

00343



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DETERMINACION TAXONOMICA DE
ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS Y VEGETATIVAS
DE PLANTAS FOSILES 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 :
LAURA CALVILLO CANADELL

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



00343



Universidad Nacional
Autónoma de México




UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



*A la memoria de la iaia Lola
y de Don Pancho..*

*A mi hijo Josep, a Enrique y
a mis padres Pepita y Alberto*

AGRADECIMIENTOS

En la realización del presente trabajo, contribuyeron con sus aportaciones varias personas, a las cuales me permito expresar mi gratitud.

A mi asesor y maestro a lo largo de mis estudios, el Dr. Sergio R. S. Cevallos-Ferriz, de quien recibí no sólo muchas enseñanzas, sino además su constante e invaluable apoyo, como asesor y como amigo.

Al Dr. Dante Morán Zenteno, Director del Instituto de Geología, quien además de su decidido apoyo académico, influyó en forma determinante para que nuevamente me incorporara al estudio de la Biología.

Agradezco a mi comité tutorial, la Dra. Alicia Brechu por su orientación, sus acertados comentarios y su disponibilidad para ayudarme en todo momento, así como al Maestro Francisco Medrano, a quien admiro por su sencillez y su gran experiencia en el conocimiento de la flora de México.

A la Dra. Alicia Silva, al Dr. Fernando Chiang, al Dr. Juan José Morrone y a la Dra. Patricia Velasco, expreso mi gratitud por la revisión crítica de este trabajo, así como sus valiosos comentarios para mejorar el mismo.

A mis compañeros de laboratorio Balam, Elizabeth, Genaro Hernández, Hugo Beraldí, Israel, José Luis Ramírez, Lupita Colina, Marcela Martínez y Pati Velasco, con quienes compartí importantes momentos en mi formación. En especial, a mi amiga Marcela, de quien he recibido mucho y faltan palabras para agradecerle todo lo que ha hecho por mí. Además, quiero destacar las enseñanzas de Jose Luis Ramírez, a través de tantas conversaciones, siempre interesantes y aleccionadoras.

Expreso mi agradecimiento a mis profesores, Dr. Javier Caballero y Dra. Beatriz Rendón, por todas sus enseñanzas sobre análisis fenético, al Dr. Juan José Morrone, por introducirme al análisis cladístico, así como a mis compañeros de clase, Estela Sandoval, Jaqueline Ceja, Cristina Mayorga y Favio.

Agradezco también, la oportunidad que me brindó la Dra. Ana Luisa Carreño, para ser su ayudante en el curso de Paleobiología, experiencia que me permitió reforzar mis conocimientos.

Al M. en C. Gilberto Silva Romo e Ing. Enrique González Torres, agradezco la elaboración de la Columna Estratigráfica del afloramiento los "Ahuehuetes", y sus valiosas aportaciones sobre la estratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez

En forma muy especial, agradezco a la Lic. Rosario Flores, encargada del Departamento de Cómputo del Instituto de Geología, por su constante asesoría en el soporte técnico en materia de cómputo, así como al Biol. Luis Roldán por su valiosa ayuda en los procesos de digitalización. A Nora Ahuatzin por su gran disposición para ayudarme en todo momento.

Asimismo, agradezco el impecable trabajo fotográfico realizado por Héctor Hernández, y por Antonio Altamira, responsable del Laboratorio de Fotografía del Instituto de Geología.

Mi gratitud a mis amigos de siempre, Elena, Teresita y Manolo por su generosa amistad y estar en todo momento conmigo.

Gracias a Rocío e Ignacio por todos los cuidados proporcionados a mi hijo Emilio, durante mis jornadas de trabajo.

Este estudio pudo ser realizado gracias a los recursos económicos de los proyectos de CONACyT (1005 PT) y DGPA (IN 207294 e IN 205597) y a la beca que me fue otorgada por la DGPA.

ÍNDICE

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIAL Y MÉTODO	10
Ubicación de las localidades	12
Localidad El Almácigo	12
Geología	13
Edad	13
Litología	13
Localidad Los Ahuehuetes	13
Geología	14
Edad	15
Litología	15
Análisis Fenético	16
Análisis de Conglomerados	19
Análisis de Componentes Principales (PCA)	21
Análisis Filogenético	21
Técnica de Aclaramiento y Tinción	23
RESULTADOS	24
Criterios morfológicos florales de algunos géneros de Rhamnaceae	24
Criterios morfológicos foliares de Cercideae (Bauhinia y Cercis)	25
Descripción Sistemática	30
Familia Rhamnaceae	30
Familia Leguminosae	34
Análisis Fenético	36
Análisis Cladístico	42
DISCUSIÓN	48
LITERATURA CITADA	59
Apéndice A	63
Apéndice B	64

RESUMEN

Las plantas con flores fósiles de México han sido poco estudiadas, pero son una fuente para conocer de manera directa a las plantas que vivieron en el pasado en lo que hoy es el territorio nacional. Con el fin de ir llenando el vacío de información que al respecto existe y conocer más acerca de la biodiversidad del pasado se describen e identifican dos tipos de flor de Rhamnaceae y una de hoja de Leguminosae. El material reproductivo proviene de la Formación Cerro del Pueblo, Cretácico superior, de Coahuila y de la Formación Pie de Vaca, Oligoceno, de Puebla. La hoja fue recolectada en sedimentos de la Formación Pie de Vaca. Su determinación taxonómica se realizó con base en tres métodos. Primero, se compararon los caracteres morfológicos de las plantas fósiles con aquellos de las plantas actuales y se establecieron relaciones de parentesco tentativas. Después, a través de un análisis fenético se establecieron semejanzas morfológicas y finalmente, con base en un análisis cladístico se discuten sus posibles relaciones filogenéticas. Para los análisis numéricos se construyeron dos matrices en las que se incorporaron para el caso de las flores 26 caracteres y 17 OTUs que corresponden a especies actuales y fósiles; la matriz de la hoja consta de 26 caracteres y 23 OTUs. El grupo externo elegido para Rhamnaceae consistió en dos géneros de distintas familias, *Vitis* (Vitaceae) y *Mortonia* (Celastraceae), mientras que el de Leguminosae varió utilizando a dos especies de *Cercis* y/o de *Cocculus*. Los resultados apoyan el reconocimiento de tres especies distintas caracterizadas por presentar un mosaico de caracteres que se encuentran repartidos entre plantas actuales con las que se relacionan. Las flores sugieren que Rhamnaceae debieron originarse antes del Cretácico superior y que las tribus que se reconocen en la actualidad tal vez estaban en proceso de diferenciación durante el Paleógeno, sugiriendo que la diversidad de Rhamnaceae a través del tiempo ha sido considerable. Mientras que la flor oligocénica se resuelve como un miembro de Rhamneae, la de Coahuila aparentemente se aleja de esta tribu y se relaciona con Colletieae. La hoja de Leguminosae representa a una planta con características intermedias entre *Bauhinia* y *Cercis*. Este nuevo material fósil apoya las hipótesis de que las latitudes bajas de América del Norte fueron importantes para la diversificación y seguramente origen de algunos taxa.

INTRODUCCION

El estudio de macrofósiles de plantas vasculares en México ha incrementado el conocimiento sobre la paleodiversidad de las floras de latitudes bajas de América del Norte. Dos de las localidades (El Almácigo, Cretácico de Coahuila y Pie de Vaca, Oligoceno de Puebla) que han sido objeto de estudio en los últimos años contienen fósiles que contribuyen al mejor entendimiento de las floras del Cretácico y Terciario. En este trabajo, flores con morfología similar recolectadas en ambas localidades amplían la discusión sobre la evolución de linajes que se conocen del Cretácico, que también están representados en el Terciario y ayudan a entender su importancia en el Reciente. Además, hojas recolectadas en la localidad terciaria ayudan a comprender el origen de la diversidad actual en una familia cosmopolita y muy importante en la flora de México, como es Leguminosae. Con los estudios de macrofósiles de angiospermas que se han hecho en los últimos años, se ha podido comprender y documentar mejor el posible origen de la vegetación que se encontraba presente en nuestro territorio en el pasado geológico, se ha sustentado la presencia de ciertos tipos de linajes a los que con base en interpretaciones biogeográficas se les puede sugerir rutas y medios de dispersión y se han discutido posibles procesos que originaron refugios y endemismos.

Las flores fósiles nuevas de Rhamnaceae recolectadas en las localidades de El Almácigo (Cretácico) en Coahuila y Los Ahuehuetes (Terciario) en Puebla amplían el escaso registro fósil de esta familia, que debe añadirse al de una hoja fósil del Eoceno medio, conocida de depósitos de Kentucky y Tennessee, denominada *Berhamniphyllum claibornense*. Esta planta fósil comparte características con los géneros actuales *Rhamnus*, *Berchemia* y *Karwinskia* (Jones y Dilcher, 1980). El mosaico de caracteres encontrados en esta hoja sugiere que las tribus modernas de Rhamnaceae habían evolucionado en el Eoceno medio (Cronquist, 1981) aunque, a nivel genérico, la diversidad actual estaba en proceso de establecimiento. Esta idea se ve apoyada por la identificación de polen ramnáceo que data sólo del Oligoceno (Cronquist, 1981). No obstante, *Paliurus*, que hoy crece en el sur de Europa y el este de Asia ha sido reconocido en el registro fósil del Eoceno temprano de la Formación Wind River, Wyoming y en una localidad citada por Berry (1916) del Mioceno de Florida. En Asia se

conoce también con base en frutos de la flora Ube, del Eoceno Medio de Japón, la flora Shanwang, del Mioceno medio de China, y del Mioceno tardío de Honshu, Japón, así mismo en Kazakhstan (Tsugakagoshi y Suzuki, 1990; Zhilin, 1989). En Europa, los frutos se han descrito del Oligoceno superior y del Mioceno (Kirchheimer, 1957; Buzek, 1971).

En la Formación Pie de Vaca, Puebla, México, se han reportado hojas fósiles de *Karwinskia* de edad oligocénica (Velasco de León et al., 1998). Este registro fósil sugiere la presencia de "endemismos neotropicales" durante el Terciario en algunas latitudes del sur de América del Norte, ya que este mismo género se conoce del Oligoceno de California (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1998).

