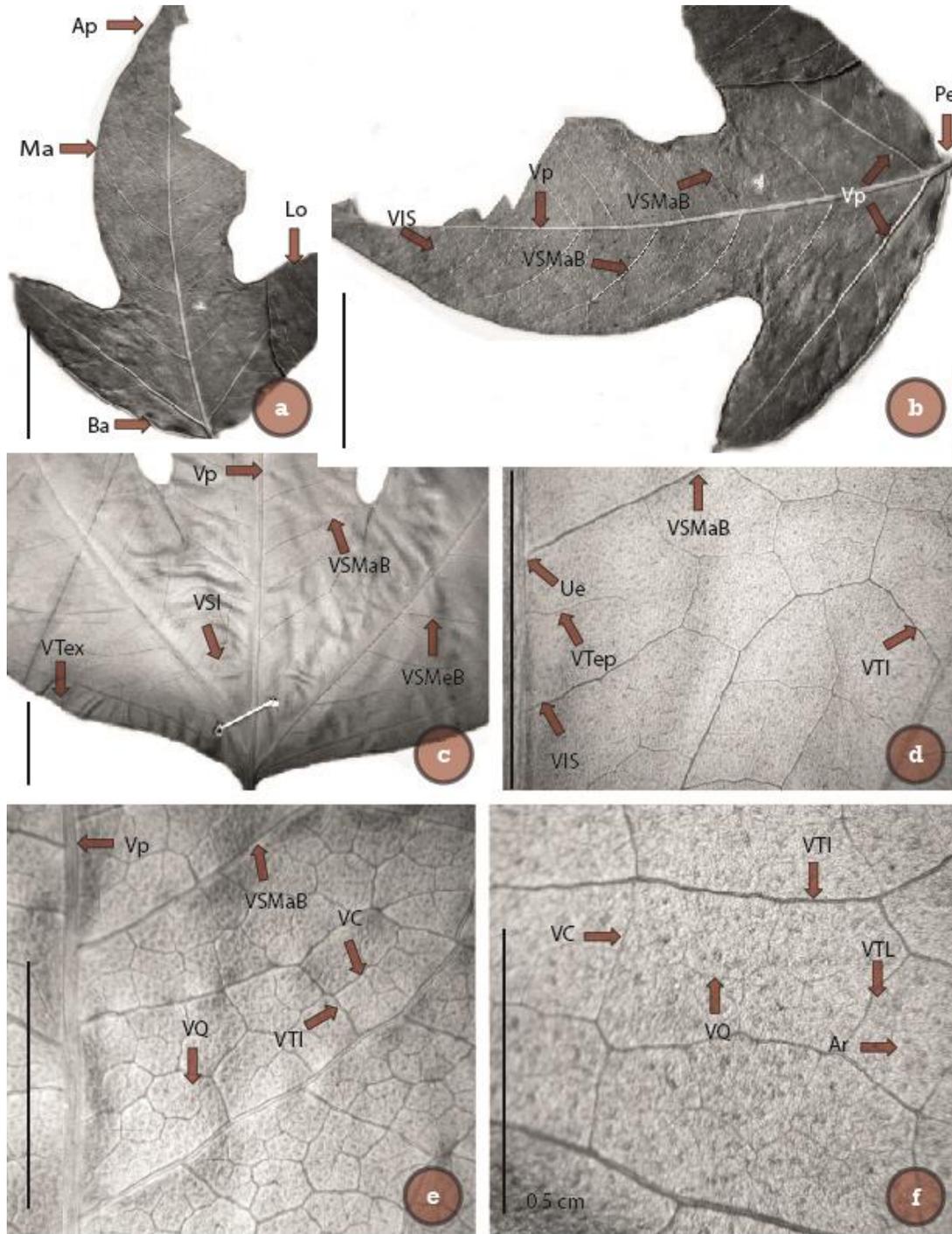


Lámina 20. Hoja de *Dendropanax arboreus* L. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) palmada actinódroma suprabasal, venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) simple y venas intersecundarias (VIS). c) Venas secundarias interiores (VSI) y venas terciarias exteriores (VTeX). d) Unión excurrente (Ue) de la venación secundaria mayor a la vena media y venas terciarias intercostales (VTI) forman un retículo. e) Venación de tercero, venas cuaternarias (VC) y venas de quinto orden (VQ) forman un retículo regular. f) Vénulas libres terminales (VTL) y areolación (Ar) bien desarrollada.

a), b), c), d), e) y f) *Dendropanax arboreus* L. MEXU No.131928.

Caracteres foliares	<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Dendropanax</i> sp. nov. 7
Organización foliar	Simple	
Forma laminar	Ovada	Obovada
Tamaño laminar	Notófilo 1.5:1	Notófilo 2:1
Largo y ancho (cm)	8.4 y 6.2	10 y 4.9
Relación largo-ancho	1.3:1	2.04:1
Área laminar (mm ²)	3,906	3,675
Simetría	Simétrica	Asimétrica
Unión del peciolo	Marginal	
Forma del ápice	Acuminada	Faltante
Ángulo del ápice	Agudo de 60°	Faltante
Forma de la base	Redondeada	Decurrente
Ángulo de la base	Obtusa de 130°	Agudo de 54°
Venación primaria	Palmada-actinódroma suprabasal	
Número de venas basales	Tres	
Ángulos formados por las venas basales respecto a la vena media	50°	45°
Venación secundaria mayor	Broquidódroma simple	
Espaciamiento de la venación secundaria mayor	Aumenta suavemente de forma proximal	Regular
Unión de las venas secundarias mayores con la vena primaria	Excurrente	
Ángulos de las venas secundarias mayores respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	Disminuyen suavemente de forma proximal
Venas secundarias interiores	Presentes	No se aprecian
Longitud de las venas intersecundarias	Menos del 50% de su secundaria mayor subyacente	Reticulares
Frecuencia de las venas intersecundarias	Menos de una por área costal	Reticulares
Curso proximal de las venas intersecundarias	Paralelo a la vena secundaria mayor subyacente	Reticulares
Curso distal de las venas intersecundarias	Reticulado	
Venas terciarias epimediales	Reticulares	
Venas terciarias intercostales	Reticulares regulares	
Venas terciarias exteriores	Curvadas	
Venas cuaternarias	Reticulares regulares	
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	
Vénulas libres terminales	simples	No se aprecian
Areolación	Bien desarrollada	Poco desarrollada
Vénulas libres terminales	Simples	No se aprecian
Venas agrófitas	Simples broquidódromas	
Tipo de margen	Falsolevemente lobado y no dentado	

Tabla 9. Comparación de las características foliares entre *Dendropanax arboreus* y *Dendropanax* sp. nov. 7. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

Familia: Araliaceae Juss.

Subfamilia: Aralioideae.

Tribu: Schefflerieae.

Género: *Tetrapanax* (K. Koch) K. Koch.

Etimología: se deja pendiente para su publicación formal.

Localidad: Palaú, “La Saucedá”-Nueva Rosita, “mina no. 6”-Barroterán, “mina no. 3”.

Formación: Olmos.

Estratigrafía: depósitos del llamado doble manto de carbón, fangolitas o limolitas y areniscas diastratificadas.

Edad: entre los 72 y los 65 Ma.

Descripción: *Tetrapanax* sp. nov. 8 (Morfotipo 37).

Parte de una hoja fósil simple casi completa, faltando pocos ápices en los lóbulos, de forma especial, tamaño macrófilo, de 22.5 cm de largo y 23 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.97:1, en total 38,812.5 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice lobado, formando un ángulo reflexo de 310°, base lobada, formando un ángulo reflexo de 270° (Lámina 21; Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma basal con 7 venas basales, (Lámina 21; Fig. a); venación secundaria mayor caspedódroma que produce un lóbulo apical en cada lóbulo de la lámina (Lámina 21; Fig. b) y broquidódroma simple muy ambigua, con un espaciado irregular, la unión de éstas con la vena primaria es excurrente y forman ángulos inconsistentes (Lámina 21; Fig. c y d); venas intersecundarias forman un retículo irregular; las venas secundarias interiores no se aprecian por la gran disección de la lámina.; venas terciarias epimediales, venas terciarias intercostales y venas terciarias exteriores forman un retículo irregular. (Lámina 21; Fig. e y f). Venas cuaternaria forman un retículo irregular; areolación moderadamente desarrollada (Lámina 21; Fig. e y f); venación última marginal es curvada (Lámina 21; Fig. d). Lámina con margen palmadamente lobado y no dentado, cinco lóbulos principales, nueve secundarios y diez terciarios* (Lámina 21; Fig. a).

*Como se trata de un caso especial de lámina disectada, se deja claro que los lóbulos principales son los originados por la intromisión de una vena primaria, los secundarios por la intromisión de una vena primaria dicotomizada de una vena primaria y los lóbulos terciarios por la intromisión de una vena secundaria mayor caspedódroma.

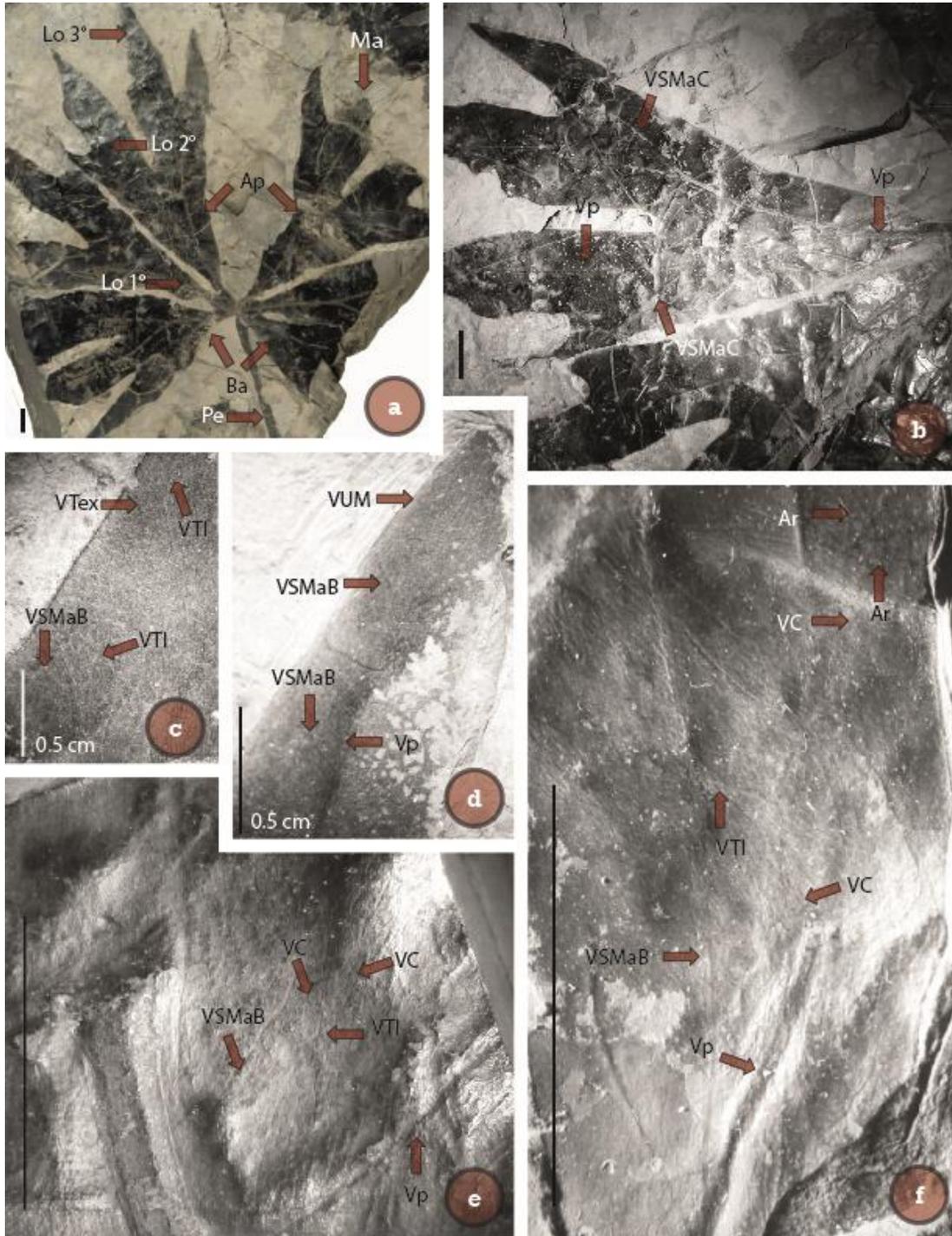


Lámina 21. *Tetrapanax* sp. nov. 8 comparado con la familia Araliaceae, género *Tetrapanax*. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), margen (Ma), peciolo (Pe) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) palmada actinódroma basal y venación secundaria mayor caspedódroma (VSMaC). c) Venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) simple ambigua y venas terciarias intercostales (VTI) forman un retículo irregular apicalmente. d) Venación secundaria mayor broquidódroma simple ambigua y venación última marginal curvada (VUM). e) Venas terciarias intercostales y venas cuaternarias (VC) forman un retículo. f) Venas terciarias, cuaternarias forman un retículo irregular y areolación (Ar) bien desarrollada.

Familia: Araliaceae Juss.

Subfamilia: Aralioideae.

Tribu: Schefflerieae.

Género: *Tetrapanax* (K. Koch) K. Koch.

Especie: *Tetrapanax papyrifera* (Hook.) K. Koch.

Etimología: *Papyrifera* que produce papiros, ya que en China con las fibras de su tronco se produce papel.

Descripción: *Tetrapanax papyrifera* (Hook) K. Koch.

Hoja actual simple, de forma especial, tamaño macrófilo, de 33 cm de largo y 40 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.8:1, en total 99,000 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal; ápice lobado, formando un ángulo reflexo, base lobada, formando un ángulo reflexo (Lámina 22; Fig. a); venación primaria palmada-actinódroma basal con 8 venas basales, la venación secundaria mayor caspedódroma que produce un lóbulo apical en cada lóbulo de la lámina (Lámina 22; Fig. b), broquidódroma simple y semicaspedódroma donde hay dientes (Lámina 22; Fig. c), con un espaciamiento regular, la unión de éstas con la vena primaria es excurrente y forman ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (Lámina 22; Fig. b y c), venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de menos de una por área costal, con curso proximal perpendicular a la vena primaria y paralelo a la vena secundaria mayor subyacente, curso distal reticular (Lámina 22; Fig. b y d); presenta venas secundarias interiores (Lámina 22; Fig. c y d); venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular y obtuso a la vena primaria y curso distal paralelo a las terciarias intercostales y basiflexo (Lámina 22; Fig. f), venas terciarias intercostales percurrentes opuestas cóncavas, con ángulo obtuso a la vena primaria y el ángulo aumenta de forma proximal (Lámina 22; Fig. e); venas terciarias exteriores curvadas (Lámina 22; Fig. h); venas cuaternarias y venas de quinto orden forman un retículo regular (Lámina 22; Fig. f y g), vénulas libres terminales simples, areolación bien desarrollada y venación última marginal curvada (Lámina 22; Fig. h). Lámina con margen palmadamente lobado y serrado, presenta lóbulos primarios, secundarios y terciarios* (Lámina 22; Fig. a); con un orden de

dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, menos de un diente por centímetro, sus formas son cóncava en el lado distal y retroflexo en el lado proximal (cc/rt) y cóncavo en el lado distal y cóncavo en el lado proximal (cc/cc) el sinus es redondeado, con venación secundaria mayor terminando en el ápice del diente y venas accesorias corriendo del sinus a la vena principal (Lámina 22; Fig. h).

