

00345

4  
2y



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO MORFOLOGICO Y ANATOMICO DE  
ORGANOS REPRODUCTIVOS DE PLANTAS FOSILES  
DEL CENOZOICO SUPERIOR DE LA REGION DE  
TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA.

**T E S I S**

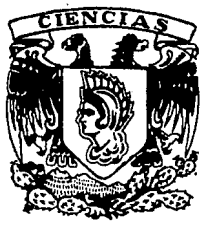
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL)

P R E S E N T A :

SUSANA AURORA MAGALLON PUEBLA

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO R.S. CEVALLOS FERRIZ

*Audrey*



MEXICO, D. F.

1994

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

*A Alejandro.*

*Quisiera agradecer sinceramente a las personas quienes contribuyeron al desarrollo de este trabajo.*

*El Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz me invitó a participar en su proyecto de estudio de las plantas fósiles de la localidad "Los Aluchuetes", dirigió mis estudios y tesis de maestría y brindó un invaluable apoyo en mi formación académica. Muchas gracias por todo.*

*El Dr. Sergio Cevallos Ferriz, M. en C. Francisco González Medrano y Dr. Enrique Martínez Hernández constituyeron el Comité Tutorial que evaluó el desarrollo del trabajo de investigación a lo largo de la maestría, brindando valiosa orientación, comentarios y sugerencias.*

*El jurado que evaluó esta tesis está formado por el Dr. Sergio Cevallos, M. en C. Francisco González Medrano, Dra. Judith Márquez, Dr. Reinhard Weber, Dra. Patricia Dávila, Dr. Mark Engleman y Dr. Enrique Martínez. A todos ellos mucho agradezco la crítica al trabajo, y sus valiosas correcciones, indicaciones y sugerencias.*

*A los compañeros del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Francisco Sour, Sara Quiroz y Pedro García, les agradezco su gran contribución a mi formación académica, y su apoyo.*

*Por su valiosa orientación y la discusión de los capítulos centrales de la tesis, agradezco a Teófilo Herrera, Evangelina Pérez, Victor B. Call, Steven R. Manchester, David L. Dilcher, Francisco González Medrano, Hilda Flores, Helga Ochoterena, Oswaldo Tellez, Gloria Andrade, Mario Sousa Sánchez, Alfonso Delgado y Patrick S. Herendeen.*

*Los revisores de los artículos publicados a partir de los resultados de este estudio, Peter R. Crane, Bruce H. Tiffney, David L. Dilcher, Patrick S. Herendeen, Randy Currah y un revisor anónimo, hicieron comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar las versiones finales de los manuscritos.*

*José Luis Villaseñor (MEXU), Peter R. Crane (F), Jack Kirkbride (BARC) y Lawrence Skog (USNC) permitieron acceso a las colecciones de herbario. El Herbario Nacional de México (MEXU) donó frutos que fueron comparadas con los fósiles.*

*También agradezco a la Dra. Judith Márquez y a las personas del Laboratorio de Citología Vegetal de la Facultad de Ciencias, por su ayuda al realizar las técnicas histológicas, a Steven R. Manchester y al Profesor Guo Shuang Xing, quienes proporcionaron algunos frutos de *Eucommia ulmoides*.*

*al Sr. Félix Aranguthy y su familia, quienes brindaron alojamiento y ayuda durante las temporadas de colecta en Tepexi de Rodríguez,*

*al Dr. Fernando Ortega y al Dr. Enrique Martínez, por permitirme utilizar las instalaciones del Instituto de Geología para realizar este trabajo, y por brindar apoyo económico para visitar el Museo de Historia Natural de Florida,*

*a los Dres. Steven R. Manchester, David L. Dilcher y Victor B. Call, por las facilidades brindadas durante la estancia en el Museo de Historia Natural de Florida, y en especial a S. R. Manchester y V. B. Call, por llevarme y acompañarme a BARC y USNC,*

*a mis compañeros Francisco, Sara y Pedro, del Museo de Paleontología, y Rubén, Genaro, Miguel Ángel, Víctor Hugo, Katia, Lupita, Jesús y Guillermo, del Instituto de Geología,*

*a Lupita y Víctor, por su ayuda fotográfica, anímica y de todo tipo,*

*al Dr. Weber, por introducirme al estudio de las plantas fósiles, por la invaluable formación académica que me ha brindado y por sus consejos y enseñanzas,*

*a mis papás, Aurora y Alfonso,*

*a Alejandro.*

*Este trabajo es parte de proyectos de investigación auspiciados por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (7M 201891) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (04507). La Dirección General de Asuntos del Personal Académico, a través de la Facultad de Ciencias, brindó una beca para realizar los estudios de maestría.*

# INDICE

página

Resumen .....	1
Introducción .....	3
Macrofloras terciarias de México .....	3
Objetivos .....	5
Yacimiento fosilífero "Los Ahuehuetes" .....	5
Ubicación .....	5
Geología regional .....	6
Edad .....	8
Litología, ambiente de depósito y tipo de fosilización .....	8
Generalidades de la flora fósil y aspectos tafonómicos .....	9
Material y métodos generales .....	11
Material .....	11
Metodología general .....	11
Paleobotánica sistemática .....	13
Un hongo fósil (Geasteraceae; Gasteromycetes) del Terciario de Puebla, México .....	14
Introducción .....	14
Material y métodos .....	15
Descripción sistemática .....	16
Discusión .....	17
Frutos de <i>Eucommia constans</i> n. sp. de estratos del Terciario de Puebla, México; comparación morfológica y anatómica con <i>Eucommia ulmoides</i> Oliver .....	23
Introducción .....	23
Material y métodos .....	25
Descripción sistemática .....	25
Discusión .....	28
Comparación entre frutos de <i>Eucommia constans</i> y de <i>Eucommia ulmoides</i> actual .....	28
Comparación y relación de <i>Eucommia constans</i> con especies de <i>Eucommia</i> .....	33
<i>Eucommia constans</i> en el Cenozoico superior del Sur de Norteamérica .....	36

Ultima aparición del género extinto <i>Cedrelospermum</i> (Ulmaceae) en Norteamérica: <i>Cedrelospermum manchesteri</i> sp. nov. de México .....	50
Introducción .....	50
Material y métodos .....	52
Descripción sistemática .....	53
<i>Cedrelospermum manchesteri</i> sp. nov. ....	53
<i>Magdalenophyllum aequilaterum</i> gen. et sp. nov. ....	55
Discusión .....	56
Comparación de <i>Magdalenophyllum aequilaterum</i> con <i>Cedrelospermum</i> y <i>Tremophyllum tenerimum</i> .....	56
Interpretación estructural de <i>Cedrelospermum manchesteri</i> .....	57
Comparación de <i>Cedrelospermum manchesteri</i> con otras especies de <i>Cedrelospermum</i> .....	58
Implicaciones evolutivas y ecológicas .....	59
Frutos de leguminosas fósiles del Terciario de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México .....	68
Introducción .....	68
Material y métodos .....	69
Descripciones sistemáticas .....	70
<i>Prosopis lazarii</i> sp. nov. ....	70
<i>Mimosa tepexana</i> sp. nov. ....	72
<i>Lysiloma mixteca</i> sp. nov. ....	74
<i>Sophora sousae</i> sp. nov. ....	76
<i>Reinweberia ornithopoides</i> sp. nov. ....	78
Discusión .....	82
Inferencias paleoclimáticas .....	84
Discusión General .....	92
Diversidad y variación espacial y temporal intragenérica .....	92
Diversidad y distribución .....	92
Variación espacial y temporal intragenérica .....	93
Inferencias sobre el tipo de comunidad vegetal que produjo el yacimiento e inferencias paleoclimáticas .....	95
Orígenes y relaciones de la flora del trópico de Norteamérica .....	97
Posible origen y relaciones de la flora del trópico de Norteamérica .....	97
Los géneros identificados de "Los Ahuehuetes" en el contexto del origen y relaciones de la flora del trópico de Norteamérica .....	99
Fin .....	102
Perspectivas .....	102
Referencias .....	104

## RESUMEN

Recientemente fueron descubiertas plantas fósiles del Terciario (Oligoceno) en una secuencia continental fluvio-lacustre conocida como "Los Ahuehuetes", interpretada como perteneciente a la Formación Pié de Vaca, que aflora cerca de Tepexi de Rodríguez, en la parte central-sur del estado de Puebla. Debido a la escasez de floras terciarias conocidas para el territorio de México, el descubrimiento y los estudios de la flora de "Los Ahuehuetes" adquieren particular importancia.

Las plantas fósiles de "Los Ahuehuetes" forman un conjunto abundante y diversificado. El presente trabajo constituye el primer acercamiento al estudio de esta flora fósil mediante la identificación sistemática de los órganos reproductivos más abundantes o significativos para el conocimiento de la comunidad vegetal que formó el yacimiento, así como de la afinidad biogeográfica de la flora.

Se describe el basidiocarpio de un hongo de la Familia Geasteraceae (Lycoperdales; Gasteromycetes). El fósil consiste en un exoperidio abierto con diez radios triangulares y un endoperidio central circular con relieve superficial irregular y ostiolo excéntrico. De un fragmento del endoperidio se obtuvieron unas cuantas fungosporas. Las características morfológicas del basidiocarpio fósil y de las fungosporas obtenidas indican la correspondencia del fósil con el género *Geastrum*; sin embargo, la ausencia de caracteres diagnósticos específicos impiden la asignación a alguna especie viviente. El reporte de un basidiocarpio completo de *Geastrum* del Oligoceno de Puebla contribuye al conocimiento de la distribución espacial y de la historia evolutiva de Geasteraceae y Lycoperdales.

Frutos abundantes y bien preservados de *Eucommia* son descritos morfológicamente e interpretados estructuralmente. Se describen también células preservadas correspondientes a la epidermis y al endocarpo, así como restos de laticíferos. Los frutos fósiles son comparados con los de *Eucommia ulmoides* actual, encontrándose equivalencia entre los tejidos preservados en los fósiles y los tejidos de los frutos actuales. Mediante una comparación entre los frutos de "Los Ahuehuetes" con otros fósiles, se encontró un gran parecido con *Eucommia montana*, de estratos del Oligoceno del NW de Norteamérica, aunque la presencia de diferencias en forma y tamaño apoyan el reconocimiento de una nueva especie, *Eucommia constans*, para los frutos de "Los Ahuehuetes". Los frutos de *Eucommia constans* representan el reporte más joven para América y el reporte más al sur a nivel mundial para el género, y su presencia modifica ideas previas respecto a la distribución espacial y temporal del género.

Frutos de *Cedrelospermum*, un género extinto de la subfamilia Ulmoideae, de la familia Ulmaceae son descritos morfológicamente, histológicamente de manera parcial, e interpretados estructuralmente. Los frutos de "Los Ahuehuetes" son comparados con frutos de *Cedrelospermum* de latitudes medias de Norteamérica y Europa. La presencia de diferencias equivalentes a las que separan a las especies norteamericanas entre los frutos de "Los Ahuehuetes" y la especie más parecida, justifica el reconocimiento de una nueva especie, *Cedrelospermum manchesteri*. También se describen hojas aisladas encontradas en los mismos estratos, similares a las de especies previamente conocidas de *Cedrelospermum* y a las de un género equivalente de Europa. Aunque parece probable que estas hojas fueron producidas por las mismas plantas que producían los frutos de *C. manchesteri*, son asignadas a un taxón independiente, *Magdalenophyllum aequilaterum*, debido a que los dos órganos no se encuentran conectados orgánicamente. Las características de *C. manchesteri* concuerdan con patrones previamente observados de cambio morfológico a través del tiempo, y su presencia en los depósitos de ceniza volcánica de "Los Ahuehuetes" apoya el papel ecológico inferido para las plantas de *Cedrelospermum* como recolonizadoras de áreas afectadas por actividad volcánica y demuestran la persistencia del género en el sur de Norteamérica durante el Cenozoico.

Seis vainas de Leguminosae obtenidas de la localidad "Los Ahuehuetes" son descritas morfológicamente y comparadas con frutos de géneros actuales. Cuatro vainas fueron identificadas con los géneros actuales *Prosopis*, *Mimosa* (Mimosaceae; Mimosoideae), *Lysiloma* (Ingeae; Mimosoideae) y *Sophora* (Sophoreae; Papilionoideae); otro muestra una combinación de caracteres desconocida entre leguminosas actuales, y aunque es superficialmente similar a algunas especies de Papilionoideae, representa un género extinto. Los cuatro géneros identificados son abundantes en la vegetación actual de México, y el territorio nacional representa una área de distribución importante para éstos. La revisión de las condiciones climáticas en las que habitan los géneros identificados demuestra que solamente *Prosopis* puede ser asociada a condiciones climáticas particulares, pues en la actualidad es típico de zonas áridas. Sin embargo, el género ha sido reportado para localidades fósiles en las que prevalecían condiciones de humedad. Esta observación sugiere que las comunidades vegetales del pasado pudieron haber estado compuestas, al menos parcialmente, por elementos que actualmente se asocian en hábitats diferentes. Las vainas fósiles de "Los Ahuehuetes" contribuyen al conocimiento de la diversidad de Leguminosae durante el Terciario y confirman a América tropical como un área importante en la radiación y diversificación de las leguminosas.

El presente estudio sistemático de la flora fósil de la localidad "Los Ahuehuetes" brinda información de los patrones de variación intragenérica en el pasado, de los cambios en el tiempo de especies distintas de un mismo género y proporciona datos de la distribución geográfica en el pasado y de la historia evolutiva de las familias estudiadas. Se demuestra que la flora que habitaba durante el Terciario la región que ahora corresponde al centro-sur de Puebla estaba formada, al menos parcialmente, por elementos boreales, mismos que cohabitaban con elementos característicos de las floras mexicanas actuales.

Aunque el número de tipos de órganos estudiados en este primer acercamiento a la flora fósil de "Los Ahuehuetes" es muy pequeño para determinar el tipo de comunidad vegetal que formó el yacimiento y de las condiciones climáticas prevalecientes, pueden extraerse algunas conclusiones preliminares. La abundancia de frutos de *Eucommia* y *Cedrelospermum* indican la presencia de una comunidad arbórea muy cercana al sitio de depósito, en la que prevalecían condiciones de relativa humedad que permitieron el desarrollo de hongos macroscópicos. Por otra parte, el tamaño de la mayoría de las hojas preservadas, y las identificaciones sistemáticas de las vainas de las leguminosas, sugieren una comunidad micrófila y un clima relativamente seco. Sin embargo, el tamaño pequeño de las hojas puede ser el resultado de efectos tafonómicos, y las leguminosas identificadas no siempre están asociadas a condiciones de aridez.

Los resultados que hasta ahora se han obtenidos del estudio de la flora fósil de "Los Ahuehuetes" han modificado ideas previas de la composición florística de México durante el Terciario. La información paleoflorística que se obtenga de éste y otros yacimientos brindará un mejor entendimiento de las relaciones y afinidades del las floras terciarias de la parte sur de Norteamérica.



## INTRODUCCION

### Macrofloras terciarias de México

Las macrofloras terciarias reportadas para México, y los estudios que de ellas se han realizado, son escasos. El primer estudio de macrofósiles terciarios de México es el trabajo de J. Felix y A. Nathorst (1899), en el que describen tres maderas permineralizadas de angiospermas colectadas en Tlacolula, Oaxaca. Estas maderas fueron obtenidas de estratos que sobreyacen discordantemente una secuencia cretácica (cf. Felix y Lenk, 1899), y fueron identificadas como *Palmoxylon cellulosum* Knowlton, *Palmoxylon* cf. *stellatum* Unger y *Acacioxylon tenax* Felix. Esta última fué posteriormente revisada por W. R. Müller-Stoll y E. Mädel (1967), y asignada a *Mimosoxylon tenax* (Felix) Müller-Stoll et Mädel.

E. Böse (1906) menciona la presencia de restos de plantas fósiles en estratos del Istmo de Tehuantepec, considerados como del Mioceno superior. En 1923, E. W. Berry publicó un estudio sobre plantas fósiles procedentes de esa región. Estos fósiles fueron colectados por B. Wade en varias localidades cercanas a Palomares, Oaxaca y a San José del Carmen, en el suroeste de Veracruz, en el Istmo de Tehuantepec. Las plantas fósiles fueron obtenidas de una secuencia depositada en agua marina somera, en la que hay fauna asociada abundante. Por el estudio preliminar de la fauna, se propuso una edad del Mioceno medio para esta secuencia. Los restos de plantas identificados corresponden a 2 especies de helechos y 31 especies de plantas con flor; una de éstas pertenece a la Clase Liliopsida y el resto a Magnoliopsida. De las 33 especies descritas, sólo cuatro se conocían previamente, y seis de los géneros identificados forman parte de la vegetación actual de la región. Sin embargo, se ha sugerido precaución con los taxa reportados, ya que muchas de las identificaciones hechas por Berry necesitan ser reevaluadas críticamente (Dilcher, 1973). Los restos de plantas corresponden en su mayoría a hojas, e independientemente de la afinidad sistemática de las mismas, las ilustraciones presentadas muestran que seis hojas de angiosperma tienen ápices alargados formando una punta de goteo (drip tip), y también que solamente una hoja tiene el márgen aserrado; el resto de las hojas lo tienen entero. Estas observaciones preliminares de la fisonomía de las hojas (cf. Upchurch y Wolfe, 1987) sugieren que la asociación vegetal que formó el yacimiento habitaba un sitio cálido y húmedo.

En 1938, F. K. G. Müllerried reporta restos de plantas fósiles en estratos que ese autor considera correspondientes al Terciario superior, de la región de Tlacolulan, Veracruz. Se describen informalmente hojas incompletas y frutos aislados, ambos asignados a *Juglans veracruzana* Müllerried, así como fragmentos de frondas fértiles de un helecho no identificado, y una semilla no identificada.

En la región de Simojovel, Chiapas, existe un depósito de ámbar que se formó durante el Oligoceno tardío o el Mioceno temprano. Mediante el uso de técnicas espectrofotométricas, J. H. Langenheim (1966) determinó que este ámbar fué producido por una leguminosa del género *Hymenaea* L., y entre los organismos conocidos preservados en el mismo, Miranda (1963) describe un ráquis secundario y folíolos que identifica con *Acacia* sp. (Leguminosae) y una flor masculina semejante a la de *Tapirira mexicana* (Anacardiaceae), que asigna a *Tapirira durhamii* Miranda.

Recientemente se han hecho estudios anatómicos de plantas fósiles del Terciario. Cevallos Ferriz y J. Barajas Morales (en prensa) describen tres maderas permineralizadas que identifican como pertenecientes a leguminosas. Estas maderas corresponden al Oligoceno tardío o Mioceno temprano, y fueron colectadas en la Formación El Cien, Baja California Sur. Ricalde Moreno (1994, inédito) describe anatómicamente un tallo, raíz y peciolo del Terciario de Nuevo León y un tallo de la Formación El Cien. Estos órganos han sido identificados como pertenecientes a la Familia Arecaceae.

Recientemente fueron descubiertas plantas fósiles en una secuencia sedimentaria del Terciario (Oligoceno) conocida como "Los Ahuehuetes", ubicada en la parte sur del estado de Puebla, cerca de Tepexi de Rodríguez. Esta es una región de importancia paleontológica, pues en las cercanías aflora la cantera Tlayúa, que es una de las localidades con fósiles de vertebrados más importantes del continente, y hacia el Oriente, en la región de Tehuacán, se encuentran las localidades con flora pérmica de la Formación Matzitzi.

Las plantas fósiles de "Los Ahuehuetes" constituyen un conjunto florístico abundante y diversificado. Esta flora resulta importante, pues, mediante el estudio de las plantas fósiles, se tendrá conocimiento del tipo de comunidad vegetal que existía en la región, y se incrementará de manera considerable la información hasta ahora existente de la composición florística del territorio de México durante el Terciario. Con base en lo anterior, pueden hacerse inferencias de las condiciones climáticas y ambientales regionales en el pasado. También puede conocerse la influencia florística procedente de regiones geográficas distintas en la flora del Terciario de México, así como obtenerse información respecto a la historia evolutiva y distribución en el pasado de géneros o de grupos mayores de plantas.

Para lograr lo anterior, es indispensable identificar sistemáticamente hasta el nivel taxonómico más particular, cuando menos a la mayoría de las plantas, o aquellas de mayor abundancia, o aquellas que por poseer características especiales, brinden información significativa de la comunidad vegetal que formó el yacimiento.

Una vez logrado el primer paso, y mediante la aplicación crítica del principio del actualismo biológico, es necesario comparar los taxa identificados con los representantes fósiles y/o actuales más cercanos para conocer su forma de vida, hábitat y distribución

geográfica, y que a su vez, esta información permita hacer inferencias respecto a la comunidad vegetal y las condiciones ambientales regionales en el pasado. Para detectar las afinidades biogeográficas de la flora fósil estudiada, es necesario hacer una comparación con floras fósiles terciarias de otras regiones geográficas, así como una revisión de la historia evolutiva y de la distribución de los taxa presentes para complementar ambas con la información que se obtenga de la flora terciaria del centro-sur del estado de Puebla.

### Objetivos

Con base en lo anterior, y como un primer acercamiento al estudio de la flora fósil de la localidad "Los Ahuehuetes", en éste trabajo se pretende identificar y describir algunos de los restos fósiles que por su tipo o abundancia brinden información importante de la comunidad vegetal que formó el yacimiento. Los restos vegetales más frecuentes en esta flora son dos tipos de hojas y tres frutos distintos, y entre los elementos que por su tipo pueden brindar información importante de la comunidad vegetal, hay varios frutos de leguminosas y el cuerpo reproductivo macroscópico de un hongo. Debido a la gran diversidad de la flora, el presente trabajo fué circunscrito al estudio de órganos reproductivos, por lo que los objetos de estudio serán dos de los frutos más abundantes, seis frutos distintos de leguminosas y el cuerpo reproductivo macroscópico de un hongo. Para cada uno de los organismos estudiados, se harán comparaciones morfológicas y (en la medida de lo posible) anatómicas con organismos relacionados fósiles y/o actuales, se obtendrán datos respecto a la comunidad que representan, y se integrarán a la historia evolutiva del grupo taxonómico al que pertenecen.

### Yacimiento fosilífero "Los Ahuehuetes"

#### UBICACION

La localidad fosilífera donde se obtuvieron las plantas estudiadas aflora a 18° 35' N, 97° 55' W, en la parte central-sur del estado de Puebla, aproximadamente a 104 Km de su capital, y a 4.5 Km al norte-noroeste del poblado de Tepexi de Rodríguez (Fig. 1). Se encuentra en una zona que pertenece a la Provincia fisiográfica del sur de Puebla, y corresponde al extremo oriental de la cuenca del Río Balsas. La región está delimitada hacia el norte por el Eje Neovolcánico Transversal, hacia el este por el Sistema Montañoso del norte de Oaxaca y hacia el sur por la Sierra Madre del Sur.

Esta es una región con estacionalidad marcada con lluvias durante el verano, y en la que los ríos o cuerpos de agua permanentes son escasos. La zona entre Tepexi de Rodríguez

e Izúcar de Matamoros es un valle amplio, atravesado por el Río Atoyac. Uno de sus afluentes es el Río Axamilpa, que pasa muy cerca de Tepexi de Rodríguez, y en una pequeña porción de su margen sur se encuentra el afloramiento conocido como "Los Ahuehuetes", donde han sido colectadas las plantas fósiles.

### GEOLOGIA REGIONAL

El basamento litológico de la región está formado por rocas metamórficas del Complejo Acatlán del Terreno Mixteco, de edad paleozóica inferior (Pantoja Alor, 1990 [1992]). Por encima de las rocas metamórficas se encuentra una secuencia cretácica de aproximadamente 300 m de espesor, que se extiende del Barremiano o Aptiano inferior al Albiano superior, formada por calizas que constituyen los tres miembros de la Formación Tlayúa (Pantoja Alor, et al., 1988). El miembro inferior es de calizas masivas depositadas en un ambiente marino, y contiene fósiles de rudistas y ostreidos. El miembro intermedio es una caliza litográfica donde se han obtenido fósiles de peces, reptiles, algunos invertebrados y algunos restos vegetales, depositada en un ambiente somero en la zona de intermarea. El miembro superior está formado por calizas dolomíticas que representan un ambiente más continental (Pantoja Alor, 1990 [1992]).

Sobre las rocas cretácicas se encuentran los conglomerados continentales del Eoceno-Oligoceno de la Formación Tepexi el Viejo, recientemente descubierta y aún no descrita formalmente, y de la Formación Balsas (Pantoja Alor, 1990 [1992]).

La Formación Pié de Vaca cubre los estratos de la Formación Tepexi el Viejo, o puede encontrarse sobre cualquiera de los miembros de la Formación Tlayúa. Tiene un espesor de 53 m en su localidad tipo, y está subdividida en un miembro inferior (miembro Axamilpa) y un miembro superior (miembro Morelos) (J. Pantoja Alor, com. pers., 1992). Litológicamente, está formada por conglomerados, grava, arena, limo, arcilla, marga, travertino y calizas, y se depositó en un ambiente continental fluvio-lacustre (Pantoja Alor, 1990 [1992]). En las calizas lacustres del miembro inferior se encuentran huellas de camélidos, reptiles y un flamenco fosilizado.

El afloramiento conocido como "Los Ahuehuetes" es una secuencia sedimentaria continental, considerada perteneciente al miembro inferior de la Formación Pié de Vaca (J. Pantoja Alor, com. pers., 1992). Sin embargo, las observaciones realizadas en el campo y la información paleontológica obtenida hasta el momento, tanto de las calizas lacustres de la Formación Pié de Vaca, como de la localidad "Los Ahuehuetes", sugieren fuertemente que la relación estratigráfica entre ambas es compleja.

La parte más joven de la secuencia estratigráfica local está formada por las calizas lacustres de la Formación Agua de Luna, del Pleistoceno.



Fig. 1. Ubicación geográfica de la localidad "Los Ahuehuetes", en el margen Sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

## EDAD

Se ha considerado que la Formación Pié de Vaca se depositó durante el Plioceno (Pantoja Alor, 1990 [1992]), pero su relación estratigráfica con los conglomerados de la Formación Tepexi el Viejo admite que la edad máxima de la primera sea oligocénica (Pantoja Alor, com. pers., 1992). Sin embargo, por el estudio de las huellas de los camélidos que se encuentran en las calizas lacustres de la Formación Pié de Vaca, se ha determinado que la época más antigua en que estos estratos pudieron haberse depositado es durante el Mioceno (Cabral Perdomo, com. pers., 1993).

La composición macroflorística de la localidad "Los Ahuehuetes" sugiere fuertemente una edad mayor para esta secuencia. Esta observación es apoyada por los resultados de un análisis palinológico recientemente realizado por Martínez Hernández y Ramírez Arriaga. El espectro polínico obtenido para la localidad "Los Ahuehuetes" y zonas correlacionables muestra escasez de granos de *Quercus* y ausencia de granos de Asteraceae, así como presencia de granos del complejo *Momipites*, lo que se sugiere edad del Eoceno u Oligoceno para esta secuencia (Martínez Hernández y Ramírez Arriaga, com. pers., 1993).

Considerando que la posición estratigráfica de la Formación Pié de Vaca respecto a la Formación Tepexi el Viejo admite una edad máxima para la primera del Oligoceno, y los datos palinológicos admiten una edad mínima del Oligoceno, en este trabajo se considera que la localidad "Los Ahuehuetes" es oligocénica. Sin embargo, y en vista de los datos contradictorios respecto a la edad provenientes de fuentes paleontológicas, palinológicas y estratigráficas, cada vez resulta de mayor apremio la realización de un estudio geológico-estratigráfico detallado, que clarifique la relación entre la localidad "Los Ahuehuetes" y las calizas lacustres de la Formación Pié de Vaca, así como la fechación radiométrica de los estratos de "Los Ahuehuetes", para confirmar la edad oligocénica.

## LITOLOGIA, AMBIENTE DE DEPOSITO Y TIPO DE FOSILIZACION

La secuencia sedimentaria continental "Los Ahuehuetes" mide aproximadamente 19.5 m y litológicamente está formada por horizontes vulcanoclásticos alternantes de lutita, lutita arenosa, arenisca de grano fino y conglomerado (Fig. 2). Las plantas fósiles fueron colectadas de los tres paquetes basales de la secuencia, formados por lutita, arenisca y lutita respectivamente (Fig. 2)

El ambiente de depósito es lacustre o fluvial de energía baja. La existencia de un cuerpo de agua es demostrada por la presencia de restos de esqueletos de peces y conchas de bivalvos, y la existencia de corrientes suaves es evidenciada por pequeños lentes en la secuencia, y la orientación paralela de los restos vegetales en algunos estratos.

Las plantas fósiles están conservadas como compresiones carbonosas e impresiones. La calidad de la preservación depende de la textura y granulometría del sedimento en el que se encuentre el resto vegetal; aquellos conservados en limolita son de mediana a buena calidad, mientras que los que se encuentran en arenisca están mal preservados. En ciertos casos, sobre todo en los fósiles que se encuentran en limolita, quedan tejidos vegetales poco alterados, con diferentes grados de carbonización.

#### GENERALIDADES DE LA FLORA FOSIL Y ASPECTOS TAFONOMICOS

La flora de la localidad "Los Ahuehuetes" está representada por órganos aislados y frecuentemente fragmentados, que en su mayoría corresponden a plantas del grupo de las angiospermas. Sin embargo, un tipo de hoja ha sido interpretado preliminarmente como correspondiente a una conífera, y se encuentran también algunos fragmentos de frondas de helechos y restos escasos de ejes y esporangióforos de equisetos. Entre los restos no vegetales, se ha encontrado el cuerpo reproductivo macroscópico de un hongo, así como muestras de actividad fúngica en la lámina de varias hojas. También se han encontrado dos esqueletos pequeños incompletos de peces, unas cuantas conchas de bivalvos y gasterópodos y la pluma de un ave.

La gran mayoría de los fósiles corresponde a angiospermas (División Magnoliophyta). Entre los órganos vegetativos hay abundantes restos de hojas pequeñas a medianas, muchas de las cuales están fragmentadas, y folíolos aislados o unidos a porciones pequeñas del raquis. Hay también fragmentos pequeños de ramas delgadas carbonizadas o un poco más gruesas con tejidos vegetales poco carbonizados, y fragmentos de rizomas o estolones de los que salen hojas y raíces adventicias. Entre los órganos reproductivos hay algunas flores, ya sea aisladas o en fragmentos de inflorescencias, frutos, algunos de los cuales son muy frecuentes y abundantes, y varias semillas.

Generalmente, los restos vegetales están fragmentados e incompletos, y hasta ahora, a pesar de la abundancia de los restos fósiles y de la frecuencia de algunos de ellos, no se ha encontrado conexión orgánica alguna entre dos o más órganos. Lo anterior sugiere que muchas de las plantas preservadas eran alóctonas, y que pasaron por cierto grado de transporte terrestre, por viento o por corrientes de agua, antes de ser enterradas.

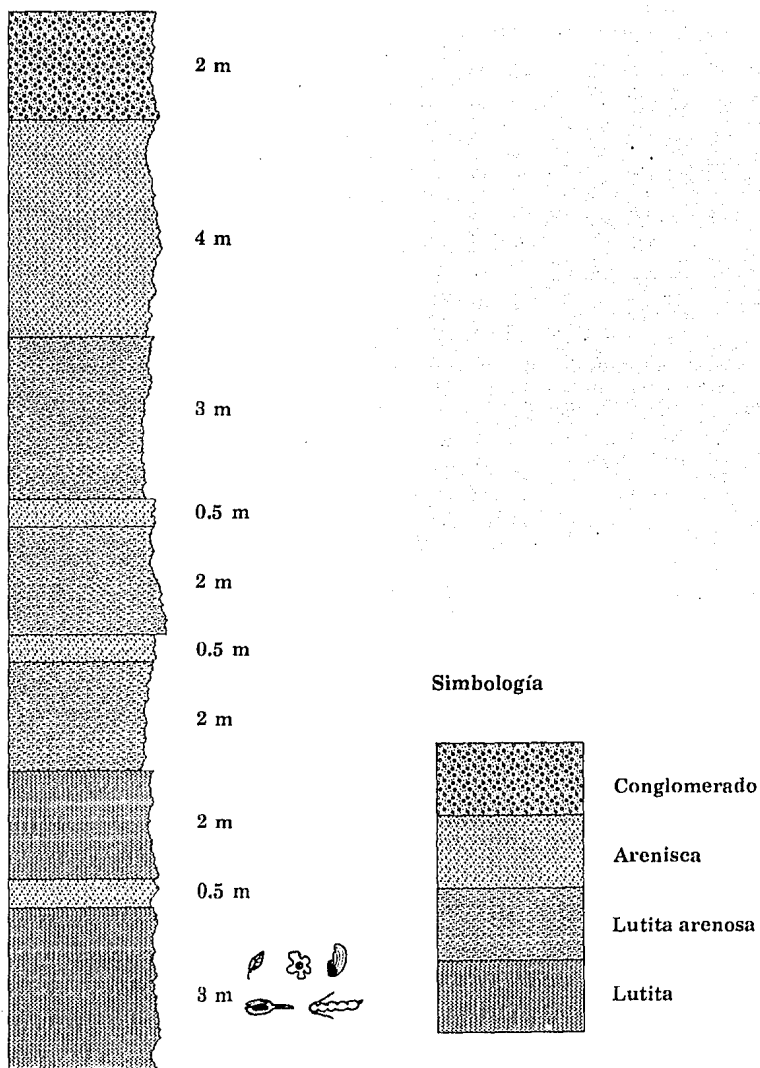


Fig. 2. Secuencia litológica a escala 1:100 de la localidad "Los Ahuehuetes". Las plantas fósiles fueron colectados en el estrato basal de lutita. En los estratos superiores de lutita arenosa, arenisca y conglomerado no hay restos de plantas fósiles.



## MATERIAL Y METODOS GENERALES

### Material

La colección de plantas fósiles de la localidad "Los Ahuehuetes" consiste de más de 1500 especímenes colectados, la mayoría de los cuales están depositados en el Instituto de Geología, y el resto en el Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, ambos de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los organismos estudiados son el cuerpo reproductivo macroscópico de un hongo (*Geastrum tepexensis*; Geasteraceae, Gasteromycetes), representado por un solo ejemplar carbonizado y la contraparte correspondiente, y ocho frutos distintos pertenecientes a cuatro Familias de dicotiledoneas (Magnoliopsida, Magnoliophyta). Los frutos estudiados son: *Eucommia constans* (Eucommiaceae, Eucommiales), representada por 150 especímenes; *Cedrelospermum manchesteri* (Ulmaceae, Urticales), representada por 70 especímenes, y adicionalmente las hojas de *Magdalenophyllum aequilaterum*, que probablemente fueron producidas por las mismas plantas, representadas por 4 especímenes; y *Prosopis lazarii*, *Mimosa tepexana*, *Lysiloma mixteca*, *Sophora sousae* y *Reinweberia ornithopoides* pertenecen a la Familia Leguminosae; cada especie está representada por un solo espécimen.