Otra hoja fósil, *Rhamnites*, y tipos similares a ésta, se han reportado en el oeste de América del Norte en Comox, Extension, Newcastle y en las Formaciones Protection del Cretácico superior, de la Isla Vancouver, Columbia Británica, del Cretácico superior de la Formación Blackhawk de Utah y de las siguientes floras paleocenas: Formación Paskapoo, cerca de la boca del río Blindman, Formación Ravenscrag, ambas en Alberta, Canadá, y la Formación Fort Union en Dakota del Norte (Tidwell, 1984).

Se ha sugerido que *Rhamnites* puede ser un miembro cercano de Annonaceae más que de Rhamnaceae (Tidwell, 1984).

Las Rhamnaceae constan de 55 géneros y 900 especies de zonas tropicales y templadas en ambos hemisferios (Brizicky 1964). En general, su distribución es cosmopolita. Más de la mitad de las especies pertenecen a cinco grandes géneros: *Rhamnus* (150, distribuido en las regiones templadas del norte y en el norte de África); *Phyllica* (150, África y Madagascar); *Ziziphus* (100, en trópicos, especialmente Indomalasia); *Gouania* (60, trópicos) y *Ceanothus* (40, América del Norte, especialmente California). En general, se reconocen cinco tribus basadas en los tipos de frutos (Suessenguth, 1953; Brizicky 1964), aunque su delimitación es variable.

Anteriormente a las Rhamnaceae se les relacionaba filogenéticamente con las Celastraceae (Hutchinson, 1926), aunque Weberbauer (1895) y Suessenguth (1953) consideran a Vitaceae como el relativo cercano de éstas. Weberbauer (1895) propone que la conexión entre las dos familias se establece a través del género *Gouania* (Rhamnaceae). Aunque Cronquist (1981) sugiere que el origen de las Rhamnales

parece estar en las Rosales, en un complejo común con el ancestro de las Celastrales y Sapindales. Este ancestro común, bien pudo haber sido un ancestro diplostémomo y la diferenciación de estos dos órdenes a partir de este ancestro común involucró la pérdida de estambres antisépalos en Rhamnales y la pérdida de estambres antipétalos por Celastrales.

Varias son las familias que se describen en la localidad de Los Ahuehuetes, sin embargo, una de las familias que por su diversidad ha adquirido especial importancia, además de las Anacardiaceae y Salicaceae, ha sido Leguminosae (Fabaceae), la cual se encuentra representada por frutos fósiles de *Lysiloma*, *Mimosa*, *Prosopis*, *Reinweberia*, y *Sophora* (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994) y a la cual pertenecen varios ejemplares aún no determinados taxonómicamente representados por frutos y hojas. Se distingue esta familia de plantas por ser un componente principal de la vegetación actual de México y formar parte de diversos tipos de comunidades.

Impresiones de hojas fósiles con forma bilobada y ápice mucronado recolectadas recientemente en la Formación Pie de Vaca recuerdan al género *Bauhinia*, mientras que la presencia en ellas de 2 pares de venas alternas que parten de la vena principal media, más otros patrones de arquitectura foliar, hacen pensar que se trata del género *Cercis*. Los caracteres encontrados hoy en taxa distintos se presentan combinados en el fósil, sugiriendo que la evolución de linajes que posteriormente conformaron la vegetación actual estaba en proceso durante el Terciario medio.

Trabajos anteriores han reportado hojas de *Bauhinia* y *Cercis* del Cretácico y Terciario (Watelet, 1866; Lesquereux, 1883; Newberry 1886, 1895; Berry 1916, 1919; Brown, 1956). Sin embargo, muchas de estas identificaciones deben ser revisadas (Herendeen et al. 1992). Las hojas de *Bauhinia* que se reportaron del Cretácico y Paleógeno de Norteamérica no se relacionan con *Bauhinia* y probablemente son especies de *Liriophyllum* (Magnoliaceae) (Herendeen, 1992). Madera fósil de *Bauhinia* se conoce del Neógeno de la India (Awasthi, 1992). Muchas de las hojas del Cretácico y Paleógeno, descritas como *Cercis* (Watelet, 1886; Berry 1916; Knowlton, 1930) han sido reidentificadas a géneros como *Cercidiphyllum* y *Vitis* (Brown, 1937a, 1939). La evidencia más antigua de Cercideae es a través de un fruto de *Cercis* del Oligoceno de Oregon (Manchester y Meyer, 1987). Las hojas fósiles descritas como *Cercis* del

Oligoceno de la Formación Florissant en Colorado (Knowlton, 1916; MacGinitie, 1953) son similares a *Cercis* excepto que no hay una clara evidencia del pulvino en la base de la lámina, característica particular de este género (Herendeen, 1992). Hojas de *Cercis komarovii* se han reportado del Oligoceno de Armenia (Shakryl, 1992) y de hace 26.5 Ma de la flora de Creede, Colorado (Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn, 1990). También se han reportado hojas de *Cercis* del Mioceno de China (Hu y Chaney 1940).

Originalmente la tribu Cercideae fue establecida por Bronn (1822) y consistía de un solo género, *Cercis*. Después, fue modificada por Bentham (1865), quien la denominó Bauhinieae, incluyendo además a *Bauhinia* y *Bandeiraea*. Actualmente sigue siendo motivo de controversia debida a la diversidad del género *Bauhinia*.

Cercideae Bronn (1822) presenta una distribución tropical a excepción de *Cercis*, el cual es uno de los pocos géneros de las caesalpinoideas que se encuentra adaptado a las regiones templadas (Polhill y Raven, 1981). Con lo que respecta a *Bauhinia*, es el género más grande de la tribu y su distribución es pantropical. Las Cercideae poseen ciertas características que sugieren que la tribu es una rama derivada de las Caesalpinoideae.

Aspectos sobre la morfología foliar y el origen de las hojas de Cercideae han sido objeto de estudio y discusión. Los tipos de hojas que se encuentran presentes en esta tribu son enteras, bilobadas y bifoliadas. Estos tipos foliares han sido revisados por van der Pijl (1951; Fig. 1) y Cusset (1966; Fig. 1) y de estos trabajos se deriva la teoría de su origen, el cual puede ser por fusión de folíolos o por separación de los mismos. Conforme a esto, van der Pijl (1951) considera tres tipos de formas foliares de transformación y Cusset (1966) reconoce siete tipos de hojas arregladas en cuatro grupos y nota la presencia de formas de transición, además de tres formas particulares. Owens et al. (1998) caracterizan a las hojas de Cercideae por aspectos de arquitectura foliar como son patrones de venación y la presencia de otros caracteres morfológicos además de la forma. Aunque el escaso registro fósil provee poca evidencia acerca de la evolución temprana de la tribu, se sabe que en el Eoceno ya se encontraba bien establecida y ampliamente distribuida (Polhill et al. 1981).

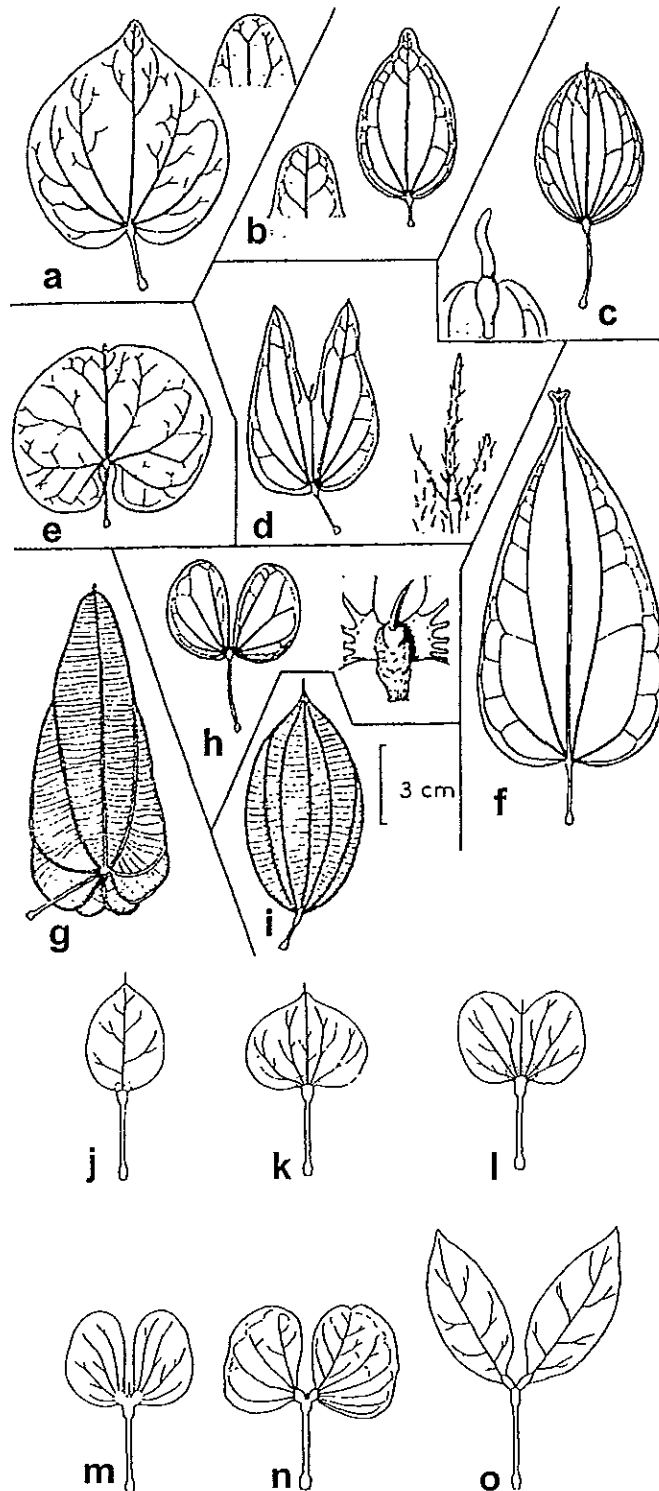


Fig. 1. Tipos morfológicos de hojas de Bauhinieae de acuerdo con los trabajos de van der Pijl (1951) y Cusset (1966). a = *Gigasiphon dolichocalyx*, b = *Bauhinia poitouana*, c = *B. sprucei*, d = *B. forficata*, e = *Cercis chinensis*, f = *B. longicuspis*, g = *B. smilacifolia*, h = *B. diphylla*, i = *B. cinnamomea*, j = *Bandeiraea tenuiflora*, k = hoja simple tipo *Cercis*, *B. bidentata*, l = tipo bilobado, *B. purpurea*, m = tipo bifoliado, *B. binata*, n = hoja compuesta de *Hardwickia binata*, o = hoja compuesta, *Trachylobium verrucosum*.