*Como se trata de un caso especial de lámina disectada, se deja claro que los lóbulos principales son los originados por la intromisión de una vena primaria, los secundarios por la intromisión de una vena primaria dicotomizada de la vena primaria y los lóbulos terciarios por la intromisión de una vena secundaria mayor caspedódroma.

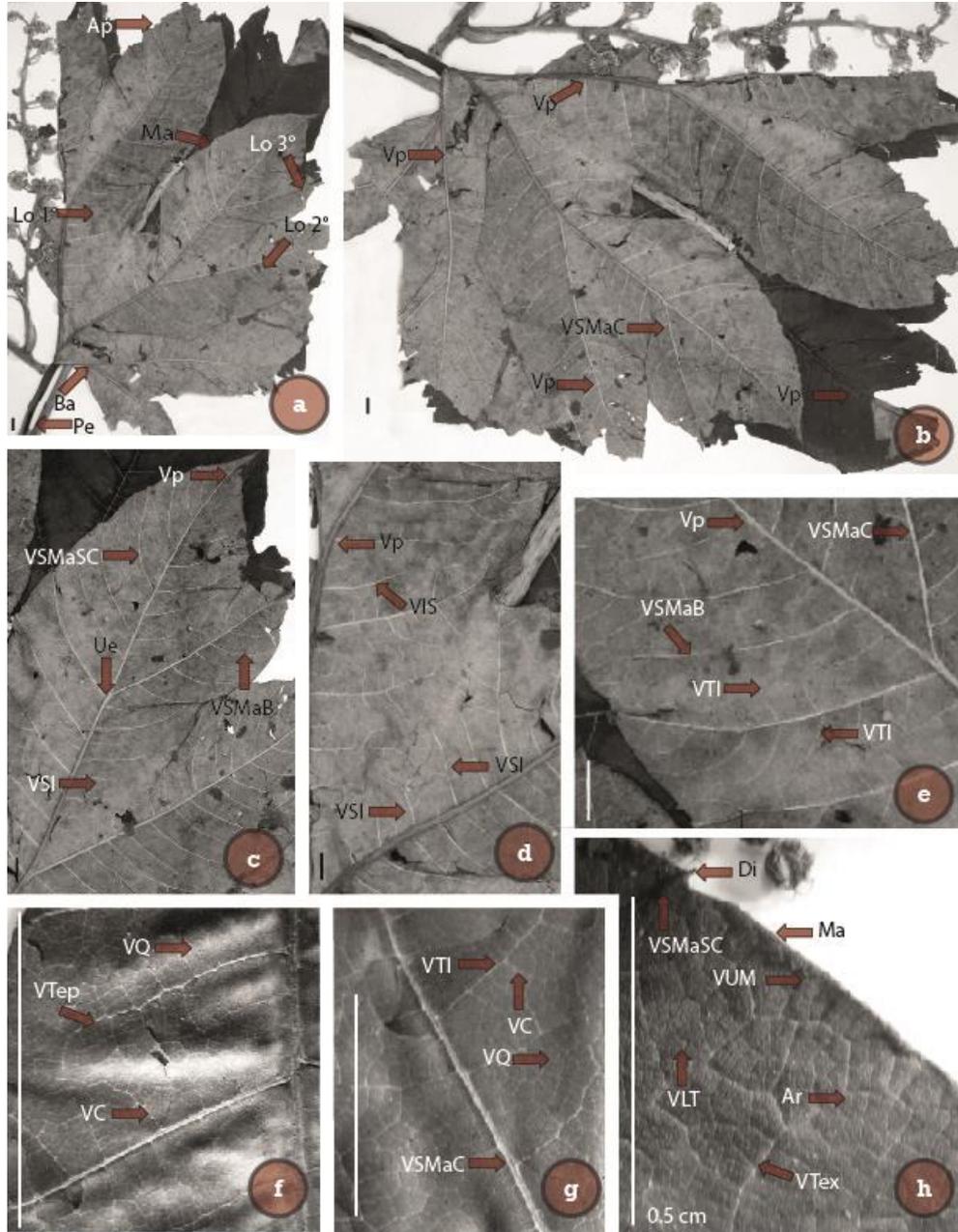


Lámina 22. Hoja de *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) K. Koch. Escala =1cm y 0.5 cm. a) base (Ba), ápice (Ap), peciolo (Pe), margen (Ma) y lóbulos (Lo). b) Venación primaria (Vp) palmada actinódroma basal y venación secundaria mayor caspedódroma (VSMaC) hacia el ápice de un lóbulos. c) Venación secundaria mayor semicaspedódromas (VSMaSC) y venación secundaria mayor broquidódroma (VSMaB) simple en un lóbulos y unión excurrente (Ue) de la venación secundaria mayor a la vena primaria. d) Venas secundarias interiores (VSI). e) Venas terciarias intercostales (VTI) percurrentes opuestas cóncavas en un lóbulos. f) Venas terciarias epimediales (VTep) percurrentes opuestas, venas de cuarto (VC) y quinto orden (VQ) forman un retículo. g) Venas terciarias intercostales, venas cuaternarias y de quinto orden. h) Venas terciarias exteriores (VTex), areolación (Ar) bien desarrollada, venación última marginal (VUM) curvada y vena secundaria mayor terminando en el ápice de un diente (Di).
a), b), c), d) y e) *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) K. Koch Universidad de Caxias Do Sul No. 001395; f) *Tetrapanax papyrifera* Koch MEXU No. 1049253; g) y h) *Tetrapanax papyrifera* Koch MEXU No. 581697

Caracteres foliares	<i>Tetrapanax papyrifer</i>	<i>Tetrapanax</i> sp. nov. 8
Organización foliar:		Simple
Forma laminar		Especial
Tamaño laminar		Macrófilo
Largo y ancho (cm)	33y 40	22.5 y 23
Relación largo-ancho	0.8:1	0.97:1
Área laminar (mm ²)	99,000	38,812.5
Simetría		Asimétrica
Unión del peciolo		Marginal
Forma del ápice		Lobado
Ángulo del ápice	Reflexo	Reflexo de 310°
Forma de la base	Lobada	Lobada
Ángulo de la base	Reflexo	Reflexo de 270°
Venación primaria		Palmada-actinódroma basal
Número de venas basales	Ocho	Siete
Venación secundaria mayor	Caspedódroma, broquidódroma simple y semicaspedódroma	Caspedódroma y broquidódroma simple
Espaciamiento de la venación secundaria mayor	Regular	Irregular
Unión de las venas secundarias mayores con la vena primaria		Excurrente
Ángulos de las venas secundarias mayores respecto a la vena media	Aumentan suavemente de forma proximal	Inconsistente
Venas secundarias interiores	Presentes	No se aprecian
Longitud de las venas intersecundarias	Menos del 50% de su secundaria mayor subyacente	Reticulares
Frecuencia de las venas intersecundarias	Menos por área costal	Inconsistente
Curso proximal de las venas intersecundarias	perpendicular a la vena media y paralelo a la vena secundaria mayor subyacente	Reticular
Curso distal de las venas intersecundarias		Reticular
Venas terciarias epimediales	Percurrentes opuestas	Reticulares
Curso proximal de las venas terciarias epimediales	Perpendicular y obtuso a la vena media	No aplica
Curso distal de las venas terciarias epimediales	Paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo	No aplica
Venas terciarias intercostales	Percurrentes opuestas cóncavas	Reticulares
Ángulo de las venas terciarias intercostales respecto a la vena media	Obtuso	No aplica
Variación del ángulo de las venas terciarias intercostales	Aumenta de forma proximal	No aplica
Venas terciarias exteriores	Curvadas	Reticulares irregulares
Venas cuaternarias		Reticulares regulares
Venas de quinto orden	Reticulares regulares	No se aprecian
Vénulas libres terminales	simples	No se aprecian
Areolación	Bien desarrollada	Moderadamente desarrollada
Venación última marginal		Curvada
Tipo de margen	Perforado serrado	Perforado no dentado
Orden de dientes	Uno	No aplica
Espaciamiento entre dientes	Irregular	No aplica
Dientes por cm	Menos de uno	No aplica
Forma del diente (distal/proximal)	cc/rt y cc/cc	No aplica
Forma del sinus	Redondeada	No aplica
Venación principal	Venas secundarias mayores terminando en el ápice del diente	No aplica
Venas accesorias	Presentes corriendo del sinus a la vena principal	No aplica

Tabla 10. Comparación de las características foliares entre *Tetrapanax papyrifer* y *Tetrapanax* sp. nov. 8. Caracteres foliares divididos en tres grupos, azul claro (características morfológicas); azul (características de venación); azul oscuro (características de dientes). Los estados de carácter foliares compartidos en ambas especies se encuentran en rojo.

6. DISCUSIÓN

6.1 Análisis estadístico: CLAMP y Modelos de mezcla finitos

Las distribuciones estadísticas para cada parámetro climático de los diez escenarios arrojados por el CLAMP se traslaparon. Por un lado, se esperaría que los datos del escenario 1 y 1a) que son del hemisferio norte sin presentar climas alpinos, fueran los más certeros respecto al cálculo del paleoclima para la Formación Olmos, ya que los trabajos previos proponían un clima subtropical o tropical y en la página del CLAMP se sugiere que se utilicen dichos escenarios cuando se sospecha la falta de climas alpinos en el lugar de estudio. Por otro lado, el escenario 3 (datos del escenario 1 más 45 datos provenientes de China) por ampliar el espacio fisonómico (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>) sería el mejor candidato para calcular cualquier paleoclima, ya que brinda una gama más amplia de fisonomía y climas actuales en su base de datos. Por tanto, un modelo de mezcla es la mejor opción si no se tienen argumentos objetivos para elegir un determinado escenario del CLAMP frente a otro.

6.2 Determinación climática de la Formación Olmos

La hipótesis de este trabajo; la cual sugería que a través del CLAMP y utilizando nuevo material fósil, se obtendrían parámetros climáticos que indicarían un clima subtropical/tropical, se comprobó. Ya que el clima *Csa* (templado con lluvias periódicas, veranos secos, subtropical) en general, coincide con los datos cualitativos y cuantitativos previamente propuestos (Weber, 1972; Estrada, 2008, 2009). No obstante, hay diferencias que caben resaltar.

La temperatura media anual arrojada por el CLAMP y los modelos de mezcla finitos fue de 19.186 °C ó 18.402 °C (matriz base 0.25 o matriz base 0.50) y el rango de variabilidad de la temperatura desde el mes más frío al más caliente fue de 7.45 °C ó de 8.52 °C. Además los valores para la precipitación media anual fueron de 1411.171 mm ó 1279.243 mm.

Contrastando estos datos con los antecedentes como por ejemplo, los obtenidos por Estrada (2008), éste obtuvo una temperatura media anual entre 20-23°C, es decir el rango de variabilidad de la temperatura media anual es de 3°C, además la precipitación media anual que obtuvo fue de 1500-3000 mm.

Por tanto, el clima que se obtuvo a través del CLAMP y los modelos de mezcla finitos es ligeramente más seco y frío en comparación con los antecedentes directos para la Formación Olmos y mucho más seco y frío en comparación con el intervalo Aptiano-Turoniano. Este descenso y oscilación se puede argumentar que solo son estacionales; sin embargo, por la fisonomía de la vegetación (Weber, 1972; Estrada 2008, 2009, este trabajo), el pertenecer a un lugar con relativa influencia marina, (Weber, 1972; Martínez, *et al.*, 1980) y principalmente por las características climáticas del mundo cretácico en el intervalo Aptiano-Turoniano, es importante presentar las posibles explicaciones del clima obtenido para la Formación en el Maestrichtiano.

Por un lado, la influencia marítima al final del Cretácico en la parte Norte México ya no fue tan importante como al principio y a la mitad del mismo (Cevallos-Ferriz, *et al.*, 2012). Por otro lado, si se toma en cuenta que las islas o penínsulas que están más o menos rodeadas por cuerpos grandes de agua no tienen los cambios extremos de temperatura entre el día y la noche y entre el verano y el invierno que se observan al interior de los continentes (Spurr y Barnes, 1980; Hewitt, 2005). Entonces, una primera explicación; a nivel regional, asumiría que la Formación Olmos en el Maestrichtiano estuvo más alejada del mar así, un cuerpo de agua estancada como un pantano o lago fue más importante que la influencia **directa** marina (Weber, 1972).

Si se toma en cuenta que actualmente la temperatura disminuye a una razón de 0.6°C por cada 100 m de altitud (Lorente, 1966), con la altitud obtenida de la matriz base 0.50 de 234.390 msm, esta razón explicaría la ligera disminución en la temperatura media anual de la Formación Olmos. Ya que la temperatura media anual de los antecedentes (Weber, 1972; Estrada, 2008) y de climas tropicales o subtropicales actuales (Woodward, 2003) es mayor que la que se obtuvo en este trabajo. A pesar de esto, la precipitación aún queda por responder y esta razón de decremento en la temperatura puede no respetarse en este período, debido a las características climáticas cretácicas (Skelton, *et al.*, 2002; Acot, 2007).

Una tercera explicación, más general, asumiría que esta caída y oscilación térmica en temperatura y precipitación en comparación con el clima del Aptiano al Turoniano (125-89.8 Ma), fue una consecuencia de la gran actividad volcánica desarrollada al final del Período Cretácico con una influencia climática mundial: las Trampas del Deccan. Se sabe que los eventos volcánicos pueden arrojar a la atmósfera 1.8×10^{10} KgC/año (Skelton, *et al.*, 2002). Entre este material piroclástico están los aerosoles, que impiden el libre acceso de la radiación solar sobre la tierra generando un enfriamiento (Spurr y Barnes, 1980; Francis y Oppenheimer, 2004; Lovejoy y Hannan, 2005; Acot, 2007; IPCC, 2007). Esto ocurre en pocas semanas o meses, pero si estos eventos son muy intensos, el tiempo de persistencia de los aerosoles y demás material piroclástico se alarga (Sear, *et al.*, 1987; Portman y Gutzler, 1996).

Las Trampas del Deccan fueron erupciones volcánicas explosivas, con flujos basálticos cercanos a $1.5 \times 10^6 \text{Km}^3$ de material piroclástico expulsados en el oeste y centro de la India entre 69 Ma a 63 Ma (límite Cretácico-Paleógeno), las cuales se han tomado como una causa alterna a largo plazo de la extinción en masa en este límite, que tradicionalmente se le atribuye únicamente al impacto del asteroide Chicxulub en Yucatán, México (Pande, 2002; Punekar *et al.*, 2014). Se han propuesto tres fases de erupción (1, 2 y 3), contribuyendo en flujos de lava en 6%, 80% y 14% respectivamente. Estudios en Egipto y el Sinaí, cuya latitud fue similar a la de la India en el límite Cretácico-Paleógeno, revelan estas tres fases, con datación para la fase 1 de 68.4-67 Ma, fase 2 de 65.7 a 65.5 Ma y para la fase 3 de aprox. 65 Ma (Punekar *et al.*, 2014). La primer fase pudo haber ocurrido al mismo tiempo en que la flora de la Formación Olmos prevalecía, ya que su datación de 72 Ma es relativa, así, el 6% de influencia volcánica de la fase 1 pudo contribuir con un enfriamiento regional y hasta global reflejado en la temperatura media anual, la oscilación térmica y la precipitación media anual de la Formación Olmos.