### Metodología general

Los fósiles fueron colectados en los estratos de la localidad "Los Ahuehuetes" mediante el uso de picos, cinceles y martillos. Los fósiles seleccionados para estudio fueron limpiados, y a cada uno se le asignó un número de control provisional para facilitar su manejo.

Los organismos estudiados fueron descritos morfológicamente e interpretados estructuralmente. Se hicieron observaciones a simple vista, con lupa, microscopio estereoscópico, microscopio de epifluorescencia y microscopio electrónico de barrido. El uso de una cámara lúcida para realizar dibujos de los fósiles contribuyó a la comprensión e interpretación de las estructuras preservadas.

Para aquellos fósiles con células, estructuras inorgánicas y tejidos preservados, se hicieron descripciones histológicas y anatómicas de los mismos. Se utilizó una técnica modificada de transferencia a acetato de celulosa. Esta técnica consiste en disolver perlas de acetato de celulosa sólido en acetona, y aplicar la solución resultante sobre el fósil con un pincel suave, dejando que se seque durante aproximadamente 5 minutos. Este procedimiento se repite hasta que el fósil haya recibido cuatro o cinco capas de acetato de celulosa, y una vez que éste ha secado perfectamente, la roca que porta al fósil se sumerje

en agua, permitiendo que la matriz se desmorone y se disuelva. Entonces, la película de acetato de celulosa con los restos carbonizados adheridos puede ser desprendida y montada en laminillas para su observación en el microscopio fotónico compuesto. En algunos casos, los fósiles transferidos fueron teñidos con azul de toluidina o con safranin y verde rápido, pero por lo general, se obtienen mejores resultados al dejar los fósiles sin teñir.

Una vez descritos, se hizo la identificación de los organismos fósiles con grupos de plantas la nivel taxonómico más particular que se pudiera alcanzar. Para lograr lo anterior, se hicieron consultas a la literatura, se buscó la orientación de especialistas en diversos grupos de plantas actuales y de especialistas en floras terciarias, y se hicieron observaciones y comparaciones directas con ejemplares de herbario. Cuando se presentan géneros o especies nuevas, la diagnosis correspondiente no aparece en latín, ya que el Artículo 36 del Código de Nomenclatura Botánica (1988) permite que los nombres para nuevos taxa de plantas fósiles sean validados con una diagnosis que no esté en latín.

Una vez identificados los organismos fósiles, se estableció una comparación morfológica, estructural, y cuando era posible, anatómica, con las plantas más cercanamente relacionadas, tanto fósiles como actuales. Lo anterior permitió obtener información acerca de los patrones de variación en espacio y tiempo para un mismo taxón, así como de su distribución en el pasado.

**PALEOBOTANICA SISTEMATICA**

## UN HONGO FOSIL (GEASTERACEAE; GASTEROMYCETES) DEL TERCIARIO DE PUEBLA, MEXICO

### Introducción

Los hongos fósiles son frecuentes como hifas y esporas dentro y entre tejidos de plantas, y su presencia indica una larga historia de interacciones mutualísticas, simbióticas y evolutivas complejas (Pirozynski y Hawksworth, 1988; Taylor y White, 1989). Kidston y Lang (1921), en sus trabajos acerca de las plantas fósiles tempranas de la localidad de Rhynie, mencionan la presencia de hongos, y reportes semejantes se han vuelto comunes conforme la frecuencia de trabajos detallados sobre plantas fósiles ha aumentado (e.g., Singer y Archangelsky, 1958; Dilcher, 1965; Dennis, 1970, 1976; Stubblefield y Banks, 1983; Stubblefield, Taylor y Beck, 1985; Taylor, 1990). A partir de varios estudios recientes (e.g., Currah y Stockey, 1991; Stubblefield y Banks, 1983; Stubblefield y Taylor, 1983; Stubblefield, Taylor y Beck, 1985; Stubblefield, Taylor y Trappe, 1987; Stubblefield, et al., 1983; White y Taylor, 1988; Taylor, 1990; Taylor y White, 1989) es claro que el registro fósil de los hongos puede contribuir de manera importante a una mejor comprensión de la distribución de los hongos en espacio y tiempo. Sin embargo, aunque existen reportes numerosos de hongos fósiles, las estructuras fúngicas complejas, como las fructificaciones anamórficas o teleomórficas de vida libre, son extremadamente raras en el registro fósil (cf. Tiffney y Barghoorn, 1974).

En 1991 fue encontrado el cuerpo reproductivo macroscópico de un hongo perteneciente a Gasteromycetes en los estratos portadores de plantas de la localidad "Los Ahuehuetes" (Magallón Puebla y Cevallos Ferriz, 1991a). El único espécimen encontrado es una compresión carbonosa, con su correspondiente impresión, de un cuerpo formador de esporas conspicuo (basidiocarp) que consiste en una capa externa en forma de estrella, el exoperidio, y en una capa interna membranosa, el endoperidio. Entre los Gasteromycetes vivientes, sólo tres géneros tienen exoperidios en forma de estrella. Estos son *Geastrum* Pers. (Geasteraceae; Lycoperdales), *Astraeus* Morgan y *Myriostoma* Desv. (Astraeaceae; Sclerodermatales). Cuando los hongos de estos géneros alcanzan la madurez, el exoperidio, inicialmente una estructura globosa o en forma de huevo, se rompe formando radios y adquiriendo la forma de estrella, dejando expuesto un saco interno, el endoperidio, que contiene una masa de esporas. En *Geastrum* y *Astraeus*, las esporas son liberadas a través de una sola abertura, mientras que en *Myriostoma*, se forman varias aberturas. La forma de estrella del exoperidio abierto es la razón por la cual los hongos de estos géneros son llamados informalmente "estrellas de la tierra". En algunos casos (e.g., *Astraeus*

*hygrometricus* Morgan), los radios del exoperidio son higroscópicos, y se abren y se cierran en respuesta al incremento o decremento de la humedad en el ambiente.

El hongo fósil de la localidad "Los Ahuehuetes" muestra características morfológicas similares a las de *Geastrum* y *Astraeus*. Sin embargo, observaciones detalladas muestran características que lo asocian con el género *Geastrum*. Debido a que el espécimen fósil no puede ser asociado con certeza con una especie viviente, se propone una nueva especie para este ejemplar, *Geastrum tepexensis* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz.

Los reportes previos de Lycoperdales fósiles consisten solamente de *Bovista plumbaea* Pers. (Lycoperdaceae) de estratos del Pleistoceno de Alaska (Chaney y Mason, 1936) y *Geaster florissantensis* Cockerell (Geasteraceae) del Terciario de Colorado (Cockerell, 1908). Sin embargo, aunque *Geaster* (= *Geastrum*) *florissantensis*, el único reporte anterior de una estrella de la tierra fósil, ha sido aceptado por algunos autores (e.g., Pia, 1927; Pirozynski, 1976; Stewart, 1983), una revisión reciente del material original sugiere que la asignación de este ejemplar dentro de Gasteromycetes no es correcta (Tiffney, 1981).

## Material y Métodos

El basidiocarpo fósil fue comparado con estrellas de la tierra vivientes de los géneros *Geastrum* y *Astraeus*. Las observaciones de la forma externa fueron hechas bajo el microscopio estereoscópico. Porciones pequeñas de los restos carbonizados del endoperidio fueron desprendidos con una cinta adhesiva, y fueron examinados con microscopía electrónica de barrido, con el objeto de encontrar esporas entre los tejidos internos fértiles (gleba) y/o el himenio (un tejido organizado formado principalmente por basidios, presente en *Geastrum* pero ausente en *Astraeus*). La superficie del exoperidio fue observada directamente bajo el microscopio electrónico de barrido, y la composición mineralógica del espécimen se obtuvo mediante un analizador de espectros. Un trozo de la roca que porta al hongo fósil fue cortado y macerado para realizar un análisis palinológico. La roca fue sometida a tratamiento con HCl durante 24 hrs. y con HF durante 12 hrs. para eliminar carbonatos y silicatos previamente a la aplicación de técnicas estandarizadas de acetólisis y flotación para la obtención de esporas. Adicionalmente, una pequeña muestra de la película carbonosa del endoperidio fue raspada del fósil y sometida directamente a la técnica de acetólisis. En ambos casos, se utilizó una solución acetolítica de 90% de anhídrido acético y 10% de ácido sulfhídrico a 70° C durante 10 mins.

Los especímenes fósiles están alojados en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, con números de catálogo IGM-Pb 2573-630 e IGM-Pb 2573-631 para la parte y la contraparte respectivamente.

## Descripción Sistemática

REINO: Fungi

DIVISION: Basidiomycotina

SERIE: Gasteromycetes

ORDEN: Lycoperdales

FAMILIA: Geasteraceae

GENERO: *Gastrum* Person

ESPECIE: *Gastrum tepexensis* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (1993a)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-PB 2573-630, Figs. 2-6.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *tepexensis* se refiere al poblado cercano de Tepexi de Rodríguez.

DIAGNOSIS: Basidiocarpo con exoperidio abierto, en forma de estrella, de 2.5 cm de diámetro máximo, dividido radialmente en 10 segmentos (radios), cada uno de contorno triangular a rectangular, y con el ápice recurvado y doblado debajo de porciones más proximales del radio; algunos radios con un patrón superficial reticulado; endoperidio de contorno circular, 1.3 cm de diámetro, relieve superficial irregular y con un ostíolo pequeño excéntrico rodeado por una protuberancia cónica; esporas asociadas globosas, verrucadas, de 3.5 a 7.0  $\mu$ m de diámetro.

### DESCRIPCION

Basidiocarpo consistente en un exoperidio abierto en forma de estrella, y un endoperidio central (Fig. 2). El exoperidio tiene un contorno irregular, de 2.0 cm de diámetro mínimo a 2.5 cm de diámetro máximo, y está subdividido en diez segmentos radiales (radios) que no se traslapan entre sí. Los radios tienen una longitud de 5.0 a 7.0 mm y anchura variable, de 4.4 a 9.6 mm en su parte basal más ancha. Los radios son atenuados en grado variable desde su base, que está en contacto con los radios vecinos, hasta el ápice ampliamente agudo. Algunos radios son triangulares (Figs. 2-3), mientras que otros son muy poco atenuados y casi rectangulares (Fig. 4). Algunos radios se dividen distalmente (Fig. 4), y todos tienen ápice trunco (Figs. 2-4). La porción trunca de uno de los radios fue excavada con una aguja de acero, y el ápice del radio fue encontrado debajo de la superficie excavada (Fig. 5), indicando que los radios se recurvaban y se doblaban sobre sí mismos. En algunos radios hay un patrón reticulado muy sutil que cubre su superficie (Figs. 2-3).

El endoperidio central es de contorno circular, aproximadamente de 1.3 cm de diámetro, y tiene un relieve superficial irregular. La parte marginal del endoperidio está elevada; una depresión en forma anillo es inmediatamente interna, y el centro es un poco elevado y oscuro (Fig. 2). Una protuberancia cónica excéntrica con una abertura central corresponde al ostiolo (Fig. 6).

No se observó detalle celular alguno en la superficie del basidiocarpo fósil. Sin embargo, las muestras transferidas de la superficie del endoperidio que fueron examinadas con microscopía electrónica de barrido mostraron una retícula fina irregular (Fig. 7) con cavidades de cerca de 0.5  $\mu\text{m}$  de diámetro. La misma retícula fue detectada en la superficie de los radios, donde también son evidentes estructuras alargadas de naturaleza desconocida (Fig. 8). La retícula y las estructuras alargadas están compuestas principalmente de sílice, lo que fue determinado mediante un análisis de espectro.

No se observaron esporas sobre la superficie del endoperidio. Sin embargo, unas cuantas esporas de hongos fueron obtenidas mediante la técnica de acetólisis a partir de un fragmento del endoperidio. Las esporas miden de 3.5 a 7.0  $\mu\text{m}$  de diámetro, son globosas, con superficie verrucada (Figs. 9-10). Varias esporas de hongos fueron también obtenidas por acetólisis del fragmento de roca que porta al fósil, y algunas de éstas son similares a las que se obtuvieron del endoperidio (Fig. 11).

## Discusión

Las características del fósil indican que se trata de un hongo que había alcanzado la madurez, pues el exoperidio se había abierto formando radios recurvados exponiendo al endoperidio. El exoperidio en forma de estrella relaciona morfológicamente a los hongos de los géneros *Geastrum*, *Astraeus* y *Myriostoma*, pero, a pesar de la semejanza en forma de los basidiocarpos maduros de los tres, existen diferencias importantes entre ellos (Tabla 1).

Los radios del exoperidio de *Geastrum tepexensis* tienen una superficie interna lisa no fisurada. Los radios tenían cierta flexibilidad, como es puesto en evidencia por sus ápices recurvados, que están doblados debajo de partes más proximales, al igual que los radios de ejemplares secos de *Geastrum* actual (cf. Figs. 2, 12). Los radios de *Astraeus* son gruesos y carnosos, lo que impide que se recurven, y en especímenes maduros, la superficie interna muestra fisuras profundas (Fig. 13). El patrón reticulado sutil que se observa en algunos de los radios de *G. tepexensis* es muy diferente a las fisuras profundas en los radios de *Astraeus* (Fig. 13), y probablemente es resultado de la compresión y carbonización desigual de la materia orgánica.

No se encontró rastro alguno de un himenio en las muestras del endoperidio examinadas. Su ausencia no puede ser usada como evidencia para asignar al hongo fósil al

género *Astraeus*, en el que no se forma un himenio (Dring, 1973; Miller y Miller, 1988), pues el himenio pudo haber estado presente en las etapas tempranas de desarrollo del hongo fosilizado, pero haberse perdido al alcanzar la madurez, como ocurre en *Geastrum* (Dring, 1973), o simplemente, no haberse preservado.

La retícula observada en el endoperidio puede ser interpretada como la gleba lagunar de *Astaeus* (Dring, 1973), en la que es posible encontrar sflíce (E. Pérez Silva, com. pers., 1991). Sin embargo, el tamaño reducido de las cavidades de la retícula probablemente indican que no se trata de una estructura orgánica, sino que más bien, se formó secundariamente, durante la diagénesis. La presencia de una retícula similar en la superficie de los radios del exoperidio apoyan fuertemente esta última posibilidad.

Una característica diagnóstica importante que separa a *Geastrum* y *Astraeus* es la presencia de una pseudocolumela central en el primer género (Miller y Miller, 1988). En el basidiocarpo fósil no se encuentran indicios de una columela o pseudocolumela. Sin embargo, debido al tipo de fosilización, las estructuras internas no están preservadas. Al igual que en el caso del himenio, la ausencia de la pseudocolumela no puede usarse para relacionar al fósil con *Astraeus*, ya que su ausencia probablemente se debe a un efecto del proceso de fosilización.

La presencia de un solo ostiolo en el endoperidio del basidiocarpo fósil lo relaciona con *Geastrum*, en donde hay un ostiolo delimitado por un peristoma o disco (Miller y Miller, 1988). El ostiolo de *G. tepexensis* está delimitado por una protuberancia cónica que probablemente representa un peristoma (cf. Figs. 6, 12). La presencia de un ostiolo en *G. tepexensis* marca una diferencia con *Astraeus*, donde las esporas son liberadas del endoperidio a través de una ranura apical (Miller y Miller, 1988), y de *Myriostoma*, donde el endoperidio se abre formando varios poros lacerados alargados (Miller y Miller, 1988).

Las basidiosporas de los géneros actuales *Geastrum* y *Astraeus* son globosas y usualmente tienen ornamentación superficial espinosa o verrucada. Sin embargo, carecen de alguna característica especial que las distinga de las esporas de otros hongos. La principal diferencia entre las esporas de *Astraeus* y *Geastrum* actuales es su tamaño. Aquellas de *Astraeus* miden de 7 a 11  $\mu\text{m}$  de diámetro, mientras que las de *Geastrum* miden de 2.5 a 10  $\mu\text{m}$  de diámetro, aunque generalmente son menores de 5  $\mu\text{m}$  (Pérez Silva, com. pers., 1992). También hay diferencias en la ornamentación de la pared de la espóra (Tabla 1). Las esporas de la mayoría de las especies de *Geastrum* pueden diferenciarse sólo por pequeñas variaciones de tamaño de la ornamentación de la pared (cf. Coker y Couch, 1928).

Algunas de las esporas obtenidas del fragmento de roca que porta al fósil tienen características semejantes a las de *Geastrum*. Aunque parece factible que estas esporas dispersas hayan sido producidas por el hongo fosilizado, su presencia en el sedimento no



puede ser usada como evidencia conclusiva de la afinidad genérica del macrofósil, ya que ni el basidiocarpio ni las esporas están preservados *in situ*. El basidiocarpio fue transportado al lugar donde eventualmente se fosilizó, y las esporas cercanas pudieron haber sido producidas por éste, o por cualquier otro hongo que se encontrara cerca de la cuenca de depósito. Sin embargo, las esporas que se obtuvieron del endoperidio del hongo fósil pueden relacionarse con las de *Geastrum*, lo cual sugiere que las esporas semejantes obtenidas de la matriz de roca pudieron haber sido producidas por el hongo fósil.

Las características morfológicas del basidiocarpio fósil lo relacionan con el género *Geastrum*, más que con *Astraeus* o *Myrrostoma*. Sin embargo, las características preservadas en el fósil son insuficientes para situarlo dentro de una especie viviente. La falta de datos respecto al grado en que los cambios en un mismo linaje se reflejan en la forma del basidiocarpio impiden hacer suposiciones de la posibilidad de que el hongo fósil de Tepexi de Rodríguez represente una forma ancestral de alguna especie viviente.

La condición aislada y fragmentaria de la mayoría de las plantas fósiles en el yacimiento sugiere que se depositaron alóctonamente. Sin embargo, el hecho de que el delicado basidiocarpio de *Geastrum* se encuentre completo indica que este organismo vivía muy cerca del sitio de depósito, que no fue afectado por el transporte y que fue enterrado rápidamente. Lo anterior indica que tanto elementos alóctonos como (pseudo) autóctonos forman parte del yacimiento.

El reporte de un basidiocarpio de *Geastrum* en los estratos de la localidad "Los Ahuehuetes" representa el segundo reporte de macrofósiles de hongos para los trópicos, con solamente *Coprinites dominicana* (Coprinaceae; Agaricales) de los depósitos de ambar del Eoceno de la República Dominicana conocido previamente (Poinar y Singer, 1990). *Geastrum tepexensis* es el espécimen más antiguo conocido de Geasteraceae, y su presencia en estratos del Oligoceno puede brindar información importante respecto a la distribución geográfica a través del tiempo y de la historia evolutiva de Lycoperdales.

TABLA 1. Características morfológicas y reproductivas de *Geastrum tepexensis* y los géneros *Geastrum* (Geasteraceae; Lycoperdales), *Astraeus* y *Myriostoma* (Astraeaceae; Sclerodermatales), tomadas de Dring (1973) y Miller y Miller (1988). Vease en el texto la discusión de los caracteres de *G. tepexensis*.

	<i>Geastrum tepexensis</i>	<i>Geastrum</i>	<i>Astraeus</i>	<i>Myriostoma</i>
Exoperidio	Flexible. Superficie interna de los radios lisa, sólo un patrón reticulado sutil en algunos radios, probablemente debido a diagénesis.	Delgada y flexible. Superficie interna de los radios lisa.	Duro, coriáceo y carnoso. Superficie interna de los radios con fisuras profundas que forman un retículo.	Flexible y recurvado. Superficie interna de los radios lisa y sin fisuras.
Endoperidio (liberación de esporas)	Un solo ostiolo rodeado por una protuberancia cónica que representa al peristoma.	Un solo ostiolo delimitado por un peristoma o disco.	Una sola ranura.	Múltiples poros lacerados.
Himenio	Presencia desconocida	Presente. Basidios forman un himenio continuo en etapas tempranas del desarrollo, pero éste se pierde en la madurez.	Ausente. Basidios aislados, distribuidos entre la gleba o en grupos pequeños.	Ausente. Basidios no organizados en un himenio.
Desarrollo de la gleba	Desconocido	Forado	Lagunar	Lagunar
Columela	Presencia desconocida	Pseudocolumela central ovoide	Ausente	Ausente
Esporas	Globosas con ornamentación superficial verrucada. 3.5 a 7.0 µm de diámetro.	Globosas o subglobosas, verrucadas o equinadas, a veces lisas, rara vez reticuladas. 2.5 a 10 µm de diámetro.	Globosas, irregularmente verrucadas o reticuladas. 7.0 a 11.0 µm de diámetro.	Globosas, verrucadas, subreticuladas. 5.8 a 7.6 µm de diámetro.

FIGURAS 2-13. *Geastrum tepexensis*, esporas y estrellas de la tierra actuales.

2. *Geastrum tepexensis* mostrando exoperidio abierto (Ex) formando radios irregulares triangulares a rectangulares con ápices truncos. Un retículo irregular, sutil es visible en algunos radios. El endoperidio (En) en posición central muestra un relieve superficial irregular. Escala = 5 mm.

3. Radio del exoperidio (R) de forma triangular y ápice trunco. Escala = 5 mm.

4. Radio del exoperidio de forma rectangular (R). El radio se divide distalmente (flecha) formando dos segmentos de anchura desigual. Escala = 5 mm.

5. Radio del exoperidio preparado. La parte distal del radio fue quitada con una aguja, y debajo de la porción excavada, en un nivel inferior, se encontró la parte apical del radio (flecha), que estaba doblada. Comparese el radio en la esquina superior izquierda de la Fig. 3, que representa al radio antes de su preparación. Escala = 5 mm.

6. Endoperidio mostrando relieve superficial irregular. La flecha indica la protuberancia cónica excéntrica que rodea una abertura correspondiente al ostiolo. Comparese el ostiolo de *Geastrum* sp. de la Fig. 12. Escala = 5 mm.

7. Micrografía electrónica de la retícula en una muestra del endoperidio de *Geastrum tepexensis*. Escala = 1  $\mu$ m.

8. Micrografía electrónica de la retícula y estructuras alargadas en la superficie de los radios del exoperidio de *Geastrum tepexensis*. Escala = 10  $\mu$ m.

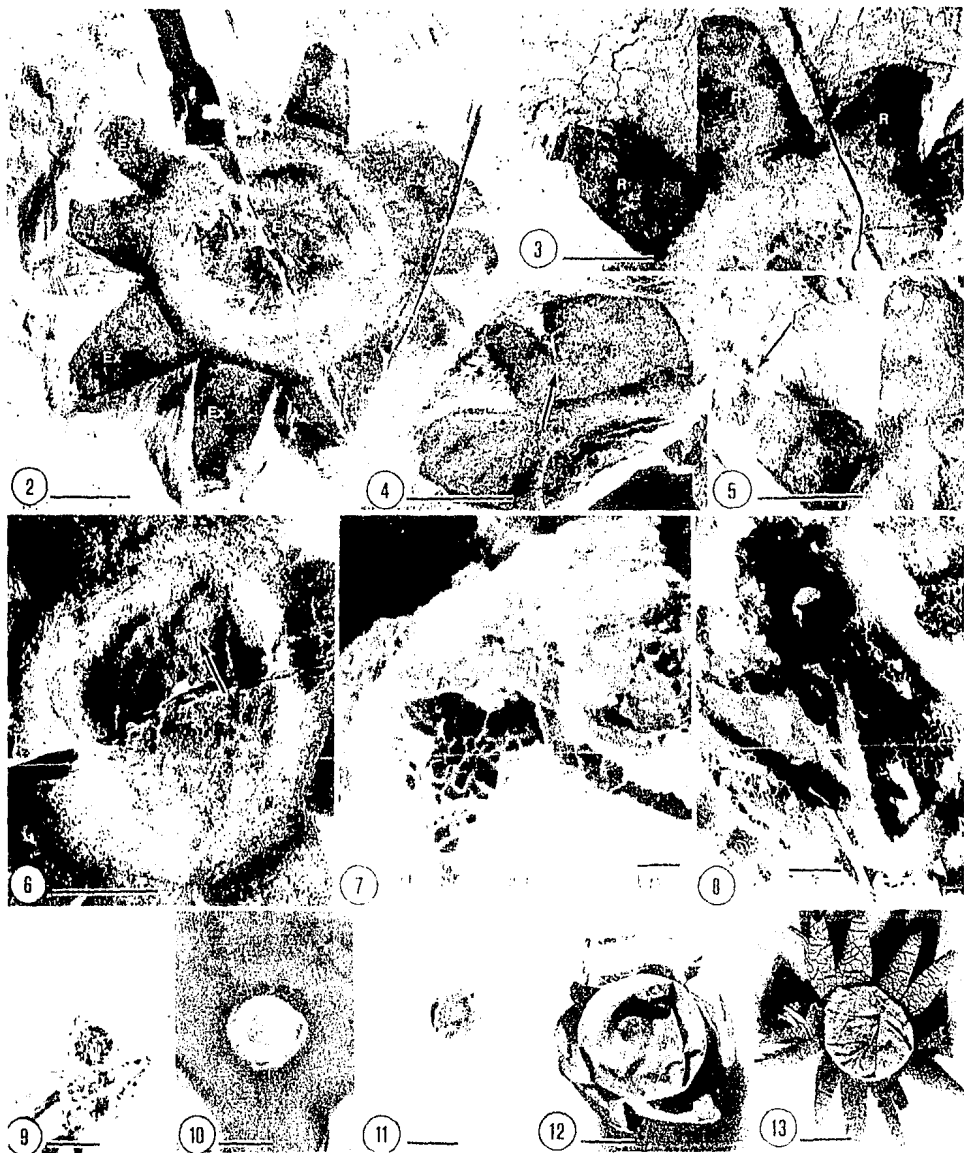
9. Espora obtenida del endoperidio de *Geastrum tepexensis*, globosa y verrucada, ca. 3.5  $\mu$ m de diámetro. Escala = 5  $\mu$ m.

10. Espora obtenida del endoperidio de *Geastrum tepexensis*, globosa y verrucada, ca. 6.5  $\mu$ m de diámetro. Escala = 5  $\mu$ m.

11. Espora obtenida de la roca que porta al fósil, globosa, verrucada, ca. 5.0  $\mu$ m de diámetro. Escala = 5  $\mu$ m.

12. *Geastrum* sp. Espécimen seco mostrando exoperidio abierto con radios lisos, doblados sobre sí mismos. El endoperidio está ligeramente doblado y el opérculo es ligeramente excéntrico. Escala = 1 cm.

13. *Astraeus hygrometricus*. Espécimen seco mostrando exoperidio abierto con radios gruesos y coriáceos. Nótese las fisuras profundas que forman un retículo en la superficie interna de los radios. El endoperidio está doblado sobre sí mismo. Escala = 1 cm.



# FRUTOS DE *Eucommia constans* n. sp. DE ESTRATOS DEL TERCIARIO DE PUEBLA, MEXICO; COMPARACION MORFOLOGICA Y ANATOMICA CON *Eucommia ulmoides* OLIVER

## Introducción

*Eucommia ulmoides* Oliver es el único representante viviente de un grupo de plantas que ha habitado el hemisferio norte desde el Terciario temprano. La combinación particular de caracteres morfológicos, anatómicos y embriológicos que se encuentra en la planta viviente ha causado dificultades en la elucidación de las relaciones filogenéticas del género. Muchos autores consideran que *Eucommia* pertenece a una familia (e.g., Tippo, 1940; Varossieau, 1942; Wolfe, 1989; Thorne, 1992) o a un orden propio (e.g., Takhtajan, 1961 [1981]; Cronquist, 1981).

Desde el establecimiento del género por Oliver en 1890, la relación de *Eucommia* con otros taxa ha sido objeto de controversia. Este género fue situado dentro de la familia Hamamelidaceae por Solereder (1899) con base en la estructura de las flores y la madera, antes de que la familia Eucommiaceae fuese establecida por van Tieghem (1900). Wettstein (1901, 1911, 1924) y Hutchinson (1924, 1926) relacionaron cercanamente a *Eucommia* con Hamamelidaceae, pero mantuvieron al género independiente, y Thorne (1973), con base en caracteres florales y polínicos, número cromosómico y evidencias químicas, la asignó a un suborden independiente dentro de Hamamelidales. Debido al hábito general de la planta y al tipo de fruto, Oliver (1890) sugirió que *Eucommia* estaba relacionada con Ulmaceae, y tal idea fue apoyada posteriormente por Wettstein (1935), Tippo (1940), por características anatómicas del xilema secundario y por Varossieau (1942), por caracteres anatómicos y morfológicos y el tipo de fruto. Takhtajan (1961 [1981]) y Cronquist (1981) relacionan a *Eucommia* con Hamamelidales y con Ulmaceae de Urticales, apoyando la propuesta de Nêmejc (1956) de establecer un orden independiente denominado Eucommiales.

Aunque *Eucommia* ha sido frecuentemente asociado con Hamamelidales y Urticales, varios autores la relacionan con otros grupos. Tomando en consideración el patrón de venación de las hojas, Wolfe (1973) la relacionó con los grupos primitivos de Rosidae, pero en 1989, el mismo autor apoya una relación con el grupo de Violaes-Theales, en especial con *Stachyurus* (Wolfe, 1989), con base en la arquitectura de las hojas y las características anatómicas del xilema. Oliver sugirió una relación con *Euptelea*, y en 1895 situó a *Eucommia* dentro de Trochodendraceae *sensu* Prantl (cf. Varossieau, 1942). Solereder (1899) y Harms (1897) sugirieron una relación con *Euptela* y *Cercidiphyllum*, y más recientemente, los resultados de un análisis cladístico preliminar realizado por Hufford y Crane (1989) sitúan *Eucommia* como taxón hermano de *Euptelea*, y estos dos como taxón hermano de un

grupo formando por *Cercidiphyllum* y *Myrothamnus*. Thorne (1992) incluye *Eucommiaceae* dentro de *Corineae*, de *Cornales*. Algunos de los microfósiles más antiguos conocidos de *Eucommia* son frutos que comparten las peculiares características morfológicas y estructurales básicas de la especie actual, por lo que no proporcionan información adicional que permita asociar el género con otros taxa actuales.

El género *Eucommia* tiene una distribución en el hemisferio norte que ha variado en extensión a lo largo del tiempo. Los frutos más antiguos de *Eucommia* son de estratos del Eoceno, aunque hojas pertenecientes a *Eucommia serrata* Brown han sido reportadas para el Paleoceno de Norteamérica (Brown, 1962). Se conocen frutos de *Eucommia* del Eoceno de Norteamérica (de las Formaciones Claiborne, Clarino y Green River; Berry, 1930; Brown, 1940; Call, com. pers., 1993), y frutos de *Eucommia kobayashi* Huzioka, también del Eoceno, han sido reportados para Japón (Huzioka, 1961). Se conocen frutos de *Eucommia montana* Brown de estratos del Oligoceno de Norteamérica (Brown, 1940; Becker, 1960, 1961, 1969, 1972; V. B. Call, com. pers., 1993), y frutos de *Eucommia borissovi* Akhmetiev han sido reportados de sedimentos del Oligoceno del norte de Asia (Akhmetiev, 1991). Los reportes de *Eucommia* en estratos del Eoceno y Oligoceno son más numerosos para Norteamérica que para el Viejo Mundo. Los frutos de *E. montana* del Mioceno más inferior de Montana (Becker, 1969, 1972) representan la última aparición del género en latitudes medias de Norteamérica, sin embargo, en el Viejo Mundo, hay un incremento tanto en el número de especies como en las localidades fosilíferas que contienen frutos de *Eucommia*. Los reportes del Mioceno incluyen *Eucommia europaea* Mädlar (von Trautwein y Gregor, 1989; van der Burgh, 1987a; Andreánszky, 1959) y *E. ulmoides* (Szafer, 1961; Givulescu, 1990) en Europa; *Eucommia sibirica* Dorofeev y *Eucommia caucasica* Dorofeev (Dorofeev, 1974) del norte de Asia, y *Eucommia japonica* Tanai de varias localidades de Japón (Tanai, 1961; Ishida, 1970; Tanai y Suzuki, 1972). Los reportes del Plioceno incluyen *E. europaea* de varias localidades de Europa (Geissert, 1979 [1980]; Mädlar, 1939; Baas, 1932 [como *Eucommia ulmoides*, cf. Kirchheimer, 1957]; Reid y Reid, 1915 [como *Carpolithes* sp., cf. Kirchheimer, 1957]; van der Burgh, 1987b; Szafer, 1954) y *E. ulmoides* de Japón (Miki, 1941). Tal vez, el fósil más reciente de *Eucommia* es *Eucommia* sp., del Pleistoceno inferior de Europa (Gregor, 1986). En el Reciente, el género solamente está representado por *E. ulmoides*, cuyas poblaciones naturales habitan regiones del oeste y centro de China, siendo ésta una distribución claramente relictual.

Más de 150 frutos pertenecientes a *Eucommia* han sido obtenidos de la localidad "Los Ahuehuetes". Estos frutos fueron comparados con especies fósiles cercanamente relacionadas, en particular con aquellas de latitudes medias de Norteamérica, lo que

permitió el reconocimiento de una nueva especie, *Eucommia constans* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (Magallón Puebla y Cevallos Ferriz, 1991b, 1992a, en prensa a).

### Material y Métodos

Con la finalidad de lograr una comprensión e interpretación de la estructura del fruto y de los tejidos preservados de *Eucommia constans*, se hicieron comparaciones morfológicas y anatómicas con frutos de *Eucommia ulmoides* de la época actual. Se usaron microscopios estereoscópico, fotónico compuesto y electrónico de barrido para hacer observaciones morfológicas de *Eucommia constans* y de *Eucommia ulmoides*. Los frutos de *Eucommia constans* fueron comparados directamente con frutos del mismo género de la Formación Claiborne del Eoceno medio (Tennessee y Mississippi), Formación Green River del Eoceno medio (Utah y Colorado), Formación Clarno del Eoceno medio a superior (Oregon) y de varias localidades del Oligoceno a Mioceno más inferior de Montana.

Los tejidos preservados en los frutos fósiles fueron recuperados mediante la aplicación de la técnica modificada de transferencia a acetato de celulosa ya descrita. Los frutos de *Eucommia ulmoides* fueron sometidos a técnicas histológicas y de corte estandarizadas. Los frutos fueron cortados longitudinalmente en mitades para permitir una deshidratación e infiltración completa con parafina Paraplast o con resina JB4. Los cortes fueron hechos con un microtomo rotatorio para los especímenes infiltrados en parafina, y con un ultramicrotomo para aquellos infiltrados en resina. Los cortes fueron teñidos con azul de toluidina o con safranina y verde rápido, y fueron montados en preparaciones para posteriormente ser observados bajo el microscopio fotónico compuesto.

Los especímenes fósiles y el material actual de comparación están depositados en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

### Descripción Sistemática

REINO: Plantae

DIVISION: Magnoliophyta

CLASE: Magnoliopsida

ORDEN: Eucommiales

FAMILIA: Eucommiaceae

GENERO: *Eucommia* Oliver

ESPECIE: *Eucommia constans* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa a)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-632. Fig. 2.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *constans* se refiere a la escasa variabilidad en la forma de los frutos en la población, y a que esta especie indica la persistencia del género en América.