Específicamente como componente de las floras Terciarias de México, el registro de Leguminosae aún es limitado pero, a través del mismo, las consideraciones biogeográficas que se han hecho de la familia en México han contribuido al conocimiento sobre su evolución en latitudes bajas de América del Norte. Se considera que una madera permineralizada de Tlacolula, Oaxaca, asignada a *Mimosoxylon tenax*, es el primer registro fósil que se tiene de las Leguminosae en México. Esta madera aparentemente se obtuvo rodada sobre una secuencia estratigráfica del Cretácico (Félix y Lenk 1899), por lo que muy probablemente proviene de los sedimentos terciarios que también se encuentran en esta región. Trabajos considerados como pioneros sobre fósiles de leguminosas en México son los de Berry aunque hay que ser cautos con sus identificaciones. Berry en 1923 reportó fragmentos de folíolos de *Inga miocenica* y de *Leguminosites mexicanus* del Mioceno, en Veracruz. Del estado de Oaxaca reportó unos fragmentos de frutos pequeños (*Leguminosites oaxacensis*) pertenecientes también a estratos del Mioceno. Además, los fragmentos de hojas oligocénicas de *Acacia* en la Formación Simojovel en Chiapas (Miranda 1963, Langenheim, 1965), las maderas oligocénicas relacionadas con *Copaifera*, *Mimosa* y *Acacia* de la Formación El Cien en Baja California Sur (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994), los frutos de *Lysiloma*, *Mimosa*, *Prosopis*, *Sophora* y *Reinweberia* descritos por Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994) de la Formación Pie de Vaca, Puebla, y los frutos de *Indigofera*, *Chamaecrista*, *Mimosa* y *Senna* en estratos eocénicos de la Formación Carroza en Nuevo León constituyen un acervo paleobotánico, que atestigua la importancia de las Leguminosae como componente de la flora Terciaria en las latitudes bajas de América del Norte. No se incluye el registro polínico que aumenta la diversidad del grupo durante el Terciario (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1999).

El estudio de los macrofósiles de la localidad de Los Ahuehuetes ha permitido dar una dimensión temporal a los nexos biogeográficos con varias partes del mundo de la flora Terciaria de México, estableciendo posibles relaciones biogeográficas principalmente con América del Norte a través de los géneros *Cedrelospermum* y *Cercocarpus*, con Asia y Europa por la presencia de *Eucommia*, *Statzia*, *Pistacia* y *Berberis*, con Sudamérica por medio de *Prosopis* y *Haplorhus*. También se han determinado taxa los cuales son cosmopolitas; tal es el caso de *Salix*, *Populus*, *Rhus*,

Mahonia (= *Berberis*), y *Mimosa* (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994), Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz (2000), Velasco de León y Cevallos-Ferriz (1998). Estos estudios han permitido conocer la edad mínima de aparición de elementos endémicos de la flora de México, como son los registros oligocénicos de *Pseudosmodium*, *Sophora* y *Lysiloma*. Junto con éstos, los estudios palinológicos realizados en diferentes lugares de la región (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996), además de los estudios geológicos de la zona (Silva-Romo, 1998), así como estudios de inferencia paleoclimática a través de la fisionomía foliar (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1998) han posibilitado la interpretación de la paleocomunidad en un escenario biológico, geológico y climático dinámico dentro de la historia de la vegetación de México.

Las Leguminosae comprenden 650 géneros y unas 18000 especies (Polhill, et al. 1981), de los cuales, 26 tribus, 135 géneros y 1724 especies se encuentran representados en México (Sousa et al., 1993). Este grupo de plantas se localiza en cualquier parte del país, ocupando hábitats diversos, pero es más numeroso en las zonas tropicales (Sousa et al., 1993).

El objetivo del presente trabajo es contribuir al conocimiento de la composición paleoflorística de latitudes bajas de América del Norte mediante la determinación taxonómica por medio de la descripción de patrones morfológicos foliares en dos muestras de hojas fósiles de la localidad oligocénica de Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, las cuales comparten caracteres con los géneros actuales de *Bauhinia* y *Cercis* (Caesalpinioideae), así como por medio de caracteres florales de varios ejemplares fósiles nuevos de la localidad El Almácigo, Coahuila¹, y de la localidad Los Ahuehuetes, Puebla, las cuales pertenecen a las Rhamnaceae. Los nuevos resultados fortalecen el conocimiento de las floras cretácicas y terciarias de México, así como la interpretación de los elementos florísticos, robusteciendo el concepto de las paleocomunidades de las que forman parte y contribuyen a conformar nuevas explicaciones de carácter biogeográfico.

¹ Aunque en el título de la tesis no se considera esta localidad, incluir este material permite presentar una revisión más completa sobre Rhamnaceae.

MATERIAL Y MÉTODO

El material fósil que se empleó para la realización del presente trabajo proviene de la recolecta en dos zonas fosilíferas, la localidad cretácica El Almácigo perteneciente al municipio General Cepeda en Coahuila, en donde aflora la Formación Cerro del Pueblo (Fig. 2) y la localidad oligocénica Los Ahuehuetes, en Puebla (Fig. 3), en donde los sedimentos portadores de plantas fósiles se asignan a la Formación Pie de Vaca. De la primera localidad, se analizaron 16 muestras de flores fósiles, todas con diferentes grados de conservación y de la segunda localidad, se estudiaron dos muestras de hojas y 16 muestras de flores fósiles.

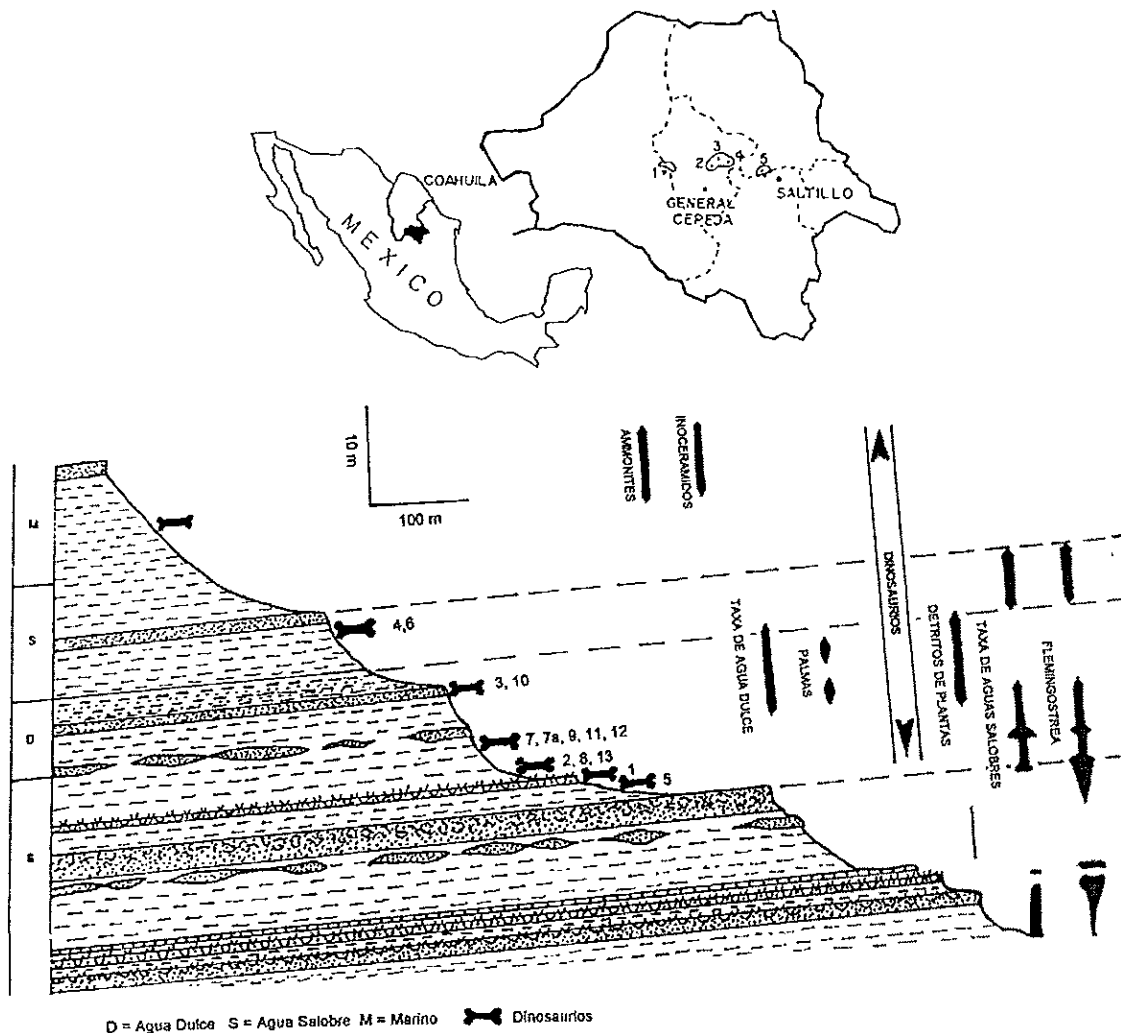


Fig. 2. Localización de la localidad El Almácigo en el Municipio de General Cepeda y sección de la Formación Cerro del Pueblo, en la localidad del Cerro de Los Dinosaurios (Hernández-Rivera, 1997).