Si se toma la erupción del Monte Pinatubo en Filipinas en 1991 como un ejemplo ilustrativo, éste añadió de 17Tg a 20Tg de aerosoles a la estratósfera y dos años después, generó una caída en la temperatura media mundial de 0.3°C - 0.5°C por impedir la entrada a la superficie terrestre de la radiación solar (Lovejoy y Hannan, 2005; Francis y Oppenheimer, 2004). Si esto ocurrió con un solo volcán, se puede imaginar los fenómenos climáticos que desencadenaron las Trampas del Deccan, sin olvidar los mecanismos de

retroalimentación* positiva; que pudieron aumentar este enfriamiento (las erupciones volcánicas a largo plazo suelen considerarse mecanismos de retroalimentación positiva respecto a la disminución en la temperatura media anual (Francis y Oppenheimer, 2004)) y reflexión solar (Acot, 2007; Arneth, *et al.*, 2010).

La oscilación en temperatura que exhibe la Formación Olmos, en climas actuales no es rara, ya que muchos biomas tienen oscilaciones anuales mayores (Woodward, 2003). Sin embargo, hay que tomar en cuenta que se trata del mundo Cretácico, en el cual esta oscilación, pudo significar mucho. El gradiente térmico del ecuador hacia los polos en el Cretácico fue menor en comparación con el actual (Baskin y Baskin, 2014). Además la temperatura superficial de los mares en el Turoniano fue de 36°C en zonas tropicales y excedente de 20°C en altas latitudes (Moriya, 2011; Föllmi, 2012) valores muy por encima de los obtenidos en escenarios climáticos, mostrando el cambio climático producido desde principios hasta finales del siglo XXI; creados por Modelos de Circulación General Atmósfera-Océano a cargo del IPCC (2007), los cuales al asumir diferentes cantidades de emisiones de gases de efecto invernadero, producen aumentos de hasta 9°C en la temperatura media mundial y un deshielo de toda la parte norte del planeta.

Si a estas temperaturas tan altas se le suma la falta de cuerpos de hielo, y sabiendo que el calor específico del agua líquida es uno de los más altos (Hewitt, 2005; Coronel, 2013) por un lado los continentes estuvieron más calientes que los océanos (IPCC, 2007) y por otro lado la oscilación térmica debió de ser muy pequeña en el intervalo Aptiano-Turoniano. Por tanto, el que la Formación Olmos revele una oscilación entre 7.45 °C y de 8.52 °C puede indicar un cambio en estas constantes climáticas, y esto ocurre cuando los climas continentales comienzan a dominar sobre los oceánicos (Rowe, *et al.*, 2007) como ocurrió al final del Cretácico Tardío, por eso se aprecia una caída en la temperatura media global y en el nivel del mar reflejadas en el clima y vegetación de la Formación Olmos.

*Agentes de forzamiento interno que por su efecto sobre las variables climáticas, pueden cambiarlas, disminuyéndolas (negativos) o aumentándolas (positivos) dependiendo del contexto climático (Francis y Oppenheimer, 2004; Arneth, *et al.*, 2010).

6.3 Cálculo de paleoelevación

Los datos obtenidos de la paleoelevación de la Formación Olmos, tomando la altitud proveniente de la matriz base 0.25 de 81.169 msm indican una vegetación creciendo cercanamente al nivel del mar. Por otro lado, la altitud proveniente de la matriz base 0.50 de 234.390 msm sugiere un ambiente más alejado de la línea costera, con una influencia de agua más bien estancada. Ambos resultados respaldan lo propuesto por Weber (1972). No obstante, se sabe que la topografía del lugar donde crece una determinada vegetación es importante en cuanto al clima. Si ésta tiene una forma convexa (el sitio está por encima del terreno circundante) similar a una loma o monte, las corrientes de viento frío descienden por radiación procedente del suelo y el aire durante el día es más frío y más caliente durante la noche, en comparación con terrenos planos o cuencas adyacentes, en los cuales se da el proceso de inversión térmica, que produce las llamadas cuencas heladas y generando estaciones de crecimiento más cortas para las plantas residentes (Spurr y Barnes, 1980).

Así que, evaluando la temporada de crecimiento de 10.226 ó 9.834 meses, la falta de areniscas inmediatamente por encima de la capa de carbón (Weber, 1972), la temperatura media anual en comparación con la obtenida por Estrada (2008) y la segunda altitud obtenida de 234.390 msm, se propone que la vegetación de la Formación Olmos creció sobre un terreno elevado con una influencia de un lago o pantano, mas que sobre uno cercano a la línea de costa.

Prestando atención a los datos obtenidos a cerca del calor específico de la masa de aire a presión constante desprendidos de las medias, de los límites inferiores y de los límites superiores de ambas matrices, el único valor que superó el calor específico de la masa de aire a presión contante actual, fue el del límite inferior de la matriz 0.50 por 52.358 J/Kg°C. Los demás valores estuvieron por debajo del valor actual y, si consideramos que los dos resultados de paleoelevación (ver cálculo de paleoelevación y apéndice II) son los que mejor representan la altitud de la Formación Olmos en el Cretácico Tardío, con sus correspondientes valores para el calor específico de la masa de aire de 159.99 J/Kg°C y 212.943 J/Kg°C para la matriz 0.25 y 0.50 respectivamente, los cuales son menores de seis a cuatro veces el valor actual; se observa que, efectivamente la composición de la atmósfera en el Maestrichtiano fue muy diferente a la actual, pues el calor específico de la masa de

aire a presión constante actual varía en un rango de temperaturas de -150 a 300 °C en apenas 0.0615 KJ/Kg°C (Coronel, 2013). Las concentraciones de CO₂ en el Cretácico fueron de tres a seis veces las actuales (Skelton, *et al.*, 2002). Por ende, el que hubiese mayor cantidad de un gas de efecto invernadero como éste, afectaría el calor específico de la masa de aire, ya que la definición de calor específico indica que, éste es la cantidad de calor que se requiere para elevar en un °C la temperatura de un g de masa. Al haber más secuestre de calor por parte de dióxido de carbono, la energía requerida para elevar la temperatura de la masa de aire sería menor, pues el sistema completo estaría muy caliente y sería más sensible, además de que el calor específico depende de la temperatura inicial del sistema termodinámico (Hewitt, 2005).

6.4 Determinación taxonómica

De acuerdo con la información que ha brindado el registro fósil, la historia de la flora actual de México comienza a partir del Cretácico Tardío, con más ejemplos en la parte norte del país que en la parte sur (Rzedowski, 1988; Villanueva, *et al.*, 2014), como lo demuestra la flora de la Formación Olmos, cuyos fósiles determinados pertenecen a grupos taxonómicos con actuales representantes. Además, gracias a que los fósiles pertenecen al Maestrichtiano, estas determinaciones son más fidedignas (Sauer, 1988). Después de realizar la comparación taxonómica, las familias y géneros con los que se cotejaron los fósiles se encuentran presentes en zonas ya sean tropicales, subtropicales o cosmopolitas, apoyando el clima *Csa* propuesto.

Comenzando con la familia Moraceae, ésta se distribuye principalmente en regiones tropicales y subtropicales, tiene representantes desde el Cretácico Tardío (Stevens, 2001; Chapman y Wang, 2002). *Arthmiocarpus hesperus*, es una inflorescencia que sostiene drupas arregladas helicoidalmente. Y aun cuando algunos fósiles referidos a *Ficus* requieren una nueva revisión, se puede observar que la variación que presentan actualmente las hojas de este género es amplia (Taylor y Taylor, 1993). Algunos géneros de Moraceae como *Ficus*, *Morus* o *Broussonetia* presentan dentro de su variabilidad foliar, hojas con tres, cinco o hasta siete lóbulos (Cronquist, 1977). La venación primaria que presentan en general, es palmada-actinódroma basal y dependiendo de los lóbulos es el número de venas

primarias. A pesar de esta variabilidad, la venación secundaria broquidódroma o semicaspedódroma y venas terciarias percurrentes opuestas es muy similar en especies como *Ficus carica* L., *Morus alba* L. y *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent. Así, *Broussonetia* sp. nov. 2 comparte exactamente la venación primaria palmada-actinódroma basal, venación secundaria mayor, menor e intersecundarias broquidódromas, secundarias interiores presentes y venas terciarias intercostales percurrentes rectas o convexas, así como las venas terciarias epimediales percurrentes, venación terciaria exterior curvada y venación de quinto orden reticular. Los caracteres que no comparte con *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent., o *Ficus carica* L., son la venación cuaternaria percurrente mixta y los dientes y todos sus estados de carácter, ya que el margen de *Broussonetia* sp. nov. 2 es no dentado, y los dientes en *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent., se mencionan en la descripción de la especie (J. Stor, 2000). Sin embargo, por situarse actualmente en regiones con climas fríos, los dientes en esta especie pueden ser más una adaptación ambiental que una característica taxonómica (CLAMP, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>) (tabla 4).

Las familias Melastomataceae y Araliaceae se distribuyen principalmente en regiones tropicales y subtropicales (Standley y Williams, 1963; Standley y Williams 1966; Cronquist, 1981).

Melastomataceae es una familia que se puede distribuir desde el nivel del mar hasta zonas de páramo, excepto en ambientes xerofíticos (Mendoza y Ramírez, 2006). Cuenta con 4200 a 4500 especies con una concentración mayor de éstas en el Nuevo Mundo (Renner, 1993; Zomlefer, 1994). Cerca de un tercio se han desarrollado mejor en los trópicos de América como Brasil, Costa Rica, Guatemala, trópicos del hemisferio norte y las islas caribeñas. El número de especies disminuye rápidamente conforme se avanza hacia el norte de México (Standley y Williams, 1963) y el género más grande es *Miconia* (Mendoza y Ramírez, 2006).

La estructura acródroma que presenta la venación primaria de las hojas, ha revelado ser una sinapomorfía, sirviendo de característica taxonómica para describir a la familia (Renner, 1993; Stevens, 2001). Además de ser el carácter plesiomórfico más importante en aparecer en la familia (Renner, 1993). Esta estructura acródroma fue la principal característica para comparar tres de los fósiles con esta familia. Después, el número de venas primarias, la falta de venas secundarias mayores, la presencia de un único par de

venas secundarias marginales, y un arreglo muy consistente, regular y ángulos de agudo a perpendicular a la vena media que presentaron las venas terciarias en las tres especies apoyó más la comparación (Stevens, 2001). El que se comparasen, ya fuera con *Henriettea*, *Miconia* o *Blakea* fue atribuido a la forma de la lámina, base, ápice, tamaño foliar y arreglo de las venas terciarias (Mendoza y Ramírez, 2006).

Henriettea sp. nov. 3 se comparó con *H. cuneata* primero por su base decurrente, después por las venas terciarias intercostales casi perpendiculares a la vena media cerca de la mitad de la lámina, y a pesar de estar incompleto el ápice de *Henriettea* sp. nov. 3, las hojas de *Henriettea cuneata* presentan tanto hojas con ápices acuminados como rectos (tabla 5).

Miconia sp. nov. 4 se comparó con *Miconia dodecandra* principalmente por los ángulos de las venas terciarias intercostales casi perpendiculares a la vena media y éstos se mantienen así sobre toda la lámina. La forma de la hoja también apoyó esta conclusión, además del arreglo percurrente opuesto de las venas cuaternarias y reticulares de la venación de quinto orden (tabla 6).

Blakea sp. nov. 5 comparada con *B. calycosa* se debió al arreglo percurrente mixto de las venas cuaternarias, además del arreglo de las venas terciarias percurrentes opuestas rectas, aun cuando el ángulo de éstas incrementa ligeramente proximalmente en *B.* sp. nov. 5 y aumente proximal y distalmente en *B. calycosa* (tabla 7).

Una característica que cabe resaltar es la forma en la que las venas terciarias intercostales en su parte admedial son rectas y en su parte exmedial tienden a presentar una forma ligeramente convexa o cóncava, característica presente en los tres ejemplares actuales. Sin embargo esta característica está ausente en las tres especies del Maestrichtiano.

El registro fósil más antiguo de esta familia se ha datado del Eoceno temprano (53 Ma) en el norte de Dakota (Hickey, 1977, en Renner *et al.*, 2001), además se ha encontrado polen del Paleoceno en Colombia; madera de *Miconia* fue encontrada en Brasil datada hace 40 mil años (Takahashi, 1970 y Suguio, 1971 en Biagolini, *et al.*, 2013); Biagolini, *et al.* (2013) atribuyeron un fragmento de impronta del Eoceno Tardío-Oligoceno al Mioceno al género *Leandra* y más improntas han ocurrido en el Eoceno (Renner, 1993).

El origen de esta familia se ha propuesto al este de Gondwana (Antártida-Australia-Nueva Guinea) (Raven y Axelrod, 1974; Renner, 1993). No obstante, Renner *et al.*, 2001, mediante una filogenia de esta familia junto a su familia hermana Memecylaceae, utilizando el gen *ndhF* y un reloj molecular calibrado con el registro fósil de la familia asignado a 53 Ma, rechazan un origen en Gondwana, mas bien en zonas tropicales que rodearon el margen norte del Tethys en Lurasia, con una posterior expansión sobre toda Eurasia durante el Oligoceno (33-23 Ma)-Mioceno (23-5 Ma), y llegando a Sudamérica en el Oligoceno y a África en el Mioceno medio.

Megafósiles de Araliaceae han sido encontrados desde el Cretácico Tardío y hasta el Paleógeno (Cronquist, 1981; Chapman y Wang, 2002) y esta familia tiene más afinidad con Sudamérica que con África (Raven y Axelrod, 1974). Estuvo bien representada en Laurasia (Chapman y Wang, 2002) y el género *Dendropanax* ha sido encontrado hasta el Paleógeno temprano (Raven y Axelrod, 1974). *Tetrapanax* sp. nov. 8, que se ha tomado como una especie de *Manihotites*, género incluido en la familia Euphorbiaceae (Weber, 2004) aquí se propone más a fin con el género *Tetrapanax*. Esto se basa por su distintiva lámina palmadamente lobada, además del ápice y base lobados. *Tetrapanax* sp. nov. 8 es muy semejante a *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) K. Koch porque existe una vena secundaria mayor caspedódroma en cada lóbulo secundario, que se interna constituyendo un lóbulo apical terciario. La venación secundaria mayor restante es broquidódroma en el fósil, aunque inconsistente en espacio y ángulos, contrario a lo que ocurre con el ejemplar actual, donde esta venación es angular y espacialmente regular. La venación secundaria mayor semicaspedódroma en el ejemplar actual responde a los dientes que éste presenta, sin embargo, los dientes no se distribuyen regularmente sobre la lámina. Se puede apreciar que la venación secundaria (excepto la venación secundaria mayor), terciaria, cuaternaria y de quinto orden presentan un patrón más ordenado en *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) K. Koch que en *Tetrapanax* sp. nov. 8, ya que en este último estos órdenes de venación son reticulares irregulares, siendo percurrentes opuestas las venas terciarias intercostales y reticulares regulares las venas cuaternarias y de quinto orden en *Tetrapanax papyrifer* (Hook.) K. Koch (tabla 10).