DIAGNOSIS: Sámara formada por un estipe alargado, triangular estrecho, atenuado, y un cuerpo alado elíptico a oval asimétrico, constituido por dos carpelos desarrollados desigualmente y separados terminalmente, formando una muesca excéntrica cerca del ápice del fruto; las partes terminales libres de los carpelos portan superficies estigmáticas; el endocarpo es oval, situado en el centro del cuerpo, inmediatamente proximal a la muesca; la sutura entre los carpelos está desplazada hacia un lado y corre desde la base del fruto hasta la base de la muesca; los haces carpelares dorsales siguen el contorno del fruto muy cerca del margen y convergen hacia la muesca estigmática; los haces marginales están asociados a la sutura; las venas que cubren el endocarpo están orientadas longitudinal u oblicuamente, y se ramifican y anastomosan formando una red. Epidermis formada por células de pared delgada, poligonales a redondeadas, y montículos cónicos con una perforación circular apical; restos del endocarpo consistentes en una capa de esclereidas con paredes anticlinales engrosadas que contienen un cuerpo cúbico con protuberancias superficiales cónicas pequeñas; laticíferos representados por látex solidificado asociado a haces vasculares, y en paquetes perpendiculares a las venas que cubren el endocarpo.

### DESCRIPCION

Sámaras comprimidas con un estipe basal alargado y un cuerpo (*sensu* Call y Dilcher, 1992; i.e., [fruit body] parte de la sámara que encierra a la semilla) distal alado, ancho y elíptico que contiene una semilla (Figs. 2-7). Hay una articulación en la base del estipe (Fig. 3); el estipe mide 3.9 mm de longitud (1.6-8.4 mm), y corresponde aproximadamente a 1/3 de la longitud total del fruto (Figs. 2-4). El cuerpo distal alado mide 12.4 mm de longitud (9.4-15.6 mm) y 5.8 mm de anchura (4.4-7.2 mm), es asimétrico, elíptico, con un lado más prominente que el opuesto (Figs. 2-3, 5). El ápice es redondeado y tiene una muesca casi terminal, desplazada hacia el lado menos prominente del fruto. El endocarpo corresponde a una zona oval oscura en el centro del cuerpo del fruto, situada proximalmente a la muesca (Figs. 2-3, 5). El endocarpo mide 8.7 mm de longitud (6.4-12.4 mm), 3.0 mm de anchura (2.2-4.4 mm) y su eje longitudinal es ligeramente oblicuo con respecto al eje longitudinal del fruto.



La sámara está formada por dos carpelos desarrollados desigualmente, que están fusionados a lo largo de sus márgenes y separados terminalmente (Figs. 2-3), formando una muesca excéntrica cerca del ápice del fruto. Cada carpelo tiene una superficie estigmática en su parte libre, recubriendo las paredes de la muesca (Fig. 5). La sutura entre los carpelos aparece como una banda longitudinal que corre desde la base del fruto hasta la base de la muesca. Debido al desarrollo diferencial de los carpelos, la sutura ocupa una posición lateral (Figs. 2-3). El carpelo menos desarrollado (infértil) no contiene semilla y solamente constituye un lado del ala. El carpelo desarrollado (fértil) contiene una semilla, forma el lado opuesto del ala, y cerca de los márgenes carpelares forma el lóculo (Figs. 2-3).

Los tejidos vasculares consisten en dos haces dorsales, cada uno correspondiente a un carpelo, y las venas que cubren la región del endocarpo en el carpelo desarrollado (Figs. 2-6). Los haces carpelares marginales solamente pueden distinguirse en observaciones anatómicas.

Los haces dorsales se extienden de la base al ápice del fruto, siguiendo el contorno del margen. El ala forma una pequeña extensión hacia afuera de cada haz dorsal (Fig. 6). Los haces convergen hacia la muesca estigmática, curvándose y pasando paralelamente a las paredes de la muesca, sin vascularizar directamente las superficies estigmáticas (Fig. 2). El haz del carpelo infértil termina en esta región, pero el haz del carpelo fértil continúa hasta llegar al endocarpo, donde forma numerosas venas orientadas longitudinal a oblicuamente, que se ramifican bajo un patrón constante formando una red situada por encima de la región del endocarpo. Las terminaciones de estas venas radían hacia el ala y hacia la base del fruto (Fig. 7).

Se encuentran células preservadas correspondientes a epidermis, montículos estomáticos, parte del endocarpo y restos de los haces dorsales, marginales y de venas por encima del endocarpo. Debido al tipo de preservación de los frutos fósiles, todas las células se observan en vista superficial.

La epidermis está formada por una sola capa de células de pared delgada de forma redondeada a poligonal (Fig. 8), con dimensiones en promedio de  $32\ \mu\text{m}$  ( $22.5\text{-}42.0\ \mu\text{m}$ ) por  $24\ \mu\text{m}$  ( $13.8\text{-}35.0\ \mu\text{m}$ ). Ocasionalmente se encuentran montículos que sobresalen de la epidermis. Los montículos son de contorno oval casi circular, de  $78\ \mu\text{m}$  de diámetro basal máximo y  $69\ \mu\text{m}$  de diámetro basal mínimo. Sus paredes están formadas por células epidérmicas pequeñas, de  $14\ \mu\text{m}$  por  $9\ \mu\text{m}$  en promedio. Las células que forman las partes basales de las paredes del montículo siguen la disposición de las células epidérmicas vecinas. Hay una perforación circular en la punta del montículo (Fig. 9).

Las células que forman el endocarpo son esclereidas de contorno rectangular a cuadrado, con bordes redondeados, de  $11\ \mu\text{m}$  ( $7.0\text{-}13.5\ \mu\text{m}$ ) por  $8\ \mu\text{m}$  ( $6.0\text{-}12.0\ \mu\text{m}$ ), con

paredes anticlinales engrosadas y sinuosas, de 1.8  $\mu\text{m}$  de grosor (1.0-2.7  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 10). Cada esclereida contiene un cuerpo rectangular a cuadrado, con bordes redondeados que casi llena el lumen celular. Estos cuerpos miden 7  $\mu\text{m}$  (7.0-8.0  $\mu\text{m}$ ) por 5  $\mu\text{m}$  (4.5-7.0  $\mu\text{m}$ ), y tienen pequeñas protuberancias cónicas en su superficie (Fig. 11).

La posición de los haces vasculares es indicada por la presencia de placas de material carbonizado alineadas longitudinalmente. Asociados con los haces vasculares, se encuentran los contenidos de laticíferos (Figs. 12-13). Los laticíferos eran tubos alargados, escasamente ramificados, orientados paralelamente a los haces vasculares. Se identifican por la presencia del látex que ocupaba el interior de los tubos, que se encuentra solidificado (Figs. 12-13). El látex solidificado tiene el aspecto de cilindros sólidos flexibles y translúcidos, que ocasionalmente se dicotomizan, y terminan formando un abultamiento redondeado (Fig. 14).

Los haces dorsales miden 94  $\mu\text{m}$  de ancho (65-140  $\mu\text{m}$ ). Entre los restos carbonizados alineados se encuentran paquetes de laticíferos (Fig. 12). Los tubos de látex individuales miden 4.6  $\mu\text{m}$  de diámetro (3.0-8.0  $\mu\text{m}$ ). La sutura entre los carpelos está formada por una banda de material carbonizado compacto y alineado, de 198  $\mu\text{m}$  de ancho (110-290  $\mu\text{m}$ ). Hay paquetes gruesos de laticíferos paralelos a la sutura, asociados a los restos carbonizados (Fig. 13). Los tubos de látex individuales miden 4.7  $\mu\text{m}$  de diámetro (4.0-5.5  $\mu\text{m}$ ).

Las venas organizadas en una red por encima del endocarpo están formadas por restos carbonizados alineados y paquetes delgados de laticíferos asociados (Fig. 15). Las venas miden 96  $\mu\text{m}$  de ancho (55-150  $\mu\text{m}$ ), y los tubos de látex individuales miden 7.6  $\mu\text{m}$  de diámetro (6.0-9.0  $\mu\text{m}$ ). Cuando hay una ramificación, los haces periféricos se separan de una vena y se unen a otra vena contigua, formando una anastomosis, o permanecen independientes. En un nivel inferior a las venas que forman la red, y perpendiculares a éstas, se encuentran abundantes laticíferos independientes o que forman paquetes delgados (Fig. 16). Los tubos de laticíferos individuales miden 5.8  $\mu\text{m}$  de diámetro (4.0-8.0  $\mu\text{m}$ ).

## Discusión

### COMPARACION ENTRE FRUTOS DE *Eucommia constans* Y DE *Eucommia ulmoides* ACTUAL

Existen pocos estudios respecto a la estructura y los tejidos del fruto de *Eucommia ulmoides*. Ha sido descrito como una sámara formada a partir de un ovario pseudomonómero unilocular, que contiene dos óvulos colaterales, de los que solamente uno madura (Cronquist, 1981). En la semilla se describe una rafe dorsal y endospermo celular (Corner,

1976; Cronquist, 1981). Eckardt (1956 [1957]) interpretó el fruto de *E. ulmoides*, y lo relacionó con el fruto de *Ulmus*.

**Descripción de los frutos de *Eucommia ulmoides* actual:** Los frutos de *E. ulmoides* tienen una organización muy similar a la de *E. constans*. La siguiente descripción enfatiza las diferencias entre los frutos fósiles y los actuales. Las sámaras miden 35 mm de largo (32-38 mm) y 12 mm de ancho (10-13 mm), y están formadas por un estipe estrecho, no atenuado, que constituye cerca del 10 % de la longitud total del fruto, y por un cuerpo distal alado, oblongo y ligeramente asimétrico con ápice de redondeado a trunco (Figs. 17-18). La muesca apical que representa los extremos libres de ambos carpelos está desplazada ligeramente hacia el lado menos prominente del cuerpo, y las paredes de la muesca están recubiertas por superficies estigmáticas (Figs. 17-18). Una protuberancia oval, situada en el centro del cuerpo y proximalmente a la muesca corresponde a la única semilla y al endocarpo que la rodea (Fig. 17). El endocarpo mide 15 mm de largo (13.0-15.5 mm) y 5 mm de ancho (4.0-5.5 mm), y su eje longitudinal es paralelo al eje longitudinal del fruto. La sutura aparece como una banda longitudinal con dobleces compactos, situada lateralmente debido al desarrollo desigual de los carpelos (Fig. 17). Los haces dorsales carpelares siguen el contorno del fruto cercanamente al margen y convergen hacia la muesca estigmática (Fig. 17). Una red de venas derivada del haz dorsal del carpelo fértil cubre al endocarpo (Figs. 17, 19). Las sámaras tienen una superficie lustrosa sobre la cual se encuentran protuberancias pequeñas, como puntos (Figs. 18-19), que corresponden a montículos cónicos de contorno circular a oval, con un estoma en su ápice (Fig. 20).

Histologicamente, el fruto de *Eucommia ulmoides* está constituido por tres zonas de tejidos, cada una formada por una o más capas celulares. La zona más externa incluye la epidermis y la hipodermis y forma la superficie del fruto. La zona central está formada por el tejido fundamental y vascular, ocupa el interior del fruto y se extiende al interior del ala. La zona más interna incluye tres capas concéntricas de fibras y esclereidas; ésta zona sólo rodea al lóculo y no se extiende al ala (Figs. 21-22). Estas tres zonas pueden ser interpretadas respectivamente como exocarpo, mesocarpo y endocarpo, sin embargo, éstos términos son usados topográficamente, y sólo con finalidad descriptiva (*sensu* Esau, 1977), sin hacer referencia a su origen ontogenético (*sensu* Roth, 1977). En el fruto de *Eucommia ulmoides*, el exocarpo y mesocarpo están formados por tejidos tanto del carpelo fértil como del infértil. Sin embargo, el endocarpo está formado sólo por tejidos del carpelo fértil; la epidermis interna del carpelo infértil no se diferencia para formar algún tejido endurecido.

La epidermis es una capa de células de paredes delgadas, de grosor uniforme y de contorno irregularmente cuadrado a poligonal en vista superficial; miden 36  $\mu\text{m}$  (25-45  $\mu\text{m}$ )

por 21  $\mu\text{m}$  (16-25  $\mu\text{m}$ ) (Figs. 22-24). En la superficie del fruto se encuentran montículos cónicos con un estoma en su ápice. Los montículos son de contorno elíptico, casi circular en vista superficial, y cónicos con pendientes poco pronunciadas en sección longitudinal del montículo (Figs. 23-24); tienen diámetro basal de 88  $\mu\text{m}$  (73-100  $\mu\text{m}$ ) y altura de 56  $\mu\text{m}$  (45-70  $\mu\text{m}$ ). Las paredes del montículo están formadas por células epidérmicas; el estoma apical anomocítico mide 64  $\mu\text{m}$  de largo (47.5-75.0  $\mu\text{m}$ ) y 32  $\mu\text{m}$  de ancho (25.0-37.5  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 24). Hay una cámara subestomática en el interior del montículo.

Las células hipodérmicas tienen contorno irregular, paredes delgadas y contenidos oscuros; miden 25  $\mu\text{m}$  (12-39  $\mu\text{m}$ ), por 9.5  $\mu\text{m}$  (7.0-12.0  $\mu\text{m}$ ), por 5.0  $\mu\text{m}$  (4.0-7.0  $\mu\text{m}$ ), y forman de uno a tres estratos que se traslapan (Figs. 22-24). El tejido fundamental está formado por paquetes de fibras con orientación longitudinal preferencial, pero también pueden ser oblicuas o perpendiculares (Figs. 22, 25-26). Las fibras tienen punteaduras simples en sus paredes laterales. Las fibras que forman el tejido fundamental del ala y de la región entre el ala y el lóculo miden 153  $\mu\text{m}$  de largo (115-200  $\mu\text{m}$ ), 14  $\mu\text{m}$  de diámetro (10.0-20.0  $\mu\text{m}$ ) y su pared es de 1  $\mu\text{m}$  de grosor, mientras que las fibras que rodean el lóculo son más estrechas, de 12  $\mu\text{m}$  de diámetro (9.0-23.0  $\mu\text{m}$ ), y el grosor de su pared es de 0.6  $\mu\text{m}$  (0.5-1.0  $\mu\text{m}$ ).

La capa externa del endocarpo está formada por aproximadamente cinco capas compactas de fibras con paredes gruesas (Fig. 27). Las fibras están orientadas transversal o longitudinalmente al eje longitudinal del fruto. Las fibras miden 119  $\mu\text{m}$  de largo (98-140  $\mu\text{m}$ ), 11  $\mu\text{m}$  de diámetro (9.0-13.0  $\mu\text{m}$ ), con grosor de la pared de 2.2  $\mu\text{m}$  (1.5-3.0  $\mu\text{m}$ ) y con punteaduras simples en las paredes laterales (Fig. 28).

La capa central del endocarpo está formada por un solo estrato de esclereidas casi cúbicas con paredes anticlinales y periclinales internas engrosadas, con punteaduras simples y pequeñas (Figs. 27, 29-30). La esclereidas miden 16  $\mu\text{m}$  (11.0-25.0  $\mu\text{m}$ ), por 14  $\mu\text{m}$  (12.0-15.0  $\mu\text{m}$ ), por 11  $\mu\text{m}$  (5.0-11.0  $\mu\text{m}$ ), y el grosor de la pared es de 1.3  $\mu\text{m}$  (1.0-1.5  $\mu\text{m}$ ). El lumen celular está ocupado por un cuerpo casi cúbico (Figs. 27, 29), que tiene pequeñas protuberancias cónicas superficiales (Fig. 29). Los cuerpos cúbicos miden 11  $\mu\text{m}$  (9.0-12.0  $\mu\text{m}$ ), por 10  $\mu\text{m}$  (9.0-11.0  $\mu\text{m}$ ), por 8  $\mu\text{m}$  (7.0-9.0  $\mu\text{m}$ ).

La capa más interna del endocarpo está formada por uno o dos estratos compactos de fibras imbricadas, orientadas longitudinalmente, isodiamétricas o ensanchadas anticlinalmente (Figs. 27, 30-31). Hay una fila de punteaduras simples en las paredes anticlinales de las fibras (Fig. 30). El grosor de la pared es de 4.6  $\mu\text{m}$  (2.0-7.0  $\mu\text{m}$ ), y el lumen celular es de 2.6  $\mu\text{m}$  (1.0-4.5  $\mu\text{m}$ ).

La sutura entre los carpelos es una banda longitudinal de 160  $\mu\text{m}$  a 415  $\mu\text{m}$  de ancho, formada por a) células comprimidas y alteradas entre las que muy ocasionalmente se

identifican células individuales, y b) por elementos traqueales longitudinales que corresponden a los haces carpelares marginales. En sección transversal, la sutura tiene forma de V, con el vértice orientado hacia el carpelo infértil (Fig. 32), y los elementos traqueales forman paquetes delgados a lo largo de su margen. En ciertos niveles, hay una cavidad oval ocupando el lugar de la sutura (Fig. 33). Los bordes de esta cavidad están formados por células comprimidas tangencialmente, y por paquetes de elementos traqueales (Fig. 34). La disposición de ambos elementos indica que la cavidad es el resultado de la separación parcial de los carpelos. La sutura está delimitada por fibras del tejido fundamental. Sin embargo, al nivel del lóculo hay una banda de 200  $\mu\text{m}$  a 275  $\mu\text{m}$  de ancho formada por células alteradas y espacios irregulares, situada entre la sutura y el tejido fundamental del carpelo fértil (Fig. 35). Las células alteradas son alargadas, y están orientadas transversal u oblicuamente.

Los haces carpelares dorsales están situados cerca de los márgenes del ala, embebidos en el tejido fundamental (Fig. 36). Los haces dorsales son ovales en sección transversal, y están formados por dos o tres bandas centrales de elementos traqueales rodeados por un haz de fibras (Fig. 36). Los elementos traqueales miden 16  $\mu\text{m}$  de diámetro (8.0-20.0  $\mu\text{m}$ ), el grosor de sus paredes es de 1.4  $\mu\text{m}$  (1.0-1.7  $\mu\text{m}$ ), y tienen engrosamientos en hélice. Las placas de perforación son ligeramente oblicuas y multiperforadas (Fig. 37). Las fibras periféricas miden 9.2  $\mu\text{m}$  de diámetro (7.5-11.0  $\mu\text{m}$ ), y el grosor de sus paredes es de 1.2  $\mu\text{m}$  (1.0-2.0  $\mu\text{m}$ ). Los haces carpelares marginales son paralelos a la sutura (Fig. 38). Los elementos traqueales son alargados, delgados, isodiamétricos, con engrosamientos en hélice, y miden 12  $\mu\text{m}$  de diámetro (5.0-18.0  $\mu\text{m}$ ). Sus paredes terminales no son claramente evidentes.

Las venas delgadas en la región que rodea el lóculo están embebidas en el tejido fundamental (mesocarpo), cerca de la superficie del fruto (Fig. 39). Cada haz tiene elementos traqueales centrales, algunos son alargados y con engrosamientos en hélice, de 7 a 14  $\mu\text{m}$  de diámetro (Figs. 40-41), y otros son en forma de huso, con punteaduras ovales alternas u opuestas y placas de perforación simples, que miden cerca de 205  $\mu\text{m}$  de largo y 12.0  $\mu\text{m}$  de diámetro (9.0-16.0  $\mu\text{m}$ ) (Figs. 40-41). Esparcidos entre los elementos traqueales, se encuentran laticíferos de ca. 10.5  $\mu\text{m}$  de diámetro, que se identifican en sección longitudinal como tubos de dimensiones similares a las fibras con estrías o áreas rectangulares oscuras (Fig. 40). Rodeando parcial o completamente los elementos traqueales hay células alteradas de paredes delgadas (Fig. 39).

Hay una semilla en el lóculo del fruto (Fig. 42). No se identificaron restos del óvulo no desarrollado en el fruto maduro. La cubierta seminal está formada por una capa externa de 2.9  $\mu\text{m}$  de grosor (2.5-4.5  $\mu\text{m}$ ) de células comprimidas y alargadas tangencialmente

(Figs. 42-43), que forman protuberancias de cerca de 25  $\mu\text{m}$  hacia el exterior de la rafe (Fig. 44), y por una capa interna de 2.5  $\mu\text{m}$  de grosor (1.0-4.5  $\mu\text{m}$ ) de células rectangulares, comprimidas y alteradas (Fig. 43). La rafe está situada entre las capas externa e interna, en el flanco de la semilla orientado hacia el dorso del carpelo fértil (Fig. 44). El haz vascular de la rafe es oval en sección transversal, mide 85  $\mu\text{m}$  por 55  $\mu\text{m}$ , y está formado por elementos traqueales con engrosamientos en hélice de 6.6  $\mu\text{m}$  de diámetro (4.0-11.0  $\mu\text{m}$ ) y grosor de las paredes de 1.1  $\mu\text{m}$  (1.0-1.5  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 44).

El endospermo está formado por células de paredes delgadas, orientadas tangencialmente, de 19 a 79  $\mu\text{m}$  de largo y de 25 a 71  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. 43). El embrión está formado por células homogéneas cuadradas a poligonales, dispuestas en filas periclinales paralelas, y miden 27  $\mu\text{m}$  de largo (16.0-45.0  $\mu\text{m}$ ) y 26  $\mu\text{m}$  de ancho (17.0-45.0  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 45).

**Comparación entre *E. constans* y *E. ulmoides*:** La comparación morfológica entre los frutos de *E. ulmoides* y *E. constans* muestra claramente que comparten una estructura y organización muy similar; ambos están formados por un carpelo fértil y uno infértil fusionados por sus márgenes y distalmente libres, con superficies estigmáticas en sus partes libres. El desarrollo relativo entre los carpelos y la posición de la sutura son equivalentes. Sin embargo, hay diferencias en forma y tamaño entre los dos. Los frutos de la especie actual son más grandes (35 mm de largo por 12 mm de ancho), el estipe es corto y no atenuado, con su eje longitudinal paralelo al eje longitudinal del cuerpo. El cuerpo es oblongo, ligeramente asimétrico con ápice casi trunco y la muesca estigmática es casi apical. Estos caracteres contrastan con el menor tamaño de los frutos de *E. constans* (26.3 mm de largo por 5.8 mm de ancho), el ángulo oblicuo formado entre el eje longitudinal del estipe y el del cuerpo, el estipe proporcionalmente más largo y atenuado, el cuerpo elíptico y asimétrico con ápice redondeado y muesca estigmática subapical.

La comparación anatómica entre los frutos de *E. ulmoides* y *E. constans* muestra similitudes adicionales. En ambos frutos, la epidermis está formada por células de paredes delgadas de contorno irregularmente poligonal y de tamaño similar. Ambos frutos tienen montículos cónicos de forma y dimensiones equivalentes que sobresalen de la epidermis. En los frutos actuales, las células de guardia de un estoma anomocítico se encuentran en el ápice de cada montículo, mientras que en *E. constans*, hay una abertura o poro circular en el ápice de los montículos, que representa un estoma mal preservado.

Los haces carpelares dorsales están situados cerca del margen, siguiendo un curso similar, y aquel correspondiente al carpelo fértil se ramifica de modo similar al llegar al área del endocarpo. Los haces carpelares marginales están situados a lo largo de la sutura, y el

patrón de ramificación de las venas situadas en la región del endocarpo es equivalente en ambos frutos. Hay laticíferos asociados a los haces vasculares tanto en *E. constans* como en *E. ulmoides*.

La presencia en el endocarpo de una capa de esclereidas cúbicas con paredes anticlinales y periclinales internas engrosadas, que contienen un cuerpo cúbico, apoya aún mas la equivalencia anatómica entre los frutos actuales y los fósiles. Las esclereidas son de forma similar, aunque aquellas del fruto actual son un poco más grandes. Sin embargo, los cuerpitos cúbicos de los frutos fósiles y actuales son de forma similar y comparten la presencia de protuberancias cónicas superficiales.

#### COMPARACION Y RELACION DE *Eucommia constans* CON ESPECIES DE *Eucommia*

Con base en la forma del fruto, pueden distinguirse tres grupos dentro de *Eucommia*; cada grupo está formado por una o varias especies y tiene una distribución geográfica discreta. Un grupo está formado por las especies del Viejo Mundo, incluyendo la especie viviente. Los frutos de *E. europaea* Mädlar (Mioceno a Plioceno de Europa, Mädlar, 1939, 1955; Geissert, 1979 [1980]; Andreánszky y Kovács, 1955; Andreánszky, 1959; Baas, 1932), *E. palaeulmoides* Baikovskaja (Terciario del norte de Asia, Zhilin, 1974), *E. hobayashii* Huzioka (Eoceno de Japón, Huzioka, 1961), *E. japonica* Tanai (Mioceno de Japón, Tanai, 1961; Ishida, 1970; Tanai y Suzuki, 1972) y *E. ulmoides* Oliver fósil (Mioceno de Europa y Plioceno de Japón, Szafer, 1961; Givulescu, 1990; Miki, 1941) son muy parecidas entre sí y con los frutos de la especie viviente. Todas tienen un cuerpo oblongo a oval ligeramente asimétrico, muesca estigmática casi apical y estipe corto y no atenuado. *Eucommia kryshstofovichii* Negru, del Oligoceno superior de Moldavia, está representada por espécimen fragmentario, pero la forma del cuerpo es similar al de la especie viviente y al de los fósiles que forman este grupo (Negru, 1972, 1974). *Eucommia sibirica* Dorofeev, de estratos del Mioceno de Siberia, y *E. caucasica* Dorofeev, de estratos del Mioceno superior del Cáucaso (Dorofeev, 1974), están representadas por material muy fragmentado, y no pueden ser evaluadas morfológicamente. Sin embargo, *E. borissovi* Akhmetiev, del Oligoceno temprano de la región de Kiin-Kerish, en el norte de Asia (Akhmetiev, 1991), difiere de las especies anteriores al presentar un cuerpo ancho y redondeado con una ala ancha y estipe atenuado. Con la excepción de *E. borissovi*, las especies de *Eucommia* del Viejo Mundo constituyen un grupo bien definido, y son indistinguibles entre sí.

Un segundo grupo morfológico está formado por *E. eocenica* (Berry) Brown, de la Formación Claiborne del Eoceno medio, que aflora en Tennessee y Mississippi (E. U. A.). *Eucommia eocenica* fue inicialmente reportada como *Simaroubites eocenicus* Berry y

*Carpolithus banisterioides* Berry, por Berry (1930) del Grupo Wilcox (Eoceno temprano). En 1940, Brown asignó los especímenes de Berry a *E. eocenica*, y por estudios recientes, se ha comprobado que éste material pertenece a la Formación Claiborne, del Eoceno medio (Call, com. pers., 1993). Frutos similares han sido colectados por Call y colaboradores en los estratos de la Formación Claiborne que afloran en Mississippi. Los frutos de *E. eocenica* son los de mayor tamaño entre las especies de *Eucommia* del Nuevo Mundo (Tabla 2). El estipe puede ser largo y atenuado, o largo y uniformemente estrecho; el cuerpo es elíptico, alargado, casi en forma de huso, pero a veces un poco redondeado; el ápice es de un poco agudo a marcadamente alargado con superficies estigmáticas protuberantes. El grado de variabilidad en la forma de *E. eocenica* es grande y sus frutos son más parecidos a aquellos del Viejo Mundo que a los de otras especies norteamericanas, pero constituyen un grupo claramente independiente de todas las especies conocidas.

Un tercer grupo morfológico está constituido por frutos procedentes de las Formaciones Green River del Eoceno medio (Utah y Colorado, E. U. A.), Clarno del Eoceno medio a superior (Oregon, E. U. A.) y de estratos del Oligoceno superior de Montana (Brown, 1940; Becker, 1960, 1961), algunos de los cuales se extienden hasta el Mioceno más inferior (Becker, 1969, 1972). *Eucommia constans* de Puebla forma parte de este grupo.

Los frutos de *Eucommia* de la Formación Green River tienen un estipe corto, de ligeramente a no atenuado, estrecho y ligeramente excéntrico; el cuerpo es oval a elíptico, más ancho, redondeado y simétrico que el de *E. constans*, y la muesca estigmática puede formar una prolongación en forma de pico. El grado de variabilidad en el tamaño y forma entre los especímenes de la Formación Green River es extenso.

La mayoría de los frutos de *Eucommia* de la Formación Clarno constituye un morfotipo particular. Estos frutos tienen un estipe corto y triangular situado en el centro de la base del cuerpo, y el cuerpo es muy ancho, casi circular, con la muesca estigmática claramente excéntrica. Sin embargo, algunos especímenes de los mismos estratos tienen un estipe más largo y no atenuado, y el cuerpo es elíptico con ápice redondeado, similar en forma al cuerpo de los frutos provenientes de Montana y de *E. constans*.

Los frutos de *Eucommia* provenientes de estratos del Oligoceno de Grant, Montana fueron asignados a *E. montana* por Brown (1940). Posteriormente, Becker (1960, 1961, 1969, 1972) reportó frutos de varias localidades del Oligoceno al Mioceno más inferior, morfológicamente equivalentes a la misma especie. Los frutos tienen estipe largo y atenuado, aunque a veces es estrecho y no atenuado; el cuerpo varía de elíptico y asimétrico hasta marcadamente redondeado; el ápice puede ser redondeado hasta ligeramente agudo. En forma general, los frutos de *E. montana* son muy parecidos a los de *E. constans*. Sin embargo, hay diferencias de tamaño (Tabla 2), y de forma (cuerpo más redondeado y ángulo



más abierto entre el estipe y el cuerpo en *E. montana*) entre ambos. Adicionalmente, el grado de variabilidad entre los frutos de *E. montana* es mayor que en *E. constans*.

*Eucommia* sp. cf. *E. montana* fue reportada por Wolfe y Tanai (1980) en estratos del Mioceno de Alaska. Sin embargo, al examinar el material original, se encontraron diferencias importantes con los frutos de *Eucommia*. El único espécimen tiene una estructura parecida a una vena media que corre de la base al ápice del fruto, la parte central del fósil tiene una región oscura alargada, superficialmente rugosa y porosa, pero la red de venas característica en los frutos de *Eucommia* está ausente. Los laticíferos, el endocarpo, la sutura y la muesca apical con superficies estigmáticas están ausentes en el fósil. Es necesaria una reevaluación crítica de la afinidad de este fósil.

Una comparación en el tamaño de los frutos de las especies norteamericanas de *Eucommia* muestra que *E. eocenica* constituye un grupo claramente separado del resto, y que la única diferencia evidente entre *E. constans* y *E. montana* es el mayor tamaño de la primera, siendo similar la relación longitud/anchura del cuerpo y del endocarpo. Sin embargo, existen diferencias morfológicas sutiles entre ambas: el estipe de *E. constans* es más alargado y más atenuado, y forma un ángulo más cerrado con el eje longitudinal del cuerpo.

Los tres grupos que aquí son reconocidos con base en forma del fruto existían desde la primera aparición de los frutos del género *Eucommia* en el registro fósil. Durante el Eoceno, el grupo del Viejo Mundo estaba representado por *E. kobayashii* de Japón, mientras que en Norteamérica el segundo y tercer grupo estaban representados por *E. eocenica* y por los frutos de las Formaciones Green River y Clarno (aún sin denominación taxonómica formal) respectivamente.

Las diferencias morfológicas observadas entre las especies que forman parte de un mismo grupo pueden ser el resultado del cambio a través del tiempo de un mismo linaje (anagénesis), siendo entonces las especies reconocidas crono-poblaciones diferentes de una misma especie evolutiva. Si este punto de vista es adoptado, entonces sólo tres especies de *Eucommia* deben de ser reconocidas, cada una correspondiente a los grupos morfológicos observados. Pero si los taxa son definidos por la presencia de caracteres distintivos, entonces los tres grupos, cada una mostrando un grado propio de variabilidad interna y un número particular de especies, requieren un tratamiento como taxa-forma de frutos independientes dentro de Eucommiaceae, ya que cada uno constituye una unidad morfológica coherente e independiente de las demás. La realización de un análisis fenético para los frutos de las especies de *Eucommia* permitiría hacer una evaluación cuantitativa del grado de similitud entre los frutos de un mismo grupo morfológico, y de la magnitud de la diferencia morfológica entre los tres grupos identificados. Adicionalmente, los caracteres

de los frutos, junto con caracteres relevantes de las partes vegetativas, serían de gran importancia en un análisis cladístico, que permitiría conocer las relaciones filogenéticas entre las especies del género.

*Eucommia constans* EN EL CENOZOICO SUPERIOR  
DEL SUR DE NORTEAMERICA

A partir de informes previos, el género *Eucommia* tuvo su última aparición en Norteamérica en el Mioceno más temprano (Becker, 1969, 1972). Sin embargo, la presencia de *E. constans* en la localidad "Los Ahuehuetes" demuestra la persistencia del género en latitudes bajas de Norteamérica durante el Oligoceno.

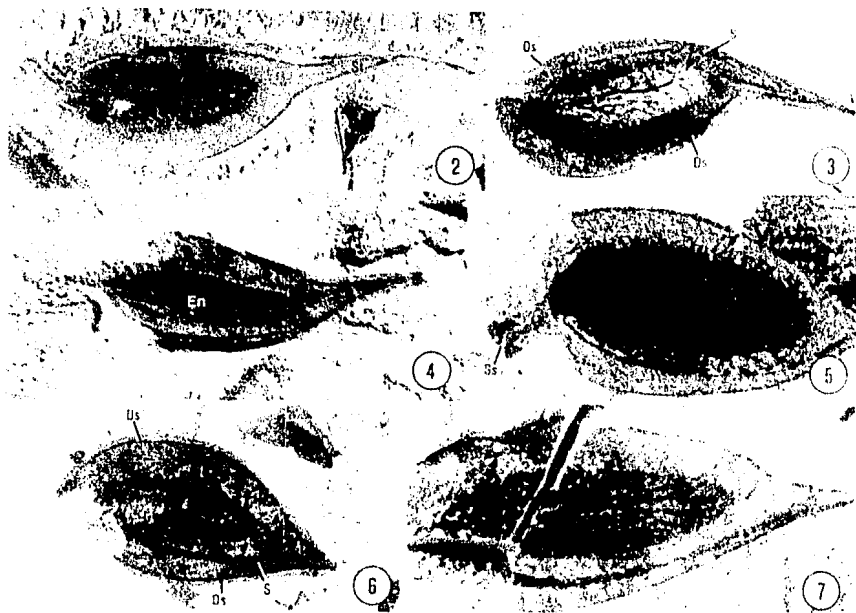
*Eucommia constans* puede ser un relictos de una flora antigua de distribución más o menos continua que unía a las poblaciones norteamericanas, o su presencia en Puebla puede ser el resultado de migraciones florísticas desde las latitudes medias de Norteamérica, causadas por un evento de enfriamiento pre-oligocénico. Sin embargo, la distribución conocida de *Eucommia* en partes más al norte en Norteamérica, junto con la presencia en "Los Ahuehuetes" de otros elementos conocidos en floras terciarias del hemisferio norte, indica que la flora terciaria de México estaba compuesta, al menos en parte, por elementos boreales.

TABLA 2. Comparación de tamaños de frutos de las especies norteamericanas de *Eucommia*. Los números en negritas son valores en promedio, los números entre paréntesis son el intervalo y DS = desviación estándar.