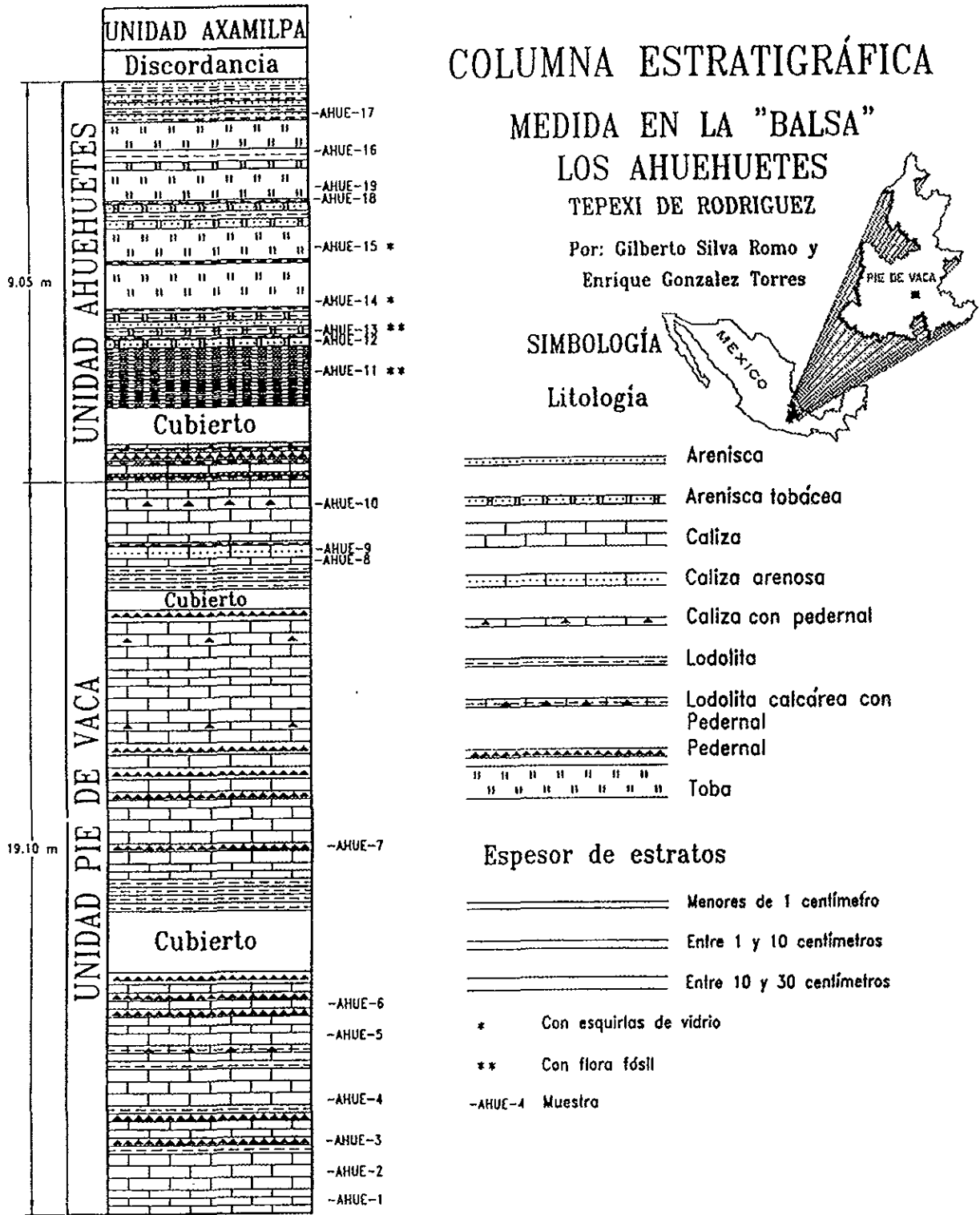


Fig. 3. Localización de Tepexi de Rodríguez, Puebla, y columna estratigráfica de la localidad Los Ahuehuetes. (Cortesía de Gilberto Silva Romo y Enrique González Torres).

Las observaciones morfológicas se hicieron con un microscopio estereoscópico Olympus SHZ, utilizando como aditamento una cámara lúcida para la elaboración de esquemas específicos.

El criterio empleado para designar la terminología sobre la arquitectura foliar es la establecida por Hickey (1973) y Wolfe (1975). Para las flores fósiles se utilizaron los conceptos y definiciones de Radford et al. (1974), Roth (1977) y Moreno (1984).

Para establecer las afinidades taxonómicas de las hojas y flores fósiles, se consultaron ejemplares de plantas actuales del Herbario Nacional de México (MEXU).

En el momento en que por similitud de caracteres se asociaron los ejemplares fósiles con algunos taxa actuales se procedió a revisar y comparar el mayor número posible de estas plantas actuales, incluyendo además, taxa cercanamente relacionados con los estudiados.

Se realizaron dos tipos diferentes de análisis numéricos: uno fenético y otro cladístico.

Ubicación de las localidades

Localidad El Almacigo

Esta localidad se ubica al sureste del Estado de Coahuila, en el municipio de General Cepeda (Fig. 2) Se localiza a un kilómetro al suroeste del poblado de La Colorada, en el que se encuentra un museo de sitio que exhibe material fósil de la región. Aproximadamente 300 m antes de llegar al Cerro de los Dinosaurios en el que se muestran las técnicas de recolecta utilizadas para su estudio, existe una desviación. Siguiendo ésta por cien metros se encuentra a mano derecha la localidad, a los 25°31' N y 101°19' El Almacigo que contiene plantas y de la que procede el material que aquí se reporta.

La Formación Cerro del Pueblo pertenece al del grupo Difunta, el cual comprende siete formaciones, siendo esta última sobreyacida por la Formación Lutita Parras caracterizada por sus estratos con granos más finos y subyacida por lechos rojos de la Formación Cerro Huerta (Boyd, 1959; McBride et al., 1974; Murray et al., 1962; Vega-Vera et al., 1990).

a) Geología

Durante el Cretácico América del Norte era un sitio con un mar epírico elongado que se extendía del norte de Canadá hasta México. El levantamiento del continente al oeste del mar durante el Cretácico tardío resultó promovió sedimentación parálica compuesta principalmente de detritos terrígenos. La mayor parte de la depositación se llevó a cabo en deltas que flanqueaban las zonas parálicas. En la porción mexicana se han medido hasta 5500 m de rocas sedimentarias terrígenas con intercalaciones de carbonatos depositados como lentes. Transgresiones y regresiones además de fenómenos de subsidencia y varaición en los flujos de sedimentos produjeron respuesta en los deltas, resultando una secuencia litoestratigráfica compleja (McBride et al., 1974).

b) Edad

La Formación Cerro Huerta se ha fechado como perteneciente al Maastrichtiano por la presencia del bivalvo *Exogyra costata* Say y el cefalópodo *Sphenodiscus pleurisepta* Conrad. A la Formación Lutita Parras se le asigna una edad posible de Coniaciano-Santoniano. Por la posición estratigráfica y la presencia del bivalvo *Exogyra ponderosa* se sugiere una edad campaniana para la Formación Cerro del Pueblo (Vega-Vera et al., 1990).

c) Litología

La Formación Cerro del Pueblo se compone de aproximadamente 50% lodolita, 45% arenisca, 5% limolita, escasos conglomerados y calizas. La mayoría de los lechos son de color gris-oliváceo a gris oscuro a diferencia de los lechos rojos o verdosos de la Formación Cerro Huerta. El espesor de la Formación Cerro del Pueblo es de 250 a 350 mts (Boyd, 1959; McBride et al., 1974).

Localidad Los Ahuehuetes

En la localidad Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, aflora la Formación oligocénica Pie de Vaca (Pantoja-Alor 1992; Fig. 3), la cual ha sido objeto de

varias investigaciones durante los últimos años, por ser una zona con registro fósil terciario que contiene amplia diversidad en órganos vegetativos (tallos, hojas y folíolos), y reproductivos (flores, frutos y semillas) de angiospermas. Las hojas y flores fósiles empleadas en el presente estudio fueron recolectadas de este depósito sedimentario continental. Esta localidad está situada a 4.5 km norte-noreste del poblado de Tepexi de Rodríguez, en la parte sur del estado de Puebla, México, a los 18° 35' 15" de latitud Norte y 97° 55' 30" de longitud Oeste (Fig. 3). Está delimitada fisiográficamente al norte por el eje Neovolcánico Transversal, hacia al este, por el sistema montañoso del norte de Oaxaca y hacia el sur, por la Sierra Madre del Sur. La localidad se encuentra en la provincia fisiográfica del sur de Puebla, correspondiente al extremo oriental de la cuenca del río Balsas. A orillas de un pequeña porción del río Axamilpa, tributario del río Atoyac, afluente del Balsas, se encuentra la localidad fosilífera.

a) Geología

A pesar de la importancia paleontológica que tiene la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, existen pocos estudios geológicos del área, además de que los que existen son de carácter muy local; tal es el caso del trabajo de Pantoja (1992), que se centra en los rasgos geológicos de la cantera de Tlayúa

Actualmente, Silva-Romo-Romo (en preparación), efectúa un trabajo de investigación en el que se integra una cartografía geológica de la región, además de que se revaloran algunas de las relaciones estratigráficas del registro geológico expuesto.

El cuerpo de roca del cual proceden las muestras estudiadas ha sido denominado por Silva-Romo-Romo (1998) como "Unidad Ahuehuetes", la cual constituye la parte superior de la Formación Coatzingo; dicha unidad presenta un espesor de alrededor de nueve metros y está integrada hacia la base predominantemente por lodolitas calcáreas y areniscas tobáceas. En estas secuencias se aloja la flora fósil colectada y estudiada en este trabajo.

La parte superior de esta unidad se integra por una alternancia de tobas, areniscas tobáceas y areniscas. El conjunto de litologías descritas, así como los

espesores de la estratificación, predominantemente menores a un centímetro, sugieren un ambiente de depósito de tipo fluvial de baja energía a lacustre.

Las relaciones estratigráficas de la unidad, de acuerdo con Silva-Romo-Romo (1998), indican que el miembro Ahuehuetes descansa en contacto concordante con la Formación Pie de Vaca, a través de cambio abrupto, reconocido principalmente por la presencia de materiales volcánicos, ausentes en la Formación Pie de Vaca. Cabe observar que, al igual que Silva-Romo-Romo (1998), Martínez y Ramírez (1996) habían reconocido que la unidad Ahuehuetes sobreyace a la Formación Pie de Vaca, y no como lo había señalado Pantoja(1992), el cual considera que esta última formación se ubica en un nivel estratigráfico superior.

Asimismo, el contacto superior de la unidad Ahuehuetes corresponde a una discordancia con la unidad Axamilpa que, de acuerdo con Silva-Romo-Romo (1998), es el miembro superior de la Formación Coatzingo.

De acuerdo con los análisis palinológicos de Martínez y Ramírez (1996), efectuados en cuerpos de roca con similitud litológica a la unidad Ahuehuetes, en áreas muy cercanas, se sugiere una edad Eoceno – Oligoceno para la secuencia de la unidad Ahuehuetes.