En el caso de *Dendropanax* sp. nov. 7, se comparó con *Dendropanax arboreus* L. La venación primaria palmada-actinódroma suprabasal fue el primer indicativo de la

comparación con el género *Dendropanax*, la estructura broquidódroma de la venación secundaria mayor y menor de *D. arboreus* L. es compartida con el fósil y más aún, el retículo formado por la venación de tercer, cuarto y quinto orden tanto en el ejemplar actual como en *Dendropanax* sp. nov. 7. Cabe señalar que no se asemejan tanto las fotos aquí mostradas (lámina 20 y 21) sin embargo, otras imágenes de *D. arboreus* L. (de fuentes de internet no tan fiables) son más semejantes en la forma de la lámina. De todas formas, el cambio que se pudo dar dentro de este género podría abarcar formas laminares obovadas y ovadas. Así la venación secundaria menor broquidódroma que aparece muy alargada en *Dendropanax* sp. nov. 7 se genera por el alargamiento de la base, sin embargo el patrón es igual en ambas formas laminares (tabla 9).

A primera impresión se podría pensar como una especie cercana al género *Sassafras* (Lauraceae). No obstante, el ápice de los lóbulos no coincide y las venas terciarias intercostales son percurrentes en el género *Sassafras* a diferencia de *Dendropanax* sp. nov. 7, que son reticulares.

Además se trata de ampliar la diversidad existente en el Cretácico y no únicamente presentar a las Lauráceas como la familia más diversa en ese período; en la actualidad existen muchos géneros muy similares a los fósiles cretácicos y no es necesario quedarse con una única familia que abarque toda esta diversidad foliar.

Geraniaceae se distribuye mejor en regiones templadas y templado-cálidas, y si se distribuye en regiones tropicales, éstas se restringen a montañas. Los géneros *Geranium*, *Erodium*, *California* y *Pelargonium* solo están representados en América del Norte (Standley y Steyermark, 1946; Cronquist, 1981; Zomlefer, 1994; Utrera, 2000, Fiz, *et al.*, 2008). El género *Pelargonium* tiene 270 spp., y es nativo del sur de África, aunque pocas especies tienen una amplia distribución (Standley y Steyermark, 1946). Fiz, *et al.*, (2008) realizaron estudios filogenéticos utilizando las secuencias de cloroplastos *trnL-F* y *rbcL* colocando a *Pelargonium* junto con *Hypseocharis* como grupos hermanos de las demás geraniáceas, además mediante análisis de vicarianza y dispersión, situaron la diversificación de *Pelargonium* hace 38-47 Ma en el Sur de África y Sudamérica. El origen de esta familia es controversial, colocándolo entre los 33 hasta los 71 Ma (Stevens, 2001). En este trabajo se aprecia un origen mucho anterior de *Pelargonium* al propuesto por Fiz, *et al.*, (2008), y quizá *Pelargonium* sp. nov. 1 es el fósil que mejor se puede comparar con una

género actual por sus características de arquitectura foliar. Es muy distintiva su venación primaria palmada-palinactinódroma y caspedódroma-cladódroma de la venación secundaria mayor, algunos dientes agudos y redondos y el retículo tanto de la venación terciaria como de la cuaternaria, recuerda a los comúnmente llamados geranios. Sin embargo, estas especies de *Pelargonium hortorum* Bailey y *Pelargonium capitatum* (L.) presentan una base más cordada, muchas veces presentando ángulos de hasta 360° o más, por su gran extensión (tabla 3).

La familia Fagaceae tiene una distribución cosmopolita con una mayor afinidad por regiones templadas y subtropicales, pocas especies creciendo en regiones tropicales, restringidas a zonas altas (Standley y Steyermark, 1952; Zomlefer, 1994). *Quercus*, es el género más grande de las fagáceas, con 300 a 600 spp (Jones, 1986). Tiene una gran afinidad holártica. A pesar de esto, se distribuye en Centroamérica y todo México (Standley y Steyermark, 1952). Este último, es el lugar con mayor concentración de especies de este género (McVaugh, 1974; Manos y Stanford, 2001). A pesar de pertenecer a una flora de zonas semihúmedas y montañosas, en México se distribuye en altitudes superiores a los 1500 msm, este género se puede presentar en regiones cercanas al nivel del mar, con árboles esparcidos o formando grandes bosques. También se presenta en zonas de inundación y pantanos. Los *Quercus* son plantas xerofíticas principalmente, pero pueden ser mesofíticas e incluso hidrofíticas por su gran tolerancia ambiental (Spurr y Barnes, 1980; Rzedowski, 1988).

Los *Quercus* que crecen a lo largo de la costa del Golfo de México, tienen un follaje perenne presentando breves periodos sin hojas (Spurr y Barnes, 1980). Su gran variabilidad foliar se le ha atribuido a paralelismos y convergencias evolutivas, reflejando su gran tolerancia, observada en las características foliares por ejemplo, en zonas tropicales siendo márgenes enteros con punta de goteo y glabros, a diferencia de las especies templadas con márgenes lobados y con tricomas (Jones, 1986).

La familia Fagaceae tiene un origen anterior al Santoniano, Cretácico Tardío (más de 87 Ma), *Paraquercinium* es una madera del Cretácico parecida a *Quercus* y *Lithocarpus*, igual en el Cretácico Tardío se encontró una madera de *Nothofagoxylon* (Cronquist, 1981; Taylor y Taylor, 1993), en China fósiles de *Quercus* (Chapman y Wang, 2002) y polen de esta familia ha sido encontrado en el Santoniano temprano (Cronquist, 1981).

Se ha propuesto una diversificación dentro de la familia durante el Paleoceno superior al Eoceno inferior (Cronquist, 1981).

Quercus sp. nov. 6 que Estrada-Ruíz (2009) colocó en el orden Laurales, aquí se comparó con el género *Quercus*, presentando similitud con las actuales especies como *Q. gambelii* Nutt., *Q. falcata* Michx y mayoritariamente con *Q. alba* L. tanto en el margen lobado, venación primaria pinnada y venación secundaria mayor caspedódroma. A pesar de esto, las diferencias en arquitectura foliar se hacen más evidentes al llegar a la venación de tercer orden. Las venas terciarias intercostales donde no se presentan lóbulos, tienen un arreglo reticular y con pocas percurrentes mixtas proximalmente en *Quercus* sp. nov. 6. En los lóbulos, las venas terciarias intercostales presentan un retículo mezclado con un arreglo tendiendo a una estructura broquidódroma muy ambigua. En los ejemplares actuales esta venación terciaria en los lóbulos es claramente broquidódroma y en las partes sin lóbulos es percurrente mixta, igual que las terciarias epimediales. Además, las venas cuaternarias en los lóbulos se comportan percurrentemente, mientras que en la parte proximal de la lámina lo hacen reticularmente, así como las venas de quinto orden en las especies actuales (tabla 8).

En *Quercus* sp. nov. 6 la venación terciaria (la mayoría), cuaternaria y de quinto orden son reticulares. Basados en el progreso evolutivo que presenta la arquitectura foliar de las dicotiledóneas (Taylor y Taylor, 1993) se está presenciando la tendencia a la regularidad tanto en espacio como el arreglo de la venación de tercer orden en adelante, desde el Cretácico Tardío hasta nuestros días. Y posiblemente dentro de unos millones de años, las improntas lobadas actuales de *Quercus* se conviertan en hojas compuestas, los lóbulos pasarían a ser foliolos y la vena primaria un raquis; la estructura broquidódroma que presenta la venación terciaria actual, sería una verdadera estructura broquidódroma de venación secundaria mayor y la venación de cuarto orden jugaría un papel de venación terciaria.

Quercus sp. nov. 6 y las maderas encontradas en la Formación Olmos pertenecientes a *Quercus* (Estrada, 2008, 2009), revelan un origen mucho más antiguo para el género del que se propone durante el Oligoceno (Manos y Stanford, 2001; Jones, 1986). Y aún los palinomorfos de *Normapolles* quizá pertenezcan a esta familia (Sauer, 1988). Las formas foliares más antiguas que se han propuesto de *Quercus* son las enteras o dentadas,

ya que los fósiles asignados a este género de edades previas al Paleógeno para ciertos investigadores no demuestran una inclusión tan fiable (Jones, 1986). No obstante, Rufflé (1978) en Jones (1986), ha propuesto la hipótesis de que la lobación en las hojas de *Quercus* refleja un fenómeno atavístico que recuerda la naturaleza palmadamente lobada de un ancestro distante.

El lugar de origen del género parece un misterio (Jones, 1986) sin embargo, Manos y Stanford (2001) mediante un análisis de vicarianza y dispersión dan un origen ambiguo Asiático-Norteamericano, mostrando una migración bidireccional entre ambas masas continentales mediante el Estrecho de Bering hasta el Mioceno medio.

La presencia de las anteriores familias en la Formación Olmos se puede explicar a través de migraciones hechas por dispersión a gran distancia o por puentes terrestres. Así, las vías que pudieron seguir las familias Melastomataceae, Araliaceae y Geraniaceae pudieron ser desde el Este de Gondwana-África-América del Sur para la primera familia; Sudamérica para la segunda y África-América del Sur para la tercera; todas ellas con una posterior migración, realizada muy probablemente a través de islas volcánicas y continentales hacia la Formación Olmos en el Maestrichtiano (Raven y Axelrod, 1974).

La propuesta de que estas familias emigrasen desde Sudamérica hasta la parte Oeste de Laurasia en el Cretácico Tardío puede presentar dificultades, si se toma en cuenta que al final de este período las masas continentales estaban separadas por 3,000 Km de mares, cuyo intercambio se sugiere que ocurrió solo hasta el Neógeno. Sin embargo, si se toma en cuenta que las barreras de agua no son tan difíciles de librar para ciertas familias de angiospermas por su alto grado de dispersión de semillas (Araliaceae) y el agua fue un camino más que una barrera, sumado a que muchos mares fueron superficiales, más la gran cantidad de islas; no es imposible una gran inmigración en el continente Norteamericano hacia el Cretácico Tardío, similar a la inmigración ocurrida en las islas de Hawaii, con una distancia de separación similar a la de las dos Américas durante el Maestrichtiano. Estas islas Hawaiianas están pobladas por más de 272 especies migrantes como Araliaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Aquifoliaceae, Apocynaceae, etc. (Raven y Axelrod, 1974; Sauer, 1988). Además, si el origen de las angiospermas es pre-Cretácico como lo indica mucho del registro fósil (Raven y Axelrod, 1974; Stewart, 1983; Taylor y Taylor, 1993; Zavada, 2007) y estudios utilizando relojes moleculares relajados (Soltis, *et al.*, 2010; Magallón, 2014),

cuando menos durante el Jurásico Temprano (200-175 Ma), Gondwana aún estaba lo suficientemente unida para permitir el libre tránsito de muchas especies entre Australia, Antártida, África, y hasta América del Sur con posteriores viajes hacia latitudes del Norte (Raven y Axelrod, 1974; Zavada, 2007).

Por otro lado si Renner *et al.*, (2001) están en lo correcto y el origen de la familia Melastomataceae fue en Laurasia *H. sp. nov. 3*, *M. sp. nov. 4* y *Blakea sp. nov. 5* apoyan esta hipótesis. Sin embargo el tiempo de aparición (53 Ma) debe ser recalibrado y por tanto un origen Gondwánico; que los autores rechazan, no queda descartado ya que el factor tiempo es la principal razón por la que Renner *et al.*, (2001) descartan un origen de la familia en Gondwana, proponiendo cuando menos una edad de 90 a 100 Ma para una entrada de la familia a África y Madagascar. Aquí se revela la importancia del material fósil en la calibración de relojes moleculares tal y como lo demostró Magallón (2014).

En el caso de *Quercus* y *Broussonetia* no hay problema, ya que estos géneros pertenecen a Laurasia desde su aparición. *Quercus* está bien representado en toda la región Norte del planeta y su presencia en el sur se dio a partir del Paleógeno (Jones, 1986; Raven y Axelrod, 1974). Mientras que la familia Moraceae tiene representantes en el sur de Asia para el Cretácico (Chapman y Wang, 2002) y su expansión hacia toda Laurasia y posteriormente hacia Gondwana vía México, se puede apreciar por polen fósil de la familia Moraceae en la Formación Sierra Madre, en el Albiano (113-100 Ma) de Chiapas, mostrando los avances de la vegetación de norte a sur conforme las regresiones marinas lo permitían (Vega, *et al.*, 2006).

Estudios con genomas completos de los plastidios de muchas angiospermas generaron un cladograma en el cual se puede apreciar dos mayores clados dentro de las eudicotiledóneas, uno nombrado las superasterides y otro denominado superrosides, estas últimas se ha estimado su aparición entre los 132 y 118 Ma, con una sorprendente radiación que duró a lo sumo 5 Ma debido en parte, a su gran dominio en los bosques del Mesozoico medio y tardío (Soltis *et al.*, 2010). Dentro de las superrosides, se encuentra dos clados: Fabidae, incluyendo familias como Juglandaceae, Ulmaceae, Fabaceae, Salicaceae, Rosaceae, Betulacaceae, Casuarinaceae Rhizophoraceae, Moraceae y Fagaceae; mientras que dentro del clado Malvidae están Malvales, Brassicales y Myrtales. Todos estos taxones tienen un gran dominio en muchos bosques de zonas tropicales y templadas (Soltis *et al.*,

2010). Apoyando las determinaciones realizadas y brindando suficiente tiempo para la aparición y evolución de las familias Moraceae, Melastomataceae y Fagaceae.

7. CONCLUSIONES

La vegetación creciente en la Formación Olmos fue dominada por un clima templado con lluvias periódicas, veranos secos, subtropical. Los valores de los parámetros climáticos fueron más bajos que los propuestos por los antecedentes, posiblemente reflejando la caída en temperatura y precipitación que ocurrió a escala global al final del período Cretácico, comparada con el intervalo Aptiano-Turoniano.

La vegetación de la Formación Olmos perteneció a una zona no tan cercana a la línea de costa, mas bien a un monte o loma con influencia de zonas pantanosas o lacustres, tomando en cuenta sólo causas regionales, pero si entra en juego la influencia global de las Trampas del Deccan, entonces la disminución en temperatura y la oscilación en ésta no impide un crecimiento de la vegetación al nivel del mar.

El CLAMP es una herramienta estadística sumamente fiel, robusta y precisa para la determinación de paleoclimas mediante la fisonomía foliar de angiospermas leñosas de hasta 100 Ma de antigüedad, a pesar de las críticas que se le han hecho (Peppe *et al.*, 2010 en Spicer y Yang 2010; Burham y Tonkovich, 2011).

Además de los datos sobre temperatura y precipitación, los datos de humedad relativa, humedad específica y entalpía permiten ampliar el espacio de estudio del ambiente por facilitar el cálculo de la elevación y más exploratoriamente el calor específico de la masa de aire a presión constante. Variables que hasta el momento no están disponibles por otros métodos para el cálculo de paleoclimas como “el pariente vivo más cercano” y los métodos de regresión simple y múltiple, que arrojan datos únicamente de temperatura y precipitación.

Por sus características geográficas y geológicas, México junto con América Central ha formado un puente entre Norteamérica y Sudamérica, el cual ha permitido la migración de un subcontinente a otro y viceversa tanto de fauna como de flora desde que la conexión se hizo más estable a partir del Cenozoico. No obstante, esta conexión no solo se restringió

a esta era ya que desde el Mesozoico; tras la ruptura de Pangea, la conexión continuó entre Gondwana y Laurasia del Oeste vía mares someros, puentes terrestres e islas volcánicas y continentales.

La flora de México pertenece a muchas partes del mundo: por un lado la parte sur de México constituye un continuo de flora con Centroamérica, mientras que la parte norte lo hace con Norteamérica. Sumado a esto, posee afinidad con Asia, Sudamérica y África.