	<i>E. eocenica</i>	Fm. Clarno	Fm. Green River	<i>E. montana</i>	<i>E. constans</i>
Longitud del cuerpo (mm)	<b>15.0</b> (13.3-17.4) DS=1.4	<b>9.8</b> (8.2-11.0) DS=1.0	<b>9.4</b> (5.6-12.3) DS=2.9	<b>9.0</b> (6.7-11.8) DS=1.8	<b>12.4</b> (9.4-15.6) DS=1.4
Longitud del estipe (mm)	<b>3.7</b> (2.3-5.1) DS=1.0	<b>2.5</b> (2.3-2.6) DS=0.2	<b>1.8</b> (dato único)	<b>2.6</b> (2.1-3.3) DS=0.7	<b>3.0</b> (1.6-8.4) DS=1.4
Anchura del fruto (mm)	<b>6.3</b> (4.6-9.4) DS=1.7	<b>6.9</b> (5.1-9.7) DS=1.6	<b>5.1</b> (3.6-5.9) DS=1.0	<b>4.7</b> (3.6-5.9) DS=0.7	<b>5.8</b> (4.4-7.2) DS=0.7
Longitud del endocarpo (mm)	<b>11.0</b> (9.2-14.9) DS=1.9	<b>6.4</b> (5.4-8.7) DS=1.1	<b>6.8</b> (4.1-10.3) DS=2.8	<b>6.0</b> (4.4-7.7) DS=1.2	<b>8.7</b> (6.4-12.4) DS=1.1
Anchura del endocarpo (mm)	<b>3.6</b> (2.3-5.1) DS=0.7	<b>2.9</b> (2.1-4.1) DS=0.6	<b>2.6</b> (1.5-4.1) DS=1.1	<b>2.5</b> (2.1-3.3) DS=0.4	<b>3.0</b> (2.2-4.4) DS=0.5
Longitud del cuerpo /Anchura del cuerpo	<b>2.6</b> (1.7-3.1) DS=0.5	<b>1.6</b> (1.0-2.0) DS=0.3	<b>1.8</b> (1.6-2.1) DS=0.2	<b>2.0</b> (1.5-2.6) DS=0.3	<b>2.1</b> (1.7-2.6) DS=0.2
Longitud del endocarpo/Anchura del endocarpo	<b>3.0</b> (2.5-3.7) DS=0.4	<b>2.3</b> (1.7-3.2) DS=0.5	<b>2.7</b> (2.4-3.0) DS=0.3	<b>2.4</b> (1.5-3.2) DS=0.5	<b>2.9</b> (2.3-4.1) DS=0.5

FIGURAS 2-7. Sámara de *Eucommia constans*.

2. Holotipo con estipe alargado y atenuado (St) y cuerpo elíptico, asimétrico (Fb), con muesca excéntrica. IGM-Pb 2573-632. Escala = 5 mm.
3. Sámara con estipe formando un ángulo obtuso con el cuerpo, articulación en la base del estipe (flecha), carpelo infértil (Nc), carpelo fértil (Fc), haces dorsales (Ds) y sutura entre los carpelos (S). Escala = 5 mm.
4. Estipe formando ángulo obtuso con el cuerpo; endocarpo (En) estrecho y alargado con venas formando un patrón reticulado. Escala = 5 mm.
5. Cuerpo asimétrico con muesca excéntrica y superficies estigmáticas prominentes (Ss). Escala = 3.3 mm.
6. Cuerpo con haces carpelares dorsales (Ds) siguiendo el contorno del margen y tejido del ala prolongándose hacia afuera; sutura (S) desplazada lateralmente. Escala = 5 mm.
7. Venación encima de la región del endocarpo. Escala = 3.3 mm.



**FIGURAS 8-16.** Tejidos preservados de *Eucommia constans*.

8. Células epidérmicas de contorno redondeado a poligonal irregular (flechas). Escala = 157  $\mu\text{m}$ .
9. Montículo cónico superficial con abertura apical circular (A) y células basales siguiendo la disposición de las células epidérmicas contiguas (flecha). Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
10. Esclereidas del endocarpo con paredes anticlinales engrosadas, cada una con un cuerpo cúbico en su interior. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
11. Cuerpos cúbicos con protuberancias cónicas pequeñas en su superficie. Escala = 7.5  $\mu\text{m}$ .
12. Haces carpelares dorsales con placas alineadas de material carbonizado y tubos de látex solidificado. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .
13. Haz carpelar marginal asociado con la sutura con placas alineadas de material carbonizado y tubos de látex solidificado. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .
14. Tubos de látex solidificados individuales que ocasionalmente se ramifican, y con terminaciones redondeadas abultadas (flecha). Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
15. Venas formadas por restos carbonizados alineados y laticíferos asociados que se ramifican y anastomosan para formar una red en la región del endocarpo. Escala = 429  $\mu\text{m}$ .
16. Laticíferos perpendiculares, situados en un nivel inferior a la red de venas. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .



## FIGURAS 17-24.

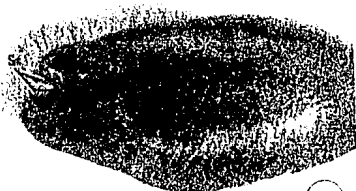
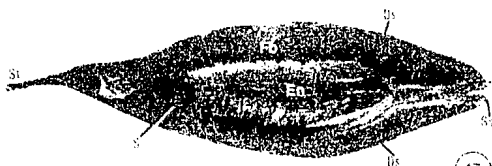
FIGURAS 17-20. Morfología de los frutos de *Eucommia ulmoides*.

17. Sámara con estipe (St) no atenuado, cuerpo (Fb) oval, ápice agudo con muesca casi apical y superficies estigmáticas (Ss), endocarpo (En), haces carpelares dorsales (Ds) y sutura (S). Escala = 7.7 mm.
18. Cuerpo con ápice trunco y muesca excéntrica con superficies estigmáticas (Ss); los puntos en la superficie del fruto corresponden a montículos estomáticos. Escala = 7.1 mm.
19. Superficie de la región por encima del endocarpo con venas formando una red y puntos correspondientes a montículos estomáticos. Escala = 2.6 mm.
20. Micrografía electrónica de montículos estomáticos superficiales con células de guardia apicales. Escala = 100  $\mu$ m.

FIGURAS 21-24. Tejidos del fruto de *Eucommia ulmoides*.

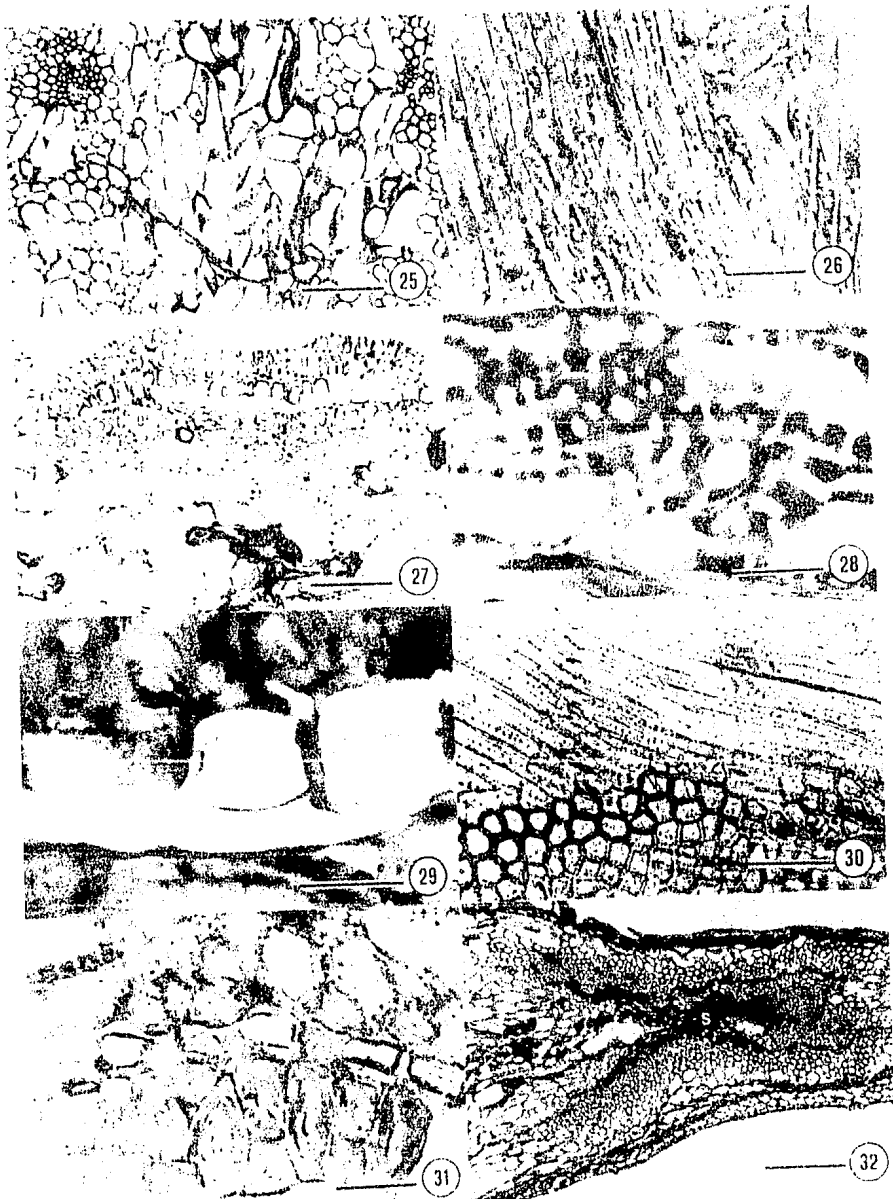
21. Sección transversal de la sámara del lado del carpelo fértil; exocarpo (Ex) formado por epidermis e hipodermis; mesocarpo (Me) formado por fibras; endocarpo (En) rodeando al lóculo (L), formado por capas concéntricas de fibras y células de paredés gruesas. Escala = 171  $\mu$ m.
22. Sección transversal con epidermis (Ep), hipodermis (Hy), tejido fundamental (Gt), capa externa de fibras del endocarpo (Of), esclereidas con cuerpos cúbicos (C), y capa interna de fibras del endocarpo (If). Escala = 50  $\mu$ m.
23. Sección transversal con células epidérmicas (Ep), células hipodérmicas (Hy) y montículo estomático con células de guardia apicales (flecha). Escala = 43  $\mu$ m.
24. Sección tangencial con células epidérmicas (Ep), células hipodérmicas (Hy), montículo estomático (M) y células de guardia (flecha). Escala = 86  $\mu$ m.





FIGURAS 25-32. Tejidos del fruto de *Eucommia ulmoides*.

25. Sección transversal con fibras del tejido fundamental orientadas longitudinal y oblicuamente. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .
26. Sección longitudinal tangencial con fibras del tejido fundamental con punteaduras simples. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
27. Sección transversal del endocarpo con capa externa de fibras (Of), esclereidas con cuerpos cúbicos en su interior (C) y capa interna de fibras (If). Escala = 39  $\mu\text{m}$ .
28. Fibras de la capa externa del endocarpo orientadas longitudinal y tangencialmente; aquellas con orientación tangencial muestran punteaduras simples. Escala = 10  $\mu\text{m}$ .
29. Esclereidas con paredes anticlinales y periclinales internas engrosadas; cuerpos cúbicos con protuberancias cónicas superficiales. Escala = 10  $\mu\text{m}$ .
30. Sección tangencial con las paredes anticlinales engrosadas de las esclereidas, y fibras de la capa interna del endocarpo con líneas de punteaduras simples. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
31. Sección transversal con fibras de la capa interna del endocarpo, fibras ensanchadas anticlinalmente o imbricadas. Escala = 17  $\mu\text{m}$ .
32. Sección transversal de la sutura entre los carpelos (S) formada por células comprimidas. Escala = 171  $\mu\text{m}$ .



FIGURAS 33-41. Tejidos del fruto de *Eucommia ulmoides*.

33. Sección transversal con cavidad en el lugar de la sutura. Escala = 429  $\mu\text{m}$ .
34. Cavidad recubierta por células comprimidas (Cc) y paquetes de elementos traqueales. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .
35. Sección longitudinal con células comprimidas y elementos traqueales de la sutura (S) y banda de células alteradas y espacios irregulares. Escala = 171  $\mu\text{m}$ .
36. Sección transversal del ala con haz dorsal carpelar, elementos traqueales centrales y fibras envainantes. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .
37. Placa de perforación multiperforada de un elemento traqueal del haz carpelar dorsal. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
38. Sección longitudinal del haz carpelar marginal asociado con células comprimidas de la sutura; elementos traqueales con engrosamientos en hélice. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
39. Sección transversal de una vena situada alrededor del lóculo, con elementos traqueales centrales y células de pared delgada envainantes. Escala = 21  $\mu\text{m}$ .
40. Sección longitudinal de una vena situada alrededor del lóculo, con elementos traqueales con engrosamientos en hélice, elementos traqueales con punteaduras ovales y un laticífero (flecha). Escala = 43  $\mu\text{m}$ .
41. Sección longitudinal de una vena situada alrededor del lóculo, con elementos traqueales con engrosamientos en hélice, punteaduras ovales y placas de perforación simples. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .



FIGURAS 42-45. Tejidos de la semilla de *Eucommia ulmoides*.

42. Sección transversal con cubierta seminal (Sc), rafe (R), endospermo (Es) y embrión (Em).

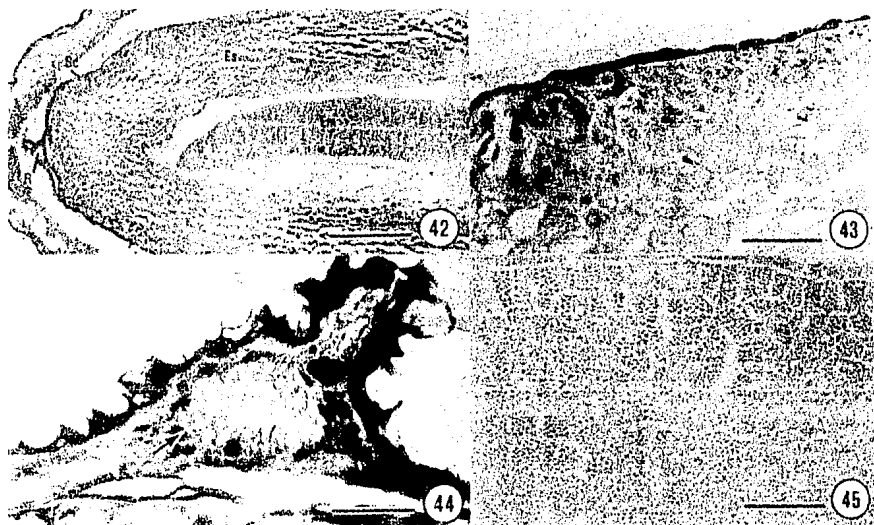
Escala = 429  $\mu\text{m}$ .

43. Sección transversal con cubierta seminal formada por dos capas de células comprimidas

alargadas tangencialmente y células del endospermo. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .

44. Rafe con elementos traqueales con engrosamientos en hélice (flecha) y células de la cubierta seminal formando protuberancias. Escala = 43  $\mu\text{m}$ .

45. Sección transversal con células del embrión. Escala = 86  $\mu\text{m}$ .



**ULTIMA APARICION DEL GENERO EXTINTO *Cedrelospermum*  
(ULMACEAE) EN NORTEAMERICA:  
*Cedrelospermum manchesteri* sp. nov. DE MEXICO**

**Introducción**

El género *Cedrelospermum* (Ulmaceae) se encontraba en Norteamérica y Europa durante el Terciario. La combinación de caracteres mostrada por las hojas, flores y frutos lo identifica como un género extinto de la subfamilia Ulmoideae, cercano a *Hemiptelea*, *Zelkova* y *Phyllostylon* (Manchester, 1989). Su aparición más antigua en sedimentos del Eoceno medio es posterior a la radiación temprana de Ulmoideae y al reporte más antiguo confirmado de *Ulmus* y *Zelkova*, por lo que *Cedrelospermum* representa un linaje paralelo, y no ancestral a estos géneros modernos (Manchester, 1989). Desde fines del siglo XIX existen reportes de frutos y hojas asignables a *Cedrelospermum*, procedentes del oeste de Norteamérica (e.g., Lesquereux, 1878, 1883; Knowlton, 1898; Newberry, 1898) y de Europa (e.g., Unger, 1861, 1867; Saporta, 1867; Schlechtendal, 1889) en estratos que se extienden del Eoceno medio al Oligoceno inferior (e.g., Manchester, 1987, 1989), y del Eoceno (e.g., Ettingshausen, 1855) al Mioceno superior (e.g., Rüffle, 1963; Knobloch, 1970) en Europa.

Durante casi un siglo, la naturaleza de las estructuras reproductivas asignadas a *Cedrelospermum*, las hojas correspondientes y su afinidad filogenética eran desconocidas. Los frutos fueron interpretados como semillas de Proteaceae (e.g., Unger, 1861; MacGinitie, 1953), Meliaceae (e.g., Saporta, 1889), Anacardiaceae (e.g., Weyland, 1938a; Andreánszky y Mészáros, 1959), y las hojas han sido asignadas a un número de familias, las más frecuentes son Myricaceae (e.g., Lesquereux, 1878; Knowlton, 1923), Ulmaceae (e.g., Brown, 1946; Burnham, 1986) y Anacardiaceae (e.g., Lesquereux, 1874; Brown, 1929). Tomando en consideración la estructura y caracteres de los frutos, la posición de los frutos en las ramas y las características de las hojas asociadas, Manchester (1987) esclareció estas incertidumbres sistemáticas al asignar los frutos a Ulmoideae, de Ulmaceae, y reconocer el estatus congénico de las formas europeas y norteamericanas. Algunos especímenes de la Formación Green River del Eoceno medio de Utah y Colorado (E. U. A.) muestran asociaciones orgánicas entre frutos, ramas, hojas y flores estaminadas, y permitieron la reconstrucción de la planta que producía todos estos órganos, así como el reconocimiento de las hojas dispersas correspondientes y la confirmación de la asignación de *Cedrelospermum* a Ulmoideae (Manchester, 1989). Los especímenes que muestran conexión orgánica entre frutos y hojas procedentes de la Formación Green River, y posteriormente de las Capas Florissant en Colorado, recientemente identificadas como pertenecientes al Eoceno superior (Manchester, com. pers., 1993), permitieron que se identificaran hojas aisladas previamente



reportadas de estratos del Oligoceno superior de Rott, Alemania (Weyland, 1938b) y del Mioceno superior de Randecker Maar, Alemania (Rüffle, 1963) como correspondientes a los frutos de *Cedrelospermum* encontrados en los mismos estratos (Manchester, 1987, 1989).

Con base en la estructura y tamaño del fruto, y en la forma, tamaño y patrón de venación de las hojas, tres especies de *Cedrelospermum* han sido reconocidas (Manchester, 1989). *Cedrelospermum aquense* (Saporta) Saporta del Eoceno superior a Mioceno superior de Europa tiene sámaras de 6.5 a 14.0 mm de longitud, con una sola ala laminar formada por dos carpelos fusionados distalmente. La sutura entre los carpelos recorre el ala longitudinalmente por su parte media, y la superficie estigmática se encuentra cubriendo las paredes de una muesca casi apical (cf. Manchester, 1989). No se han encontrado hojas conectadas orgánicamente con estos frutos, sin embargo, hojas asociadas estratigráficamente, identificadas como *Tremophyllum tenerrimum* (Weber) Rüffle (Weyland, 1938b; Rüffle, 1963), son equivalentes morfológicamente a las hojas conectadas orgánicamente a los especímenes con frutos de Norteamérica, y han sido interpretadas como las hojas producidas por la planta *Cedrelospermum aquense* (Manchester, 1989). El arreglo más desorganizado de las venas terciarias representa una diferencia cualitativa entre las hojas de *Tremophyllum tenerrimum* y las de *Cedrelospermum*.

Las especies de *Cedrelospermum* de Norteamérica tienen sámaras con carpelos desarrollados diferencialmente y separados distalmente, cada uno constituyendo un ala. El ala principal es delgada y laminar, con venas subparalelas que convergen en la superficie estigmática distal; el ala secundaria está fuertemente reducida, es densa y carece de superficie estigmática y de venación evidente. Se reconocen dos especies que presentan frutos estructuralmente similares. *Cedrelospermum nervosum* (Newberry) Manchester, de estratos del Eoceno, tiene sámaras de 4.4 a 11.0 mm de longitud (cf. Manchester, 1989), hojas ligeramente asimétricas, con margen entero o aserrado, con dientes angulares y venas secundarias terminalmente cóncavas. *Cedrelospermum lineatum* (Lesquereux) Manchester, del Eoceno superior y Oligoceno inferior, tiene sámaras de 9.0 a 14.5 mm de longitud (Manchester, 1989), hojas asimétricas con margen aserrado, dientes angulares y venas secundarias terminalmente convexas.

De acuerdo con la distribución previamente conocida para el género, se creía que *Cedrelospermum* había dejado de existir en América en el Oligoceno inferior (Manchester, 1989). Sin embargo, el descubrimiento reciente de frutos de *Cedrelospermum* en estratos del Oligoceno del estado de Puebla demuestra la presencia del género en latitudes bajas de Norteamérica, y su persistencia temporal en el continente. Frutos de *Cedrelospermum* y hojas aisladas similares a las de especies previamente conocidas de *Cedrelospermum* y de *Tremophyllum tenerrimum* han sido encontrados en los depósitos lacustres de la localidad

"Los Ahuehuetes" (Magallón Puebla y Cevallos Ferriz, 1992b). Se presenta la descripción morfológica y la interpretación estructural del fruto, la descripción de los tejidos preservados del fruto y la descripción de las hojas asociadas estratigráficamente. La comparación con los frutos de las especies previamente conocidas fundamenta el reconocimiento de una especie nueva, *Cedrelospermum manchesteri* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz para los frutos fósiles de Puebla. Las hojas asociadas estratigráficamente fueron comparadas con las de *Cedrelospermum* y *Tremophyllum tenerrimum*. Se encontraron diferencias cualitativas entre éstas, y debido a que no están asociadas orgánicamente a los frutos de *Cedrelospermum manchesteri*, fueron asignadas a un nuevo taxón, *Magdalenophyllum aequilaterum* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz. La presencia de *Cedrelospermum manchesteri* en un depósitos lacustre de rocas vulcanoclásticas en latitudes bajas de Norteamérica apoya inferencias previas respecto al papel ecológico de la planta, brinda información acerca de la variación intragenérica a través de espacio y tiempo, y contribuye al conocimiento de la distribución fitogeográfica y de los cambios florísticos durante el Terciario.

### Material y Métodos

Cerca de 70 frutos de *Cedrelospermum* han sido colectados en el afloramiento "Los Ahuehuetes", sin embargo, la mayoría están fragmentados, y solamente al rededor de 10 frutos completos han sido encontrados. Se han obtenido también varias hojas fragmentadas y una sola completa, similares a aquellas conectadas orgánicamente a los frutos de *Cedrelospermum* de la Formación Green River y de las Capas Florissant, E. U. A., y a las de *Tremophyllum tenerrimum* de Rott y Randecker Maar, Alemania.

Se hicieron observaciones de la forma de los frutos de *C. manchesteri* y de las hojas de *M. aequilaterum* con un microscopio estereoscópico y cámara lúcida. Los tejidos preservados en los frutos fósiles fueron obtenidos mediante la aplicación de una técnica modificada de transferencia a acetato de celulosa. Sámara de *Phyllostylon* actual fueron seccionadas y sometidas a técnicas histológicas para hacer una comparación de la estructura del fruto con *Cedrelospermum*.

Los frutos de *C. manchesteri* y las hojas de *M. aequilaterum* fueron descritos y comparados morfológicamente con frutos de otras especies de *Cedrelospermum* y con las hojas de *Cedrelospermum* y *T. tenerrimum* respectivamente. Se hicieron observaciones directas de frutos y hojas de *C. lineatum* y *C. nervosum* en el Museo de Historia Natural de Florida. Los frutos y hojas descritos están alojados en la Colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## Descripción Sistemática

REINO: Plantae

DIVISION: Magnoliophyta

CLASE: Magnoliopsida

ORDEN: Urticales

FAMILIA: Ulmaceae

SUBFAMILIA: Ulmoideae

GENERO: *Cedrelospermum* Saporta

ESPECIE: *Cedrelospermum manchesteri* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa b)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-640. Fig. 2.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *manchesteri* es en honor a Steven R. Manchester, quién reconoció el estatus congénérico de los frutos de *Cedrelospermum* de Europa y Norteamérica, y la pertenencia del género a Ulmoideae.

DIAGNOSIS: Sámaras de 14.5 mm de longitud y 6.3 mm de anchura, formadas por una porción elíptica proximal que contiene una semilla (cuerpo) y dos alas distales desiguales situadas en un mismo plano. El cuerpo mide 5.3 mm de largo y 2.9 mm de ancho, formado por exocarpo, mesocarpo y endocarpo. El estrato celular más externo está formado por células pequeñas, poligonales, de paredes delgadas; estrato central formado por células irregulares, con paredes gruesas; estrato interno formado por células irregulares, poligonales, de paredes muy gruesas. Hay un haz vascular en cada lado del cuerpo formado por elementos traqueales con engrosamientos en hélice. El ala primaria mide 10.7 mm de largo y 6.3 mm de ancho, es delgada y laminar, y está formada por exocarpo y mesocarpo; el flanco externo es convexo, el ápice redondeado; y el flanco interno recto a ligeramente convexo, con superficie estigmática en su parte superior; el ala está vascularizada por 5 a 8 venas subparalelas que convergen en la superficie estigmática, con elementos traqueales con engrosamientos en hélice. El ala secundaria mide 1.4 mm de largo, es gruesa, formada por mesocarpo y exocarpo, de forma subtriangular, ápice agudo, y con una vena a lo largo de cada flanco con elementos traqueales con engrosamientos en hélice.

### DESCRIPCION

Las sámaras miden 14 mm de largo (13.0-16.0 mm) y 6.3 mm de ancho (3.8-7.8 mm), están formadas por dos carpelos desarrollados desigualmente, fusionados

proximalmente a lo largo de sus márgenes, formando un cuerpo basal, y separados distalmente, cada uno formando un ala (Figs. 2-5). Una de las alas es prominente, delgada y laminar; la otra es reducida y gruesa, y ambas están en el mismo plano (Figs. 2-5). El cuerpo mide 5.3 mm de largo (4.0-7.0 mm) y 2.9 mm de ancho (1.6-3.6 mm), y es de contorno elíptico a romboidal. Hay concentraciones densas de restos carbonizados sobre el cuerpo, y ocasionalmente es evidente una estriación longitudinal sutil (Fig. 6). El ala primaria mide 10.7 mm de largo (8.0-13.2 mm) y 6.3 mm de ancho (4.8-7.2 mm), está unida lateralmente al cuerpo formando ángulos de 12° a 55° (Figs. 2-5, 7). El flanco externo del ala primaria es convexo, el ápice es redondeado, y el flanco interno es recto a ligeramente convexo, con una concavidad pequeña pero marcada en su parte superior correspondiente a la superficie estigmática (Figs. 2, 7). El ala primaria está invadida por 5 a 8 (pero generalmente 6 a 7) venas subparalelas de grosor similar, incluyendo a los haces carpelares dorsal y marginal, que delimitan los márgenes externo e interno del ala respectivamente. Las venas están espaciadas regularmente, separadas por distancias de aproximadamente 0.8 mm, con excepción del haz marginal y la vena inmediatamente interna, que están dispuestos más cercanamente, a aproximadamente 0.3 mm. Las venas surgen de diferentes puntos a lo largo de la base del ala y convergen en la superficie estigmática. Las venas pueden dicotomizarse y/o anastomosarse, y ocasionalmente están unidas por venillas finas oblicuas (Figs. 5, 7). El ala secundaria mide 1.4 mm de largo (0.8 a 2.4 mm), y es subtriangular con ápice agudo. Su flanco externo es de ligeramente convexo a profundamente cóncavo, y está orientada paralelamente al eje longitudinal del cuerpo, o inclinada hacia el ala primaria (Figs. 2-6). Sus venas sólo son evidentes mediante una examinación anatómica.

Con base en un espécimen con células preservadas, se hizo la descripción histológica de algunos tejidos de la sámara. En la parte del cuerpo se distinguen tres tipos distintos de células. El estrato más externo es una capa uniforme compuesta por células pequeñas, de pared delgada, poligonales, y casi isodiamétricas, de 18  $\mu\text{m}$  de largo (15.0-23.0  $\mu\text{m}$ ), 14  $\mu\text{m}$  de ancho (11.0-17.0  $\mu\text{m}$ ) y 17  $\mu\text{m}$  de grueso (16.0-18.0  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 8). El estrato inmediatamente inferior es de células de pared gruesa, de forma irregular, que miden 56  $\mu\text{m}$  de largo (47.0-66.0  $\mu\text{m}$ ), 37  $\mu\text{m}$  de ancho (30.0-53.0  $\mu\text{m}$ ), 8.0  $\mu\text{m}$  de grueso (7.5-8.5  $\mu\text{m}$ ) y pared celular de 0.8  $\mu\text{m}$  de espesor (0.5-1.2  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 9). El estrato más interno está formado por células de pared gruesa, de contorno poligonal irregular, que miden 36  $\mu\text{m}$  de largo (30.0-42.0  $\mu\text{m}$ ), 32  $\mu\text{m}$  de ancho (22.0-38.0  $\mu\text{m}$ ), grosor desconocido y pared celular de 6.4  $\mu\text{m}$  de espesor (5.0-8.0  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 10). Los estratos externo y medio aparecen sobre el borde del cuerpo, a lo largo de una distancia corta (Fig. 11). No hay células preservadas en la superficie de las alas primaria y secundaria; sin embargo, hay placas alineadas de

materia orgánica carbonizada a lo largo de las venas del ala primaria (Fig. 12). Dos haces vasculares divergen a partir de la base del fruto, y corren en direcciones opuestas a lo largo del margen del cuerpo, siguiendo su contorno (Figs. 13-14). El ala secundaria tiene una vena en cada uno de sus flancos. Estas venas surgen del haz que se encuentra en el cuerpo, del lado del ala secundaria, y ambas convergen hacia el ápice del ala secundaria (Fig. 15). La vena en el flanco externo mide 50  $\mu\text{m}$  de ancho (medición única), y la vena en el flanco interno mide 35  $\mu\text{m}$  de ancho (medición única). Hay elementos traqueales con engrosamientos en hélice formando parte de los haces vasculares del cuerpo (Fig. 16) y de las venas de ambas alas (Figs. 17-18).

GENERO: *Magdalenophyllum* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa b)

DIAGNOSIS: Misma que para la especie tipo.

ESPECIE: *Magdalenophyllum aequilaterum* Magallón Puebla y Cevallos Ferriz (en prensa b)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-647. Fig. 20.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El nombre genérico *Magdalenophyllum* es en honor a la Sra. Magdalena Cabrera de Aranguthy, quien ha brindado facilidades de alojamiento durante las temporadas de campo. El epíteto específico *aequilaterum* se refiere a la lámina de las hojas, que es más simétrica que en aquellas de *Cedrelospermum* y *Tremophyllum*.

DIAGNOSIS: Hojas lanceoladas de 63 mm de largo y 17.1 mm de ancho, con su parte más ancha a aproximadamente 40% de la distancia de la base al ápice; lámina muy ligeramente asimétrica en su parte basal, con ápice agudo, base aguda, márgenes enteros a someramente aserrados, con dientes simples; venación craspedódroma, venas intersecundarias ausentes, venas terciarias casi perpendiculares a las secundarias y llegando a medio camino entre venas secundarias contiguas, venas que unen a las venas terciarias son casi paralelas a las secundarias, sinuosas, y forman un patrón ortogonal irregular.

#### DESCRIPCION

Hojas lanceoladas, con su parte más ancha a cerca del 40% de la distancia de la base al ápice (Figs. 19-20). El único espécimen completo mide 63 mm de largo y las hojas miden 17.1 mm de ancho (16.5-17.5 mm), con una relación longitud/anchura de 3.8. El

pecíolo es robusto y curvo, de 4.8 mm de largo (Figs. 19-10). La lámina es muy ligeramente asimétrica en su parte basal, el ápice es agudo ( $31^{\circ}$ - $43^{\circ}$ ) con lados ligeramente cóncavos (Figs. 19-21), y la base es aguda ( $82^{\circ}$ ) con lados ligeramente convexos (Figs. 19-20). Los márgenes son enteros o someramente aserrados, con dientes simples (Figs. 19-21). La venación de la hoja es pinada, simple craspedódroma (Figs. 21-22). La vena media es gruesa, no ramificada, ligeramente curva y atenuada hacia el ápice de la hoja (Figs. 19-21). Hay 14 o 15 pares de venas secundarias en cada hoja; las venas secundarias forman ángulos de  $31^{\circ}$  a  $52^{\circ}$  con la vena media, son curvas, están espaciadas regularmente y terminan en el margen de la hoja, o cada una entra por la parte submedia de un diente marginal y termina en su ápice (Figs. 21-22). Cerca del fin de algunas venas secundarias, a partir de su lado inferior, se forma una vena exmedia débil que llega al margen de la hoja formando un ángulo recto (Figs. 21-22). No hay venas intersecundarias. Las venas terciarias son oblicuas, casi perpendiculares a las secundarias, y llegan a medio camino entre secundarias contiguas. Las venas que unen las venas terciarias son casi paralelas a las secundarias y son un poco sinuosas; las venas de órdenes superiores forman un patrón ortogonal irregular (Figs. 22-23).

## Discusión

### COMPARACION DE *Magdalenophyllum aequilaterum* CON *Cedrelospermum* Y *Tremophyllum tenerrimum*

Debido a que *C. manchesteri* es similar morfológica y estructuralmente a los frutos de *C. lineatum* y *C. nervosum*, y que *Magdalenophyllum aequilaterum* es similar a las hojas que han sido encontradas conectadas orgánicamente a los frutos de *C. lineatum* y *C. nervosum*, parece muy probable que los frutos de *C. manchesteri* y las hojas de *M. aequilaterum* hayan sido producidas por el mismo organismo biológico. Sin embargo, los órganos desarticulados fueron asignados a taxa distintos debido a que no han sido encontrados en asociación orgánica, ya que en ausencia de conexión orgánica entre los órganos en cuestión, o de evidencia anatómica irrefutable, no existe una certeza absoluta de que los órganos aislados fueron producidos por plantas que pertenecían a la misma especie.