Asimismo, Silva-Romo-Romo (en preparación) está en proceso de verificar dicha edad a través de la aplicación del método de trazas de fisión en esquirlas de vidrio en los mismos horizontes donde se colectó el material fósil de este estudio, lo que permitirá en breve contar con fechamientos de la unidad, que permitirán asignarle una edad más precisa.

b) Edad

Oligoceno, aunque se requiere de fechamientos radiométricos para corroborarla

c) Litología

El material del cual se compone la secuencia sedimentaria comprende principalmente cenizas volcánicas, lutitas y areniscas de grano fino y se ha interpretado para la misma un paleoambiente lacustre con bajo flujo de energía, en donde los fósiles

se han conservado a manera de impresiones-compresiones carbonosas (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994).

Análisis Fenético

La determinación taxonómica del material fósil se apoyó en los principios de taxonomía numérica de Crisci et al. (1983) y se incluyen dos tipos de análisis: de conglomerados (técnica de agrupamiento) y de componentes principales (técnica de ordenamiento). Esto se hizo en una computadora personal Toshiba Pentium, con la ayuda del programa estadístico NTSYS-PC versión 1.8 (Rohlf, 1993).

Rhamnaceae			
Paliureae		Colletieae	
<i>Ziziphus amole</i>	Zizi	<i>Colletia</i> sp.	Coll
<i>Berchemia scandens</i>	Berc	<i>Adolphia infesta</i>	Adol
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	Karw	Gouanieae	
<i>Condalia correlli</i>	Cond	<i>Gouania lupuloides</i>	Goua
<i>Reynosa septentrionalis</i>	Reyn	Fósil Coahuila	Fcoa
<i>Krugiodendron ferreum</i>	Krug	Fósil Tepexi	Ftep
Rhamneae			
<i>Colubrina elliptica</i>	Colu	Celastraceae	
<i>Ceanothus azureus</i>	Cean	<i>Mortonia greggii</i>	Mort
<i>Sageretia elegans</i>	Sage	Vitaceae	
<i>Rhamnus capreaefolia</i>	Rham	<i>Vitis berlandieri</i>	Viti

Tabla 1. Abreviaturas que se utilizan en el análisis de las flores fósiles para identificar a éstas y a las de las plantas actuales.

Para el estudio de las flores se elaboró una matriz básica de datos (MBD) con 17 unidades taxonómicas operativas (OTU's), representadas por 13 géneros de plantas actuales de Rhamnaceae, una especie de Vitaceae (*Vitis berlandieri*), una especie de Celastraceae (*Mortonia greggii*) y las dos muestras de flores fósiles denominadas Fósiles de Tepexi y Fósiles de Coahuila (Tabla 1). Se definieron un total de 26 caracteres florales, de los cuales 8 fueron cuantitativos, 3 cualitativos binarios y 15 cualitativos multiestado (Tabla 2). Los datos que no se pudieron obtener por falta de información, como en el caso de *Colletia* y algunos no observables en los fósiles, se les asignó el número 99. Los valores usados en el análisis para cada carácter se basan en

No	Carácter	Estado de carácter
1	Ancho de pétalo (mm)	0 0.15 1 0.30-0.60 2 0.90
2	Longitud de pétalo (mm)	1 0.50-0.90 2 1.00-1.80
3	Ancho de sépalo (mm)	1 0.30-0.70 2 0.90-1.50
4	Longitud de sépalo (mm)	0 0.70-1.10 1 1.20-1.40 2 1.50-1.80
5	Diámetro de inserción de partes florales (mm)	0 0.70-1.10 1 1.20-1.50 2 2.00-2.10
6	Longitud del pedicelo (mm)	0 0.30-1.70 1 2.00-3.00 2 3.50-5.00
7	Longitud del ovario (mm)	0 0.20-0.30 1 0.40-0.60
8	Longitud de la flor (mm)	0 1.50-3.90 1 4.00-4.80 2 5.00-6.81
9	Pétalo con uña	0 ausente 1 corta 2 media 3 larga
10	Forma del pétalo	0 cuculado 1 obovado 2 ovado concavo 3 linear 4 urna 5 valvado 6 imbricado
11	Apice del pétalo	0 no emarginado 1 emarginado
12	Forma del sépalo	0 triangular 1 triangular deltado 2 triangular reflexo 3 triangular lobado 4 triangular agudo 5 triangular ovado 6 triangular inflexo
13	Quilla o carina	0 sin quilla 1 poco prominente 2 prominente
14	Apice del sépalo engrosado	0 sin ápice engrosado 1 con ápice engrosado
15	Tipo de fruto	0 drupa 1 cápsula unilocular 2 cápsula trilocular 3 esquizocarpo 4 baya
16	Forma del fruto	0 globoso 1 subgloboso 2 obovoide 3 elipsoide 4 ovoide
17	Número de pirenos	0 ninguno 2 dos pirenos 3 tres pirenos

18	Número de lóculos	2 dos lóculos 3 tres lóculos
19	Presencia de pétalos	1 presentes 2 generalmente presentes 3 rara vez presentes
20	Tipo de ovario	0 ínfero 1 súpero 2 semiínfero 3 semisúpero
21	Tipo de copa floral	0 hemisférica 1 campanulada 2 obcónica 3 pateliforme 4 urceolada
22	Sexo de la flor	0 perfecta 1 imperfecta 2 perfecta y polígama
23	Tamaño de los estambres	0 más largos que los pétalos 1 más cortos que los pétalos 2 más cortos que los sépalos
24	Posición de los estambres	0 no opuestos a los pétalos 1 opuestos a los pétalos
25	Número de partes florales	0 4 ó 6 1 5 2 4 ó 5 3 3 a 5
26	Tamaño de corola vs. cáliz	0 corola mismo tamaño que cáliz 1 corola más grande que cáliz 2 corola más pequeña que cáliz

Tabla 2. Caracteres florales y sus estados de carácter utilizados en el estudio de las flores de Rhamnaceae.

el promedio de las observaciones en 10 individuos por taxón . En el caso de las muestras fósiles representan el promedio de los caracteres medibles. Los caracteres empleados para la matriz de datos (Apéndice A) se definieron con base en la literatura floral sobre los trabajos de Rhamnaceae (Brizicky 1964., Fernández-Nava,1986., Prichard, 1955., Suessenguth, 1953., Weberbauer, 1993).

Para el análisis de las hojas se utilizaron un total de 25 taxa, de los cuales 21 pertenecen a Cercideae, e incluyen 19 especies de *Bauhinia*, 2 especies de *Cercis* (*C. canadensis* y *C. reniformis*), dos especies de *Cocculus* (*C. carolinus* y *C. diversifolius*, Menispermaceae) y las dos hojas fósiles (Fósil 1 y 2; Tabla 3). Se eligieron un total de 26 caracteres foliares de los cuales, 11 se codificaron de forma binaria y 15 fueron cualitativos multiestado (Tabla 4). Cada carácter medible tiene un valor que corresponde al promedio de 10 hojas analizadas.

Leguminosae			
Cercideae		<i>Bauhinia variegata</i>	Bvar
<i>Cercis canadensis</i>	Ccan	<i>Bauhinia erythrocalyx</i>	Bery
<i>Cercis reniformis</i>	Cren	<i>Bauhinia mexicana</i>	Bmex
<i>Bauhinia bauhinoides</i>	Bbau	<i>Bauhinia monandra</i>	Bmon
<i>Bauhinia andrieuxii</i>	Band	<i>Bauhinia subrontundifolia</i>	Bsub
<i>Bauhinia racemosa</i>	Brac	<i>Bauhinia desertis</i>	Bdes
<i>Bauhinia pulchella</i>	Bpul	<i>Bauhinia fortificata</i>	Bfor
<i>Bauhinia glabra (Perú)</i>	Bglp	<i>Bauhinia pescaprae</i>	Bpes
<i>Bauhinia glabra (Ecuador)</i>	Bgle	Hoja Fósil uno	Fos1
<i>Bauhinia glabra (Oaxaca)</i>	Bglo	Hoja Fósil dos	Fos2
<i>Bauhinia unguolata</i>	Bung		
<i>Bauhinia longiflora</i>	Blon	Menispermaceae	
<i>Bauhinia congesta</i>	Bcon	<i>Cocculus carolinus</i>	Ocar
<i>Bauhinia divaricata</i>	Bdiv	<i>Cocculus diversifolius</i>	Odiv

Tabla 3. Abreviaturas que se utilizan en el análisis de las hojas fósiles para identificar a éstas y a las de las plantas actuales.

Con la información antes mencionada se construyó una matriz básica de datos (MBD) de 25 columnas o taxa (Unidades Taxonómicas Operativas) y 26 hileras o caracteres (Apéndice B). Esta matriz se estandarizó para así homogeneizar la escala de valores de las diferentes medidas de los caracteres. Para esto se empleó la media y la desviación estándar de cada carácter usando las opciones de substracción y división, respectivamente.

Análisis de Conglomerados

Para el análisis de conglomerados se creó una matriz de distancia entre especies (Unidades Taxonómicas Operativas) utilizando el Coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio. A través de ésta y aplicando el método "Unweighted Pair Group Arithmetic Averages Method" (UPGMA), en el cual se usa la media aritmética entre pares de valores obteniéndose los fenogramas, que apoyan la identificación de las flores y hojas fósiles.

Con el fin de establecer qué tanto los datos de los caracteres de la matriz original de distancia son congruentes con el fenograma obtenido, se calculó el índice cofenético de correlación r .