La historia de la actual flora mexicana comienza en el Cretácico Tardío, ya que contiene géneros cuya edad se ha propuesto del Paleógeno en adelante. A pesar de esto, aquí se muestra que ya en el Maestrichtiano hay microfósiles que respaldan una aparición y diversificación muy temprana de las familias Moraceae, Melastomataceae, Araliaceae, Geraniaceae y Fagaceae con afinidades de Gondwana, Norteamérica y Asia, siendo los primeros registros en México.

Las determinaciones realizadas, a pesar de que se basan únicamente en la arquitectura foliar de las angiospermas no-monocotiledóneas, y ésta, puede ser confundida con otros grupos de plantas (Stewart, 1983; Taylor y Hickey, 1996), son sumamente fieles, debido a que los fósiles de angiospermas comienzan a dominar sobre los demás grupos para el final del Cretácico Tardío (Stewart, 1983; Taylor y Hickey, 1996).

El conocimiento del clima actual y pasado es de suma importancia, no solo para el desarrollo, sino para la supervivencia de los humanos, ya que muchos episodios históricos han estado, si no determinados, si influidos por el clima (Acot, 2007). Y con el cambio climático que acontece actualmente, es menester atender no solo al presente, sino echar mano de la paleoclimatología para mejorar los modelos mediante los cuales, se ha estado bosquejando el futuro sobre cambio climático que se podría presentar si las actuales actividades humanas como quema de combustible fósil, deforestación, crecimiento de la población mundial, cambio de uso de suelo, ganadería, agricultura, etc., continúan y no se mitigan.

LITERATURA CITADA

1. Acot P. 2007. La historia del clima. Primera edición. Ediciones Prometeo, Buenos Aires, Argentina. 166 pp.

2. Aguilar F. 2000. Estudio Paleocológico de la Flora Pliocénica de Santa María Amajac, Hidalgo: Inferencia del Paleoclima y de la Paleocomunidad. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 62 pp.
3. Arneeth A., Harrison S. P., Zaehle S., Tsigaridis K., Menon S., Barthein P., Feichter J., Korhola A., Kulmala M., O'Donnell, Schurgers G., Sorvari S. y Vesala T. 2010. Terrestrial Biogeochemical Feedbacks in the Climate System. *Nature Geoscience*. (3): 525-532 pp.
4. Baskin C. y Baskin J. 2014. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier. Kentucky, Estados Unidos de Norteamérica. 1586 pp.
5. Bertels A. 1969. Estratigrafía del Límite Cretácico-Terciario en Patagonia Septentrional. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* Tomo XXIV, (1) 41-54 pp.
6. Biagolini C., Cerruti M., y Guedes A. 2013. Itaquaquecetuba Formation, São Paulo basin, Brazil: New Angiosperm Components of Paleogene Taphoflora. *Brazilian Journal of Geology*, 43(4): 639-652 pp.
7. Bolker B. 2008. *Ecological Models and data in R*. Princeton University Press. Nueva Jersey. Estados Unidos de Norteamérica. 396 pp.
8. Burham R. y Tonkovich G. 2011. Climate, Leaves, and the Legacy of Two Giants. *New Phytologist*. 190: 514–517 pp.
9. Cevallos-Ferriz R. S. 1998. Las Plantas con Flores. *Ciencias*. 52: 46-57.
10. Cevallos-Ferriz R. S., González-Torres E. y Calvillo-Canadell L. 2012. Perspectiva Paleobotánica y Geológica de la Biodiversidad en México. *Acata Botánica Mexicana*. 100: 317-350 pp.
11. Cevallos-Ferriz R. S. y Ricalde-Moreno O. 1995. Palmeras Fósiles del Norte de México. *Anales Inst. Bol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 66(1):37-106 pp.
12. Chaloner W. y McElwain J. 1997. The Fossil Plant record and Global Climatic Change. *Review of Paleobotany and Palynology*. 95: 73-82.
13. Chapman G. y Wang Y. 2002. *The Plant Life of China. Diversity and Distribution*. Springer. Berlin, Alemania. 256 pp.

14. CLAMP (<http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>) consultado de noviembre del 2013 a febrero del 2015
15. Conabio. 2008. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
16. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) 2000 (<http://smn.cna.gob.mx/observatorios/historica/veracruz.pdf>) consultado el 3 de junio de 2014.
17. Contreras A., Cota E., García P., González C., Montellano M., Quiroz S., Rivera S. y Sour F. 1997. Paleontología. Las prensas de ciencias. México, México. 246 pp.
18. Coronel J. F. 2013. Colección de Tablas, Gráficas y Ecuaciones de Transmisión de Calor. Versión 3.3. Universidad de Sevilla. Sevilla, España. 42 pp. Disponible en: (http://www.esi2.us.es/~jfc/Descargas/TC/Coleccion_tablas_graficas_TC.pdf) consultado 12 de mayo del 2014.
19. Cronquist A. 1977. Introducción a la Botánica. Compañía editorial continental. México, México. 848 pp.
20. Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 1260 pp.
21. Diéguez C. 2003. Flora y Vegetación durante el Jurásico y el Cretácico. Monograf. Jard. Bot. Córdoba. 11: 53-62.
22. Dodd R y Stanton R. 1990. Paleoecology. John Wiley & Sons. Inc. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 502 pp.
23. Dolph G. y Dicher D. 1979. Foliar Physiognomy as an Aid in Determining Paleoclimate. *Palaeontographica*. 170: 151-172 pp.
24. Domínguez de la Torre A. 2013. Reconstrucción paleoclimática con base en la diversidad foliar del mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México 78 pp.

25. Ellis B., Daly D., Hickey L., Johnson K., Mitchell J., Wilf P. y Wing Scott. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. The New York Botanical Garden Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 190 pp.
26. Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2da edición. John Wiley and Sons. California, Estados Unidos de Norteamérica. 550 pp.
27. Estrada-Ruíz E., Martínez-Cabrera H. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 2007. Fossil woods from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology*. 145: 123-133pp.
28. Estrada-Ruíz E., Upchurch, E.G.R. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 2008. Flora and climate of the Olmos Formation (Upper Campanian, Lower Maastrichtian), Coahuila, México: A preliminary report: *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions*. 58: 273-283 pp.
29. Estrada-Ruíz E. 2009. *Reconstrucción de los Ambientes de Depósito y Paleoclima de la Región de Sabinas-Salttillo, estado de Coahuila, con base en Plantas Fósiles del Cretácico Superior*. Tesis profesional doctoral. Ciencias de la Tierra. Universidad Nacional Autónoma de México. 250 pp.
30. Estrada-Ruíz E., Martínez-Cabrera H. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 2010. Upper Cretaceous Woods from the Olmos Formation (Late Campanian-Early Maastrichtian), Coahuila, Mexico. *American Journal of Botany*. 97(7): 1-16 pp.
31. Fairebridge R. W. 1982. *El Redescubrimiento de la Tierra*. CONACYT, México, México. 233-250 pp.
32. Fernández-López S. 2000. La Naturaleza del Registro Fósil y el Análisis de las Extinciones. *Coloquios de Paleontología*. 51: 267-280 pp.
33. Fiz O., Vargas P., Alarcón M., Aedo C., García J. y Aldasoro J. 2008. Phylogeny and Historical Biogeography of Geraniaceae in Relation to Climate Changes and Pollination Ecology. *Systematic Botany*. 33(2): 326–342 pp.
34. Föllmi K. 2012. Early Cretaceous life, climate and anoxia. *Cretaceous Research*. 35: 230-257 pp.
35. Francis P. y Oppenheimer C. 2004. *Volcanoes*. Oxford University Press Inc. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 521 pp.

36. Guerrero-Arenas y Bravo-Cuevas. 2011. Conceptos Básicos de Estratigrafía. Ciencia y Mar. XV (44): 55-59 pp.
37. González-Sánchez F., Puente-Solís R., González-Partida E. y Camprubí A. 2007. Estratigrafía del Noreste de México y su relación con los yacimientos estratoligados de fluorita, barita, celestina y Zn-Pb. Bol. Soc. Geol. Mexicana. TOMO 59 (1):43-6 pp.
38. Graham A. 2010. Late Cretaceous and Cenozoic History of Latin American Vegetation and Terrestrial Environments. Missouri Botanical Garden. Louis Missouri, Estados Unidos de Norteamérica. 617 pp.
39. Harris E. 1991. Principios de Estratigrafía Arqueológica. Ed. Crítica. Barcelona, España. 227 pp.
40. Hazen M. 2010. La Evolución de los Minerales. Investigación y Ciencia. Mayo: 38-45 pp.
41. Hernández-Villalba D. 2012. Inferencia del Paleoclima de la Formación Miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la Fisonomía Foliar de los Fósiles. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 84 pp.
42. Heywood V.H.1993. Flowering Plants of the World. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 335 pp.
43. Hewitt, P. 2005. Física Conceptual. Editorial Trillas. México, México. 843 pp.
44. Hickey L. 1973. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. American Journal of Botany. (60) Núm. 1: 17-33 pp.
- Hofmann H. J., Grey K., Hickman A. H. y Thorpe R. I. Origin of 3.45 Ga coniform stromatolites in Warrawoona Group, Western Australia. Bulletin of the Geological Society of America. 111(8): 1256-1262 pp.
45. Huff P. 2003. Digital Future for Paleoclimate Estimation from Fossil Leaves? Preliminary Results. PALAIOS. 18: 266-274 pp.
46. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, disponible en (<http://www.geologia.unam.mx/igl/>) consultado 23 de febrero del 2015.

47. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (<http://www.cuentame.org.mx/monografias/informacion/ver/territorio/clima.aspx?tema=me&e=30>) consultado el 3 de junio de 2014.
48. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/coah/territorio/div_municipal.aspx?tema=me&e=05) consultado el 28 de septiembre de 2014.
49. International Commission on Stratigraphy. 2013. (<http://www.stratigraphy.org/>) consultado 5 de febrero del 2015.
50. IPCC, 2007: Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.
51. Jones J. 1986. Evolution of the Fagaceae: The Implications of Foliar Features. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 73 (2): 228-275 pp.
52. J.STOR Global Plants, (http://plants.jstor.org/flora/fna003_broussonetia_papyrifera?s=t) consultado 27 de septiembre del 2014.
53. Lehman T. 2001. A Fossil Dicotyledonous Woodland/Forest from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *PALAIOS*. 16 (1): 102-108 pp.
54. Leps J y Smilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 269 pp.
55. Lorente J. 1966. *Meteorología*. 4º edición. Labor S.A. Barcelona, España. 279 pp.
56. Lovejoy T. y Hannan L. 2005. *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press New Haven and London. Michigan, Estados Unidos de Norteamérica. 418 pp.
57. Magallón S. 2014. A review of the Effect of Relaxed Clock Method, Long Branches, Genes, and Calibrations in the Estimation of Angiosperm Age. *Botanical Science* 92 (1): 1-22 pp.

58. Manos P. y Stanford A. 2001. The Historiacal Biogeography of Fagaceae: Tracking the Tertiary History of Temperate and Subtropical Forests of the Northern Hemisphere. *Int. J. Plant Sci.* 162(6 Suppl.):S77–S93 pp.
59. Martínez-Cabrera H., Ramírez-Graduño J. y Estrada-Ruíz E. 2014. Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, 66 (1). 41-52 pp.
60. Martínez E., Almeida L., Reyes M. y Betancourt Y. 1980. Estudio Palinológico para la Determinación de Ambientes en la Cuenca Fuentes-Río Escondido (Cretácico superior), Región de Piedras Negras, Coahuila. *Revista*. 4: 167-185.
61. Mauseth J. 1998. *Botany: An Intriudccion to Plant Biology*. Jones and Bartlett Publishers. Masachusetts, Estados Unidos de Norteamérica. 794 pp.
62. McVaugh R. 1974. *Flora Novo-Galiciana. Contribucions from the University of Michigan Herbarium*. (12) parte I. (3). 93 pp.
63. Mendoza H. y Ramírez B. 2006. *Guía Ilustrada de Géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Universidad del Cauca, Bogotá D.C. Colombia, 288 pp.
64. Moore R., Clark D., Stern K. y Wodopich D. 1995. *Botany*. Wm. C. Brown Communications. Dubuque, Estados Unidos de Norteamérica. 824 pp.
65. Moriya K. 2011. Development of the Cretaceous Greenhouse climate and the Oceanic Thermal Structure. *Paleontological Research*. 15: 77-88 pp.
66. Murphy B. y Nance D. 2004. *La Formación de los Supercontinentes*. Investigación y Ciencia, diciembre: 14-24 pp.
67. O'Neill, B. 2001. *Population and climate change*. Cambridge University Press. Estados Unidos de Norteamérica. 266 pp.
68. Pande K. 2002. Age and Duration of the Deccan Traps, India: A Review of Radiometric and Paleomagnetic Constraints. *Indian Acad. Sci. (Earth Planet. Sci.)* 111. 2: 115-123 pp.
69. Passalia M., Prámparo M., Clavo J. y Heredia S. 2008. Primer Registro de Hojas de Angiospermas en el Grupo Neuquén (Turoniano tardío-Coniaciano temprano), Lago Barreales, Argentina. *Ameghiniana (en línea)*. 45 (1): 233-239 pp.

70. Portman D. y Gutzler D. 1996. Explosive Volcanic Eruptions, the El Niño-southern Oscillation, and U.S. Climate Variability. *American Meteorological Society*. 9: 17-33 pp.
71. Punekar J., Keller G., Khozyem H., Hamming C., Adatte T., Tantawy A. y Spangenberg J. 2014. Late Maastrichtian-early Danian high-stress Environments and Delayed Recovery linked to Deccan Volcanism. *Cretaceous Research*. 49: 63-82 pp.
72. Raven P. y Axelrod D. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 (3): 539-673 pp.
73. Raven P., Evert R. y Eichhorn S. 1999. *Biology of Plants*. W. H Freeman and Company Worth Publishers. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 944 pp.
74. Renner S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nord. J. Bot.* (13): 519-540 pp.
75. Renner S., Clausing G. y Meyer K. 2001. Historical Biogeography of Melastomataceae: the Roles of Tertiary Migration and Long-Distance Dispersal. *American Journal of Botany*. 7(88): 1290-1300 pp.
76. Roger J. 1980. *Paleoecología*. Paraninfo. Madrid, España. 203 pp.
77. Rohli R. y Vega A. 2008. *Climatology*. Jones and Bartlett Publishers. Massachusetts, Estados Unidos de Norteamérica. 466 pp.
78. Royer D. y Wilfa P. 2006. Why do Toothed Leaves Correlate with Cold Climates? Gas Exchange at Leaf Margins Provides New Insights Into a Classic Paleotemperature Proxy. *Int. J. Sci.* 167(1): 11-18 pp.
79. Rowe C., Loope D., Oglesby R., Van der Voo R. y Broadwater C. 2007. Inconsistencies Between Pangean Reconstructions and Basic Climate Controls. *Science* 318: 1284-1286 pp.
80. Rzedowski J. 1988. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, México. 432 pp.
81. Sánchez N. y Garduño R. 2008. Algunas Consideraciones acerca de los Sistemas de Clasificación Climática. *ContactoS* 68: 5-10 pp.
82. Sauer J. 1988. *Plant Migration. The Dynamics of Geographic Patterning in Seed Plant Species*. Universidad of California Press. Los Angeles, Estados Unidos de Norteamérica. 282 pp.