Las hojas de *Magdalenophyllum aequilaterum* y aquellas de *Cedrelospermum* y *Tremophyllum tenerrimum* muestran similitudes básicas, pero también algunas diferencias. Las hojas de *C. lineatum* tienen láminas marcadamente asimétricas, el margen profundamente aserrado con dientes agudos, las venas secundarias gruesas, y presentan venas intersecundarias y venación terciaria percurrente con venas terciarias que corren entre venas secundarias contiguas. Las venas de órdenes superiores son más delgadas que las

terciarias, y aquellas que unen a las terciarias contiguas son perpendiculares y forman un patrón ortogonal muy regular. Las hojas de *C. nervosum* son más parecidas a *M. aequilaterum* al presentar una lámina un poco asimétrica con margen entero o someramente aserrado. Sin embargo, varias hojas son marcadamente asimétricas y el margen es profundamente aserrado. Otras características de *C. nervosum* que difieren de *M. aequilaterum* son las venas secundarias gruesas, presencia de algunas venas intersecundarias, venas terciarias percurrentes perpendiculares espaciadas regularmente que corren entre venas secundarias contiguas, y venas de órdenes superiores más delgadas, perpendiculares, que forman un patrón ortogonal regular. Las hojas de *T. tenerrimum* tiene una lámina fuertemente asimétrica, el margen es aserrado, a veces profundamente, con dientes agudos, venas secundarias gruesas, ampliamente espaciadas y curvas, y a veces hay venas intersecundarias. Las venas terciarias son oblicuas, no son percurrentes, y no recorren la distancia entre venas secundarias contiguas. Las venas de órdenes superiores son sólo un poco más delgadas que las terciarias y forman un patrón ortogonal irregular. El patrón de venación de las venas terciarias y de órdenes superiores en las hojas de *M. aequilaterum* es más irregular que en las hojas de *Cedrelospermum*, pero es más regular y organizado que el de *T. tenerrimum*. Sin embargo, *M. aequilaterum* difiere cualitativamente de ambos taxa al presentar una lámina casi simétrica y por carecer de venas intersecundarias.

Las hojas más parecidas a las de *M. aequilaterum* son las de *Cedrelospermum*. Sin embargo, la diagnosis de *Cedrelospermum* es para órganos reproductivos, y por lo tanto, las hojas aisladas no pueden ser asignadas bajo este nombre. *Tremophyllum tenerrimum* muestra las mayores diferencias morfológicas con *M. aequilaterum*. La diagnosis de *Tremophyllum* es concisa, pero enfatiza una lámina asimétrica para las hojas (cf. Ruffle, 1963), por lo que colocar las hojas aisladas de Puebla dentro de este género implicaría una modificación sustancial del concepto original. Por estas razones, las hojas aisladas descritas fueron asignadas a un taxón nuevo.

#### INTERPRETACION ESTRUCTURAL DE *Cedrelospermum manchesteri*

Las sámaras de *C. manchesteri* están formadas por dos carpelos proximalmente fusionados, pero distalmente separados, y la parte libre de cada carpelo forma un ala. Los haces vasculares situados en los márgenes del cuerpo, que continúan a lo largo del flanco externo de cada ala, son los haces dorsales de cada carpelo. El haz en el flanco interno de cada ala corresponde al haz carpelar marginal. Estos haces no son aparentes sobre el cuerpo, donde la sutura entre los carpelos no es evidente. Por comparación con los frutos de *Phyllostylon* actual, el cuerpo de las sámaras de *Cedrelospermum* está formado por exocarpo,

mesocarpo y endocarpo. El endocarpo sólo se encuentra en el cuerpo, formando la pared del lóculo, mientras que las alas están formadas solamente por tejidos del exocarpo y mesocarpo.

En el único espécimen de *C. manchesteri* que tiene células preservadas, las dos capas más externas aparecen en vista lateral a lo largo del borde del fruto por una distancia corta (Fig. 11). La posición del estrato más externo de células cerca de la superficie sugiere que se trata de la epidermis. Sin embargo, el grosor de las células (cf. Fig. 11) y la ausencia de estomas sugiere que esta capa forma parte de un tejido interno, y que la epidermis no se preservó. El grosor de las paredes de las células del estrato más interno sugiere que estas células forman parte del endocarpo.

#### COMPARACION DE *Cedrelospermum manchesteri* CON OTRAS ESPECIES DE *Cedrelospermum*

El fruto de *Cedrelospermum manchesteri* tiene una estructura similar a las dos especies previamente reportadas para Norteamérica al presentar carpelos separados distalmente, cada uno formando un ala, y con una sola superficie estigmática en el ala principal. Sin embargo, aunque comparten la construcción básica, los frutos de *C. manchesteri* muestran diferencias equivalentes a las que han sido utilizadas para reconocer a *C. nervosum* y *C. lineatum* como especies distintas. La diferencia principal entre los frutos de *C. nervosum* y *C. lineatum* es su tamaño: los de la primera especie miden 7.5 mm de largo y 2.9 mm de ancho en promedio, mientras que los de la segunda son más grandes: 11.2 mm de largo por 4.2 mm de ancho en promedio (Tabla 3; cf. Manchester, 1989). Los frutos de *C. manchesteri* son más grandes que los de las dos especies anteriores (Tabla 3), miden 14.5 mm de largo y 6.3 mm de ancho en promedio. También el cuerpo del fruto es de mayor tamaño. Aunque hay un traslape en los intervalos de tamaño entre *C. lineatum* y *C. manchesteri*, los frutos de la última especie son por lo general considerablemente mayores. Mientras que los frutos de *C. manchesteri* son más parecidos en tamaño a los de *C. lineatum*, las hojas de *M. aequilaterum* son más parecidas a las de *C. nervosum*.

El reconocimiento de los frutos de "Los Ahuehuetes" como pertenecientes a una especie distinta se fundamenta en el tamaño mayor de los frutos. Sin embargo, si se comprueba que las hojas aisladas de *M. aequilaterum* fueron producidas por el mismo organismo biológico, la separación estará fundamentada por características cualitativas más sólidas. Aunque parece probable que las plantas de *Cedrelospermum* del Eoceno (Formaciones Green River y Clarno, y la flora Kisinger Lake), del Eoceno superior y del Oligoceno (Capas Florissant y Formación Catahoula, respectivamente), y las de la localidad "Los Ahuehuetes" forman parte de un mismo linaje evolutivo, no se han encontrado



poblaciones intermedias en espacio ni tiempo, por lo que no pueden ser asignadas a una misma especie filogenética.

### IMPLICACIONES EVOLUTIVAS Y ECOLOGICAS

Observaciones previas (Manchester, 1989) han mostrado que los frutos de *Cedrelospermum* tienden a ser más grandes conforme se encuentran en estratos más jóvenes. *C. nervosum* del Eoceno superior tiene los frutos más pequeños, mientras que *C. lineatum*, de estratos más jóvenes tiene frutos mayores. Una tendencia similar se observa en *C. aquense*: los frutos de estratos más antiguos son de tamaño menor que los de estratos más jóvenes. *C. manchesteri* es consistente con la tendencia observada de incremento de tamaño a lo largo del tiempo, al ser la especie más joven y con los frutos de mayor tamaño entre las especies norteamericanas.

Varios especímenes con una sola ala, con una estructura similar a la de los frutos europeos, han sido encontrados en las Formaciones Green River y Clarno (Manchester, 1989), así como en la flora Kisinger Lake, en Wyoming (Manchester, com. pers., 1993). Manchester (1989) interpretó a estos especímenes como el resultado de variación intraespecífica, y los asignó a *C. nervosum*. Entre la colección de frutos de *C. manchesteri* ninguno tiene una sola ala, aún cuando el número de frutos colectados es tan o más grande que los obtenidos de localidades de latitudes altas. La variabilidad en la construcción del fruto y la frecuencia de los especímenes con una sola ala es mayor en la especie norteamericana más antigua, mientras que la presencia de dos alas separadas es un carácter más constante en las especies sucesivamente más jóvenes, estando totalmente establecido en los frutos de *C. manchesteri*.

La distribución de los frutos con una sola ala y una muesca distal estigmática sugiere que las poblaciones ancestrales de *Cedrelospermum* tenían carpelos fusionados distalmente, formando una sola ala (carácter plesiomórfico). Puede suponerse que por un evento de vicarianza se formaron dos linajes, uno en Europa, en el que el carácter de carpelos fusionados distalmente prevaleció, y otro en Norteamérica, en el que surgió el carácter de carpelos separados (apomorfía). La presencia ocasional de ejemplares con un ala y muesca distal estigmática entre los frutos de la especie norteamericana más antigua (*C. nervosum*) sugiere que en ésta, el carácter de carpelos separados distalmente no estaba completamente fijado. En *C. lineatum* y *C. manchesteri*, que son más jóvenes, el carácter estaba firmemente establecido. En este contexto, la tendencia observada de incremento de tamaño a través del tiempo representa un paralelismo entre los linajes europeo y norteamericano. El evento de vicarianza propuesto, que dividió a población ancestral de *Cedrelospermum*, apoya la idea de la existencia de una conexión entre Europa y

Norteamérica a través del Atlántico Norte durante el Paleoceno tardío y Eoceno temprano (Tiffney, 1985a, 1985b).

Casi todas las localidades en las que se han encontrado frutos de *Cedrelopermum*, tanto en Norteamérica como en Europa, son depósitos lacustres de cenizas volcánicas (Manchester, 1989). La presencia de *C. manchesteri* en los sedimentos vulcanoclásticos de la localidad "Los Ahuehuetes" apoya el papel ecológico inferido para las especies conocidas de *Cedrelopermum* como recolonizadores de áreas afectadas por actividad volcánica.

TABLA 3. Tamaños comparativos de los frutos de las especies de *Cedrelospermum*.

\* Datos tomados de Manchester (1989).

	<i>C. aquense</i> *	<i>C. nervosum</i> *	<i>C. lineatum</i> *	<i>C. manchesteri</i>
<b>Longitud del fruto (mm)</b>	11.0	7.5	11.2	14.5
Intervalo	6.5 - 14.0	4.4 - 11.0	9.0 - 14.5	13.0 - 16.0
Desviación estándar	2.05	1.29	1.34	1.08
Número de especímenes	25	43	28	9
<b>Anchura del fruto (mm)</b>	4.6	2.9	4.2	6.3
Intervalo	3.0 - 6.0	1.9 - 4.0	2.2 - 5.5	3.8 - 7.8
Desviación estándar	0.83	0.45	0.69	1.27
Número de especímenes	25	43	28	14
<b>Longitud del endocarpo (mm)</b>	4.3	2.9	4.2	5.3
Intervalo	2.0 - 6.0	1.5 - 4.0	3.2 - 5.0	4.0 - 7.0
Desviación estándar	0.85	0.44	0.51	0.68
Número de especímenes	25	43	28	69
<b>Anchura del endocarpo (mm)</b>	2.7	1.7	2.5	2.9
Intervalo	1.5 - 4.0	1.0 - 2.6	2.0 - 3.8	1.6 - 3.6
Desviación estándar	0.55	0.33	0.38	0.37
Número de especímenes	25	43	28	63

FIGURAS 2-7. Sámara de *Cedrelospermum manchesteri*.

2. Vista general de la sámara mostrando cuerpo (B), ala primaria (Pw) con haces carpelares dorsal (Ds) y marginal (Ms), superficie estigmática distal (Ss) y ala secundaria (Sw). Holotipo, IGM-Pb 2573-640. Escala = 3 mm.
3. Vista general de la sámara con ala secundaria curva, orientada paralelamente al eje longitudinal del cuerpo. Escala = 3 mm.
4. Vista general de la sámara con ala primaria mostrando venas subparalelas y ala secundaria con flanco interno cóncavo, curvado hacia el ala primaria. Escala = 3 mm.
5. Vista general de la sámara con ala primaria mostrando venas que se anastomosan (flecha) y ala secundaria gruesa con flanco interno ligeramente cóncavo. Escala = 3 mm.
6. Cuerpo con estriación longitudinal sutil, fragmento del ala primaria y ala secundaria ligeramente inclinada hacia el ala primaria, con flanco externo convexo y flanco interno cóncavo. Escala = 2.5 mm.
7. Ala primaria mostrando superficie estigmática cóncava (Ss), a lo largo de la cual convergen las venas, y venas débiles que corren entre las principales (flecha). Escala = 2.5 mm.



FIGURAS 8-18. Células y tejidos preservados en la sámara de *Cedrelospermum manchesteri*.

8. Estrato celular externo del cuerpo, formado por células de pared delgada, poligonales y casi isodiamétricas. Escala = 15.7  $\mu\text{m}$ .

9. Estrato celular central del cuerpo, formado por células de pared gruesa, de contorno irregular. Escala = 35.7  $\mu\text{m}$ .

10. Estrato celular interno del cuerpo, formado por células de pared gruesa, de contorno irregular poligonal a redondeado. Escala = 35.7  $\mu\text{m}$ .

11. Porción del margen del fruto mostrando el estrato celular externo (Oc) y el estrato celular central (Cc) en vista lateral. Escala = 12.9  $\mu\text{m}$ .

12. Ala primaria mostrando placas alineadas de material carbonizado a lo largo de las venas que convergen en la superficie estigmática. Escala = 285  $\mu\text{m}$ .

13. Cuerpo del lado del ala secundaria mostrando una vena que corre a lo largo del margen (flechas). Escala = 285  $\mu\text{m}$ .

14. Cuerpo del lado del ala primaria mostrando una vena que corre a lo largo del margen (flechas). Escala = 393  $\mu\text{m}$ .

15. Parte apical del cuerpo (Fb), fragmento del ala primaria (Pw) y ala secundaria (Sw) con una vena corriendo a lo largo de cada uno de sus flancos (flechas). Escala = 429  $\mu\text{m}$ .

16. Elemento traqueal con engrosamientos en hélice formando parte de una vena del cuerpo. Escala = 10  $\mu\text{m}$ .

17. Elementos traqueales con engrosamientos en hélice en las venas cerca del área estigmática en el ala primaria. Escala = 15.7  $\mu\text{m}$ .

18. Elementos traqueales con engrosamientos en hélice en venas del ala secundaria. Escala = 15.7  $\mu\text{m}$ .



FIGURAS 19-23. Hojas de *Magdalenophyllum aequilaterum*.

19. Hoja completa mostrando pecíolo robusto y un poco curvo, lámina ligeramente asimétrica, base aguda, ápice agudo y vena media ligeramente curva (contraparte). Escala = 7.5 mm.

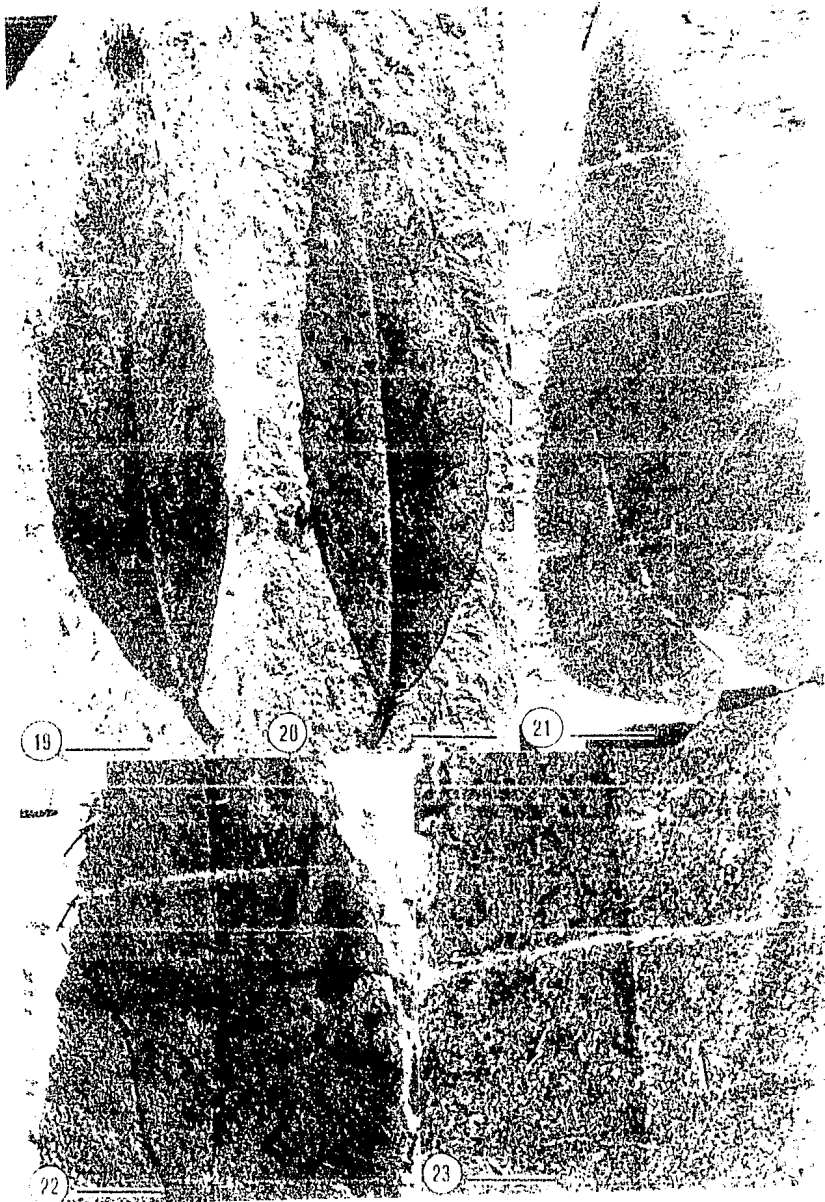
20. Hoja completa mostrando lámina someramente aserrada con dientes simples y vena media que llega al ápice de la hoja (parte). Holotipo, IGM-Pb 2573-647. Escala = 7.5 mm.

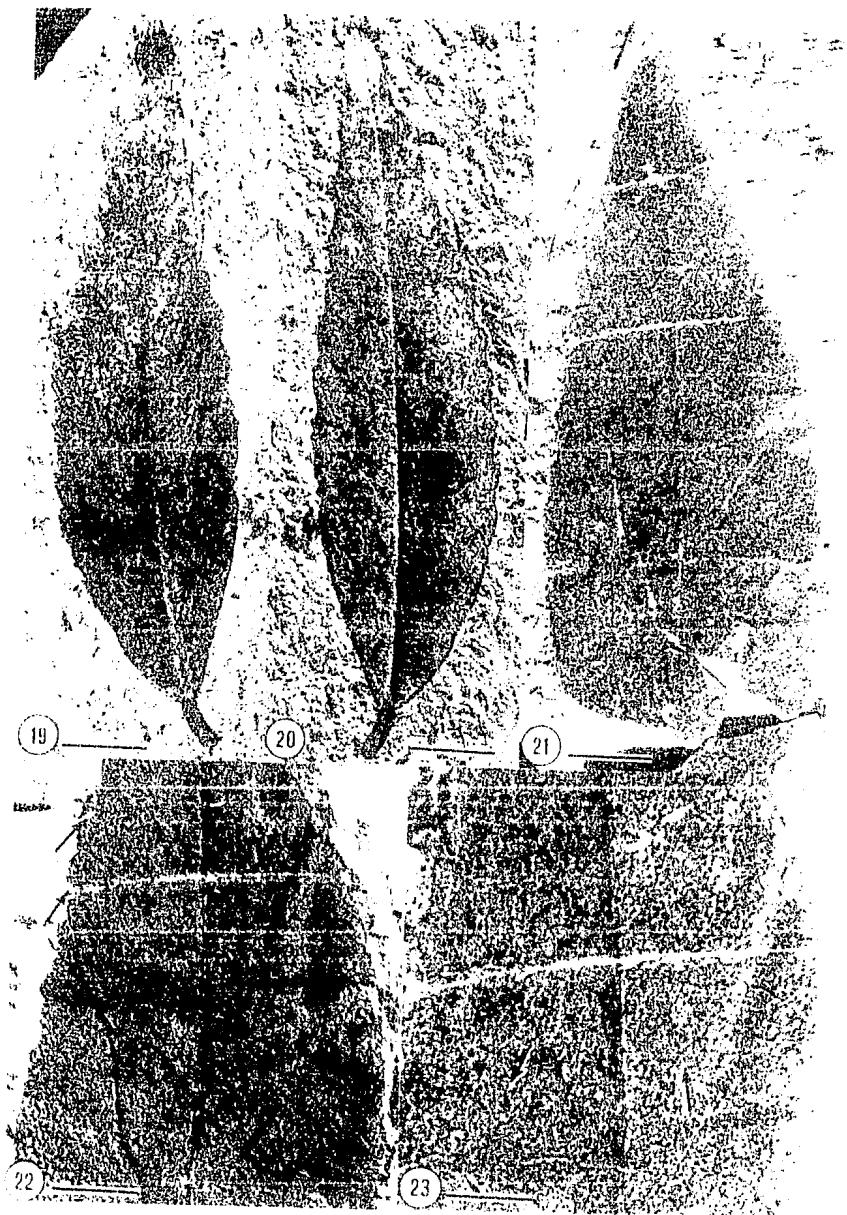
21. Fragmento de hoja con margen casi entero, ápice agudo, vena media casi recta y venas secundarias ligeramente arqueadas que llegan al margen y producen una vena exmedia débil cerca de su fin (flechas). Escala = 5 mm.

22. Hoja mostrando venas secundarias curvas, venas exmedias débiles formadas cerca del fin de las secundarias y venas terciarias casi perpendiculares a las secundarias formando un patrón ortogonal irregular. Escala = 3.8 mm.

23. Patrón de venación de las hojas, con venas secundarias ligeramente curvas, venas terciarias casi perpendiculares a las secundarias corriendo entre venas secundarias contiguas y venas que unen a venas terciarias contiguas perpendiculares y sinuosas (flechas), formando un patrón ortogonal irregular. Escala = 2.1 mm.







## FRUTOS DE LEGUMINOSAS FOSILES DEL Terciario DE TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA, MEXICO

### Introducción

Las plantas de la familia Leguminosae forman una parte importante de la vegetación actual de México. Las leguminosas se encuentran en todo el país, ocupando muchos tipos de hábitats, y son particularmente abundantes en las regiones tropicales, en especial en los estados de Chiapas y Oaxaca. La Familia Leguminosae representa la segunda más grande de plantas vasculares en el país, y aunque el endemismo a nivel genérico es bajo, el 51.9% de las especies presentes en México son endémicas (Sousa Sánchez y Delgado Salinas, 1993). El alto endemismo a nivel específico, y la comparación de la diversidad genérica de la familia con aquella de otras regiones del mundo, han llevado a los autores a proponer al territorio mexicano como uno de los centros secundarios de radiación de la Familia.

A pesar de la prominencia de la familia en la vegetación actual de México, se conoce muy poco de la historia y abundancia de las leguminosas en las floras del Cretácico tardío y del Terciario de México. Los reportes previos de leguminosas fósiles para México son escasos, aunque son relativamente comunes al tomar en consideración el número limitado de estudios paleobotánicos y palinológicos realizados para floras del Cretácico superior y del Terciario de México.

El primer reporte de un fósil de leguminosa para México es una madera permineralizada de Tlacolula, Oaxaca, asignada a *Mimosoxylon tenax* (Felix) Müller-Stoll et Mädler (Müller-Stoll y Mädler, 1967). Esta madera permineralizada fue obtenida de estratos que yacen discordantemente sobre una secuencia cretácica (Felix y Lenk, 1899). Berry (1923) reportó fragmentos de folíolos de *Inga miocenica* Berry y *Leguminosites mexicanus* Berry, de estratos del Mioceno de Veracruz, así como fragmentos de folíolos de *Dioeclea* (?) *mexicana* Berry y un pequeño fragmento de fruto de *Leguminosites oaxacensis* Berry, de estratos del Mioceno de Oaxaca. Sin embargo, se ha sugerido tener precaución con las identificaciones de Berry, ya que muchas necesitan ser reevaluadas (Dilcher, 1973; Herendeen y Dilcher, 1990a). Miranda (1963) identificó fragmentos de hojas y folíolos de *Acacia* Mill. embebidos en ámbar del Oligoceno superior o Mioceno inferior de la región de Simojovel, Chiapas, y mediante el uso de espectrofotometría infrarroja, Langenheim (1966) identificó a una especie de *Hymenaea* L. como la planta productora de la resina. El análisis palinológico de la Formación Paraje Solo, del Plioceno de Veracruz (Graham, 1992a), indicó la presencia de *Acacia*, *Desmanthus* Willd. y *Mimosa* L. (Graham, 1976, 1992b), y recientemente, Cevallos Ferriz y Barajas Morales (en prensa) describieron maderas

permineralizadas de leguminosas de la Formación El Cien, del Oligoceno superior a Mioceno inferior de Baja California Sur. Los géneros a los que pertenecen los fósiles de leguminosas de México son de distribución tropical a subtropical, viven principalmente en América Central y del Sur (Cowan y Polhill, 1981; Lewis y Elias, 1981; Vassal, 1981), y están bien representadas en la flora actual de México.

Un conjunto pequeño de vainas y fragmentos aislados de hojas y folíolos de leguminosas ha sido obtenido de la flora oligocénica de "Los Ahuehuetes" (Magallón Puebla y Cevallos Ferriz, 1993b, 1993c, 1993d). La presencia de leguminosas fósiles en estratos del Terciario de México puede proporcionar información de las condiciones climáticas en que vivía la comunidad vegetal que produjo el yacimiento, y también de la composición de las comunidades de plantas en el pasado. En un nivel más general, las leguminosas fósiles de Puebla complementan la historia conocida de la familia y proporcionan información de sus patrones de distribución en el pasado, de las probables rutas de migración, y en algunos casos, de la edad del endemismo de algunos géneros.

### Material y Métodos

Se describen cinco frutos fósiles de leguminosas, se comparan con vainas de leguminosas actuales, y se discute su probable afinidad taxonómica. Las observaciones morfológicas fueron realizadas con un microscopio estereoscópico y cámara lúcida, y con un microscopio de epifluorescencia con la finalidad de encontrar cutículas o granos de polen asociados. En los fósiles representados por parte y contraparte, o por dos o más especímenes, uno de los ejemplares fue transferido a acetato de celulosa y observado bajo el microscopio fotónico compuesto en busca de tejidos preservados o de restos de cutícula. No se observaron ninguna de estas estructuras con ninguno de los métodos utilizados, indicando que tales estructuras no están preservadas.

Las vainas fueron identificadas mediante la consulta de literatura especializada, y la revisión de todos los géneros que mostraran parecido con las vainas fósiles. Después de consultar la literatura, los géneros registrados, así como los géneros cercanamente relacionados fueron observados directamente en colecciones de herbario. Cuando se encontró parecido con algún género en particular, en la mayoría de los casos se hizo una revisión completa de la tribu a la que pertenece. La colección del Herbario Nacional de México (MEXU) fue revisada para la mayoría de las tribus consideradas. Adicionalmente, las colecciones del Museo Field de Historia Natural, Chicago (F), de la Colección de Frutos y Semillas del Departamento de Agricultura de E. U. A., Beltsville (BARC), y del Museo Nacional de Historia Natural de E. U. A., Smithsonian Institution, Washington D. C. (USNC), fueron consultadas.

Cinco de las vainas de leguminosas descritas tienen todas las características observadas en común con géneros actuales, aunque los caracteres necesarios para la identificación con especies actuales están ausentes, o los fósiles presentan una combinación de características única, lo cual impide que sean asignadas a alguna especie actual. La quinta vaina tiene una combinación de características desconocida entre los géneros actuales, aunque es superficialmente similar a las especies de algunos géneros de Papilionoideae.

### Descripciones Sistemáticas

REINO: Plantae

DIVISION: Magnoliophyta

CLASE: Magnoliopsida

ORDEN: Fabales

FAMILIA: Leguminosae (Fabaceae)

SUBFAMILIA: Mimosoideae

GENERO: *Prosopis* L.

ESPECIE: *Prosopis lazarii* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-650. Fig. 2.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *lazarii* es por el Sr. Lázaro Saldivar Conteras, quien contribuyó en la recolección de fósiles y encontró varias vainas de leguminosas.

DIAGNOSIS: Frutos rectos a muy ligeramente curvos, simétricos; suturas marcadas, igualmente prominentes, someramente constrictas y ondulates; cámaras seminales protuberantes, orientadas longitudinalmente, ovales, separadas por áreas aplanadas, anchas, transversas encima de los septos, al nivel de las constricciones de las suturas; semillas orientadas casi longitudinalmente, ampliamente ovales, con los extremos micropilar y chalazal ligeramente agudos.

### DESCRIPCION

Cuatro vainas fragmentadas, la más larga mide 45.1 mm de longitud y 7.6 mm de anchura máxima. Las vainas son rectas o ligeramente curvas, con suturas placentaria y dorsal marcadas, de ca. 0.4 mm de ancho, con constricciones simétricas someras y

ondulantes (Fig. 2). Hay restos carbonizados alineados longitudinalmente que forman una estriación fina a lo largo de las suturas (Fig. 3). La base y el ápice de las vainas no están preservados, y la presencia de un estipe se desconoce. Las vainas son comprimidas pero existe un relieve superficial dado por cámaras seminales protuberantes separadas por áreas aplanadas entre las cámaras seminales (Fig. 2). Las paredes del fruto son un poco rígidas, y los contornos de las semillas son evidentes (Figs. 2-3). El fragmento de vaina más largo tiene seis cámaras seminales orientadas longitudinalmente, son ovals, miden 7.3 mm de largo (6.4-8.4 mm), 6.5 mm de ancho (5.6-7.6 mm), y están separadas por áreas transversales de ca. 3 mm de anchura, situadas por encima del septo, al nivel de la constricción de la sutura (Figs. 2-3). Las semillas están orientadas casi longitudinalmente, son ampliamente ovals, con sus extremos chalazal y micropilar un poco agudos (Figs. 2-3), y miden 4.5 mm de largo (3.6-5.6 mm) por 2.8 mm de ancho (2.6-3.3 mm).

### COMPARACION

Las vainas fragmentarias son similares a las especies de *Prosopis* sección *Algarobia* por tener frutos rectos y comprimidos, de tamaño y forma similar, con suturas marcadas con constricciones poco profundas, simétricas y ondulantes, y con relieve superficial pronunciado formado por cámaras seminales prominentes separadas por áreas aplanadas encima de los septos (Fig. 4). En los frutos actuales inmaduros, las semillas aparecen como pequeñas protuberancias, y conforme la vaina va madurando, las semillas ocupan una área mayor y forman protuberancias en forma de domo, ocupando la mayor parte del espacio de la cámara seminal (Fig. 4). Los diferentes estados de desarrollo de las vainas pueden observarse en la muestra fósil. La forma y la orientación de las semillas son evidentes a través de la pared del fruto, al igual que en los espécimenes actuales (Figs. 4-5). La orientación de las semillas en las especies actuales varía de longitudinal a transversa (Burkart, 1976), y las semillas son de forma ovada a elíptica o irregular (Gunn, 1984).

Las características individuales del fósil corresponden al género, sin embargo, ninguna de las especies de la sección *Algarobia*, a las que las vainas fósiles son más parecidas, muestra la combinación de caracteres que se encuentra en los fósiles. En las vainas fósiles, la profundidad y anchura de las constricciones entre las cámaras seminales son más grandes que en la mayoría de las especies actuales, y la forma oval de las cámaras seminales es poco frecuente en la sección *Algarobia*, en la que las cámaras seminales son usualmente más cortas y cuadradas (Fig. 4). Sin embargo, los caracteres anteriores se encuentran por separado en algunas especies actuales, por ejemplo, en *P. argentina* Burkart (sección *Monilicarpa*) y *P. articulata* Watson (sección *Algarobia*, Fig. 5), en las que hay

constricciones profundas entre las cámaras seminales ovas. En las vainas fósiles, las áreas entre las cámaras seminales encima de los septos están orientadas transversalmente, mientras que en muchas especies de la sección *Algarobia* (e.g., *P. juliflora* [Swartz] DC. y *P. laevigata* [Willd.] Johnston, Fig. 4), las mismas áreas son oblicuas. Sin embargo, *P. elata* (Burkart) Burkart (sección *Algarobia*), muestra una condición semejante a la de los fósiles (cf. Burkart, 1976).

Las diferencias entre las especies, series y tribus actuales de *Prosopis* están dadas por caracteres vegetativos, mientras que los caracteres del fruto son generalmente uniformes. Adicionalmente, ha habido un desarrollo paralelo de la forma del fruto entre las secciones más grandes del género (*Strombocarpa* y *Algarobia*; Burkart, 1976). Debido a la combinación única de características mostrada por las vainas fósiles, y a la ausencia de caracteres vegetativos, las vainas fósiles son asignadas a una especie nueva dentro del género.

GENERO: *Mimosa* L.

ESPECIE: *Mimosa tepexana* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-652. Figs. 6 y 7.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *tepexana* se refiere al poblado cercano a la localidad fosilífera, Tepexi de Rodríguez.

DIAGNOSIS: Fruto lomentoso, recto, simétrico; suturas marcadas, ligeramente constrictas y ondulantes; ápice redondeado-acuminado; superficie de las valvas lisa; segmento terminal orientado longitudinalmente, convexo hacia las suturas; segmento subterminal casi cuadrado; segmentos separados por una línea de fractura oblicua que no se extiende a las suturas; semillas orientadas oblicuamente, ovadas, más anchas hacia el extremo chalazal; funículo filiforme, oblicuo y curvo.

## DESCRIPCION

Un fragmento de vaina con dos segmentos preservados, recto, de 17.2 mm de largo y 7.2 mm de ancho. El fruto es simétrico, las suturas son marcadas, igualmente prominentes, miden menos de 0.4 mm de anchura, y son un poco constrictas y ondulantes (Fig. 6). La base del fruto está ausente; el ápice es redondeado-acuminado, un poco picudo apicalmente (Fig. 6). La superficie de las valvas es lisa y homogénea. Hay restos carbonizados compactos

alineados longitudinalmente a lo largo de las suturas. El fruto es comprimido y las paredes de las valvas son delgadas. El segmento terminal está orientado longitudinalmente, es convexo hacia las suturas y redondeado-acuminado hacia el ápice (Fig. 6), mide 9.6 mm de largo y 7.2 mm de ancho. El segmento subterminal está incompleto, pero parece ser más corto que el terminal, y de forma casi cuadrada (Fig. 6). El fruto es lomentoso; los segmentos están separados por una línea de fractura oblicua y delgada que no se extiende a las suturas (Figs. 6), indicando que los segmentos se separaban entre sí y de las suturas. El contorno de una semilla es claramente aparente en el segmento subterminal (Figs. 6-7); está situada a medio camino entre ambas suturas y orientada oblicuamente. La semilla es ovada, ligeramente más ancha hacia el extremo chalazal obtuso, y es atenuada formando un ápice trunco en el extremo micropilar (Fig. 7); mide 4.2 mm de largo y 2.4 mm de ancho. Hay restos carbonizados dispersos en la periferia de la semilla, y restos muy compactos forman una placa en su centro. El funículo mide ca. 2.5 mm de largo, es filiforme y sigue un curso oblicuo curvo (Fig. 7).