No	Carácter	Estado de carácter
1	Tipo de hoja	0 simple 1 .compuesta
2	Lámina	0 entera 1 dividida
3	Forma de la lámina	0 unilobada 1 bilobada 2 bifoliada
4	Forma de la hoja	0 ovada muy ancha 1 elíptica ancha 2 oblata 3 elíptica angosta 4 suborbiculada 5 elíptica
5	Base de la hoja	0 cordada típica 1 cordada no típica 2 truncada 3 sagitada 4 obtusa 5 lobada 6 ligeramente redondeada
6	Pulvino	0 sin pulvino 1 pulvino no dividido 2 pulvino dividido
7	Venación secundaria	0 broquidódroma 1 eucamptódroma 2 broquidódroma y eucamptódroma
8	Número de venas primarias	0 6-7 1 8 2 9 3 11 4 13 5 14 6 15
9	Angulo de divergencia de venas Primarias	0 20 1 25 2 30 3 40 4 50
10	Recorrido de las venas secundarias	0 curvado abrupto 1 curvado no abrupto
11	Venas intersecundarias	0 no presentes 1 presentes
12	Número de venas intersecundarias	0 3 a 5 1 6 a 8 2 2 3 4 4 12
13	Angulo de divergencia de las venas Intersecundarias	0 25 1 30 2 40 3 50
14	Recorrido de las venas terciarias	0 reticular al azar 1 reticular ortogonal
15	Análisis del origen de las venas terciarias	0 AR (agudo-recto) 1 AA (agudo-agudo) 2 RR (recto-recto)
16	Modelo de las venas terciarias	0 sinuoso 1 convexo 2 derecho

17	Patrones de órdenes de venación Mayores	0 al azar 1 ortogonal
18	Vénulas	0 ausentes 1 presentes
19	Vénulas simples	0 lineal 1 curvada
20	Vénulas ramificadas	0 ramificadas una vez 1 ramificadas dos veces 2 ramificadas una y dos veces 3 ramificada dos y tres veces
21	Disposición de las aréolas	0 al azar 1 orientadas
22	Forma de las aréolas	0 triangulares 1 cuadrangulares 2 pentagonales 3 pentagonales y triangulares 4 pentagonales y cuadrangulares 5 triangulares y cuadrangulares
23	Vena última marginal	0 ojalada 1 fimbrial 2 intramarginal
24	Formación de ángulos broquidódromos	0 no se forman 1 sí se forman
25	Angulo de relación de las venas terciarias con la vena primaria central	0 agudo 1 recto 2 obtuso
26	Base de la hoja	0 no peltada 1 peltada

Tabla 4. Caracteres foliares y sus estados de carácter utilizados en el estudio de las hojas de Cercideae.

Análisis de Componentes Principales (PCA)

Para este análisis de ordenación se creó una matriz de correlación entre pares de caracteres (hileras), con la cual se hace un análisis Eigen del cual se obtiene una matriz eigen (Tablas 7 y 8) que al multiplicarla por la matriz estandarizada permite que se proyecten las especies en un espacio de caracteres.

Análisis Filogenético

El origen de los análisis filogenéticos o de Taxonomía cladística se fundamentan principalmente en las ideas propuestas por W. Hennig (1968), quien define que las relaciones filogenéticas se basan en características derivadas compartidas o sinapomorfías. Estos caracteres sinapomórficos son los que proporcionan la prueba de un origen común o monofilético. Con esta metodología, en el presente trabajo se hizo un análisis filogenético con las flores fósiles de Coahuila, de Puebla, 13 géneros

actuales de Rhamnaceae una especie de Celastraceae y una especie de Vitaceae, así mismo con las hojas fósiles de Tepexi y con 19 especies actuales de *Bauhinia*, dos especies de *Cercis* y dos especies de *Cocculus* (Menispermaceae).

Los análisis filogenéticos se realizaron con los programas Hennig86 versión 1.5 (Farris, 1988), en una computadora personal Toshiba Pentium y PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), versión 3.1.1. (Swofford, 1993), en un equipo PowerBook Macintosh 180c.

Las matrices de datos elaboradas para las hojas y flores fósiles del análisis fenético se modificaron para adaptarlas a las especificaciones de los programas cladísticos antes mencionados, usando rangos específicos (Apéndice). Los caracteres cualitativos binarios y multiestado se manejaron de la misma manera que en las matrices del análisis fenético (Tablas 5 y 6), a los caracteres ausentes, o en aquellos donde existe un gran polimorfismo, se les asignó el símbolo (-) que significa no aplicable.

Con el programa PAUP se ejecutó una búsqueda heurística. Se empleó el algoritmo Tree Bisection Reconnection para incrementar la probabilidad de descubrir árboles de diferentes "islas" (Maddison, 1991). Para obtener el árbol inicial se usó la secuencia de adición al azar, con 10 réplicas.

Para los análisis con Hennig86 también se hizo una búsqueda heurística con la mh;bb;(Lipscomb, 1994).

Para el análisis cladístico de las flores fósiles de Rhamnaceae, se definió como grupo externo a *Vitis berlandieri* (Vitaceae) y a *Mortonia greggii* (Celastraceae). Esto se determinó con base en las posibles relaciones que presentan las Rhamnaceae con estas dos familias.

Con las hojas fósiles se hicieron dos análisis cladistas, en el primero se incluyeron a las dos especies de *Cocculus* (Menispermaceae) las cuales actuaron como grupo externo junto con *Cercis* (Cercideae) y en el segundo se excluyeron a estas especies y se definió como grupo externo únicamente a *Cercis* (Cercideae).

Técnica de Aclaramiento y Tinción

Las hojas de plantas actuales que se obtuvieron del herbario fueron sometidas a una técnica de aclaramiento y tinción para observar detalles de caracteres morfológicos y arquitectura foliar, datos que fueron empleados en la elaboración de las matrices.

De todas las especies actuales se seleccionaron hojas maduras de ejemplares de herbario, en donde los caracteres morfológicos se encuentran bien desarrollados. Esta técnica consta de los siguientes pasos:

Se elaboró una solución de hidróxido de sodio (NaOH) al 10%. En esta solución se hierven las hojas entre 20 y 50 minutos aproximadamente, con el fin de liberar cualquier tipo de pigmento.

Se deja enfriar la solución junto con las hojas.

Se prepara una solución de tres cuartas partes de agua por una cuarta parte de cloro y en ésta se depositan las hojas el tiempo que sea necesario, hasta que se blanqueen.

Ya blanqueadas las hojas, se dejan en agua por espacio de un día.

Las hojas se transfieren a un recipiente de vidrio con alcohol al 50% y se dejan aproximadamente 60 minutos, para que se puedan deshidratar.

Se elabora una solución de alcohol al 50% más colorante (eosina). En ésta se dejan las hojas durante 10 a 20 minutos aproximadamente, dependiendo del grado de tinción que vaya adquiriendo la hoja. Esta parte de la técnica es muy importante porque del grado de tinción de las hojas dependerá la claridad con que se observen los caracteres morfológicos de las mismas.

Las hojas se ingresan de nueva cuenta a un recipiente de vidrio con alcohol al 50%, con el fin de eliminar los excedentes del colorante. Se dejan en esta solución por aproximadamente 15 a 20 minutos.

Las hojas ya teñidas se depositan en un recipiente de vidrio con alcohol absoluto, para eliminar el exceso de agua y que queden bien deshidratadas. De no ser así, el material podría blanquearse con el tiempo. El recipiente deberá estar bien cerrado y no se deberá abrir para que no se rehidraten las hojas. Este proceso de deshidratación se lleva aproximadamente entre 20 y 30 minutos.

Las hojas se depositan en un recipiente de vidrio con xilol, por espacio de 15 minutos o hasta que queden duras y transparentes.

Finalmente las hojas ya aclaradas y teñidas se montan de la siguiente manera: Sobre un vidrio se pone una capa de medio de montaje (Permout), la hoja se cubre bien con este medio, evitando la formación de burbujas de aire, después se coloca otro vidrio encima y se deja secar por espacio de uno o dos meses dependiendo del tamaño de la hoja.

RESULTADOS

Criterios morfológicos florales de algunos géneros de Rhamnaceae

Las flores de Rhamnaceae (Fig. 4) son principalmente pequeñas, actinomorfas y regulares. En su mayoría son pentámeras, pero pueden tener de 4 a 6 partes florales (e.g., *Rhamnus*, *Colletia*). Estas forman una copa floral de formas variadas, como hemisférica (e.g., *Ziziphus*, *Colubrina*, *Condalia*, *Reynosia*), campanulada (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Colletia*, *Adolphia*), obcónica (e.g., *Ceanothus*, *Gouania*, *Karwinskia*, *Krugiodendron*) y pateliforme (e.g., *Sageretia*). Los sépalos son característicamente triangulares y pueden ser ovados (e.g., *Ziziphus*), deitados (e.g., *Colubrina*, *Condalia*), reflexos (e.g., *Colletia*), lobados (e.g.; *Gouania*, *Reynosia*), estrechos (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*, *Krugiodendron*) e inflexos (e.g., *Ceanothus*); generalmente tienen una quilla (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Karwinskia*, *Sageretia*) y tienen una capa de tejido carnoso que los recubre y forma un cojinete hacia el extremo distal (e.g., *Ziziphus*, *Krugiodendron*). Generalmente tienen pétalos (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*), pero pueden estar ausentes (e.g., *Condalia*, *Krugiodendron*, *Reynosia*), o ser cuculados (e.g., *Ziziphus*, *Ceanothus*, *Gouania*, *Colubrina*, *Karwinskia*), obovados (e.g., *Berchemia*, *Sageretia*), ovado-cóncavos (e.g., *Rhamnus*) y lineares (e.g., *Colletia*); además pueden ser emarginados (e.g., *Rhamnus*) y/o presentar una uña (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Gouania*, *Colubrina*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*). El tamaño del cáliz y la corola puede ser igual (e.g., *Berchemia*), o la corola puede ser más grande (e.g., *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Adolphia*) o más pequeña que el

Las hojas se depositan en un recipiente de vidrio con xilol, por espacio de 15 minutos o hasta que queden duras y transparentes.

Finalmente las hojas ya aclaradas y teñidas se montan de la siguiente manera: Sobre un vidrio se pone una capa de medio de montaje (Permout), la hoja se cubre bien con este medio, evitando la formación de burbujas de aire, después se coloca otro vidrio encima y se deja secar por espacio de uno o dos meses dependiendo del tamaño de la hoja.