83. Sear C., Kelly P., Jones P. y Goodess C. 1987. Global Surface-Temperature Responses to major Volcanic Eruptions. *Nature* 330 (26): 365-367 pp.
84. Singh G. 2010. *Plant Systematics. An Integrated Approach*. 3° edición. Science Publishers. Delhi, India. 702 pp.
85. Skelton P., Apicer R., Kelley S. y Glimour I. 2002. *The Cretaceous World*. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 360 pp.
86. Soltis E., Moore M., Burleigh G., Bell C. y Soltis P. 2010. Assembling the Angiosperm Tree of Life: Progress and Future Prospects. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97 (4): 514-526 pp.
87. Spicer R., Harris N., Widdowson M., Herman A., Guo S., Valdes P., Wolfe J. y Kelley S. 2003. Constant Elevation of Southern Tibet over the past 15 million Years. *Nature*. 421: 622-624 pp.
88. Spicer R. y Yang J. 2010. Quantification of uncertainties in fossil leaf aleoaltimetry: does leaf size matter? *Tectonics*. 29 (TC6001) 1-13 pp.
89. Spurr S. y Barnes B. 1980. *Ecología Forestal*. 3ra edición. A.G.T. Editor S.A. México, México. 690 pp.
90. Standley P. y Steyermark J. 1946. *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany*. Museo de Historia Natural de Chicago. (24) parte V. 502 pp.
91. Standley P. y Steyermark J. 1952. *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany*. Museo de Historia Natural de Chicago. (24) parte III. 432 pp.
92. Standley P. y Williams L. 1963. *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany*. Museo de Historia Natural de Chicago. (24) parte VII. 4. 570 pp.
93. Standley P. y Williams L. 1966. *Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany*. Museo de Historia Natural de Chicago. (24) parte VIII. 1, 2. 210 pp.
94. Starr C. y Taggart R. 2008. *Biología. La Unidad y la Diversidad de la Vida*. 11° edición. Thomson. México, México. 915 pp.
95. Stevens P. F., 2001. *Angiosperm Phylogeny Website*. Versión 12, julio 2012. Disponible en (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>) consultado 10 de enero del 2015.

96. Stewart W. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Nueva York. Estados Unidos de Norteamérica. Cambridge University Press. 405 pp.
97. Tarbuck E. y Lutgens F. 2005. *Ciencias de la Tierra. Una Introducción a la Geología Física*. Pearson. Madrid, España. 686 pp.
98. Taylor G. 1954. *Elementary Meteorology*. Pretice-Hall, Inc. Nueva Jersey. Estados Unidos de Norteamérica. 364 pp.
99. Taylor D. y Hickey L. 1996. *Flowering Plant Origin, Evolution and Phylogeny*. Chapman and Hall. Nueva York. Estados Unidos de Norteamérica. 403 pp.
100. Taylor T. y Taylor E. 1990. *Antarctic Paleobiology. It's Role in the Reconstruction of Gondwana*. Springer-Verlar New York Inc. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 261 pp.
101. Taylor T. y Taylor E. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall. Nueva Jersey, Estados Unidos de Norteamérica. 982 pp.
102. Utrera E. 2000. *Flora de Veracruz. Fascículo 117*. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz y Universidad de California, Riverside. México, México. 31 pp.
103. Vega F., García P., Perrilliat M., Coutiño y Mariño R. 2006. El Espinal, a new facies locality from the Lower Cretaceous Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 23 (3): 323-333 pp.
104. Vejar-Hernández M. 1998. *Manifestaciones de Hidrocarburos en Ambiente Deltaico, de la Formación San Miguel en la Subcuenca Fuentes Rio Escondido, Noreste de México*. Tesis profesional de Maestría en Ciencias Geológicas. Facultad de Ciencias de la Tierra. Universidad Autónoma de Nuevo León. México, México. 115 pp.
105. Villanueva U., Calvillo L. y Cevallos-Ferriz S. F. S. 2014. Síntesis de los trabajos paleobotánicos del Cretácico en México. *Bol. Soc. Geo. Mex*. 66 (1): 97-121 pp.
106. Weber R. 1972. *La Vegetación Maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México*. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*. 33: 5-19 pp.

107. Weber R. 1980. Megafósiles de Coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y Consideraciones Generales sobre las Coníferas Mesozoicas de México. Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Revista, 4(2): 111-124 pp.
108. Weber R. 2004. Virutas Paleobotánicas. Investigaciones en México y en Alemania con una Bibliografía de los Trabajos de Reinhard Weber. Instituto de Geología, UNAM. Disponible en (<http://www.geologia.unam.mx/igl/deptos/paleo/weber/index.htm>) consultado 5 de febrero del 2015.
109. Wolfe J. 1993. A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages. U.S. Geology Survey bulletin. 2040: 71 pp.
110. Woodward, S. 2003. Biomes of Earth. Terrestrial, Aquatic, and Human-Dominated. Greenwood Press. Radford, Estados Unidos de Norteamérica. 435 pp.
111. Zavada M. S. 2007. The identification of fossil angiosperm pollen and its bearing on the time and place of the origin of angiosperms. Pl. Syst. Evol. 263: 117-134.
112. Zenteno D. 1994. The Geology of the Mexican Republic. The American Association of Petroleum Geologist. Estados Unidos de Norteamérica. 160 pp.
113. Zomlefer W. 1994. Guide to Flowering Plant Families. The University of North Carolina Press. Estados Unidos de Norteamérica. 430 pp.

Apéndice I. Ejemplo del carácter “regularidad en el espacio entre dientes”, mostrando cinco estado de carácter con sus correspondientes puntajes. Nótese que los estados de carácter con puntaje 0.25 y 0.50 en su descripción varían únicamente en saber si algunas o todas las hojas presentan ese estado de carácter. Modificado de: <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>.

CLAMP online

Climate Leaf Analysis Multivariate Program

Teeth are considered to be regularly spaced if the length of the basal flanks (the side of the tooth facing the leaf base) of two adjacent teeth differ by less than one-third (Figures I and J).

J) Regularly spaced teeth. K) Regularly spaced teeth L) Irregularly spaced teeth M) Irregularly spaced teeth

A species receives a score of:

0	if no teeth are present
0.25	if the teeth are both regular and irregular and (some) leaves have teeth and others do not
0.5	if the teeth are only regular and some leaves have teeth and others do not
0.5	if the teeth are both regular and irregular and (all) leaves are toothed
1	if all teeth are regular and all leaves are toothed.

"algunas" (pointing to "some")

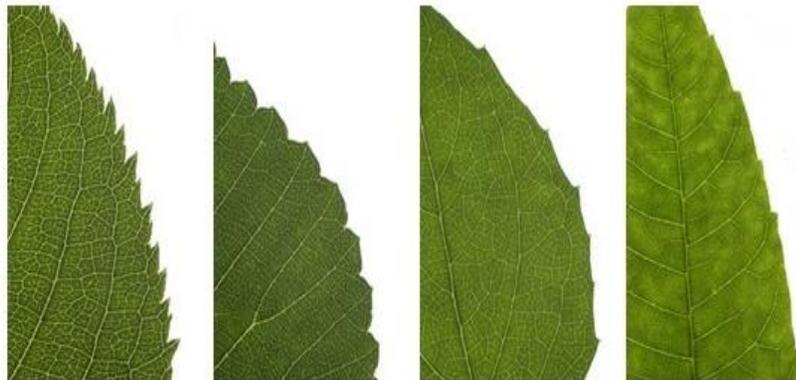
"todas" (pointing to "all")

Apéndice I. Ejemplo del carácter “cercañía entre dientes”, mostrando cinco estado de carácter con sus correspondientes puntajes. Nótese que los estados de carácter con puntaje 0.25 y 0.50 en su descripción varían únicamente en saber si algunas o todas las hojas presentan ese estado de carácter. Modificado de: <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>.

CLAMP *online*

Climate Leaf Analysis Multivariate Program

Teeth are considered to be closely spaced if the basal flanks of the teeth are no longer than three times the apical flanks (the side of the tooth facing the leaf apex) (Figures J, K), otherwise they are distant (Figures P, Q)



N) Closely spaced teeth. O) Closely spaced teeth. P) Distantly spaced teeth. Q) Distantly spaced teeth.

A species receives a score of:

- 0 if no teeth are present
- 0.25 if the teeth are both close and distant and **some** leaves have teeth and others do not
- 0.5 if the teeth are close and some leaves have teeth and others do not
- 0.5 if the teeth are both close and distant and **all** leaves are toothed
- 1 if all teeth are close and all leaves are toothed.

"algunas"

"todas"

Apéndice I. Ejemplo del carácter “dientes redondeados y/o adpresos”, mostrando cinco estado de carácter con sus correspondientes puntajes. Nótese que los estados de carácter con puntaje 0.25 y 0.50 en su descripción varían únicamente en saber si algunas o todas las hojas presentan ese estado de carácter. Modificado de: <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>.

CLAMP *online*
 Climate Leaf Analysis Multivariate Program

Teeth rounded and (or) appressed

Teeth are rounded if they have convex apical and basal flanks and the convexity extends to the tip of the tooth (Figures R, S).

Teeth are appressed if the apical flank is concave, the base of flank is convex, and the tooth is curved toward the lamina (Figures T, U); such teeth are typically glandular.



R) Rounded teeth.



S) Rounded teeth.



T) Appressed teeth.



U) Appressed teeth.

The two states of rounded teeth and appressed teeth were originally scored and run separately, but combining the two states produced both higher eigenvalues and percent variance.

A species receives a score of:

- 0 if no teeth are present
- 0.25 if the teeth are both rounded (or appressed) and acute, and some leaves have teeth and others do not
- 0.5 if the teeth are only rounded (or appressed) and some leaves have teeth and others do not
- 0.5 if the teeth are both rounded (or appressed) and acute and all leaves are toothed
- 1 if all teeth are rounded (or appressed) and all leaves are toothed.

"algunas"

"todas"

Apéndice I. Ejemplo del carácter “dientes agudos”, mostrando cinco estado de carácter con sus correspondientes puntajes. Nótese que los estados de carácter con puntaje 0.25 y 0.50 en su descripción varían únicamente en saber si algunas o todas las hojas presentan ese estado de carácter. Modificado de: <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>.

CLAMP *online*

Climate Leaf Analysis Multivariate Program

Teeth acute

Teeth are **acute** if the apical and basal flanks of the teeth form a sharp point (Figures V, W).

A species receives a score of:

0	if no teeth are present
0.25	if the teeth are both rounded (or appressed) and acute and some leaves have teeth and others do not
0.5	if the teeth are only acute and some leaves have teeth and others do not
0.5	if the teeth are both rounded (or appressed) and acute and all leaves are toothed
1	if all teeth are acute and all leaves are toothed

"algunas"

"todas"



V) Acute teeth.



W) Acute teeth.

Apéndice II. Cálculo de la paleoelevación de la Formación Olmos, Coahuila del Cretácico Tardío.

1. Cálculo de la energía estática húmeda para Veracruz

$$h = C_p T + L_v q + gZ$$

$$H = C_p T + L_v q$$

por tanto:

$$h = H + gZ$$

donde:

$$C_p = 1.007 \text{ J/g}^\circ\text{C}$$

$$T = 23 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$L_v = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$g = 9.81 \text{ m/s}^2$$

$$Z = 19.4 \text{ msm}$$

q : (presión = 1011.4 mb=0.998 atm; por tanto en tabla de presión de vapor de saturación en Taylor (1954): 29.652 mb.

$$\text{Así en } f = (e/e_m) 100$$

donde:

$$f = 78 \%$$

$$e_m = 29.652 \text{ mb}; \text{ por tanto } e = 23.12856 \text{ mb}$$

$$\text{Así en (Humedad específica) } Q = (622 e)/p$$

Donde:

$$e = 23.12856 \text{ mb}$$

$$p = 1011.4 \text{ mb}; \text{ por tanto } Q = 14.224 \text{ g/Kg}$$

$$h = (1.007 \text{ J/g}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (23.161 \text{ J/g}) + (32,103.568 \text{ J/Kg}) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = (23,161 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (32,103.568 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 55,454.882 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (55,454.882 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 32,864.321 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$$Z = 2,302.809 \text{ m (utilizando entalpía de la matriz base 0.25)}$$

ó

$$Z = (55,454.882 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 32,623.115 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = 2,327.397 \text{ m (utilizando entalpía de la matriz base 0.50)}$ **resultados muy dispares con los antecedentes.**

2. Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (media de la matriz base 0.25):

$$H = C_p T + L_v q$$

$$H = 32.864321 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$L_v = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 13.201 \text{ g/Kg}$$

$$C_p = (32,854.321 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (13.201 \text{ g/Kg})) / 19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = (32,864.321 \text{ J/Kg} - 29,794.657 \text{ J/Kg}) / 19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 3,069.664 \text{ J/Kg} / 19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 159.99 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo C_p de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (159.99 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (3,679.77 \text{ J/Kg}) + (32,103.568 \text{ J/Kg}) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = (3,679.77 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (32,103.568 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 35,973.652 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (35,973.652 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 32,864.321 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$$Z = 316.95 \text{ msm (utilizando la media de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.25)}$$

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (límite inferior de la matriz base 0.25):

$$H = CpT + Lvq$$

$$H = 31.941379 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 14.910^\circ\text{C}$$

$$Lv = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 7.770 \text{ g/Kg}$$

$$Cp = (31,941.379 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (7.770 \text{ g/Kg})) / 14.910^\circ\text{C}$$

$$Cp = (31,941.379 \text{ J/Kg} - 17,536.89 \text{ J/Kg}) / 14.910^\circ\text{C}$$

$$Cp = 14,404.489 \text{ J/Kg} / 14.910^\circ\text{C}$$

$$Cp = 966.09 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo Cp de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (966.09 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (22,220.07 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 54,513.952 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (54,513.952 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 31,941.379 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$$Z = 2,300.975 \text{ msm (utilizando el límite inferior de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.25)}$$

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (límite superior de la matriz base 0.25):

$$H = CpT + Lvq$$

$$H = 35.177384 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 22.110^\circ\text{C}$$

$$Lv = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 15.223 \text{ g/Kg}$$

$$Cp = (35,177.384 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (15.223 \text{ g/Kg})) / 22.110^\circ\text{C}$$

$$Cp = (35,177.384 \text{ J/Kg} - 34,358.311 \text{ J/Kg}) / 22.110^\circ\text{C}$$

$$Cp = 819.073 \text{ J/Kg} / 22.110^\circ\text{C}$$

$$Cp = 37.045 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo Cp de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (37.045 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (852.035 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 33,145.917 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (33,145.917 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 35,177.384 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = -207.081$ msm (utilizando el límite superior de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.25)

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (media de la matriz base 0.50):

$$H = CpT + Lvq$$

$$H = 32.623115 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$Lv = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 12.718 \text{ g/Kg}$$

$$Cp = (32,623.115 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (12.718 \text{ g/Kg}))/18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$Cp = (32,623.115 \text{ J/Kg} - 28,704.526 \text{ J/Kg})/18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$Cp = 3,918.589 \text{ J/Kg}/18.402^\circ\text{C}$$

$$Cp = 212.943 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo Cp de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (212.943 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (4,897.689 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 37,191.571 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (37,191.571 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 32,623.115 \text{ m}^2/\text{s}^2)/9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = 465.694$ msm (utilizando la media de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.50)