#### COMPARACION

Todos los caracteres observados en *Mimosa tepexana* existen en el género. Aunque el número de especies de *Mimosa* es grande, los caracteres de dehiscencia y armadura del fruto dividen el género (Gunn, 1984). El fruto fósil puede ser comparado con las especies cuyos frutos carecen de un ala marginal y de espinas o tricomas gruesos, y que se romprn transversalmente en segmentos con una semilla, de manera similar a un lomento, pero también separandose de las suturas, que persisten como un marco vacío. Aunque la combinación de caracteres disponibles en el fósil no se encuentra en una especie actual, hay similitudes evidentes con varias especies, en las suturas ligeramente constrictas y ondulantes (i.e., *M. affinis* Harms ex Glaziou, *M. albida* Kunth, *M. arenosa* (Willd.) Poiret [Fig. 8], *M. leucaenoides* Bentham [Fig. 9], *M. antioquensis* [Fig. 10], *M. brandegei* Robinson, *M. fragrans* Gray, *M. orthocarpa* Spruce ex Bentham, *M. polyantha* Bentham, *M. sicyocarpa* Robinson, *M. sinaloensis* Britton et Rose, *M. teunifolia* L.), en el tamaño y orientación de los segmentos del fruto (i.e., *M. acapulcensis* Robinson [Fig. 11], *M. arenosa* [Fig. 8], *M. brandegei*, *M. fragrans*, *M. leucaenoides* [Fig. 9], *M. obovata* Bentham, *M. zimapanensis* Britton), en la forma del ápice (i.e., *M. albida*, *M. antioquensis* [Fig. 10], *M. arenosa* [Fig. 8], *M. brandegei*, *M. ervendbergii* Gray, *M. goldmanii* Robinson, *M. leucaenoides* [Fig. 9], *M. mixteca* Brandegee, *M. orthocarpa*, *M. palmeri* Rose, *M. psilocarpa* Robinson, *M. sicyocarpa*) y en la orientación, forma y tamaño de la semilla (i.e., *M. acapulcensis* [Fig. 11], *M. affinis*, *M. albida*, *M. fragrans*, *M. polyantha*). Aunque la vaina fósil es parecida a varias especies actuales, no puede ser asignada a ninguna de éstas, pues su estado fragmentario



impide la observación de caracteres tales como el tamaño y la orientación de los segmentos, por lo que es asignado a una nueva especie.

Un fragmento de fruto adicional superficialmente similar a *Mimosa tepexana* fue colectado en la localidad "Los Ahuehuetes". El fragmento de fruto es recto y simétrico, mide 28 mm de longitud y 8.5 mm de anchura. Las suturas tienen cerca de 0.5 mm de grosor, son constrictas y forman crenaciones alargadas (Fig. 12). El fruto es comprimido y tiene poco relieve superficial. Cuatro semillas son aparentes; una semilla está claramente marcada, mientras que los contornos de las otras tres semillas están sutilmente marcados (Fig. 12). Todas las semillas están orientadas oblicuamente y situadas a medio camino entre las suturas (Fig. 12). Las semillas son ovadas, con el extremo chalazal más ancho que el extremo micropilar, que es un poco agudo (Fig. 13). La semilla claramente marcada es un poco más larga que las sutiles; la primera mide 4.1 mm de largo y 2.0 mm de ancho, mientras que las otras miden 3 mm de largo (2.8-3.1 mm) y 1.9 mm de ancho (1.8-2.0 mm). Hay un funículo filiforme que sigue un curso oblicuo y llega al extremo micropilar de la semilla claramente marcada (Fig. 13).

La constricción de los márgenes de este fruto fue probablemente causada por una semilla abortada. El espaciamiento presente entre las cuatro semillas existentes es tal que una semilla adicional cabría bien en el área de la constricción. El aspecto de las semillas sugiere que el fósil probablemente representa una sola valva abierta de un fruto dehiscente. La marca claramente evidente con el funículo asociado representa una semilla que permaneció unida a la valva, mientras que los contornos sutiles corresponden a las marcas dejadas por semillas en la superficie interna de la valva.

Este fósil es similar a *Mimosa tepexana* en la forma y dimensiones del fruto, en la anchura de las suturas, en la orientación y tamaño de las semillas y en la presencia de un funículo filiforme y oblicuo. Sin embargo, si este fósil está interpretado correctamente como la valva abierta de una legumbre, entonces no corresponde a *M. tepexana*, pues los frutos de esta última aparentemente eran lomentosos, rompiéndose en segmentos con una semilla, mientras que el otro fruto parece exhibir un método de dehiscencia diferente.

TRIBU: Ingeae

GENERO: *Lysiloma* Bentham

ESPECIE: *Lysiloma mixteca* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c).

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-653. Figs. 14 y 15.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El epíteto específico *nixtecana* se refiere a la región étnico-geográfica en la que se encuentra la localidad fosilífera, la Mixteca Alta.

DIAGNOSIS: Fruto curvo, suturas igualmente prominentes y ligeramente sinuosas; sutura placentaria separada de las valvas; fruto no septado; paredes del fruto rígidas; relieve superficial ondulante, con áreas anchas prominentes y estrechas hundidas, cada una incluyendo una cámara seminal; cámaras seminales orientadas transversalmente, oblongas.

### DESCRIPCION

Un fragmento de vaina, de 63 mm de longitud máxima y 16.4 mm de ancho. El fruto es curvo, las suturas placentaria y dorsal son igualmente prominentes, de ca. 0.8 mm de anchura, ligeramente sinuosas, engrosadas y protuberantes cerca de las valvas, y aplanadas hacia afuera (Fig. 14). La sutura placentaria está separada parcialmente de las valvas, formando un reple (Fig. 14). El ápice y la base del fruto están ausentes, y la presencia de un estipe se desconoce. El fruto es comprimido pero tiene un relieve superficial pronunciado, con áreas prominentes de ca. 12.2 mm de ancho, alternando con áreas hundidas estrechas, de 3 a 5 mm de ancho (Fig. 14). La superficie de las valvas es heterogénea y algo rugosa, con restos carbonizados abundantes formando un patrón reticulado sutil en las partes hundidas y restos carbonizados escasos en las partes prominentes (Figs. 14-15). Hay una estriación longitudinal fina a lo largo de las suturas y el reple. El fruto no es septado, y las paredes son rígidas. Las cámaras seminales son poco evidentes, están orientadas transversalmente, son oblongas (Figs. 14-15) y miden 9.2 mm de largo y 3.6 mm de ancho. Las semillas no son evidentes.

### COMPARACION

La forma, textura y modo de dehiscencia de la vaina son considerados los caracteres más confiables para separar a los géneros de la tribu Ingeae (Mohlenbrock, 1963; Nielsen, 1981), y las vainas de *Lysiloma* se caracterizan y se distinguen de las de especies cercanamente relacionadas por que en la madurez, las valvas se separan de las suturas persistentes (Mohlenbrock, 1963; Nielsen, 1981; Gunn, 1984).

La vaina fósil corresponde a un ejemplar maduro de *Lysiloma*, lo cual es evidenciado por la curvatura de la vaina, las valvas marcadamente ondulantes y con la superficie heterogénea y el reple desprendido. Las vainas de las especies actuales de *Lysiloma* son

reclas, pero en la madurez, la sutura dorsal se vuelve cóncava y la sutura placentaria se curva convexamente, como se observa en la vaina fósil. Los frutos maduros actuales tienen un relieve superficial fuertemente ondulante, con partes anchas prominentes y partes estrechas hundidas alternantes en ambas caras (Figs. 16-17). Este peculiar relieve se forma por el "estrangulamiento" de las valvas al nivel de las suturas, y su ensanchamiento por encima y por abajo de éste, lo cual explica las prominencias anchas en ambas caras de la vaina. La superficie heterogénea de la valva probablemente representa un exocarpo que se estaba exfoliando. El exocarpo de los frutos actuales tiene un retículo superficial que se rompe en la madurez y se separa en pedazos pequeños, dejando porciones irregulares blanquecinas (Fig. 17). Generalmente, las partes prominentes de la superficie del fruto son las primeras en perder el exocarpo (Fig. 17), lo que explica la escasez de restos carbonizados en las partes prominentes de la vaina fósil, y su abundancia en las áreas hundidas. El replo desprendido es una evidencia adicional de la madurez alcanzada por la vaina en el momento en que fue enterrada y eventualmente fosilizó. La orientación transversal de las semillas es otra característica que relaciona al fósil con *Lysiloma*, que presenta cámaras seminales y semillas transversas, aunque la posición de las semillas puede variar en especímenes en los que se ha desprendido el replo, debido al aflojamiento de las valvas (Andrade, com. pers., 1993).

La identificación y comparación directa del *Lysiloma* fósil con una especie actual no es posible, pues la distinción entre las especies vivientes está basada generalmente en caracteres de la flor y de la inflorescencia, y en caracteres diagnósticos específicos del fruto, tales como la ausencia/presencia y longitud del estipe (Andrade, com. pers., 1993), los cuales están ausentes en el fósil. *Lysiloma mixteca* se propone como una especie de vainas fósiles asignables al género, pero no comparables directamente con especies actuales.

SUBFAMILIA: Papilionoideae

TRIBU: Sophoreae

GENERO: *Sophora* L.

ESPECIE: *Sophora sousae* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-654. Fig. 18.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

**ETIMOLOGIA:** El epíteto específico *sousae* es por Mario Sousa Sánchez, en reconocimiento a su trabajo con Leguminosae, y a su trabajo reciente en los géneros *Sophora* y *Styphnolobium*.

**DIAGNOSIS:** Fruto recto, simétrico, moniliforme, con constricciones alargadas entre las cámaras seminales, formando un istmo estrecho de anchura constante; suturas prominentes, ligeramente más delgadas a lo largo del istmo; paredes del fruto lisas, cámaras seminales voluminosas, orientadas longitudinalmente, de casi circulares y no atenuadas a ampliamente ovales y ligeramente atenuadas; una semilla ocupa todo el interior de cada cámara seminal, las semillas están orientadas longitudinalmente y son ampliamente elípticas.

#### DESCRIPCION

Un fragmento de vaina con dos cámaras seminales preservadas, de 20 mm de largo y 6.7 mm de ancho. El fruto es recto y fuertemente moniliforme, con constricciones profundas y estrechas entre las cámaras seminales, formando un istmo alargado de anchura constante, de aproximadamente 3.6 mm de largo y 2.0 mm de ancho (Fig. 18). El fruto es simétrico; las suturas placentaria y dorsal son igualmente prominentes, de cerca de 0.8 mm de grosor al rededor de las cámaras seminales, y más delgadas a lo largo del istmo, con cerca de 0.5 mm de grosor (Fig. 18). La base y el ápice del fruto no están preservados, por lo que se desconoce la presencia de un estipe. Las paredes del fruto son lisas, hay material carbonizado alineado a lo largo de las suturas, formando una estriación longitudinal. Las cámaras seminales son voluminosas y el istmo entre ellas está comprimido. Las cámaras seminales están orientadas longitudinalmente, son de casi circulares y no atenuadas a ligeramente alargadas, ovales y un poco atenuadas, y miden de 7.7 a 9.0 mm de largo y 6.7 mm de ancho (Fig. 18). Las semillas están orientadas oblicuamente, casi longitudinalmente; son de forma elíptica, casi circulares, miden de 4.4 a 5.4 mm de largo y de 4.1 a 5.1 mm de ancho (Figs. 18-19), y una de ellas muestra una protuberancia redondeada en el extremo micropilar (Fig. 19).

#### COMPARACION

*Sophora sousae* es similar a especies de *Sophora* L. *sensu stricto*, pero no de *Styphnolobium* Schott, la cual ha sido revisada recientemente, y segregada de *Sophora* con base en datos de cariótipo, número cromosómico y caracteres del polen y del fruto (Sousa Sánchez y Rudd, 1993; Palomino, et al., 1993). La identificación de la vaina fósil con *Sophora* se debe a la presencia en el género de frutos secos, fuertemente moniliformes, con

paredes lisas y algo rígidas (Fig. 20), mientras que los frutos de *Styphnolobium* son carnosos, y en ejemplares maduros, se forman pliegues longitudinales en la pared del fruto.

La vaina fósil es parecida a algunas especies de *Sophora* (e.g., *S. tomentosa* L.) en en tamaño, forma, y proporciones de las cámaras seminales y de las constricciones (Fig. 20). Las cámaras seminales de los frutos actuales son voluminosas, y varían de casi circulares a un poco elípticas y atenuadas; las constricciones son de longitud variable, pueden ser más largas o más cortas que en el fósil, pero siempre de anchura constante (Fig. 20). Las suturas de los frutos actuales son engrosadas en ejemplares jóvenes, y progresivamente menos engrosadas conforme los frutos maduran. Lo anterior sugiere que la vaina fósil representa un fruto no completamente desarrollado. Las semillas de las especies actuales varían de elípticas planas a globulares (Polhill, 1981). Las semillas de *S. tomentosa* están orientadas oblicuamente, casi longitudinalmente, son globulares y tienen un lóbulo radicular encima del hilio en su extremo micropilar (Fig. 21). La protuberancia redondeada en el extremo micropilar de una de las semillas de la vaina fósil indica la presencia de un lóbulo radicular, mismo que está presente, aunque no exclusivamente, en *Sophora* (Polhill, 1981), y apoya aún más la asignación del fósil a la subfamilia Papilionoideae. Aunque los caracteres observados en la vaina fósil concuerdan con *Sophora tomentosa*, la ausencia en el fósil de caracteres diagnósticos, tales como la presencia y tamaño de estipe y rostelo, impiden la comparación y la asignación de éste a una especie actual.

FAMILIA: Leguminosae

SUBFAMILIA: *incertae sedis*

GENERO: *Reinweberia* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c)

DIAGNOSIS: Misma que para la especie tipo

ESPECIE: *Reinweberia ornithopoides* Magallón Puebla et Cevallos Ferriz (en prensa c)

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número IGM-Pb 2573-656. Fig. 22.

LOCALIDAD: 18° 35' N, 97° 55' W, localidad "Los Ahuehuetes" de la Formación Pié de Vaca, en el margen sur del Río Axamilpa, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México.

EDAD: Oligoceno.

ETIMOLOGIA: El nombre genérico *Reinweberia* es por Reinhard Weber, en reconocimiento a su trabajo sobre plantas fósiles mexicanas y a su labor como Profesor y promotor de estudios de paleobotánica en México. El epíteto específico *ornithopoides* se refiere al parecido entre el fósil y algunas especies de *Ornithopus* L.

DIAGNOSIS: Fruto pequeño, recto, no estipitado, simétrico, regularmente constricto y un poco voluminoso; suturas no prominentes, base aguda, ápice redondeado con rostelo cónico pequeño desplazado hacia la sutura dorsal, superficie de las valvas lisa, cámaras seminales orientadas longitudinalmente, en forma de barril, delimitadas por septos transversales muy delgados; partes florales persistentes más largas que la cámara seminal basal, filiformes.

#### DESCRIPCION

Un fruto recto, no estipitado y simétrico, mide 14.6 mm de largo y 2.2 mm de ancho. Las suturas no son prominentes, pero están constrictas regularmente, dando un contorno crenado al fruto (Fig. 22). La cámara seminal basal es aguda, el ápice es redondeado y hay un rostelo pequeño cónico desplazado hacia la sutura dorsal, apuntando hacia afuera (Fig. 22). El fruto es un poco voluminoso y la superficie de las valvas es lisa. Hay una estriación muy sutil sobre la cámara seminal terminal, sugiriendo la presencia de tricomas muy finos pegados a la superficie de la valva. La cámara seminal basal muestra manchas irregulares oscuras formadas por concentraciones densas de material carbonizado. El fruto está formado por cinco cámaras seminales separadas por septos transversales muy delgados. Las cámaras seminales están orientadas longitudinalmente, tienen forma de barril, con límites convexos hacia las suturas y límites transversos hacia los septos; miden 2.4 mm de largo y 2.2 mm de ancho, y sólo la cámara seminal basal es un poco alargada (Fig. 22). El contorno de las semillas no es evidente. Hay partes florales persistentes, que representan restos del cáliz o del androceo, consistentes en dos segmentos situados a los lados de la base del fruto. Ambos son más largos que la cámara seminal basal, miden ca. 6.7 mm de largo, son estrechos y filiformes (Fig. 22).

#### COMPARACION

Aunque la vaina fósil es muy pequeña, probablemente había alcanzado su longitud total en el momento en el que se fosilizó, lo cual es indicado por los septos bien definidos, las cámaras seminales protuberantes y las suturas regularmente constrictas y claramente indentadas. Su tamaño pequeño la distingue de muchos géneros de Leguminosae, por lo que fue comparada con especies actuales que forman frutos pequeños. *Reinweberia ornithopoides* es superficialmente parecida a algunas especies de algunos géneros de Papilionoideae, pero existen diferencias importantes, y el fósil no corresponde a ninguna de éstas.

*Ornithopus* (Coronilleae) (Fig. 23) tiene frutos parecidos a la vaina fósil en tamaño y forma generales. Los frutos son voluminosos, no estipitados, rectos y simétricos. Las suturas son regularmente constrictas formando un contorno crenado. Hay aproximadamente cinco cámaras seminales por fruto, delimitadas por septos transversales delgados. La

cámara seminal basal es aguda y más larga que el resto, y la cámara seminal apical es redondeada. Las paredes del fruto son rígidas y no se observa el contorno de las semillas. Sin embargo, varios caracteres de *Ornithopus* difieren de los de la vaina fósil. Los frutos tienen suturas marcadas; varias especies (e.g., *O. perpusillus* L., *O. sativus* Gren. et Godr.) tienen constricciones marginales más profundas y cámaras seminales más largas y delgadas, con límites hacia las suturas aplanados y septos más cortos. El rostelo está situado centralmente y tiene una prolongación apical filiforme, que representa restos del estilo. La superficie de las valvas es rugosa, con porciones porosas que pueden ser muy sutiles (e.g., *O. sativus*, *O. micranthus* Arech.) o profundamente marcadas (e.g., *O. roseus* Duf., *O. compressus* Sieber ex Steud.) (Fig. 23), en contraste con la superficie lisa de la vaina fósil. El cáliz es persistente, pero es tubular, sus segmentos libres no son filiformes, y son más cortos que la cámara seminal basal (Fig. 23).

Algunas especies de *Indigofera* L. (Indigofereae) son parecidas a la vaina fósil. Las vainas de *Indigofera saubicola* Benthani (Fig. 24) son parecidas al ser pequeñas, simétricas y casi cilíndricas, y por presentar valvas con superficie homogénea cubierta por tricomas abundantes y finos. Las paredes del fruto son rígidas, y las semillas no son visibles. Las cámaras seminales están separadas por septos delgados transversales (Fig. 24). El cáliz persistente es proximalmente tubular, pero distalmente separado, y a veces hay estambres largos y filiformes que persisten a los lados de la base de la vaina (Fig. 24). Las diferencias con el fósil radican en la presencia de suturas engrosadas, rostelo filiforme y cámaras seminales un poco atenuadas (Fig. 24). *Indigofera panamensis* Rydberg (Fig. 25) tiene vainas pequeñas, simétricas y un poco voluminosas, con septos transversos y paredes homogéneas, gruesas, a través de las cuales las semillas no son visibles. Sin embargo, difiere del fósil al presentar estipe y tener suturas engrosadas, contorno ampliamente crenado, rostelo alargado y central, cámaras seminales alargadas y atenuadas, y partes florales persistentes que sólo cubren la base del estipe (Fig. 25).

*Reinweberia ornithopoides* es similar a algunas especies de *Desmodium* Desv. (Desmodieae) (Fig. 26). Sin embargo, los frutos de muchas especies de *Desmodium* son asimétricos y más grandes que el fósil; una sutura es recta y la opuesta forma crenaciones profundas (e.g., *D. canum* Schinz et Thellung), y en algunos casos, las constricciones marginales son tan profundas que las cámaras seminales están separadas unas de otras (e.g., *D. grandiflorum* [Walt.] DC.). El contorno de las cámaras seminales varía de circular (e.g., *D. obtusum* [Muhl. ex Willd.] DC.) a romboidal (e.g., *D. alamanii* [H. B. K.] DC.), y en varias especies, la superficie de las cámaras seminales es rugosa (e.g., *D. cajantifolium* [H. B. K.] DC.). *Desmodium hatwegianum* Hemsl. (Fig. 26) es similar al fruto fósil, pero su contorno

asimétrico, las constricciones profundas entre las cámaras seminales casi circulares y las partes florales persistentes no filiformes son diferencias importantes entre los dos.

Existe una similitud superficial entre los frutos de algunas especies de *Aeschynomene* L. (*Aeschynomeneae*) (Figs. 27-28) y *Reinweberia ornithopoides*, pero la presencia de diferencias morfológicas importantes los distinguen como taxa independientes. Aunque algunas especies de *Aeschynomene* (e.g., *A. elegans* C. et S.) tienen frutos de tamaño y proporciones equivalentes a las de *R. ornithopoides*, los frutos de muchas especies son fuertemente asimétricos, con una sutura recta y la opuesta de someramente (e.g., *A. evenia* Wright, *A. villosa* Poir.) a profundamente crenada, a veces hasta el punto en que las cámaras seminales contiguas están separadas (e.g., *A. brasiliana* [Poir.] DC., *A. compacta* Rose, *A. langlassei* Rudd). Algunas especies tienen suturas rectas, pero están fuertemente engrosadas (e.g., *A. ciliata* Vog.), y por lo general, un margen es más grueso que el opuesto (e.g., *A. sensitiva* Sw.). Las cámaras seminales pueden ser cuadradas (e.g., *A. sensitiva*) o elípticas a casi circulares (e.g., *A. paniculata* Willd. [Fig. 27]), o con un margen recto y el opuesto convexo (e.g., *A. americana* L. [Fig. 28]), pero nunca tienen forma de barril, como en *R. ornithopoides*. El número de cámaras seminales por fruto en el género actual es usualmente mayor que en *R. ornithopoides*. Varias especies de *Aeschynomene* tienen un estipe largo, y aunque pueden persistir partes florales, éstas no son filiformes.

Algunas especies de *Lotus* L. (incluyendo a *Hosackia* Dougl. ex Benth.) (*Loteae*) (Figs. 24-25) son similares a *Reinweberia ornithopoides* por presentar vainas pequeñas con suturas constrictas regularmente y valvas con superficie lisa. Sin embargo, las vainas actuales difieren por ser planas y frecuentemente asimétricas, con la sutura dorsal recta o curva cerca del ápice, y la sutura placentaria convexa (e.g., *Lotus salsuginosus* Greene, *Hosackia humilis* (Greene) Abrams) (Figs. 29-30). En los frutos actuales, las suturas son engrosadas y someramente constrictas. En varias especies (e.g., *L. salsuginosus* [Fig. 29]), la sutura dorsal es más gruesa que la placentaria. El rostelo de las especies actuales es estrecho y en forma de gancho (Figs. 29-30); con frecuencia, el número de cámaras seminales es mayor que en la vaina fósil (Fig. 30), las cámaras seminales son cuadradas y los septos son oblicuos (Fig. 30). Las paredes del fruto son delgadas y papiráceas, y a través de ellas se nota el contorno de las semillas (Fig. 30). El cáliz persistente es tubular, y sus partes libres no son filiformes (Figs. 29-30).

Aunque la vaina fósil está completa y tiene partes florales persistentes, no puede ser identificada con un género actual. La combinación única de caracteres que presenta ésta vaina indica que se trata de un taxón extinto.



## Discusión

Los géneros actuales con los que cuatro leguminosas fósiles fueron identificadas son frecuentes en la flora mexicana actual, y para los cuales México representa una área importante de distribución. Las especies actuales de *Prosopis* habitan regiones secas de África tropical, suroeste de Asia y norte y sur de América, donde el género presenta una distribución marcadamente disyunta. La presencia de la especie menos especializada, *P. africana* (Guill., Perr., et Rich) Taubert en África tropical es considerada como indicativa del origen del género en África al fin del Mesozoico o al inicio del Terciario, con una migración subsecuente a Asia y América (Burkart, 1976). Tres secciones del género, incluyendo a las dos más grandes (*Algarobia* y *Strombocarpa*), así como la mayoría de las especies, son americanas, y están distribuidas en dos áreas muy separadas: el área argentina-paraguaya-chilena, que corresponde al principal centro de radiación del género, y el área mexicana-texana, que es considerada como un centro secundario (Burkart, 1976). Para explicar la distribución disyunta actual, se ha sugerido la dispersión a larga distancia de plantas de una área a la otra, la evolución convergente de especies en ambas áreas secas a partir de ancestros que habitaban climas más húmedos, y la existencia de una región árida continua (Solbrig, 1972). La dispersión abiótica es considerada improbable, pues las legumbres comestibles de este género se prestan más a la dispersión endozóica (Burkart, 1976). Rzedowski (1988) arguye en contra de la evolución convergente, y tanto este autor como Burkart (1976), favorecen la existencia de una flora desértica común al norte y sur de América. La idea anterior también está apoyada por la distribución disyunta de varios otros géneros en ambas áreas (e.g., el género relacionado *Prosopidastrum* Burkart, y *Larrea divaricata* Cav. [Solbrig, 1972]).

Rzedowski (1988) sugirió que *Prosopis* llegó a Norteamérica por la ruta meridional de Laurasia entre el fin del Cretácico y el Eoceno, y posteriormente migró hacia el sur (véase discusión general de esta tesis). No existe evidencia conclusiva alguna de las rutas de migración del género, ni de la ocupación del continente, pero su registro fósil conocido es sugerente al respecto, ya que los reportes más antiguos para el género son de Norteamérica. Además de las vainas de *Prosopis lazarii* del Oligoceno de Puebla, se conocen granos de polen asignados a *Prosopis quesneli* Piel, del Oligoceno temprano de Columbia Británica, Canadá (Piel, 1971), y hojas y folíolos de *Prosopis linearifolia* (Lesquereux) MacGinitie de las Capas Florissant, Colorado (MacGinitie, 1953) del Eoceno superior (Manchester, com. pers., 1993). También se conocen granos de polen de *Prosopis* del Mioceno temprano (Aquitaniense) de Francia (Guinet y Bessedik, 1984). Con la excepción de las vainas de Puebla, el registro fósil de *Prosopis* es de latitudes medias y altas del hemisferio norte, que en la actualidad no son ocupadas por el género. Lo anterior indica una área de distribución

diferente en el pasado, y apoya la posibilidad de la ocupación de Norteamérica por la ruta de Laurasia.

El género *Mimosa* tiene entre 400 y 450 especies distribuidas principalmente en América Central y del Sur, y sólo unas cuantas en África y Asia (Lewis y Elias, 1981). El área norte-noroeste de México es uno de los principales centros de diversificación del género, y de 102 especies representadas en el país, 59% son endémicas (Sousa Sánchez y Delgado Salinas, 1993). La dispersión y diversificación alcanzada por la tribu Mimoseae en el Terciario temprano es evidenciada por la presencia de la inflorescencia *Protomimosoidea buchananensis* Crepet et Taylor en el Eoceno temprano del sureste de Estados Unidos (Crepet y Taylor, 1985, 1986; Crepet y Herendeen, 1992; Dilcher, Herendeen y Huber, 1992), y por inflorescencias (*Eomimosoidea plumosa* Crepet et Dilcher [Crepet y Dilcher, 1977]), frutos (*Eliasofructus claibornensis* Herendeen et Dilcher), y folíolos (*Duckeophyllum eocenicum* Herendeen et Dilcher) del Eoceno medio del sureste de Estados Unidos (Herendeen y Dilcher, 1990b).

La presencia de *Mimosa tepexana* en el Oligoceno de Puebla, de granos de polen de *Mimosa* sp. del Plioceno de Veracruz (Graham, 1976, 1992a, 1992b), y de madera similar a la de *Mimosa* de Baja California Sur (Cevallos Ferriz y Barajas Morales, en prensa), demuestran que al menos una parte del área de distribución del género había sido ocupada durante el Terciario.

El género *Lysiloma* se distribuye casi exclusivamente en México, y solamente unas cuantas especies se extienden al sur de Estados Unidos, América Central y el Caribe (Gunn, 1984; Sousa y Delgado, 1993; Andrade y Sousa Sánchez, com. pers., 1993). Fósiles de este género no han sido reportados previamente, sin embargo, considerando que su reconocimiento está limitado a vainas que tiene un replo desprendido, las oportunidades de identificación son limitadas. La presencia de *Lysiloma mixteca* en la localidad "Los Ahuehuetes" indica que el género ocupaba cuando menos una porción de su área actual de distribución durante el Oligoceno.

La tribu Sophoreae tiene un registro fósil diverso y abundante. Sus representantes más antiguos son flores y vainas del Eoceno temprano del sureste de Estados Unidos, asignados a *Barnebyanthus buchananensis* Crepet et Herendeen. Aunque este fósil muestra una combinación de caracteres desconocida entre las plantas actuales, representa la evidencia más antigua de leguminosas papilionadas en el registro fósil (Crepet y Herendeen, 1992). En el Eoceno medio, la tribu Sophoreae era diversa, y estaba representada por vainas y folíolos asignables a géneros actuales. Se conocen frutos de *Diploctropis claibornensis* Herendeen et Dilcher (Herendeen y Dilcher, 1990c), frutos y folíolos de *Ormosia* Jackson, frutos de cf. *Cladrastis* Raf. y los folíolos probablemente correspondientes, que anteriormente

habían sido reportados como *Gleditsiophyllum eocenicum* Berry, frutos y folíolos de *Styphnolobium* (reportados como *Sophora* subgen. *Styphnolobium*) y frutos adicionales similares a *Sophoreae* (Herendeen, 1992), obtenidos de varias localidades de la Formación Claiborne, en el sureste de Estados Unidos. Frutos asignados a *Cladrastis oregonensis* Brown (Brown, 1937) y a *Cladrastis* sp. (Manchester y Meyer, 1987) han sido reportados de la Formación John Day, del Oligoceno de Oregon, y folíolos de *Cladrastis* spp. y de *Sophora* sp. han sido reportados del Mioceno de Alaska (Wolfe, 1966; Wolfe y Tanai, 1980). Además, folíolos asignados a varias especies de *Sophora* han sido reportados de estratos terciarios de Venezuela y República Dominicana (Berry, 1916, 1921, 1922, 1924); aunque estas identificaciones necesitan ser reevaluadas (cf. Dilcher, 1973). La presencia de *Sophora sousae* en Puebla aumenta la diversidad conocida alcanzada por la tribu durante el Terciario, y junto con *Styphnolobium* de la Formación Claiborne (Herendeen, 1992), demuestra que estos géneros relacionados eran independientes en el Terciario.

El género *Sophora* (*sensu stricto*) se distribuye en la actualidad en regiones tropicales y templadas de ambos hemisferios (Palomino, et al., 1993) y está bien representado en el territorio de México (Sousa Sánchez y Delgado Salinas, 1993). La presencia de *Sophora sousae* ocupando una parte de su área actual de distribución durante el Oligoceno, y la distribución del género cercanamente relacionado *Styphnolobium*, con la mayoría de sus especies endémicas a regiones restringidas de México, (e.g., *Styphnolobium burseroides* Sousa, Rudd et Medrano está restringido a la parte sur del Desierto de Tehuacán, muy cerca de la localidad fosilífera; cf. Sousa Sánchez y Rudd, 1993), apoyan la sugerencia de que América tropical es uno de los principales centros de diversificación de *Sophoreae* (Crepet y Herendeen, 1992).

#### INFERENCIAS PALEOCLIMATICAS

Tres de los géneros identificados de la localidad "Los Ahuehuetes" habitan en diferentes comunidades vegetales actuales, y ocupan condiciones climáticas diversas. Aunque muchas especies de *Mimosa* y *Lysiloma* están adaptadas a condiciones de aridez, ambos géneros tienen un amplio intervalo de preferencias climáticas y ambientales, lo cual limita su importancia como indicadores paleoclimáticos. De manera similar, las especies actuales de *Sophora* (*sensu stricto*) ocupan una gran variedad de hábitats y están asociadas con diferentes comunidades vegetales. Por ejemplo, *Sophora secundiflora* se distribuye desde el sureste de Texas hasta el noroeste de Oaxaca, y se encuentra en muchos y variados ambientes. Por tanto, no es posible asociar alguna condición climática con la presencia de los tres géneros anteriores.

Las especies actuales de *Prosopis* son claramente afines a los climas secos y a los ambientes desérticos, y la presencia del género entre los fósiles sugiere la existencia de condiciones de aridez para el sitio en que vivía la comunidad vegetal que produjo el yacimiento de fósiles. Sin embargo, el registro fósil conocido de *Prosopis* indica que el género no debe ser asociado necesariamente con condiciones secas, pues el género se conoce en floras fósiles (MacGinitie, 1953; Piel, 1971) que vivían bajo condiciones de humedad (Wolfe, 1992), demostrando que en el pasado, al menos algunas especies de *Prosopis* tenían una afinidad ambiental distinta a la que tiene las especies actuales del género. La presencia de *Prosopis* en paleofloras norteamericanas de latitudes medias y altas también sugiere que las comunidades vegetales del pasado estaban comuestas, al menos parcialmente, por elementos que en el presente habitan en hábitats y condiciones ambientales diferentes.

Las vainas de Leguminosae de la localidad "Los Ahuehuetes" que fueron identificadas aumentan el entendimiento de la historia de la familia durante el Terciario, al mostrar la época en que los géneros identificados ocupaban ya una parte de su área de distribución actual y por mostrar frutos con combinaciones de caracteres no encontradas en los géneros actuales. Las tribus a las que pertenecen los géneros identificados (Mimoseae, Ingeae y Sophoreae) existían en el Eoceno (Herendeen, Crepet y Dilcher, 1992), y la presencia de representantes de éstas tribus en estratos del Oligoceno del sur de Norteamérica enfatiza el papel de América tropical como región de gran importancia en la evolución, radiación temprana y diversificación de Leguminosae (cf. Herendeen, Crepet y Dilcher, 1992; Sousa y Delgado, 1993).

## FIGURAS 2-13.

FIGURAS 2-5. *Prosopis lazarii* y representantes actuales de *Prosopis*.

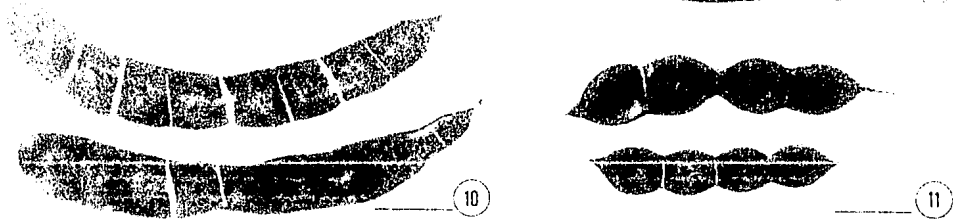
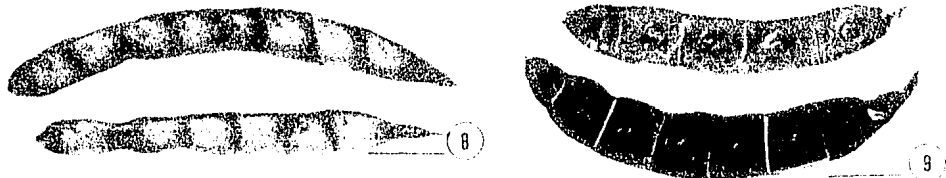
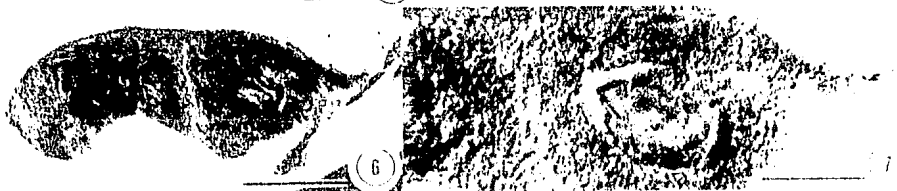
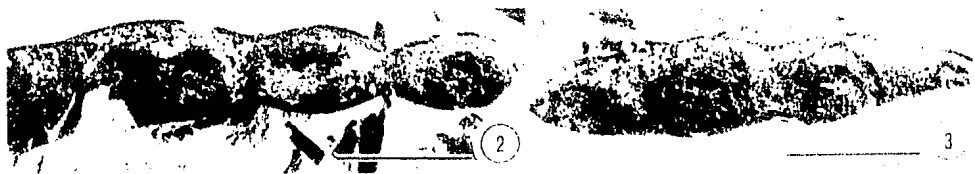
2. *P. lazarii* con cuatro cámaras seminales preservadas, cada una conteniendo una semilla. Holotipo, IGM-Pb 2573-650. Escala = 1 cm.
3. *P. lazarii* con semillas orientadas casi longitudinalmente. Escala = 1 cm.
4. *P. laevigata* actual con cámaras seminales cuadradas y septos oblicuos. Escala = 1 cm.
5. *P. articulata* actual con cámaras seminales ovales y límites estrechos entre las cámaras seminales. Escala = 1 cm.