RESULTADOS

Criterios morfológicos florales de algunos géneros de Rhamnaceae

Las flores de Rhamnaceae (Fig. 4) son principalmente pequeñas, actinomorfas y regulares. En su mayoría son pentámeras, pero pueden tener de 4 a 6 partes florales (e.g., *Rhamnus*, *Colletia*). Estas forman una copa floral de formas variadas, como hemisférica (e.g., *Ziziphus*, *Colubrina*, *Condalia*, *Reynosia*), campanulada (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Colletia*, *Adolphia*), obcónica (e.g., *Ceanothus*, *Gouania*, *Karwinskia*, *Krugiodendron*) y pateliforme (e.g., *Sageretia*). Los sépalos son característicamente triangulares y pueden ser ovados (e.g., *Ziziphus*), deltados (e.g., *Colubrina*, *Condalia*), reflexos (e.g., *Colletia*), lobados (e.g.; *Gouania*, *Reynosia*), estrechos (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*, *Krugiodendron*) e inflexos (e.g., *Ceanothus*); generalmente tienen una quilla (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Karwinskia*, *Sageretia*) y tienen una capa de tejido carnoso que los recubre y forma un cojinete hacia el extremo distal (e.g., *Ziziphus*, *Krugiodendron*). Generalmente tienen pétalos (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*), pero pueden estar ausentes (e.g., *Condalia*, *Krugiodendron*, *Reynosia*), o ser cuculados (e.g., *Ziziphus*, *Ceanothus*, *Gouania*, *Colubrina*, *Karwinskia*), obovados (e.g., *Berchemia*, *Sageretia*), ovado-cóncavos (e.g., *Rhamnus*) y lineares (e.g., *Colletia*); además pueden ser emarginados (e.g., *Rhamnus*) y/o presentar una uña (e.g., *Ziziphus*, *Berchemia*, *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Gouania*, *Colubrina*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*). El tamaño del cáliz y la corola puede ser igual (e.g., *Berchemia*), o la corola puede ser más grande (e.g., *Rhamnus*, *Ceanothus*, *Adolphia*) o más pequeña que el

cáliz (e.g., *Ziziphus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Karwinskia*, *Sageretia*). Los estambres principalmente se encuentran opuestos a los pétalos, aun en los géneros en que no tienen pétalos pues se encuentran alternos a los sépalos (e.g.; *Krugiodendron*, *Reynosia*). Las flores pueden ser perfectas (e.g., *Ziziphus*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Colubrina*, *Condalia*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*, *Krugiodendron*, *Reynosia*) y perfectas y/o polígamas (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Gouania*). El ovario puede ser infero (e.g., *Gouania*), súpero (e.g., *Berchemia*, *Rhamnus*, *Condalia*, *Adolphia*, *Karwinskia*, *Sageretia*, *Krugiodendron*, *Reynosia*) y semiinfero (e.g., *Ziziphus*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Colubrina*). Las especies reportadas en este trabajo son biloculares (e.g.; *Berchemia*, *Rhamnus*, *Condalia*, *Karwinskia*, *Krugiodendron*, *Reynosia*) o triloculares (e.g., *Ziziphus*, *Ceanothus*, *Colletia*, *Gouania*, *Colubrina*, *Adolphia*, *Sageretia*).

Criterios morfológicos foliares de Cercideae (*Bauhinia* y *Cercis*)

La descripción morfológica foliar de los géneros *Cercis* y *Bauhinia* se basa en los principios sobre arquitectura foliar establecidos por Hickey (1973) y Wolfe (1975). Las hojas son enteras (Fig. 5a, b), bilobadas (Fig. 5c) o bifoliadas (Fig. 5d) y el grado de lobación está ampliamente relacionado con los ambientes en que crecen. Las hojas simples son de hábitats boscosos y los tipos bifoliados principalmente de ambientes xerófilos (Polhill et al, 1981).

En general las hojas de la tribu Cercideae se caracterizan por ser simples (*Cercis canadensis*, *C. Reniformis*) y la mayoría de *Bauhinia* actuales (Fig. 5e) o compuestas (e.g., *B. bauhinoides*; Fig. 5d), tener lámina entera (*C. canadensis*, *C. reniformis* y *B. unguolata*; Fig. 5a,b) o dividida (e. g; *B. bauhinoides*, *B. andrieuxi*, *B. racemosa*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca, *B. erythrocalix*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. subbrontifolia*, *B. deserti*, *B. fortificata*, *B. pescapraeae*; Fig. 5d-f, j-n), venación primaria palmeada o actinódroma (Fig. 5) y margen entero (*Cercis* y *Bauhinia*; Fig. 5a-o). Generalmente carecen de ápice mucronado (*C. canadensis* y *C. reniformis*; Fig. 5a), pero está presente en todas las especies de *Bauhinia* (Fig. 5b-o) y pueden tener en el peciolo dos pulvinos, uno en la parte superior y otro en la parte inferior (*C. canadensis* y *C.*

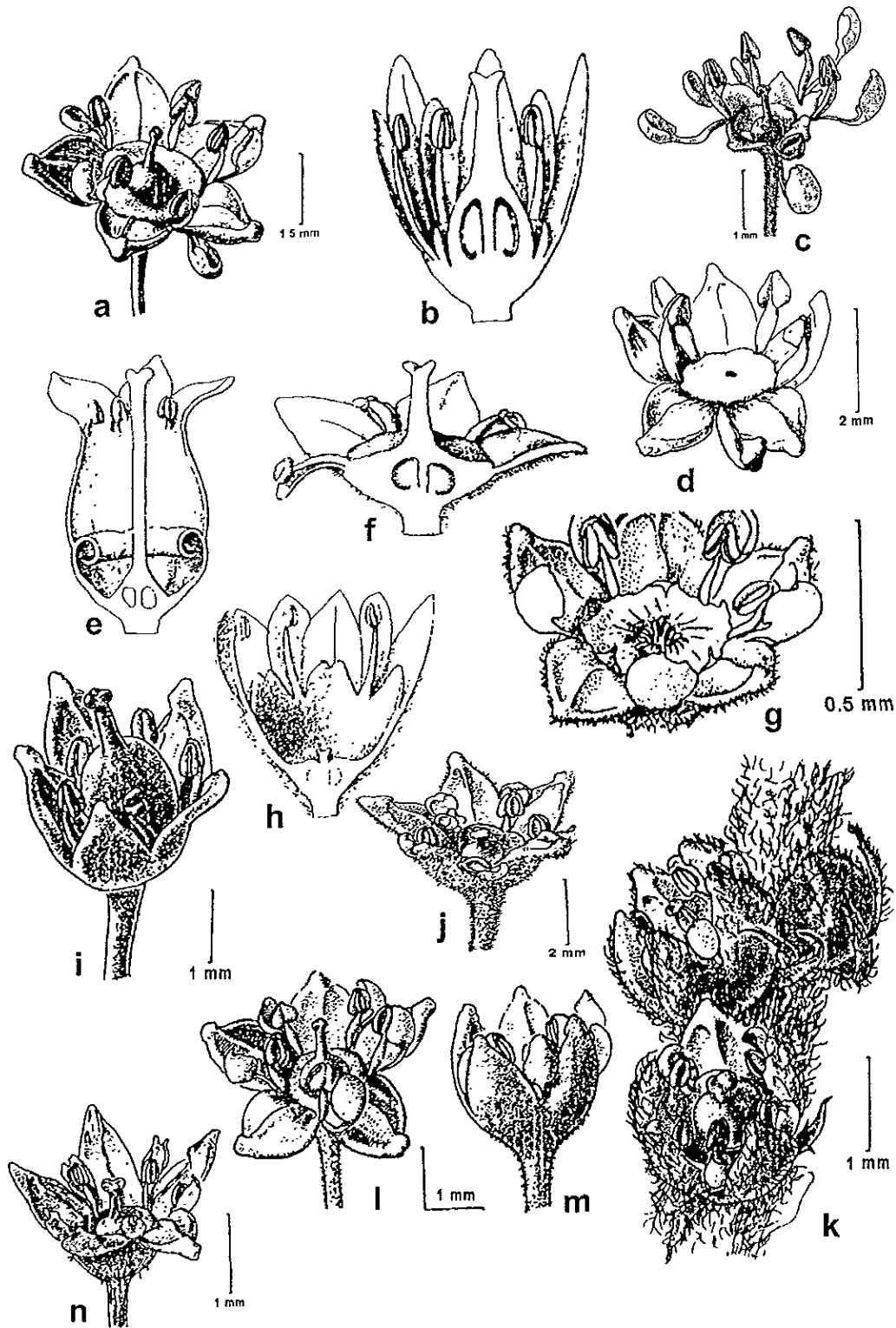


Fig. 4. Esquemas de algunas flores de Rhamnaceae mostrando su variabilidad morfológica. a = *Adolphia infesta*, b = *Berchemia scandens*, c = *Ceanothus coeruleus*, d = *Colubrina triflora*, e = *Colletia cruciata*, f = *Colubrina ferruginosa*, g = *Gouania polygama*, h = *Gouania domingensis*, i = *Condalia mexicana*, j = *Rhamnus capraeifolia*, k = *Sageretia elegans*, l = *Ziziphus amole*, m = *Karwinskia humboldtiana*.

Reniformis, Fig. 5a) o uno sólo en la parte superior del pecíolo (todas las especies de *Bauhinia*; Fig. 5b-o), además, aparentemente el pulvino puede estar o no dividido en pulvínulos (*C. canadensis* y *C. reniformis* y la mayoría de especies de *Bauhinia*; van der Pijl, 1951). La forma de la hoja varía de elíptica oblata (*C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. andrieuxi*, *B. racemosa*; Fig. 5a,f), a elíptica ancha (*B. bauhinoides*; Fig. 5d), o elíptica suborbiculada (*B. fortificata*). La base cordada es muy común (*C. canadensis*, *C. reniformis*, la mayoría de *Bauhinia*; Fig. 5a-o), aunque ésta puede ser no cordada típica (*B. glabra* de Oaxaca; Fig. 5k), u obtusa (*B. unguata*; Fig. 5b). La venación secundaria es broquidódroma (*C. canadensis*, *C. Reniformis* y *Bauhinia*; Fig. 5a-o), eucamptódroma (*B. erythrocalix*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. subbrontundifolia*, *B. deserti*, *B. fortificata*, *B. pescaprae*; Fig. 5e,h,m,n), o broquidódroma y eucamptódroma (*B. unguata*, *B. longiflora*, *B. congesta*, *B. divaricata* y *B. variegata*; Fig. 5b,g,o), y tiene de 7 a 8 (e.g.; *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. bauhinoides*, *B. longiflora*, *B. congesta*, *B. subbrontundifolia*; Fig. 5a,d,o), 9 a 11 (*B. andrieuxi*, *B. pulchella*, *B. unguata*, *B. glabra* de Oaxaca, *B. divaricata*, *B. deserti*, *B. pescaprae*, *B. racemosa*, *B. glabra* de Perú y Ecuador, *B. variegata*, *B. mexicana*, *B. fortificata*; Fig. 5f,i,k-n), o hasta 13 venas primarias (e.g.; *B. monandra*; Fig. 5h). Los ángulos de divergencia de las venas primarias son agudos, y varían entre 20° y 30° (e.g., *B. pulchella*, *B. racemosa*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca, *B. variegata*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. deserti*, *B. bauhinoides*, *B. andrieuxi*, *B. longiflora*, *B. congesta*, *B. erythrocalix*, *B. subbrontundifolia*; Fig. 5c-i,m), llegando hasta 40° (*C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. pescaprae*; Fig. 5a, n). Durante su recorrido las venas secundarias forman arcos no abruptos (e.g., *B. unguata*, *B. longiflora*, *B. divaricata*, *B. variegata*, *B. deserti*, *B. fortificata*, *B. pescaprae*; Fig. 5b,c,g, n), o arcos abruptos (e.g., *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. andrieuxi*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca; Fig. 5a,f,k-l). De la vena primaria central parten de 6 a 8 venas intersecundarias (*C. canadensis*, *C. reniformis*; Fig. 5a), aunque pueden tener más de 8 (e.g.; *B. monandra*, *B. mexicana*; Fig. 5h). El patrón de las venas terciarias es reticular al azar (e.g., *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. bauhinoides*, *B. andrieuxi*, *B. racemosa*, *B. unguata*, *B. divaricata*, *B. erythrocalix*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. fortificata*, *B. pescaprae*; Fig. 5a,b,d,f-h,n), o reticular ortogonal (e.g., *B. pulchella*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y