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (límite inferior de la matriz base 0.50):

$$H = CpT + Lvq$$

$$H = 31.718479 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 14.132^\circ\text{C}$$

$$Lv = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 7.389 \text{ g/Kg}$$

$$Cp = (31,718.479 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (7.389 \text{ g/Kg}))/14.132 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$Cp = (31,718.479 \text{ J/Kg} - 16,676.973 \text{ J/Kg})/14.132 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$Cp = 15,041.506 \text{ J/Kg}/14.132^\circ\text{C}$$

$$Cp = 1,064.358 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo Cp de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (1,064.358 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (24,480.234 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 56,774.116 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (56,774.1146 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 31,718.479 \text{ m}^2/\text{s}^2)/9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = 2,554.091$ msm (utilizando el límite inferior de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.50)

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (límite superior de la matriz base 0.50):

$$H = CpT + Lvq$$

$$H = 34.892201 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 21.288^\circ\text{C}$$

$$Lv = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 14.725 \text{ g/Kg}$$

$$C_p = (34,892.201 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.725 \text{ g/Kg}))/21.288 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = (34,892.201 \text{ J/Kg} - 33,234.325 \text{ J/Kg})/21.288 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 1,657.876 \text{ J/Kg}/21.288^\circ\text{C}$$

$$C_p = 77.878 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo C_p de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (77.878 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (1,791.194 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 34,085.076 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (34,085.076 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 34,892.201 \text{ m}^2/\text{s}^2)/9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = -82.275 \text{ msm}$ (utilizando el límite superior de la entalpía, la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante de la matriz base 0.50)

3. Pero si:

Obtención del calor específico de la masa de aire a presión constante de la Formación Olmos durante el Cretácico Tardío (media):

$$H = C_p T + L_v q$$

$$H = 32.864321 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$L_v = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 13.201 \text{ g/Kg}$$

$$C_p = (32,854.321 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (13.201 \text{ g/Kg}))/19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = (32,864.321 \text{ J/Kg} - 29,794.657 \text{ J/Kg})/19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 3,069.664 \text{ J/Kg}/19.186 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 159.99 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo C_p de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (159.99 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (3,679.77 \text{ J/Kg}) + (32,103.568 \text{ J/Kg}) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = (3,679.77 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (32,103.568 \text{ m}^2/\text{s}^2) + (190.314 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 35,973.652 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (35,973.652 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 35,177.384 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = 81.169 \text{ msm}$ (utilizando la media de la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante y la entalpía del **límite superior de la matriz base 0.25**)

ó

$$H = C_p T + L_v q$$

$$H = 32.623115 \text{ KJ/Kg}$$

$$T = 18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$L_v = 2257 \text{ KJ/Kg}$$

$$q = 12.718 \text{ g/Kg}$$

$$C_p = (32,623.115 \text{ J/Kg} - (2257 \text{ KJ/Kg}) (12.718 \text{ g/Kg}))/18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = (32,623.115 \text{ J/Kg} - 28,704.526 \text{ J/Kg})/18.402 \text{ }^\circ\text{C}$$

$$C_p = 3,918.589 \text{ J/Kg}/18.402^\circ\text{C}$$

$$C_p = 212.943 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}$$

Sustituyendo C_p de la Formación Olmos en h de Veracruz:

$$h = (212.943 \text{ J/Kg}^\circ\text{C}) (23^\circ\text{C}) + (2257 \text{ KJ/Kg}) (14.224 \text{ g/Kg}) + (9.81 \text{ m/s}^2) (19.4 \text{ m})$$

$$h = (4,897.689 \text{ J/Kg}) + (32,293.882 \text{ m}^2/\text{s}^2)$$

$$h = 37,191.571 \text{ m}^2/\text{s}^2$$

ahora:

$$h = H + gZ$$

$$Z = (h-H)/g$$

$$Z = (37,191.571 \text{ m}^2/\text{s}^2 - 34,892.201 \text{ m}^2/\text{s}^2) / 9.81 \text{ m/s}^2$$

$Z = 234.390$ msm (utilizando la media de la temperatura, humedad específica y el calor específico de la masa de aire a presión constante y la entalpía del **límite superior de la matriz base 0.50**)

Analizadas las alturas obtenidas, las comparaciones con base en la precipitación media anual, la humedad relativa y específica, entalpía y la temperatura media anual, se optó por utilizar la ecuación de energía estática húmeda para Veracruz utilizando las medias tanto de 0.25 como de 0.50 combinándolas con la entalpía del límite superior de ambas matrices, ya que la temperatura media anual se asemeja mucho más a la de Veracruz y por tanto le correspondería la entalpía de ese límite. La ecuación de la energía estática húmeda es muy sensible a los valores de la temperatura, por tanto, mientras más parecidos sean los datos entre Veracruz y la Formación, mejor estará representada la paleoaltitud de la Formación Olmos.

Apéndice III. Descripción de arquitectura foliar de fósiles y ejemplares actuales.

Descripción: Morfotipo 1. Lámina 1 *a*).

Parte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño micrófilo 1:1, de 7.4 cm de largo y 2.23 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 2.12:1, en total 1237.65 mm² de área laminar, asimétrica hacia la base, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 30°, base es redondeada, formando un ángulo obtuso de 120°; venación primaria pinnada con 1 vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma, con un espaciamiento que aumenta gradualmente de forma proximal, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo disminuyen suavemente de forma proximal. Lámina con margen no lobado y serrado-crenado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con 4 dientes por centímetro aunque esto suele ser muy variable, sus formas son recta en el lado distal y recta en el lado proximal (st/st) y recta en el lado distal y convexa en el lado proximal (st/cv), el sinus es angular.

Descripción: Morfotipo 2. Lámina 1 *b*).

Parte de una hoja fósil simple incompleta hacia el ápice, de forma elíptica, tamaño notófilo 2:1, de 7.18 cm de largo y 5.16 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.39:1, en total 2778.66 mm² de área laminar, asimétrica hacia la base, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, base del lado izquierdo recta y del lado derecho cóncava, formando un ángulo agudo de 80°; venación primaria pinnada con 1 vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma, con un espaciamiento que es regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo uniforme; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal, curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal no se observa. Venas terciarias intercostales percurrentes mixtas. Lámina con margen no lobado y dentado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con dos dientes por centímetro, sus formas son recta en el lado distal y recta en el lado proximal

(st/st) y cóncava en el lado distal y convexa en el lado proximal (cc/cv), el sinus es angular y venas secundarias mayores terminando en el nadir del sinus suprayacente.

Descripción: Morfotipo 3. Lámina 1 *c*).

Parte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño notófilo 1.5:1, de 5.78 cm de largo y 3.76 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.54:1, en total 1629.96 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo de 90°, la base es cóncava-convexa, formando un ángulo de 170°; venación primaria palmada actinódroma basal con 3 venas basales, formando un ángulo respecto a la vena media de 30°; venación secundaria mayor semicaspedódroma, la unión de éstas es excurrente con la vena media. Venas agrófitas simples con curso semicaspedódromo. Lámina con margen no lobado y crenado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con dos dientes por centímetro, sus formas son convexo en el lado distal y convexo en el lado proximal (cv/cv), el sinus es redondeado y con venas principales terminando en el diente.

Descripción: Morfotipo 4. Lámina 1 *d*).

Parte de una hoja fósil simple completa, de forma elíptica, tamaño micrófilo 1:1, de 4.84 cm de largo y 1.90 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 2.54:1, en total 689.7 mm² de área laminar, ligeramente asimétrica hacia la base, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice ligeramente emarginado, formando un ángulo obtuso de 100°, base recta, formando un ángulo agudo de 80°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma, con un espaciamiento irregular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo que disminuyen suavemente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal, curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal ramificado. Venas terciarias epimediales e intercostales son ramificadas. Lámina con margen entero.

Descripción: Morfotipo 5 (consta de más de un solo ejemplar). Lámina 1 *e), f) y g)*.

Contrapartes y partes de hojas fósiles simples completas e incompletas, de formas ovadas, tamaño notófilo 3:1 y mesófilo 1.5:1, de 7.2 cm; 7.8 cm; 9.4 cm; 2.4 cm y 16 cm de largo y 2 cm; 2.2 cm; 2cm; 2.1 cm y 2.5 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 3.2:1; 3.54:1; 4.4:1; 1.14:1 y 6.4:1, en total 1080 mm², 1287 mm², 1410 mm², 378 mm² y 30000 mm² de área laminar, simétricas, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápices de forma recta-acuminada, formando ángulos agudos de 50° y 10°, bases agudas, formando ángulos agudos de 50°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidodroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo uniforme; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal, curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal ramificado. Venas terciarias epimediales reticuladas, venas terciarias intercostales reticuladas, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias forman un retículo regular; areolación moderadamente desarrollada; vénulas libres terminales simples. Margen entero.

Descripción: Morfotipo 7. Lámina 2 *i)*.

Parte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño notófilo 2:1, de 9.77 cm de largo y 3 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 3.2:1, en total 2198.25 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 70°, base cóncava, formando un ángulo obtuso de 95°; venación primaria pinnada con 1 vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es decurrente con la vena media y ángulo uniforme; venas intersecundarias presentes. Venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente; venas cuaternarias percurrentes opuestas; areolación bien desarrollada; vénulas libres terminales simples. Lámina con margen no dentado ovado, con

un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con tres dientes por centímetro aunque suelen ser muy variables, sus formas son recta en el lado distal y convexa en el lado proximal (st/cv) y cóncavo en el lado distal y convexo en el lado proximal (cc/cv), el sinus es redondeado y venas principales terminando e forma marginal, en el ápice, flanco distal y flanco proximal del diente.

Descripción: Morfotipo 8. Lámina 2 *j*).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple incompleta, de forma ovada, tamaño microfílo 1:1, de 4.68 cm de largo y 2.31 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 2.02:1, en total 810.81 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 80°, base redondeada, formando un ángulo de 160°; venación primaria pinnada con 1 vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma. Lámina con margen no lobado y serrado-crenado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento regular, con tres dientes por centímetro, sus formas son convexo en el lado distal y retroflexada en el lado proximal (cv/rt) y recta en el lado distal y cóncava en el lado proximal st (cc/), el sinus es redondeado.

Descripción: Morfotipo 9. Lámina 2 *k*).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño microfílo 1:1, de 3.5 cm de largo y 4.15 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.84:1, en total 1089.3 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo obtuso de 100°, base cordada, formando un ángulo reflexo de 300°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo uniforme; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes mixtas con curso proximal agudo a la vena media y un curso distal paralelo a

las venas terciarias intercostales , venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias percurrentes mixtas; areolación moderadamente desarrollada; venación última marginal es curvada. Venas agrófitas simples con curso broquidódromo. Lámina con margen no lobado y dentado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con dos dientes por centímetro, aunque esto suele ser muy variable, sus formas son recta en el lado distal y recta en el lado proximal (st/st) y cóncava en el lado distal y convexa en el lado proximal (cc/cv), el sinus es redondeado y con venas principales terminando en el flanco distal del diente.

Descripción: Morfotipo 11. Lámina 2 *m*).

Parte de una hoja fósil simple casi completa, faltando una pequeña parte apical, de forma ovada, tamaño notófilo 3:1, de 12 cm de largo y 2.88 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 4.16:1, en total 2592 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice probablemente recto, formando un ángulo agudo de 80°, base recta, formando un ángulo agudo de 60°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas es excurrente con la vena media y ángulo aumenta abruptamente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralela la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal obtuso a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas sinuosas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias percurrentes opuestas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; venación última marginal es curvada. Venas agrófitas simples con curso. Lámina con margen entero.

Descripción: Morfotipo 12. Lámina 2 *n*).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño micrófilo 2:1, de 7.11 cm de largo y 0.94 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 7.56:1, en total 501.2 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 40°, base recta, formando un ángulo obtuso de 60°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma, con un espaciamiento regular. Lámina con margen pinnatisectado lobado y dentado-creando, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con un diente por centímetro, sus formas son recta en el lado distal y cóncava en el lado proximal (st/cc) y cóncava en el lado distal y cóncava en el lado proximal (cc/cc), el sinus es redondeado.

Descripción: Morfotipo 13. Lámina 2 *ñ*).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño notófilo 2:1, de 9.78 cm de largo y 2.39 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 4.09:1, en total 1753.065 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 35°, base recta, formando un ángulo agudo de 75°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman ángulos uniformes; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal basiflexo y acroflexo, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente; venas cuaternarias percurrentes opuestas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; vénulas libres terminales simples. Lámina con margen no lobado y serrado-crenado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento

irregular, con 3 dientes por centímetro, sus formas son cóncava en el lado distal y convexo en el lado proximal (cc/cv) y cóncava en el lado distal y cóncava en el lado proximal (cc/cc), el sinus es redondeado y venas principales terminando submarginalmente.

Descripción: Morfotipo 14 (3 ejemplares). Lámina 3 o).

Contraparte de tres hojas fósiles simples, aunque una hoja compuesta no se descarta, en este caso cuando menos dos pinnada; completas, ordenadas de izquierda a derecha como primera, segunda y tercera; de formas ovada para la primera y elípticas para las otras dos, tamaños micrófilo 1.5:1 para la primera y tercera y micrófila 2:1 para la segunda; de 5.62 cm de largo y 2.56 cm de ancho para la primera, de 6.03 cm de largo y 1.74 cm de ancho para la segunda y 5.14 cm de largo y 1.7 cm de ancho para la tercera; la relación largo-ancho es de 2.19:1 para la primera, 3.46:1 para la segunda y 3.02:1 para la tercera; en total 1079.04 mm² de área laminar para la primera, 786.91 mm² para la segunda y 655.35 mm² para la tercera; simétricas las dos primeras hojas y asimétrica la tercera, con peciolos unidos a las láminas de forma marginal, ápice recto y formando un ángulo agudo de 40°, para la primera, ápice recto y formando un ángulo de 70° para la segunda y ápice incompleto para la tercera hoja; base redondeada y formando un ángulo obtuso de 120° para la primera, base recta y formando un ángulo de 45° para la segunda y base del lado derecho conexa y lado izquierdo cóncava y formando un ángulo agudo de 60° para la tercer hoja; venación primaria pinnada en las tres hojas con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma en la segunda y tercera hoja y broquidódroma simple para la primera, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal en las tres hojas, la unión de éstas es excurrente con la vena media y presentando un par de venas secundarias basales agudas; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal no claro en las tres hojas. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal basiflexo en las tres hojas, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y cóncavas, con ángulos obtusos a la vena media y los ángulos varían consistentemente; venas cuaternarias percurrentes opuestas en las tres hojas;

areolación moderadamente desarrollada; venación última marginal es curvada. Venas agrófitas simples con curso broquidódromo en la primera hoja. Lámina con margen ,no lobado y serrado-dentado en las tres hojas, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con tres dientes por centímetro en la primera hoja y menos de uno o uno por centímetro en la segunda y tercera hoja, sus formas son recta en el lado distal y recta en el lado proximal (st/st) y cóncava en el lado distal y cóncava en el lado proximal (cv/cv) en las tres hojas, el sinus es redondeado y con venas principales terminando en el ápice de los dientes.

Descripción: Morfotipo 15. Lámina 3 *p*).