FIGURAS 6-11. *Mimosa tepexana* y representantes actuales de *Mimosa*.

6. *M. tepexana* con dos segmentos preservados, separados por una línea de fractura fina (flecha). El segmento subterminal contiene una semilla. Holotipo, IGM-Pb 2573-652. Escala = 5 mm.
7. *M. tepexana* con semilla en el segmento subterminal, orientada oblicuamente, ovada, con extremo chalazal obtuso y extremo micropilar agudo. Funiculo (flecha) filiforme y ondulante. Holotipo, IGM-Pb 2573-652. Escala = 2.5 mm.
8. *M. arenosa* actual con suturas ligeramente ondulantes, cámaras seminales orientadas longitudinalmente y ápice redondeado-acuminado. Escala = 1 cm.
9. *M. leucaenoides* actual con suturas ligeramente ondulantes y cámaras seminales cuadradas. El ápice es diferente al de *M. tepexana*. Escala = 1 cm.
10. *M. antioquensis* actual con suturas muy ligeramente ondulantes y ápice redondeado-acuminado. La orientación de las cámaras seminales es distinta a la de *M. tepexana*. Escala = 1 cm.
11. *M. acapulcensis* actual con cámaras seminales orientadas longitudinalmente. Las suturas son profundamente constrictas y el ápice es agudo en comparación con el de *M. tepexana*. Escala = 1 cm.

FIGURAS 12-13. Fruto similar a *Mimosa tepexana*.

12. Fragmento de fruto con márgenes constrictos y cuatro semillas (flechas); tres están sutilmente marcadas y una es claramente evidente. Escala = 5 mm.
13. Semilla claramente marcada, ovada, con extremo chalazal amplio y extremo micropilar agudo. Funiculo filiforme (flecha). Escala = 2.5 mm.



## FIGURAS 14- 21.

FIGURAS 14-17. *Lysiloma mixtecana* y representantes actuales de *Lysiloma*.

14. Vaina curva de *L. mixtecana* con relieve superficial ondulante, partes elevadas con pocos restos carbonizados y partes hundidas con restos carbonizados abundantes. La sutura placentaria está desprendida parcialmente, formando un replo (flecha). Holotipo, IGM-Pb 2573-653. Escala = 5 mm.

15. *L. mixtecana* con cámara seminal sutilmente marcada (flecha). Holotipo, IGM-Pb 2573-653. Escala = 5 mm.

16. Vaina madura de *Lysiloma divaricata* (Jacq.) MacBride actual, con relieve superficial ondulante, cámaras seminales sutilmente marcadas y sutura parcialmente separada, formando un replo (flecha). Escala = 1 cm.

17. Vaina madura de *L. acapulcensis* con sutura de contorno irregular y exocarpo exfoliándose. Las partes prominentes de las valvas han perdido una porción mayor del exocarpo y son blanquecinas. Escala = 1 cm.

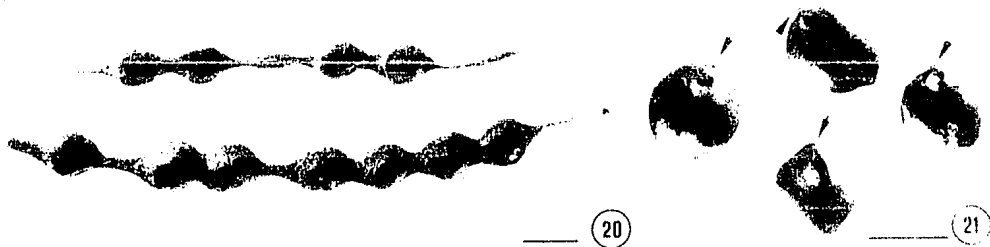
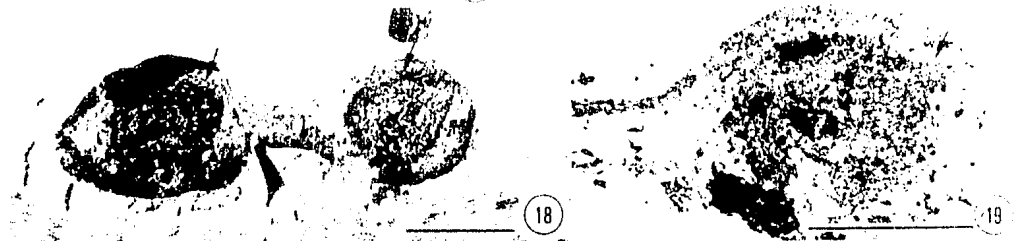
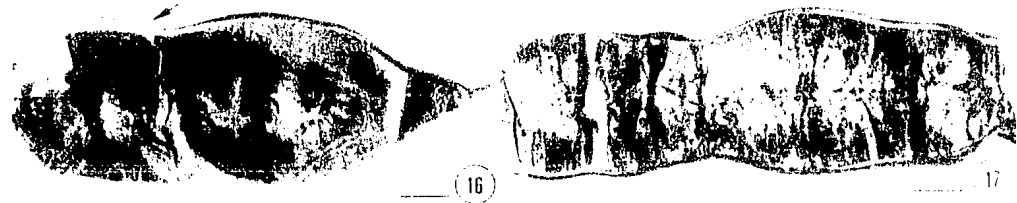
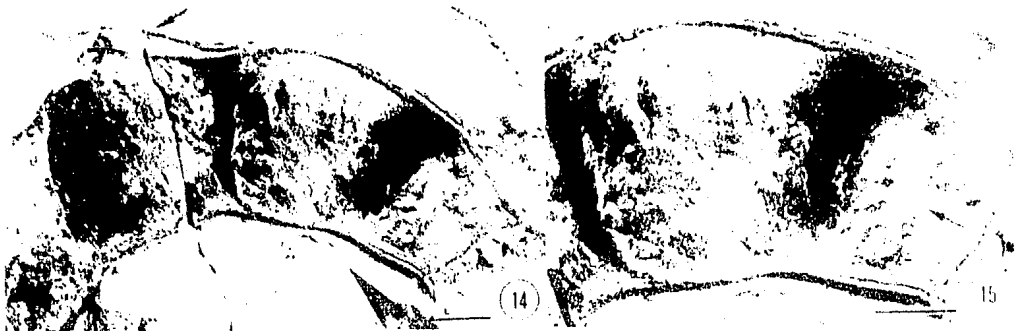
FIGURAS 18-21. *Sophora sousae* y *Sophora tomentosa* actual.

18. *S. sousae* con dos cámaras seminales preservadas separadas por un istmo estrecho de anchura uniforme. Los contornos de las semillas son evidentes dentro de cada cámara seminal (flechas). Holotipo, IGM-Pb 2573-654. Escala = 5 mm.

19. Contraparte del holotipo de *S. sousae* transferido a acetato de celulosa, mostrando una cámara seminal y el contorno de una semilla. La prominencia situada en el extremo micropilar (flecha) representa el lóbulo radicular. Escala = 5 mm.

20. *S. tomentosa* actual con cámaras seminales voluminosas, ovales y ligeramente atenuadas a esféricas y no atenuadas, a veces separadas por un istmo estrecho. Escala = 1 cm.

21. Semillas de *S. tomentosa* mostrando un lóbulo radicular por encima del hilio (flechas). Escala = 5 mm.





FIGURAS 22-29. *Reinweberia ornithopoides* y vainas actuales similares.

22. *R. ornithopoides* con contorno crenado, cámaras seminales claramente marcadas, septos transversales y rostelo cónico, ligeramente excéntrico. Las partes florales persistentes son filiformes y más largas que la cámara seminal basal. Holotipo, IGM-Pb 2573-656. Escala = 5 mm.

23. *Ornithopus micranthus* con contorno crenado, septos transversos y rostelo cónico. Escala = 5 mm.

24. *Indigofera saubicola* con cámaras seminales en forma de barril orientadas longitudinalmente, suturas un poco engrosadas y ligeramente crenadas y rostelo agudo y alargado. Escala = 5 mm.

25. *Indigofera panamensis* con cámaras seminales alargadas, orientadas longitudinalmente, septos transversos y suturas engrosadas y crenadas. Escala = 5 mm.

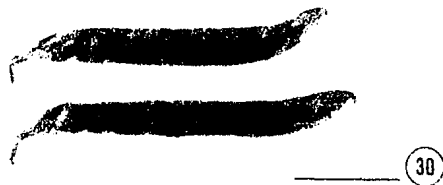
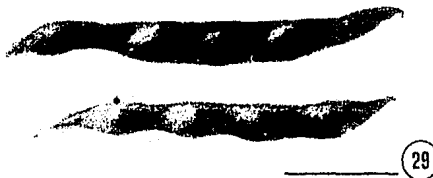
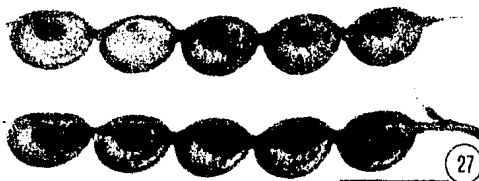
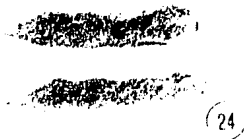
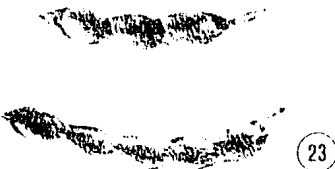
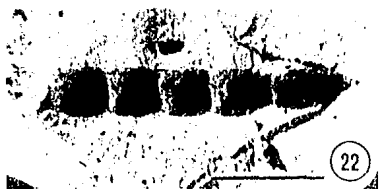
26. *Desmodium hatwegianum* con suturas asimétricas profundamente constrictas, cámaras seminales redondeadas y rostelo pequeño. Escala = 5 mm.

27. *Aeschynomene paniculata* con suturas profundamente constrictas, la sutura placentaria un poco más gruesa que la no placentaria, cámaras seminales separadas y redondeadas y rostelo pequeño. Escala = 5 mm.

28. *Aeschynomene americana* con estipe basal, suturas asimétricas, la sutura placentaria casi recta y la sutura no placentaria profundamente crenada. Escala = 5 mm.

29. *Lotus salsuginosus* con cámaras seminales alargadas, orientadas longitudinalmente, septos oblicuos y ápice agudo. Escala = 5 mm.

30. *Hosackia humilis* con cámaras seminales orientadas longitudinalmente. Las vainas son ligeramente asimétricas y su contorno no es crenado. Escala = 5 mm.



## DISCUSION GENERAL

### Diversidad y variación espacial y temporal intragenérica

Los géneros *Eucommia* y *Cedrelospermum* representan buenos casos para estudiar algunos patrones de diversidad y variación espacial intragenérica debido a que se conoce bien la diversidad y abundancia geográfica y temporal de sus especies, las características morfológicas de los frutos de especies de diferentes regiones geográficas y el registro de ocupación de una determinada área geográfica a lo largo del tiempo. Adicionalmente, permiten poner a prueba algunas hipótesis del origen y los patrones de distribución de los taxa que constituían la flora del hemisferio norte durante el Terciario inferior.

### DIVERSIDAD Y DISTRIBUCION

Los géneros *Eucommia* y *Cedrelospermum* muestran patrones de diversidad y distribución geográfica similares. Ambos estaban bien representados en el hemisferio norte durante el Terciario. Las especies de *Eucommia* estaban distribuidas en tres grupos morfológicos bien definidos, que ocupaban latitudes medias y bajas de Norteamérica, Europa y Asia. En la actualidad solamente quedan poblaciones naturales de *Eucommia ulmoides* en el oeste y centro de China. *Cedrelospermum* tenía cuatro especies distribuidas en latitudes medias y bajas de Norteamérica y Europa. La especie europea, *Cedrelospermum aquense*, prevaleció hasta el Mioceno superior, pero en la actualidad, el género está extinto.

Ambos géneros muestran un patrón de distribución geográfica similar a lo largo del tiempo. Tanto *Eucommia* como *Cedrelospermum* alcanzaron su máxima amplitud de distribución durante el Eoceno. Durante esta época, *Eucommia* estaba representada simultáneamente en latitudes medias de Norteamérica, tanto en la región noroeste como en la sureste de E. U. A., en Europa y en Asia. Las especies de *Cedrelospermum* de Norteamérica se conocen en estratos del Eoceno medio, pero durante el Eoceno superior, el género estaba representado simultáneamente en Norteamérica y en Europa.

Con respecto a su distribución en Norteamérica, ambos géneros también presentan patrones paralelos. Especies de los dos géneros prevalecieron en latitudes medias de Norteamérica durante el Paleógeno, pero dejaron de existir en esa región en el Neógeno. La última aparición de *Eucommia* en latitudes medias de Norteamérica es en el Oligoceno superior o el Mioceno más inferior de Montana, mientras que *Cedrelospermum* aparece por última vez en estratos del Oligoceno inferior de la Formación Catahoula de Texas. Sin embargo, los dos géneros prevalecieron en el Viejo Mundo, así como en latitudes bajas de Norteamérica, como es demostrado por su presencia en los estratos oligocénicos de la localidad "Los Ahuehuetes".

Los géneros *Eucommia* y *Cedrelospermum* estaban asociados a floras termofílicas que habitaron latitudes medias de Norteamérica previamente al evento de enfriamiento climático documentado para el final del Eoceno (cf. Manchester, 1987, 1989; Tiffney, 1985a). El patrón de distribución geográfica observado en Norteamérica para ambos géneros puede ser explicado de dos maneras.

La primera explicación involucra la migración de ambos taxa (posiblemente junto con otros más) hacia latitudes bajas de Norteamérica como respuesta al enfriamiento climático ocurrido al final del Eoceno. Esta explicación no implica el movimiento de una comunidad climax con una composición taxonómica fija a través de distintas regiones geográficas, sino el desplazamiento de taxa individuales con requerimientos ambientales similares, que se establecen en alguna región en la que prevalecen condiciones que satisfacen sus requerimientos ambientales comunes (cf. Tiffney, 1985a). Si la presencia de *Eucommia* y *Cedrelospermum* en "Los Ahuehuetes" obedece a la migración, entonces, cuando menos algunas regiones tropicales de Norteamérica actuaron como refugio para algunos elementos termofílicos que habitaron latitudes medias y altas de Norteamérica durante el Terciario temprano.

También puede suponerse que durante el Terciario temprano existía un tipo de vegetación termofílica similar en latitudes medias y bajas de Norteamérica, con elementos comunes en ambas regiones. Debido al evento de enfriamiento climático al final del Eoceno, muchos de los taxa de la flora termofílica dejaron de existir en latitudes medias, pero persistieron en regiones más al sur, donde prevalecían condiciones climáticas adecuadas para su existencia. En este caso, la flora de "Los Ahuehuetes" representa un relictó oligocénico situado en el trópico de Norteamérica, de una flora que en el pasado tuvo una extensión mayor. Para poder evaluar si la flora de "Los Ahuehuetes" representa un refugio o un relictó, es necesario conocer la composición florística de la región durante el Eoceno, previa al evento de enfriamiento climático documentado para el fin de esa época. Sin embargo, hasta la fecha no se conoce alguna flora del trópico de Norteamérica de edad eocénica de la que se pudiera obtener tal información.

#### VARIACION ESPACIAL Y TEMPORAL INTRAGENERICA

Debido a que el registro fósil de *Cedrelospermum* y *Eucommia* es bien conocido, los patrones de variación intragenérica espacial y temporal de ambos géneros pueden ser comparados.

***Eucommia*:** Dentro del género *Eucommia* se distinguen tres grupos morfológicos distribuidos respectivamente en latitudes medias (noroeste) y bajas de Norteamérica (grupo

de *E. montana*, en latitudes medias (sureste) de Norteamérica (*E. eocenica*) y en el Viejo Mundo (grupo de *E. ulmoides*). *Eucommia constans* está relacionada morfológicamente con las especies de *Eucommia* del noroeste de E. U. A., que se encuentran en estratos desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno superior, y muestra el mayor parecido con *E. montana*, del Oligoceno superior y Mioceno más inferior de Montana. Para el caso de *Eucommia*, hay afinidad con las floras del noroeste de E. U. A., pero no con las del sureste de E. U. A. *Eucommia eocenica*, del sureste de E. U. A. y el grupo de especies del Viejo Mundo son más parecidas entre si que cualquiera de las dos lo es con el grupo de *E. montana* y *E. constans*, del noroeste de E. U. A. y de Puebla.

***Cedrelospermum*:** A diferencia del caso de *Eucommia*, con base en *C. manchesteri* no es posible detectar una afinidad geográfica preferencial entre la flora de "Los Ahuehuetes" y las floras del este y oeste de latitudes medias de Norteamérica. Lo anterior se debe a dos razones. Por un lado, las especies de *Cedrelospermum* de latitudes medias de Norteamérica no tienen una distribución este-oeste. *Cedrelospermum nervosum* se encuentra solamente en el noroeste, en los estados de Utah y Colorado (Formación Green River, del Eoceno medio), Oregon (Formación Clarno, del Eoceno medio) y Wyoming (Flora Kisinger Lake, del Eoceno medio), mientras que *C. lineatum* se encuentra tanto en el noroeste, en Colorado (Capas Florissant del Eoceno superior), como en el sureste, en Texas (Formación Catahoula, Oligoceno inferior). Por otra parte, *C. manchesteri* no tiene un parecido mayor con alguna de las dos especies de latitudes más altas ya que sus frutos son más parecidos en tamaño a los de *C. lineatum*, pero las hojas de *Magdalenophyllum aequilaterum*, que probablemente fueron producidas por las mismas plantas, se parecen más a las de *C. nervosum*.

Dentro del género *Cedrelospermum* existen dos grupos morfológicos bien definidos. Uno está representado por una especie en Europa, y el otro está formado por tres especies en Norteamérica. Las diferencias entre estos dos grupos son tajantes, y son aparentes tanto en caracteres de las hojas como en caracteres estructurales de los frutos.

**Patrones de variación intragenérica espacial y temporal:** Tanto para *Eucommia* como para *Cedrelospermum* se observa que los frutos que son más parecidos entre si ocupan una misma región geográfica, independientemente de la época en la que hayan vivido. Lo anterior indica que en ambos géneros, las diferencias geográficas promueven una mayor diferenciación morfológica interespecífica, que las diferencias temporales, es decir, que los eventos de vicarianza producen diferenciación morfológica que conduce a especiación, mientras que el cambio a lo largo del tiempo (anagénesis) no produce diversificación morfológica. Las especies analizadas no muestran cambios morfológicos o estructurales

significativos en las distintas poblaciones de una misma especie a lo largo del tiempo. Un ejemplo muy claro es *E. ulmoides*, en la que los frutos conocidos del Eoceno (Huzioka, 1961) son sumamente parecidos a los frutos de las plantas actuales.

Sin embargo, los patrones de distribución geográfica de los morfotipos intragenéricos de *Cedrelospermum* y *Eucommia* son diferentes entre sí. Para *Cedrelospermum*, la mayor diferencia morfológica se encuentra entre Norteamérica y Europa, mientras que para *Eucommia*, la división morfológica principal es entre el noroeste de E. U. A. y Puebla por un lado, y el sureste de E. U. A. y el Viejo Mundo por otro.

Tales patrones de distribución morfológica en diferentes regiones geográficas apoya la sugerencia de que los taxa que formaban las floras termofílicas del hemisferio norte durante el Terciario temprano se originaron en lugares distintos y en diferentes épocas, esparciéndose desde sus lugares de origen a regiones comunes, formando una flora de características similares, pero florísticamente heterogénea (Tiffney, 1985a, 1985b y vease discusión más adelante).

### **Inferencias sobre el tipo de comunidad vegetal que produjo el yacimiento e inferencias paleoclimáticas**

La abundancia en el yacimiento fosilífero de "Los Ahuehuetes" de frutos pertenecientes a plantas de los géneros *Cedrelospermum* y *Eucommia* brinda indicios importantes de la fisonomía de la comunidad vegetal que formó el yacimiento. Las plantas de la familia Ulmaceae, a la que pertenece *Cedrelospermum*, son de hábito arbóreo, al igual que la especie actual *Eucommia ulmoides* (Cronquist, 1981). Ambos géneros han sido reportados como fósiles en localidades con clima cálido a templado, en las que prevalecían condiciones de humedad, y *Eucommia ulmoides* vive en la actualidad en regiones boscosas montañosas templadas del oeste y centro de China. Lo anterior indica la existencia de elementos arbóreos cerca del sitio de depósito, adaptados a climas cálidos o templados.

Puede suponerse que en esta asociación arbórea prevalecían condiciones de humedad, que eran suficientes cuando menos para favorecer el desarrollo de cuerpos reproductivos macroscópicos de hongos. La abundancia y el estado completo de los frutos de *Eucommia* y la abundancia de los de *Cedrelospermum*, indican que las plantas que los producían se encontraban muy cerca del sitio de depósito, y el hecho de encontrar completo el delicado basidiocarpio de *Geastrum tepexensis* indica que éste no pasó por un proceso de transporte que probablemente lo habría fragmentado o destruido.

La mayoría de las hojas y folíolos del yacimiento son chicos o medianos. Su tamaño sugiere que pertenecían a una comunidad micrófila que habitaba bajo condiciones más o menos áridas. Estos elementos son muy diversos, poco repetidos y generalmente están

fragmentados. Los cuatro géneros de leguminosas identificados también sugieren la existencia de condiciones de relativa aridez.

La presencia de elementos que indican condiciones de humedad junto con elementos que indican condiciones de sequía puede conjuntarse al proponer un escenario que incluya un bosque de galería junto al sitio de depósito, en el que prevalecían condiciones de relativa humedad, rodeado por una comunidad micrófila, que vivía bajo condiciones de más secas. Esta propuesta puede explicar también la distribución diferencial de elementos con distintos requerimientos climáticos en el yacimiento. Los elementos abundantes, repetidos y poco fragmentados que indican condiciones de humedad eran proporcionados por el bosque en galería, mientras que los elementos diversos, pero poco repetidos y fragmentarios provienen de la comunidad micrófila, que estaba un poco alejada del sitio de depósito. Según lo anterior, tanto elementos alóctonos como (pseud) autóctonos forman parte del yacimiento.

Sin embargo, existen objeciones a la suposición de la existencia de una comunidad micrófila que habitaba bajo condiciones de sequía cerca del yacimiento. Por una parte, los géneros identificados de leguminosas no pueden asociarse incuestionablemente a condiciones de aridez. La revisión de las zonas en las que en la actualidad habitan *Mimosa*, *Lysiloma* y *Sophora*, indica que estos géneros forman parte de una gran variedad de comunidades vegetales, y que viven bajo regímenes climáticos muy diferentes. El registro fósil de *Prosopis* (Piel, 1971; MacGinitie, 1953; Guinet y Bessedik, 1984) indica que este género formaba parte de paleofloras que vivían en regiones húmedas.

El cuestionamiento más importante de la existencia de una comunidad micrófila que participó en la formación del yacimiento proviene de la posible existencia de un sesgo tafonómico a favor de las hojas de tamaño chico a mediano. Greenwood (1992) hace notar que el examen de depósitos actuales de hojas, el comportamiento diferencial de distintos tipos de hojas en un ambiente de depósito, junto con la relación existente entre el tipo de vegetación y el ambiente de depósito, indican que existe un sesgo tafonómico significativo que afecta de manera importante la composición taxonómica de los yacimientos de plantas fósiles.

*Eucommia ulmoides* actual, al igual que las plantas de Ulmaceae, tienen hojas decíduas (Cronquist, 1981). Por lo tanto, y en vista de la abundancia de sus frutos, se esperaría que las hojas de *Eucommia* y de *Cedrelospermum* se encontraran con cierta abundancia en el yacimiento. Sin embargo, en las colectas realizadas, solamente se han encontrado tres hojas correspondientes a la planta de *C. manchesteri* (que fueron llamadas *Magdalenophyllum aequilaterum*), mientras que un fragmento pequeño de lámina de una hoja en la que hay algunos tejidos preservados, entre los que se encuentran una especie de hilos similares a las masas de laticíferos que a veces se encuentran sobre el endocarpo de

las sámaras fósiles de *Eucommia*, es el único resto que sugiere una hoja de *Eucommia*. La gran escasez o virtual ausencia de hojas de las plantas de *Cedreospermum manchesteri* y *Eucommia constans* indican que un sesgo tafonómico importante afectó la preservación de las hojas en el yacimiento fosilífero "Los Ahuehuetes".

Aunque los resultados del presente estudio brindan algunos datos relevantes, las conclusiones definitivas respecto al tipo de comunidad que produjo el yacimiento, y de las condiciones paleoclimáticas de la región serán obtenidas hasta que se cuente con un análisis fisiognómico de la flora fósil, en el que se haya evaluado y tomado en cuenta el sesgo tafonómico existente, pero sobre todo, hasta que se tenga un conocimiento mayor o completo de la composición sistemática de la flora.

### Orígenes y relaciones de la flora del trópico de Norteamérica

Las discusiones respecto a los orígenes y las relaciones biogeográficas de la flora actual del trópico Norteamérica han estado generalmente fundamentadas en la distribución moderna de los taxa presentes, pues los datos disponibles respecto a la composición florística, relaciones biogeográficas y evolución de las plantas de zonas tropicales durante el Terciario son muy escasos. Sin embargo, los datos obtenidos del estudio de la flora de "Los Ahuehuetes" brinda información importante respecto a los orígenes y las relaciones biogeográficas de las floras de latitudes bajas de Norteamérica, así como de los orígenes de la flora terciaria del hemisferio norte.

#### POSIBLE ORIGEN Y RELACION DE LA FLORA DEL TROPICO DE NORTEAMERICA

Con frecuencia se ha propuesto que muchos de los elementos que en la actualidad componen la flora de latitudes bajas de Norteamérica tuvieron su origen a partir de taxa sudamericanos que se dispersaron hacia el norte, de acuerdo con lo cual, la principal relación biogeográfica de la flora tropical de Norteamérica es con América del Sur (cf. Lavin y Luckow, 1993). Sin embargo, la existencia de taxa con distribuciones disjuntas en los continentes del hemisferio norte, así como la similitud florística existente entre el este de Norteamérica y el este de Asia (Lavin y Luckow, 1993) indican que los orígenes y las relaciones de la flora actual de Norteamérica, incluyendo la de su trópico, está cercanamente relacionada a la flora Terciaria del hemisferio norte.

La primera explicación se origina a partir de la observación de que algunos taxa actuales están distribuidos en el trópico de Norteamérica y en América del Sur, y es de naturaleza dispersionista. Se ha propuesto que los taxa compartidos tuvieron su origen en América del Sur durante el Terciario, de donde se dispersaron hacia el norte (cf. Taylor,



1988). Para los taxa con distribución disyunta en Norteamérica tropical y África, se ha propuesto que tuvieron un origen y expansión en los continentes del sur, dispersión al norte a partir de Sudamérica y posterior extinción en Sudamérica (cf. Lavin y Luckow, 1993). Aunque América del Sur fue un continente aislado durante la mayor parte del Paleógeno (Lavin y Luckow, 1993), se ha propuesto la existencia de cierta comunicación entre América del Sur y América del Norte durante el Cretácico tardío y el Terciario temprano a través del Caribe ancestral (Taylor, 1988, y referencias ahí citadas). Algunos autores indican que el intercambio florístico entre los dos continentes ocurrió durante el Terciario temprano (e.g., Raven y Axelrod, 1974). Sin embargo, el surgimiento del Istmo de Panamá, que formó un puente terrestre entre Norteamérica y Sudamérica, fue en el Plioceno, por lo que usualmente se considera que el mayor intercambio biótico entre estos continentes ocurrió a partir de esa época.

Un origen alternativo de la flora del trópico de Norteamérica contempla la existencia durante el Terciario temprano de una flora termófila de características homogéneas que habitaba los continentes del hemisferio norte (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a). Para explicar la existencia, características y distribución de esta flora, se ha supuesto que a fines del Cretácico o en el Terciario temprano ocurrió la evolución de un gran número de taxa modernos en latitudes medias del hemisferio norte (Wolfe, 1975), o en latitudes bajas, medias y altas del hemisferio norte (Tiffney, 1985a). Debido a la existencia de climas cálidos hasta latitudes altas (Tiffney, 1985a), a la proximidad entre las placas continentales y a las conexiones entre América del Norte con el este de Asia y de América del Norte con Eurasia a fines del Paleoceno y principios del Eoceno (Tiffney, 1985b), los taxa que recientemente habían evolucionado se expandieron ocupando áreas extensas y formando una flora de características similares a lo largo del hemisferio norte. Debido a su distribución en los continentes del hemisferio norte, y a la afinidad termófila de sus componentes, se le llama flora Boreotropical (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a). La flora Boreotropical tenía flujo y variación interna considerables, tanto en su origen como en su composición, ya que se formó por la rápida expansión hacia áreas comunes de taxa que evolucionaron independientemente en espacio y tiempo, y aunque la flora tenía características similares a lo largo de su área de distribución, carecía de una composición florística homogénea (Tiffney, 1985a). Se ha supuesto que las especies individuales ocupaban sólo una área de distribución pequeña en un tiempo dado, pero al paso del tiempo y debido a cambios climáticos y geográficos, ocurrieron eventos de vicarianza y especiación alopatrica que fomentaron e incrementaron la diferenciación de áreas particulares (Tiffney, 1985a). Los taxa que constituían la flora Boreotropical tenían distintas adaptaciones

ecológicas, de tal modo que en la actualidad están adaptados a condiciones climáticas diferentes (Tiffney, 1985a).

La existencia de un gran número de taxa, tanto fósiles como actuales, que presentan distribución disyunta en los continentes del hemisferio norte (Lavin y Luckow, 1993), entre los que se encuentran plantas de climas cálidos, templados y fríos (Tiffney, 1985a) demuestra la importancia e influencia de la flora Boreotropical en las floras actuales del hemisferio norte. Es sobre todo notable el número de elementos compartidos en la actualidad entre el este de Norteamérica y el este de Asia (Lavin y Luckow, 1993; Dilcher, com. pers., 1993). Se ha considerado que el sureste asiático representa en la actualidad un refugio gigante para los taxa termófilos de la flora Boreotropical (Tiffney, 1985a).

Sin embargo, estas dos explicaciones principales no son mutuamente excluyentes, y por los datos que se obtienen de éste y otros estudios, parece claro que el origen de la flora del trópico de Norteamérica involucra la combinación de varios sucesos, y que está compuesta por elementos de procedencia boreal y sudamericana, así como de aún otras regiones geográficas (una observación similar es hecha por Martínez Hernández [1990, 1992], aunque es explicada por una hipótesis diferente).

#### LOS GENEROS IDENTIFICADOS DE "LOS AHUEHUETES" EN EL CONTEXTO DEL ORIGEN Y RELACIONES DE LA FLORA DEL TROPICO DE NORTEAMERICA

Los géneros identificados de la localidad "Los Ahuehuetes" brindan datos respecto al origen y la influencia fitogeográfica para el trópico de Norteamérica durante el Terciario. Los taxa identificados muestran tres patrones distintos y definidos de distribución geográfica.

Los géneros *Eucommia* y *Cedrelospermum* tienen afinidades biogeográficas boreales. Son géneros que tuvieron una área de distribución en los continentes del hemisferio norte, de extensión variable en diferentes épocas. La presencia de estos géneros de afinidad claramente boreal en la flora de "Los Ahuehuetes" demuestra la influencia Boreotropical en la flora de latitudes bajas de Norteamérica durante el Terciario. Aunque *Cedrelospermum* y *Eucommia* ocupaban zonas geográficas comunes, el análisis de la distribución y diversidad espacial y temporal de cada uno de estos géneros sugiere que se originaron en lugares distintos, y muestra que tuvieron patrones de radiación y de distribución de tipos morfológicos diferentes, fundamentando la idea de que los taxa de la flora Boreotropical se originaron en lugares distintos y confluyeron en regiones comunes (cf. Tiffney, 1985a).

Un segundo patrón de distribución geográfica es mostrado por el género *Lysiloma*, que en la actualidad ocupa el territorio de México, extendiéndose sólo un poco al sur de E. U. A., y a Centroamérica e Islas del Caribe (Sousa Sánchez y Delgado Salinas, 1993). La

presencia de *Lysiloma* en el sur de Norteamérica durante el Oligoceno demuestra por una parte que elementos que ahora son endémicos a México ya habían evolucionado y se habían desarrollado en el Oligoceno, y por otra parte, que algunos componentes de las floras actuales del trópico de Norteamérica no provienen del Norte ni del Sur, sino que son originarios de la región.

El tercer patrón de distribución geográfica es mostrado por plantas que en la actualidad se encuentran distribuidas en Norteamérica, Sudamérica y el Viejo Mundo. La mayoría de las especies de *Prosopis* ocupan dos áreas disjuntas, una en Norteamérica, en México y Texas, y otra en Sudamérica, en Argentina, Paraguay y Chile. Adicionalmente, hay algunas especies en el sureste de Asia y en África (Burkart, 1976; Lewis y Elias, 1981; Rzedowski, 1988). La mayoría de las especies de *Mimosa* se distribuyen en zonas tropicales de Norteamérica y Sudamérica (Sousa Sánchez y Delgado Salinas, 1993), pero algunas especies se encuentran en África (Lewis y Elias, 1981). *Sophora* se distribuye en regiones templadas y tropicales, con mayor abundancia en Norteamérica y Eurasia (Polhill, 1981).

Con frecuencia se ha tomado la distribución actual de un taxón en Norteamérica y en Sudamérica como una evidencia del origen sudamericano del mismo. Sin embargo, no es posible inferir el lugar de origen de un taxón solamente a partir de su área de distribución y su centro de radiación actual, pero mediante el análisis de las relaciones filogenéticas entre las especies que componen el taxón con distribución disjunta es posible conocer su lugar de origen, con apoyo de datos del registro fósil, y en los casos en los que se tiene la información, en la ploidia.