Contraparte de una hoja fósil simple completa, de forma ovada, tamaño notófilo 1:1, de 6.8 cm de largo y 4.78 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.42:1, en total 2437.8 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 20°, base cordada, formando un ángulo reflexo de 190°; venación primaria palmada-palinactinódroma con siete venas basales, formando un ángulo de 60° y 40° para el primer par, para el segundo par 90° y 60° y 110° y 80° para el tercer par; venación secundaria mayor semicaspedódroma proximalmente y broquidódroma hacia el ápice, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas es excurrente y un par de venas secundarias mayores decurrentes con la vena media y ángulo con un par de venas secundarias basales; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal paralelo a la vena media y un curso distal basiflexo, venas terciarias intercostales percurrentes rectas y convexas, con un ángulo a la vena media obtuso y el ángulo varía consistentemente; venas cuaternarias percurrentes opuestas; areolación bien desarrollada. Venas agrófitas simples con curso caspedódromo. Lámina con margen no lobado y serrado-crenado, con tres órdenes de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con dos dientes por centímetro, sus formas son retroflexo en el lado distal y cóncavo en el lado proximal (rt/cv) y recto en el lado distal y recto en el lado proximal (st/st), el sinus es redondeado y venas principales

terminando marginalmente en el ápice y en el flanco distal del diente. Venas accesorias con curso curvado.

Descripción: Morfotipo 16. Lámina 3 *q*).

Contraparte de una hoja fósil simple casi completa, de forma elíptica, tamaño mesófilo 1:1, de 16.57 cm de largo y 5 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 3.31:1, en total 6213.65 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 60°, base probablemente recta, formando un ángulo obtuso de 140°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman un ángulo que aumenta abruptamente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal paralelo a la vena terciaria intercostal y un curso distal paralelo a la vena terciaria intercostal y basiflexo, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias percurrentes opuestas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación moderadamente desarrollada; venación última marginal es curvada. Lámina con margen entero.

Descripción: Morfotipo 17. Lámina 3 *r*).

Contraparte de una hoja fósil simple casi completa, de forma obovada, tamaño notófilo 2:1, de 10.7 cm de largo y 3.9 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 2.47:1, en total 3129.75 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice redondeado, formando un ángulo obtuso de 110°, base redondeada, formando un ángulo obtuso de 150°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor eucaptódroma, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la

vena media y forman un ángulo que disminuye abruptamente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de menos de una por área costal y curso proximal es perpendicular a la vena media y curso distal basiflexo a la vena secundaria mayor subyacente, pero no se une en ángulo recto. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal paralelo a la vena terciaria intercostal y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente; venas cuaternarias percurrentes opuestas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada. Lámina con margen entero sinuoso.

Descripción: Morfotipo 19. Lámina 3 *t*).

Parte y contraparte de una hoja fósil simple incompleta hacia el ápice y la base, de forma oblanceolada, tamaño notófilo 3:1, de 11.25 cm de largo y 3.82 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 2.9:1, en total 3223.12 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma probablemente marginal, ápice probablemente recto, base probablemente recta; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman un ángulo que aumenta suavemente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal basiflexo, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias percurrentes opuestas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; vénulas libres terminales simples. Lámina con margen entero, presentando unas muescas en ambos lados de la lámina apicalmente.

Descripción: Morfotipo 22. Lámina 4 *w*).

Parte de una hoja fósil simple incompleta hacia el ápice, de forma ovada, tamaño notófilo 1:1, de 7.55 cm de largo y 6.42 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.17:1, en total 3635.32 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice probablemente redondeado, base redondeada, formando un ángulo obtuso de 120°; venación primaria palmada-actinódroma basal con tres venas basales, formando un ángulo de 40° respecto a la vena media; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento que aumenta abruptamente de forma proximal, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman un ángulo que aumenta abruptamente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente, con venas secundarias interiores. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal obtuso a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas mixtas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias forman un retículo regular; venas de quinto orden libres ramificadas; areolación bien desarrollada; venación última marginal es curvada. Vénulas libres terminales simples. Venas agrófitas simples con curso broquidódromo. Lámina con margen entero.

Descripción: Morfotipo 35. Lámina 5 l').

Parte de una hoja fósil simple casi completa, de forma elíptica, tamaño notófilo 2:1, de 7.2 cm de largo y 8.8 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 0.81:1, en total 4752 mm² de área laminar, simétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice emarginado, formando un ángulo reflexo de 295°, base cordada, formando un ángulo reflexo de 200°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman un ángulo que aumenta suavemente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de más del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal y distal paralelo a la vena secundaria

mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes opuestas con curso proximal obtuso a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo, venas terciarias intercostales percurrentes opuestas rectas y convexas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo varía consistentemente, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias percurrentes mixtas; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; vénulas libres terminales simples, venación última marginal es curvada. Lámina con margen tetralobado y no dentado.

EJEMPLARES DE HERBARIO

Descripción: *Quercus falcata* Michx MEXU No. 1347826

Hoja actual simple, de forma ovada, tamaño mesófilo 1:1, de 12 cm de largo y 8 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 4:1, en total 7200 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto, formando un ángulo agudo de 80°, base redondeada, formando un ángulo obtuso de 120°; venación primaria pinnada con una vena basal, formando un ángulo; venación secundaria mayor caspedódroma y broquidódroma simple hacia el ápice, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es excurrente con la vena media y forman un ángulo que aumenta suavemente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal basiflexo con ángulo recto a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes mixtas con curso proximal agudo y perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo, venas terciarias intercostales se comportan como venación secundaria mayor broquidódroma-semicapedódroma en los lóbulos, mientras que las venas que se sitúan proximalmente y entre los lóbulos son percurrentes mixtas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo aumenta de forma proximal hacia la base, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias forman un retículo regular; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; venación última

marginal es curvada. Lámina con margen lobado y dentado, con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular, con un diente por centímetro, donde se encuentran, sus formas son cóncava en el lado distal y recta en el lado proximal (cv/st), el sinus es redondeado y venas principales terminando en el ápice de los dientes.

Descripción: *Quercus gambelii* Nutt. MEXU No. 841539

Hoja actual simple, de forma elíptica, tamaño notófilo 3:1, de 9.7 cm de largo y 5.9 cm de ancho, la relación largo-ancho es de 1.6:1, en total 4292.25 mm² de área laminar, asimétrica, con peciolo unido a la lámina de forma marginal, ápice recto-redondeado, formando un ángulo agudo de 75°, base cóncava-convexa, formando un ángulo obtuso de 110°; venación primaria pinnada con una vena basal; venación secundaria mayor caspedódroma y hacia el ápice broquidódroma simple, con un espaciamiento regular, la unión de éstas es decurrente con la vena media y forman un ángulo que aumentan suavemente de forma proximal; venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de una por área costal y curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente y curso distal basiflexo pero se une en ángulo recto a la vena secundaria mayor subyacente. Venas terciarias epimediales percurrentes mixtas con curso proximal agudo y perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo, venas terciarias intercostales se comportan como venación secundaria mayor broquidódroma simple en los lóbulos, mientras que las venas terciarias que se sitúan proximalmente y entre los lóbulos son percurrentes mixtas, con un ángulo obtuso a la vena media y el ángulo aumenta de forma proximal hacia la base, venas terciarias exteriores curvadas; venas cuaternarias forman un retículo regular; venas de quinto orden forman un retículo regular; areolación bien desarrollada; venación última marginal es curvada.. Lámina con margen lobado y no dentado.

Apéndice IV. Estructura de venación primaria, secundaria y terciaria.

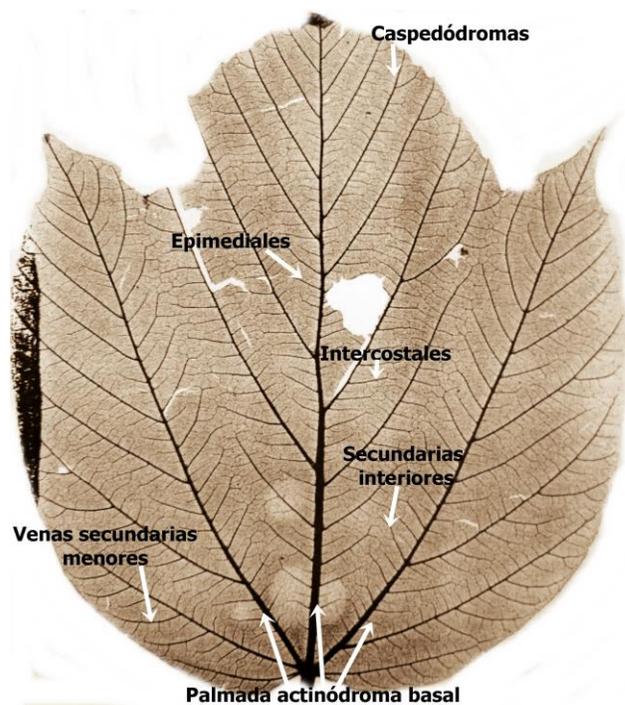
Estructura de venación primaria.

1. Pinnada: la hoja tiene una única vena primaria (b).
2. Palmada: la hoja tiene tres o más venas basales, de las cuales al menos dos son primarias.
 - 2.1. Actinódroma: tres o más venas primarias divergen radialmente de un único punto.
 - 2.1.1. Basal: las venas primarias radian desde el punto de inserción del peciolo (b).
 - 2.1.2. Suprabasal: las venas primarias radian desde un punto distal de la inserción del peciolo.
 - 2.2. Palinactinódroma: tres o más venas primarias divergen en una serie de ramas más que de un único punto (d).
 - 2.3. Acródroma: tres o más venas primarias se originan desde un punto y corren en arcos convergentes hacia el ápice de la hoja (c).

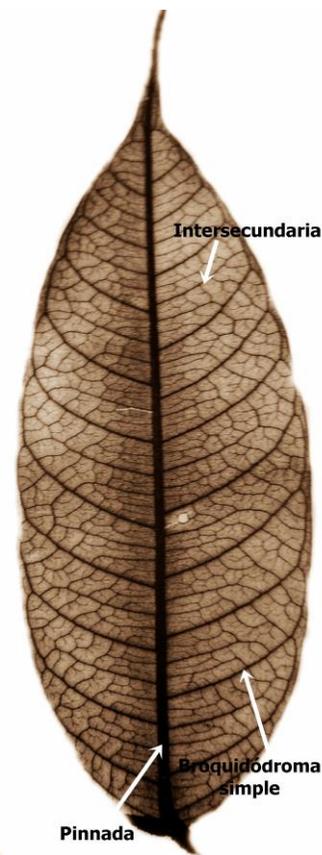
Estructura de venación secundaria mayor.

1. Las venas secundarias mayores (o sus ramas) tocan el margen.
 - 1.1. Caspedódromas: las venas secundarias mayores terminan en el margen o en una vena marginal (a).
 - 1.2. Semicaspedódromas: las venas secundarias mayores se dividen cerca del margen; una de las ramas termina en el margen y la otra se une a una vena secundaria mayor superyacente (d).
2. Las venas secundarias y sus ramas no tocan el margen y se pierde su grosor por atenuación.
 - 2.1. Eucaptódromas: las venas secundarias mayores se conectan con secundarias mayores superyacentes vía venas terciarias sin formar arcos marginales del mismo grosor que una vena secundaria mayor (f).
 - 2.2. Cladódromas: las venas secundarias mayores se ramifican libremente exmedialmente (e).
3. Las venas secundarias mayores forman arcos de grosor de una vena secundaria mayor y no tocan el margen.
 - 3.1. Broquidódromas simples: las venas secundarias mayores se unen en una serie de arcos prominentes con otras venas secundarias del mismo grosor (b).

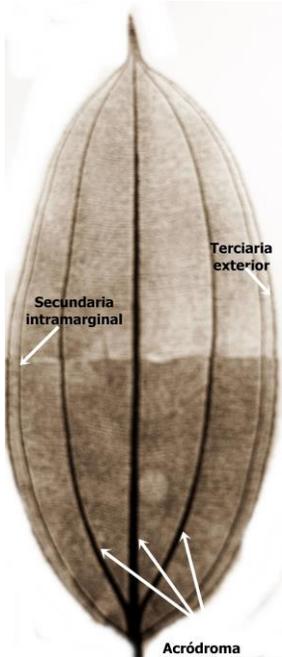
4. Venas secundarias interiores: venas que cruzan entre venas primarias en venación palmada, pero no tocan el margen (a).
5. Venas secundarias menores: venas que se ramifican de una vena primaria lateral (venación palmada) o de una secundaria mayor y corren hacia el margen (a).
6. Venas intersecundarias: venas que tiene un curso similar a la vena secundaria mayor pero su grosor está entre aquellas y las venas terciarias y no llegan al margen (b).
7. Venas secundarias marginales: venas del grosor de una secundaria que corren paralelas al margen de la hoja (c).
8. Venas terciarias.
 - 8.1. Epimediales: venas terciarias que conectan una vena primaria con una vena secundaria (a).
 - 8.2. Intercostales: venas terciarias que intersectan venas secundarias pero no primarias (a).
 - 8.3. Exteriores: venas terciarias que son exmediales a todas las venas secundarias (c).



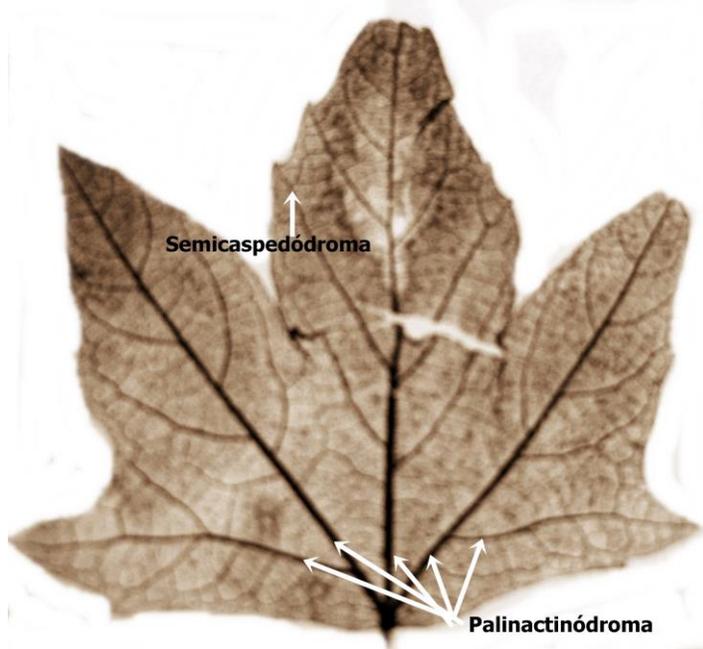
a) Hoja de *Acer franchetii* mostrando venación primaria, secundaria y terciaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).



b) Hoja de *Stemonoporus nitidus* mostrando venación primaria y secundaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).



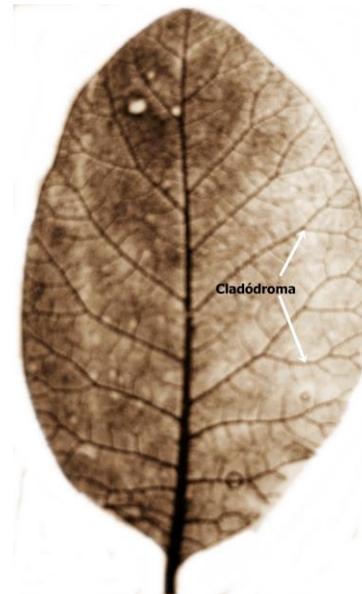
c) Hoja de *Topobea watsonii* mostrando venación primaria, secundaria y terciaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).



d) Hoja de *Platanus racemosa* mostrando venación primaria y secundaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).



f) Hoja de *Tetracera rotundifolia* mostrando venación secundaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).



e) Hoja de *Cotinus obovatus* mostrando venación secundaria. Modificado de Ellis, *et al.* (2009).

Para más información consultar Ellis, *et al.* (2009).