Con el objeto de conocer el lugar de origen de taxa con distribución disjunta entre Norteamérica, Sudamérica y el Viejo Mundo, Lavin y Luckow (1993) han propuesto que aquellos taxa de plantas y animales que en la actualidad se encuentran en Norteamérica, que tengan registro fósil del Terciario temprano en esa misma región, y que tengan una relación filogenética en la que el grupo hermano de las especies de Norteamérica sean las especies del Viejo Mundo, y que las especies de Sudamérica sean derivadas de cualquiera de los dos grupos anteriores, indican que su patrón de distribución es el resultado de un intercambio biótico a través de los continentes del hemisferio norte durante el Terciario temprano, de acuerdo con la hipótesis de la flora Boreotropical. Tal intercambio biótico produjo a los grupos de especies de Norteamérica y del Viejo Mundo, que muestran características ancestrales, mientras que las especies de Sudamérica, con caracteres derivados, se formaron posteriormente por la ocupación de ese continente a partir de Norteamérica o del Viejo Mundo. La predicción de Lavin y Luckow (1993) deriva de datos de tectónica de placas, paleontológicos y paleoclimáticos.

Por lo anterior, el análisis del origen y de la relación biogeográfica indicada por los generos *Mimosa*, *Prosopis* y *Sophora* debe aguardar hasta que se cuente con una hipótesis de las relaciones filogenéticas de sus especies. Si tales hipótesis muestran una relación en que las especies de Norteamérica y del Viejo Mundo guardan una relación de grupos hermanos, y que las especies de Sudamérica son derivadas, entonces indican el origen de esos taxa en el hemisferio norte, con una distribución en ese continente como parte de la flora Boreotropical, y la ocupación posterior de América del Sur, independientemente de su área de distribución y la localización de sus centros de radiación en la actualidad. Pero si el análisis filogenético revela que las especies de Norteamérica son derivadas de las de Sudamérica, implica entonces el origen de esos taxa a partir de grupos sudamericanos.

Aunque las primeras apariciones de un taxón en el registro fósil no son una evidencia conclusiva del lugar y tiempo de origen del mismo, el registro fósil de *Prosopis*, *Mimosa* y *Sophora* puede proporcionar algunas nociones respecto a su origen. Granos de polen y folíolos asignados a *Prosopis* han sido reportados de estratos terciarios de Colorado, Columbia Británica y Francia (MacGinitie, 1953; Piel, 1971; Guinet y Bessedik, 1984), encontrándose en áreas geográficas que en la actualidad no son ocupadas por este género. Las plantas más antiguas conocidas identificadas incuestionablemente como pertenecientes a Mimosaeae (*Protomimosoidea buchananensis*, *Eomimosoidea plumosa*, *Eliasofructus claibornensis* y *Duckeophyllum eocenicum*) provienen de estratos del Eoceno inferior y medio del sureste de E. U. A. (Crepet y Taylor, 1985, 1986; Crepet y Dilcher, 1992; Crepet y Herendeen, 1992; Dilcher, Herendeen y Huber, 1992). Los representantes más antiguos conocidos de Sophoreae, que además representan la primera evidencia incuestionable de la Subfamilia Papilionoideae en el registro fósil, provienen del Eoceno temprano del sureste de E. U. A. (*Barnebyanthus buchananensis*, Crepet y Herendeen, 1992). La distribución geográfica de los fósiles más antiguos de *Prosopis* y de las tribus Mimosoideae y Sophoreae sugiere que el origen de *Prosopis*, *Mimosa* y *Sophora* fue en el hemisferio norte.

La hipótesis de la flora Boreotropical indica que el intercambio entre los continentes del hemisferio norte ocurrió durante el Terciario temprano, mientras que el mayor intercambio biótico entre América del Norte y del Sur ocurrió principalmente a partir del Plioceno, después del surgimiento del Istmo de Panamá. Antes del surgimiento del Istmo de Panamá, América del Sur era un continente aislado, y la existencia de una ruta de dispersión que uniera a los dos continentes es considerada como improbable (Lavin y Luckow, 1993, y referencias ahí citadas, pero vease Taylor, 1988, para una opinión opuesta). La presencia de *Prosopis*, Mimosaeae y Sophoreae en estratos del Paleógeno de latitudes medias de Norteamérica apoya el origen de estos taxa en el hemisferio norte, pues según los datos anteriores, durante el Eoceno temprano y medio no existía comunicación

entre América del Norte y del Sur. Su presencia en el sur de Norteamérica, tanto durante el Terciario como en la actualidad, sugiere una relación biogeográfica con las floras del hemisferio norte para la flora del trópico de Norteamérica. A pesar de que los datos del registro fósil son sugerentes respecto al posible origen de *Prosopis*, *Mimosa* y *Sophora*, una evidencia conclusiva de sus lugares de origen sólo se obtendrá mediante el análisis de las relaciones filogenéticas entre las especies de cada género.

El conjunto de plantas identificadas para la localidad "Los Ahuehuetes" indica que la flora del sur de Norteamérica durante el Terciario estaba compuesta por elementos del norte, elementos autóctonos y tal vez por elementos del sur. La existencia en el territorio de México de una flora en la que se encuentra una combinación de elementos de otras regiones geográficas junto con elementos autóctonos ha sido documentada para el Pérmico (Weber y Magallón Puebla, 1991), es demostrada para el Terciario en el presente trabajo, y está ampliamente documentada para la flora actual. Al parecer, la historia tectónica y la ubicación geográfica del territorio mexicano han promovido la influencia florística (y biótica en general) de varias áreas geográficas, y la existencia de una gran variedad de climas y condiciones medioambientales permite la diversificación de organismos y el surgimiento de taxa endémicos a la región, explicando la gran diversidad y complejidad de la flora mexicana actual.

## FIN

Los resultados obtenidos del estudio de la flora fósil de "Los Ahuehuetes" han modificado nociones previas respecto a la composición florística del territorio de México durante el Terciario. Los datos paleoflorísticos de éste y otros yacimientos fosilíferos proporcionarán una mejor comprensión de las relaciones y afinidades de las floras terciarias y actuales del sur de Norteamérica.

## PERSPECTIVAS

- Realizar estudios cladísticos para los géneros *Eucommia* y *Cedrelospermum*, para proponer una hipótesis filogenética entre las especies conocidas, e integrar estas hipótesis a estudios biogeográficos y a las hipótesis del origen de la flora del hemisferio norte.
- Hacer un estudio cladístico de las especies pertenecientes a los géneros identificados de leguminosas, para conocer su probable lugar de origen, y complementar las relaciones fitogeográficas de la flora de "Los Ahuehuetes".
- Continuar el estudio sistemático de las plantas fósiles de "Los Ahuehuetes", para tener un conocimiento más amplio de su composición florística.
- Iniciar el estudio de la flora fósil de "Los Ahuehuetes" desde el punto de vista fisiognómico, para complementar datos de las condiciones paleoclimáticas en la región.

- Comparar los taxa identificados de la flora de "Los Ahuehuetes" con plantas de otras paleofloras terciarias, para obtener mayor información del grado de influencia florística de otras regiones geográficas.
- Integrar los taxa identificados en "Los Ahuehuetes" al registro fósil conocido de los mismos, para contribuir al conocimiento de sus patrones evolutivos en espacio y tiempo.
- Integrar los datos paleoflorísticos y ecológicos que se obtengan de la flora de "Los Ahuehuetes" al conocimiento de la flora terciaria de Norteamérica, para tener un conocimiento más amplio de su origen e historia.
- Iniciar los estudios de otras floras terciarias de latitudes bajas de Norteamérica, para complementar la información que se obtenga de la flora de "Los Ahuehuetes", así como para conocer las diferencias florísticas existentes en diferentes áreas del sur de Norteamérica y a lo largo del tiempo.

## Referencias

- Akhmetiev, M. A. 1991. Early Oligocene flora of Kiin-Kerish and its comparison with other Paleogene floras. Pag. 134 en S. G. Zhilin, ed. Development of the flora in Kazakhstan and Russian Plain from the Eocene to the Miocene. Kryshstofovichii Lecture Series N.2. Reports delivered on December 27, 1988 at the Second Kryshstofovich Lecture Series. Academy of Sciences of the USSR. Komarov Botanical Institute. Leningrad.
- Andreánszky, G. 1959. Die Flora der Sarmatischen Stufe in Ungarn. Adadeémiai Kiadó. Budapest.
- , y E. S. Kovács. 1955. A Hazai Fialalabb Harmadidőszaki Flórák Tagolódása és Okológiája. Anales Instituti Geologici Publici Hungarici. 44:1-326.
- , y M. Mészáros. 1959. Pflanzenreste aus dem mittleren Eozän des Siebenbürgischen Beckens. Földtani Közöny. 89:302-307.
- Baas, J. 1932. Eine fröhildiluviale Flora im Mainzner Becken. Inagural-Dissertation, Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Frankfurt. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Becker, H. F. 1960. Additions to the Tertiary Ruby Paper Shale flora of southwestern Montana. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 87:386-396.
- , 1961. Oligocene plants from the Upper Ruby River Basin, southwestern Montana. Geological Society of America Memoir 82. 127 pp.
- , 1969. Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana. Palaeontographica Abteilung B. 127:1-142.
- , 1972. The Metzel Ranch flora of the Upper Ruby River Basin, southwestern Montana. Palaeontographica Abteilung B. 141:1-61.
- Berry, E. W. 1916. The Lower Eocene floras of Southeastern North America. U. S. Geological Survey Professional Papers. 91:1-481.
- , 1921. Tertiary fossil plants from the Dominican Republic. Proceedings of the U. S. National Museum. 59:117-127.
- , 1922. Tertiary fossil plants from Venezuela. Proceedings of the U. S. National Museum. 59:553-579.
- , 1923. Miocene fossil plants from Southeastern Mexico. Proceedings of the U. S. National Museum. 62:1-27.
- , 1924. Middle and Upper Eocene floras of Southeastern North America. U. S. Geological Survey Professional Papers. 92.

- , 1930. Revision of the Lower Eocene Wilcox Flora of the southeastern states. U. S. Geological Survey Professional Papers. 156:1-196.
- Böse, E. 1906. Excursions à l' Isthme de Tehuantepec. Guide des Excursions. X Congreso Geológico Internacional, México. 31:1-40.
- Brown, R. H. 1929. Additions to the flora of the Green River Formation. U. S. Geological Survey Professional Papers. 154-J:279-293.
- , 1946. Alterations in some fossil and living floras. Journal of the Washington Academy of Science. 36:344-355.
- Brown, R. W. 1937. Fossil legumes from Bridge Creek, Oregon. Journal of the Washington Academy of Science. 27: 414-418.
- , 1940. New species and changes of name in some American fossil floras. Journal of the Washington Academy of Science. 30:344-356.
- , 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains: U. S. Geological Survey Professional Papers. 375:1-119.
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). Journal of the Arnold Arboretum, Harvard University. 57:217-249; 450-485.
- Burnham, R. J. 1986. Foliar morphological analysis of the Ulmoideae (Ulmaceae) from the Early Tertiary of western North America. Palaeontographica Abteilung B. 201:135-167.
- Call, V. B. y D. L. Dilcher. 1992. Investigations of angiosperms from the Eocene of southeastern North America: samaras of *Fraxinus wilcoxiana* Berry. Review of Palaeobotany and Palynology. 74:249-266.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., y J. Barajas-Morales. En prensa. Fossil woods from El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. IAWA Bulletin.
- Chaney, R. W., y H. L. Mason. 1936. A Pleistocene flora from Fairbanks, Alaska. American Museum Novitates 887:1-17.
- Cockerell, T. D. A. 1908. Description of Tertiary plants. II. American Journal of Science 26:537-544.
- Coker, W. C., y J. N. Couch. 1928. The Gasteromycetes of the Eastern United States and Canada. University of North Carolina, Chapel Hill, NC.
- Corner, E. J. H. 1976. The seeds of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge University Press. New York, NY.
- Cowan R. S., y R. M. Polhill. 1981. Detarieae. Pags. 117-134 en: R. M. Polhill y P. H. Raven, eds. Advances in Legume Systematics. Vol. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.



- Crepet, W. L. y D. L. Dilcher. 1977. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: a mimosoid inflorescence. *American Journal of Botany*. 64:714-725.
- , y P. S. Herendeen. 1992. Papilionoid flowers from the Early Eocene of Southeastern North America. Pags. 43-55 en P. S. Herendeen y D. L. Dilcher, eds. *Advances in Legume Systematics*. 4: The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- , y D. W. Taylor. 1985. The diversification of the Leguminosae: first fossil evidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. *Science*. 228:1087-1089.
- , y -----, 1986. Primitive mimosoid flowers from the Paleocene-Eocene and their systematic and evolutionary implications. *American Journal of Botany*. 73:548-563.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York.
- Currah, R. S., y R. A. Stockey. 1991. A fossil smut fungus from the anthers of an Eocene angiosperm. *Nature*. 350:698-699.
- Dennis, R. L. 1970. A middle Pennsylvanian basidiomycete mycelium with clamp connections. *Mycologia*. 62:578-584.
- , 1976. *Palaeosclerotium*, a Pennsylvanian-age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes. *Science*. 192:66-68.
- Dilcher, D. 1965. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in Western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B*. 116:1-54.
- , 1973. A revision of the Eocene flora of south-eastern North America. *The Palaeobotanist*. 20:7-18.
- , P. S. Herendeen y F. Hueber. 1992. Fossil Acacia flowers with attached anther glands from Dominican Republic amber. Pags. 33-42 en P. S. Herendeen y D. L. Dilcher, eds. *Advances in Legume Systematics*. 4: The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Dorofeev, P. I. 1974. *Eucommia sibirica*, *Eucommia caucasica*. Page 155 en A. Takhtajan, ed. *Magnoliophyta Fossilia URSS*. Vol. I. Magnoliaceae-Eucommiaceae. Institutum Botanicum Komarovianum. Academiae Scientiarum Unionis Rerumpublicarum Sovieticarum Socialisticarum. Nauka Leninopoli.
- Dring, D. M. 1973. Gasteromycetes. Pags. 451-478 en G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow, y A. S. Sussman, eds. *The fungi. An advanced treatise*. Vol. 4B. Academic Press, New York, NY.
- Eckardt, T. 1956 [1957]. Zur systematischen Stellung von *Eucommia ulmoides*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 69:487-498.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd ed. John Wiley & Sons. New York, NY.

- Ettingshausen, C. V. 1855. Die Tertiärflora von Haring in Tirol. Abhandlungen des Geologischen Reichsanst. Wien, 2:1-118.
- Felix, J. y H. Lenk. 1899. Uebersicht über die geologischen Verhältnisse des mexicanischen Staates Oaxaca. Pags. 1-38 *en* J. Felix and H. Lenk, eds. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexico. Leipzig.
- , y A. Nathorst. 1899. Versteinerungen aus dem mexicanischen Staat Oaxaca. Pags. 39-54 *en* J. Felix and H. Lenk, eds. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexico. Leipzig.
- Geissert, F. 1979 [1980]. Caractéristiques paléobotaniques du Pliocene et du Quaternaire en Basse-Alsace. Bulletin de l'Association Française pour l'Etude Quaternaire. 1979:159-169.
- Givulescu, R. 1990. Flora fosilia a Miocenului Superior de la Chiuzbaia. (Judetul Maramures). Editura Academiei Romane. Bucuresti.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. Annals of the Missouri Botanical Garden. 63:787-842.
- .1992. The current status of the legume fossil record in the Caribbean region. Pags. 161-167 *en* P. S. Herendeen y D. L. Dilcher, eds. Advances in Legume Systematics. 4: The fossil record. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Greenwood, D. R. 1992. Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. Review of Palaeobotany and Palynology. 71:149-190.
- Gregor, H.-J. 1986. Preliminary report about the macrofloral history of the Stirone-River sequence (Zanclean, Piacenzian, "Calabrian"). Memoria Società Geologica Italiana. 31:219-227.
- Guinet, P. 1981. Mimosoideae: The characters of their pollen grains. Pags. 835-857 *en* R. M. Polhill y P. H. Raven, eds. Advances in Legume Systematics. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- , y M. Bessedik. 1984. Présence du genre *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae) a l'Aquitainien basal dans l'aude (Languedoc-France). Pollen et Spores. 26:101-108.
- Gunn, C. R. 1984. Fruits and seeds of genera in the Mimosoideae (Fabaceae). United States Department of Agriculture, Beltsville.
- Harms, H. 1897. In Engler and Prantl's "Die natürlichen Pflanzenfamilien". Nachträge. 1:158-159.

- Herendeen, P. S. 1992. The fossil history of the Leguminosae from the Eocene of Southeastern North America. Pags. 85-161 *en* P. S. Herendeen y D. L. Dilcher, eds. *Advances in Legume Systematics. 4: The fossil record*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- , y D. L. Dilcher. 1990a. Reproductive and vegetative evidence for the occurrence of *Crudia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) in the Eocene of Southeastern North America. *Botanical Gazette*. 151: 402-413.
- , y -----, 1990b. Fossil mimosoid legumes from the Eocene and Oligocene of Southeastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 62:339-361.
- , y -----, 1990c. *Diplotripsis* (Leguminosae, Papilionoideae) from the Middle Eocene of Southeastern North America. *Systematic Botany*. 15:526-533.
- , W. L. Crepet y D. L. Dilcher. 1992. The fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and biogeographic implications. Pags. 303-316 *en* P. S. Herendeen y D. L. Dilcher, eds. *Advances in Legume Systematics. 4: The fossil record*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hufford, L. D. y P. R. Crane. 1989. A preliminary phylogenetic analysis of the 'lower' Hamamelidae. Pags. 175-193 *en* P. R. Crane y S. Blackmore, eds. *Evolution, Systematics, and Fossil history of the Hamamelidae. Vol. 1: Introduction and 'Lower' Hamamelidae*. The Systematics Association Special Volume. No. 40B. Clarendon Press. Oxford.
- Hutchinson, J. 1924. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. *Kew Bulletin*. 4:114-134.
- , 1926. The families of flowering plants. I. Dicotyledons. Macmillan and Co. London.
- Huzioka, K. 1961. A new Palaeogene species of the genus *Eucommia* from Hokkaido, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New Series*. 41:9-12.
- Ishida, S. 1970. The Noroshi flora of the Noto Peninsula, Cental Japan. *Memories of the Faculty of Science. Kyoto University. Series of Geology and Mineralogy*. 37:1- 112.
- Kidston, R., y H. W. Lang. 1921. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The Tallophyta occurring in the peat bed. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 52:855-902.
- Kirchheimer, F. 1957. Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Mit einem kritischen Katalog ihrer Früchte und Samen sowie einer Karte und 55 Tafeln. Veb Wilhelm Knapp Verlag. Halle (Saale).
- Knobloch, E. 1970. The Tertiary floras of Moravia (Czechoslovakia). *Paläontologische Abhandlungen Abteilung B*. 3 :381-390.

- Knowlton, F. H. 1898. A catalogue of the Cretaceous and Tertiary plants of North America. U. S. Geological Survey Bulletin. 152:1-247.
- 1923. Revisions of the flora of the Green River Formation with descriptions of new species. U. S. Geological Survey Professional Papers. 131F:133-182.
- Langenheim, J. H. 1966. Botanical source of amber from Chiapas, Mexico. *Ciencia*. 24:201-210.
- Lavin, M. y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the Boreotropics Hypothesis. *American Journal of Botany*. 80:1-14.
- Lesquereux, L. 1874. The lignitic formations and its fossil flora. Annual Report of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories. Report of Progress of the Exploration for the year 1873. Part II. Special Reports on Paleontology. pp:365-425.
- 1878. Contributions to the fossil flora of the Western Territories. Part II. The Tertiary Flora. I. The lignitic Formations of North America. II. Description of the Tertiary fossil plants. III. The Age of the lignitic Formations as determined by the characters of the fossil plants. Report of the United States Geological Survey of the Territories. 7:1-366.
- 1883. Contributions to the fossil flora of the Western Territories. Part III. The Cretaceous and Tertiary floras. Report of the United States Geological Survey of the Territories. 8:1-283.
- Lewis, G. P. y T. S. Elias. 1981. Mimoseae. Pags. 155-168 *en* R. M. Polhill y P. H. Raven, eds. *Advances in Legume Systematics*. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Mädler, K. 1939. Die Pliocäne Flora von Frankfurt a. Main. *Abhandlungen Senckenberg Naturforsch Gesellschaft*. 46:1-202.
- 1955. Beiträge zur Kenntnis der Samartischen Flora von Erdöbénye. *Anales Instituti Geologici Publici Hungarici*. 44:159-165.
- MacGinitie, H. D. 1953. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. Carnegie Institution of Washington Publications. 599:1-198.
- Magallón Puebla, S. y S. R. S. Cevallos Ferriz. 1991a. Un gasteromiceto fósil del estado de Puebla. Resumen número 4. IV Congreso Nacional de Micología, Tlaxcala, México.
- , y ----- 1991b. Fruto alado semejante al de *Eucommia* de la Formación Pié de Vaca, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Resumen número 114. III Congreso Nacional de Paleontología, México D. F., México.
- , y ----- 1992a. Morphology and anatomy of *Eucommia* fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico. IVeme Conference Organisation Internationale de Paleobotanique. Resumes des Communications. p. 100.

- , y -----. 1992b. *Cedrelospermum* (Ulmaceae) fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico. Supplement to the American Journal of Botany. Abstract number 296. 79:103.
- , y -----. 1993a. A fossil earthstar from the late Cenozoic of Puebla, Mexico. American Journal of Botany. 80:1162-1167.
- , y -----. 1993b. Fossil legume pods from the Upper Cenozoic Pie de Vaca Formation, Puebla, Mexico. XV International Botanical Congress. Yokohama, Japan. Abstract number 1250, p. 240.
- , y -----. 1993c. Fossil mimosoid legume pods from the Upper Cenozoic of Puebla, Mexico. XV International Botanical Congress. Yokohama, Japan. Abstract number 1251, p. 240.
- , y -----. 1993d. Frutos de leguminosas de la Formación Pie de Vaca (Cenozoico superior) Puebla, México. XII Congreso Mexicano de Botánica. Libro de Resúmenes, p. 156.
- , y -----. En prensa a. *Eucommia constans* n. sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico. Morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides*. International Journal of Plant Sciences.
- , y -----. En prensa b. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteri* from Mexico. Review of Palaeobotany and Palynology.
- , y -----. En prensa c. Fossil legume fruits from Tertiary strata of Puebla, Mexico. Canadian Journal of Botany.
- Manchester, S. R. 1987. Extinct ulmaceous fruits from the Tertiary of Europe and western North America. Review of Paleobotany and Palynology. 52:119-129.
- , 1989. Attached reproductive and vegetative remains of the extinct American-European genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the Early Tertiary of Utah and Colorado. American Journal of Botany. 76:256-276.
- , y H. W. Meyer. 1987. Oligocene fossil plants of the John Day Formation, Fossil, Oregon. Oregon Geology. 49:115-127.
- Martínez Hernández, E. 1990. La flora neogénica como precursora de la vegetación cuaternaria en el Eje Neovolcánico. Primer Simposio sobre el Cuaternario de México. Programa y Resúmenes. p. 38-39.
- , 1992. La vegetación y el clima de México. Historia del Cretácico al Terciario, basada en evidencias palinológicas. Ciencia. 43:69-72.

- Miki, S. 1941. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period (I). The clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in central Honshu. Japanese Journal of Botany. Transactions and Abstracts. 11:237-303.
- Miller, O. K. y H. H. Miller. 1988. Gasteromycetes. Morphological and developmental features with keys to the orders, families and genera. Mad River Press. Eureka, CA.
- Miranda, F. 1963. Two fossil plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico. Journal of Paleontology. 37:611-614.
- Mohlenbrock, R. H. 1963. Reorganization of genera within tribe Ingeae of the mimosoid Leguminosae. Reinwardtia. 6:429-442.
- Müllerried, F. K. G. 1938. Informe del Sr. F. K. G. Müllerried, paleontólogo del Instituto de Geología, acerca del material colectado en el Municipio de Tlacolulan, Estado de Veracruz. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 10:203-206.
- Müller-Stoll, W. R. y E. Mädler. 1967. Die fossilen Leguminosen-Hölzer: Eine Revision der mit Leguminosen verglichen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer Arten. Palaeontographica Abteilung B. 119:95-174.
- Negru, A. G. 1972. Early Sarmat flora of northwestern Moldavia. Botanical Garden of the Academy of Sciences of Moldavia. Shtiintza Press, Kishinev.
- , 1974. *Eucommia kryshstofovichii*. Pag. 155 en A. Takhtajan, ed. Magnoliophyta Fossilia URSS. Volumen I. Magnoliaceae-Eucommiaceae. Institutum Botanicum Komarovianum. Academiae Scientiarum Unionis Rerumpublicarum Sovieticarum Socialisticarum. Nauka. Leninopoli.
- Němejc, F. 1956. On the problem of the origin and phylogenetic development of the angiosperms. Sbornik Národního Muzea v Praze Rada B Přírodní Vědy. 12:59-143.
- Newberry, J. S. 1898. The later extinct floras of North America. U. S. Geological Survey Monographies. 35:1-295.
- Nielsen, I. 1981. Ingeae. Pags. 173-190 en R. M. Polhill y P. H. Raven, eds. Advances in Legume Systematics. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Oliver, D. 1890. *Eucommia ulmoides*. Hooker's Icones Plantarum. 3a serie. 10:1950.
- , 1895. *Eucommia ulmoides*. Hooker's Icones Plantarum. 4a serie. 24:2361.
- Palomino, G., P. Martínez, C. Bernal y M. Sousa Sánchez. 1993. Diferencias cromosómicas entre algunas especies de los géneros *Sophora* L. y *Styphnolobium* Schott. Annals of the Missouri Botanical Garden. 80:284-290.
- Pantoja Alor, J. 1990 [1992]. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. 9:156-169.

- , V. M. Malpica Cruz y G. Galguera. 1988. Geología de los alrededores de la cantera de Tlayua, Tepexi de Rodríguez, Puebla. III Simposio de Geología Regional de México. Memoria. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. pp. 61-69.
- Pia, J. 1927. Thallophyta. Pags. 31-136 en M. Hirmer, ed. Handbuch der Paläobotanik. Druck und Verlag von R. Oldenbourg. München und Berlin.
- Piel, K. M. 1971. Palynology of Oligocene sediments from central British Columbia. Canadian Journal of Botant. 49:1885-1920.
- Pirozynski, K. A. 1976. Fossil fungi. Annual Review of Phytopathology. 14:237-246.
- , y D. L. Hawksworth. 1988. Coevolution of fungi with plants and animals: Introduction and overview. Pags. 1-29 en K. A. Pirozynski y D. L. Hawksworth, eds. Coevolution of fungi with plants and animals. Academic Press, New York, NY.
- Poinar, G. O., y R. Singer. 1990. Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic. Science. 248:1099-1101.
- Polhill, R. M. 1981. Sophoreae. Pags. 213-230 en R. M. Polhill and P. H. Raven, eds. Advances in Legume Systematics. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Annals of the Missouri Botanical Garden. 61:539-673.
- Reid, C. y E. M. Reid. 1915. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. Mededeelingen van de Rijksopsporing van Delfstoffen. S'Gravenhage. 6:1-178.
- Roth, I. 1977. Fruits of the angiosperms. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Stuttgart.
- Rüffle, L. 1963. Die Obermiozäne Flora vom Randecker Maar. Paläontologische Abhandlungen. 1:139-298.
- Rzedowski, J. 1988. Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. Acta Botánica Mexicana. 3:7-19.
- Saporta, G. 1867. Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque Tertiaire. Annales des Sciences Naturelles. 8:5-136.
- , 1889. Dernières adjonctions à la flora fossile d'Aix-en-Provence. I. Annales des Sciences Naturelles. 10:1-192.
- Schlechtendal, D. U. 1889. Bemerkungen und Beiträge zu den Braunkohlenflore von Rott am Siebengebrige und Schosnitz in Schlesen. Zeitschrift für Naturwissenschaften. 62:383-394.
- Singer, R. y S. Archangelsky. 1958. A petrified Basidiomycete from Patagonia. American Journal of Botany. 45:194-198.

- Solbrig, O. T. 1972. The floristic disjunctions between the "Monte" in Argentina and the "Sonoran Desert" in Mexico and the United States. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 59:218-223.
- Solereder, H. 1899. Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Cercidiphyllum* Sieb. et Zucc., mit Berücksichtigung der Gattung *Eucommia* Oliv. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 17:387-406.
- Sousa Sánchez, M., y A. Delgado Salinas. 1993. Mexican leguminosae: Phytogeography, endemism and origins. Pags. 459-511 en: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, eds. *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Oxford.
- , y V. E. Rudd. 1993. Revisión del género *Styphnolobium* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80:270-283.
- Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Stubblefield, S. P., y H. P. Banks. 1983. Fungal remains in the Devonian trimerophyte *Psilophyton dawsonii*. *American Journal of Botany*. 70:1258-1261.
- , y T. N. Taylor. 1983. Studies on Paleozoic fungi. I. The structure and organization of *Traquairia* (Ascomycota). *American Journal of Botany*. 70:387-399.
- , -----, y C. B. Beck. 1985. Studies of Paleozoic fungi. IV. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian. *American Journal of Botany*. 72: 1765-1774.
- , -----, y J. M. Trappe. 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany*. 74:1904-1911.
- , -----, C. E. Miller, y G. T. Cole. 1983. Studies of Carboniferous fungi. II. The structure and organization of *Mycocarpon*, *Sporocarpon*, *Dubiocarpon* and *Coleocarpon* (Ascomycotina). *American Journal of Botany*. 70:1482-1498.
- Szafer, W. 1954. *Pliocenska flora okolic Czorsztyna*. Instytut Geologiczny Prace. Wydawnictwa Geologiczne. 20.
- , 1961. *Miocenska flora ze Starych Gliwic na Slasku*. Instytut Geologiczny Prace. Wydawnictwa Geologiczne. 33.
- Takhtajan, A. 1961 [1981]. *Flowering plants. Origin and Dispersal*. Oliver and Boyd, LTD. Jointly reprint Bishen Singh Mahendra Pal Singh and Otto Koeltz Science Publishers.
- Tanai, T. 1961. Neogene floral change in Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series IV, Geology and Mineralogy*. 11.



- , y Suzuki, N. 1972. Additions to the Miocene floras of Southwestern Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science. Hokkaido University. Series IV, Geology and Mineralogy.* 15:281-359.
- Taylor, D. W. 1988. Paleobiogeographic relationships of the Paleogene flora from the Southeastern U. S. A.: Implications for West Gondwanaland affinities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 66:265-275.
- Taylor, T. N. 1990. Fungal associations in the terrestrial paleoecosystem. *Trends in Ecology and Evolution.* 5: 21-25.
- , y J. F. White. 1989. Fossil fungi (Endogonaceae) from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany.* 76:389-396.
- Thorne, R. F. 1973. The "Amentiferae" or Hamamelidae as an artificial group: A summary statement. *Brittonia.* 25:395-405.
- 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review.* 58:225-348.
- Tiffney, B. H. 1981. Re-evaluation of *Geaster florissantensis* (Oligocene, North America). *Transactions of the British Mycological Society.* 76:493-495.
- 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum.* 66:73-94.
- 1985b. The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum.* 66:243-273.
- , y E. S. Barghoorn. 1974. The fossil record of fungi. *Occasional Papers Farlow Herbarium of Cryptogamic Botany.* 7:1-42.
- Tippo, O. 1940. The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the Eucommiaceae. *American Journal of Botany.* 27:832-838.
- Unger, F. 1861. *Sylloge Plantarum Fossilium. I.* Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien. 19:1-48.
- 1867. Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Euboea. *Sitzungsber. Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien.* 27:27-87.
- Upchurch, G. R. y J. A. Wolfe. 1987. Mid-Cretaceous to early Tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and woods. Pags. 75-105 *en* E. M. Friis, W. G. Chaloner y P. R. Crane, eds. *The origins of angiosperms and their biological consequences.* Cambridge University Press. Cambridge.

- van der Burgh, J. 1987a. Miocene floras in the Lower Rheinisch Basin and their ecological interpretation. Review of Palaeobotany and Palynology. 52:299-366.
- , 1987b. Tegelen. Plio-Pleistocene Clays. Pages 14-18 *en* H.-J. Gregor, ed. Fossil floras of the Tertiary (FRG and Netherlands). XIV International Botanical Congress. Guide to Excursion no. 07.
- van Tieghem, P. 1900. Sur les dicotylédones du groupe des homoxyles. Journal de Botanique. 14:259-276.
- Varossieau, W. W. 1942. On the taxonomic position of *Eucommia ulmoides* Oliv. (Eucommiaceae). Blumea. 5:81-92.
- Vassal, J. 1981. Acacieae. Pags. 169-171 *en* R. M. Polhill y P. H. Raven, eds. Advances in Legume Systematics. 1. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- von Trautwein, J. y Gregor, H.-J. 1989. Der Erstnachweis von *Eucommia europaea* Mädlér in der Süßwasser-Molasse von Bayern (Hipoldsberg, Krs. Augsburg). Documenta Naturae. Forschungen aus den Naturwissenschaft. 46:52-54.
- Weber, R. y S. Magallón Puebla. 1991. The mixed Permian flora from south-central Mexico. Supplement to the American Journal of Botany. Abstract number 331. 78:128.
- Wettstein, R. 1901; 1911; 1924; 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. Deutlike, Leipzig and Wien. 1st edition (1901); 2nd edition (1911); 3rd edition (1924); 4th edition (1935).
- Weyland, H. 1938a. Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärflora. III. Zweite Ergänzungen und Berichtigungen zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebrige. Palaeontographica Abteilung B. 83:123-171.
- , 1938b. Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärflora. II. Erste Ergänzungen und Berichtigungen zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebrige. Palaeontographica Abteilung B. 83:67-122.
- White, J. F., y T. N. Taylor. 1988. Triassic fungus from Antarctica with possible ascomycetous affinities. American Journal of Botany. 75:1495-1500.
- Wolfe, J. A. 1966. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska. U. S. Geological Survey Professional Papers. 398-B:1-32.
- , 1973. Fossil forms of the Amentiferae. Brittonia. 25:334-355.
- , 1975. Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. Annals of the Missouri Botanical Garden. 62:264-279.
- , 1989. Leaf-architectural analysis of the Hamamelididae. Pages 75-104 *en* P. R. Crane y S. Blackmore, eds. Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelididae. Vol. 1: Introduction and "Lower" Hamamelididae. The Systematics Association Special Volume. No. 40B. Clarendon Press. Oxford.

- , 1992. Climatic, floristic and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America. Pags. 421-436 *en* D. R. Prothero and W. A. Berggren, eds. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- , y T. Tanai. 1980. The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai Group, Alaska, U. S. Geological Survey Professional Papers. 1105:1-52.
- Zhilin, S. G. 1974. *Eucommia palaeoulmoides*. Pag. 154 *en* A. Takhtajan ed. Magnoliophyta Fossilia URSS. Vol. I. Magnoliaceae-Eucommiaceae. Institutum Botanicum Komarovianum. Academiae Scientiarum Unionis Rerumpublicarum Sovieticarum Socialisticarum. Nauka. Leninopoli.