Oaxaca; Fig. 5i,j-l). El ángulo de origen de las venas terciarias medido del lado admedial y exmedial con respecto las secundarias es agúdo-recto (AR) (e.g., *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. andrieuxi*, *B. racemosa*, *B. variegata*, *B. erythrocalyx*, *B. monandra*; Fig. 5a,c,e,h), agudo-agudo (AA) (e.g., *B. bauhinoides*, *B. pulchella*, *B. longiflora*, *B. mexicana*; Fig. 5d,i,o) o recto-recto (RR) (e.g., *B. unguolata*, *B. divaricata*, *B. subbrontifolia*, *B. deserti*; Fig. 5b,g,m). El recorrido de las venas terciarias varía de sinuoso (e.g., *B. andrieuxi*, *B. racemosa*, *B. subbrontundifolia*, *B. deserti*; Fig. 5f,m) a convexo (e.g., *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. bauhinoides*, *B. pulchella*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca, *B. mexicana*, *B. fortificata*; Fig. 5a,d,i-l), y puede ser bifurcado (e.g., *B. divaricata*, *B. pescaprae*; Fig. 5g,n). Los patrones de distribución de órdenes mayores de venación es al azar (e.g., *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. bauhinoides*, *B. andrieuxi*, *B. pulchella*, *B. unguolata*, *B. monandra*, *B. deserti*, *B. fortificata*; Fig. 5a,b,df,h,i), u ortogonal (e.g., *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca; Fig. 5k-l), y tienen vénulas simples (*B. bauhinoides*, *B. pulchella*; Fig. 5d,i), o ramificadas (e. g; *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. racemosa*, *B. congesta*, *B. divaricata*, *B. variegata*, *B. erythrocalyx*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. pescaprae*; Fig. 5a,e,g,h,n). Las aréolas están dispuestas al azar (e. g; *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. racemosa*, *B. unguolata*, *B. longiflora*, *B. congesta*, *B. divaricata*, *B. variegata*, *B. monandra*, *B. fortificata*; Fig. 5a-c,g,h,o), pueden tener cierta orientación (e.g., *B. pulchella*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca, *B. subbrontundifolia*, *B. deserti*; Fig. 5i,j-m), y su forma varía de triangulares (*B. erythrocalyx*; Fig. 5e), a cuadrangulares (e.g., *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca; Fig. 5j-l), o pentagonales (e.g., *B. bauhinoides*, *B. racemosa*, *B. pulchella*, *B. unguolata*, *B. congesta*, *B. divaricata*, *B. variegata*; Fig. 5b,d,c,g), además de que pueden existir combinaciones como las pentagonales triangulares (*B. pescaprae*; Fig. 5n), y pentagonales y cuadrangulares (*C. canadensis*, *C. reniformis*; Fig. 5a). Tienen vena última marginal que forma ojales (*B. longiflora*; Fig. 5o), o corresponde con una fimbrial (e.g; *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. racemosa*, *B. pulchella*, *B. divaricata*; Fig. 5a,g,i), o intramarginal (e.g; *B. bauhinoides*, *B. unguolata*, *B. variegata*, *B. erythrocalyx*, *B. mexicana*, *B. monandra*, *B. deserti*, *B. fortificata*, *B. pescaprae*; Fig. 5b-e,h). Las venas terciarias forman ángulos agudos respecto a la vena primaria central (e.g; *C. canadensis*, *C. reniformis*, *B. glabra* de Perú, Ecuador y Oaxaca, *B. congesta*, *B.*

erythrocalyx, *B. mexicana*, *B. deserti*; Fig. 5a,e,j-l), o éstos pueden ser rectos (e.g; *B. ungulata*, *B. divaricata*, *B. variegata*, *B. monandra*, *B. subrotundifolia*; Fig. 5b,c,g,h,m), y aun obtusos (e.g; *B. bauhinoides*, *B. racemosa*, *B. pescaprae*; Fig. 5d,n).

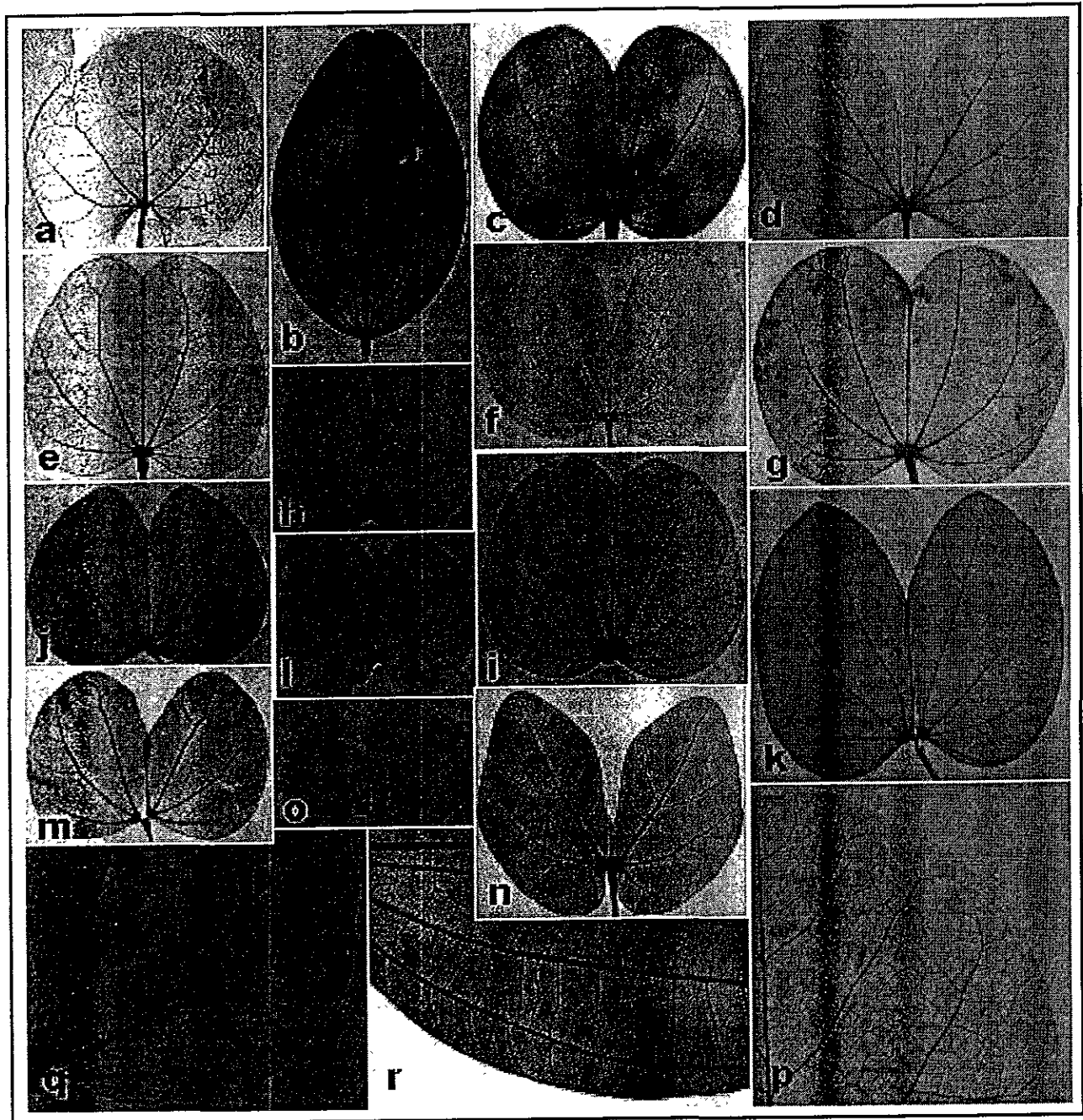


Fig. 5. Hojas aclaradas de algunas especies de *Cercis* y *Bauhinia*. a = *Cercis canadensis*, b = *B. ungulata*, c = *B. variegata*, d = *B. bauhinoides*, e = *B. erythrocalyx*, f = *B. andrieuxii*, g = *B. divaricata*, h = *B. monandra*, i = *B. pulchella*, j = *B. glabra* (Perú), k = *B. glabra* (Oaxaca), l = *B. glabra* (Ecuador), m = *B. subrotundifolia*, n = *B. pescaprae*, o = *B. longiflora*, p = *C. canadensis*, q = *B. longiflora*, r = *B. ungulata*.

Descripción Sistemática

Familia: Rhamnaceae

Tribu: Rhamneae/Paliureae ?

Género: *Coahuilanthus* Calvillo-Canadell

Especie tipo: *Coahuilanthus belindaë* Calvillo-Canadell

HOLOTIPO: Colección paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, No. catalogo IGM-PB 2573. (Fig. 6c).

LOCALIDAD: Localidad El Almácigo, Municipio de General Cepada, 25°31' N, 191°19' W.

EDAD: Cretácico

NUMERO DE ESPECIMENES EXAMINADOS: 16 (dieciséis)

ETIMOLOGIA: El nombre genérico hace referencia a que el fósil es una flor recolectada en el estado de Coahuila; el epíteto específico refiere a la Ing. Belinda en reconocimiento a su dedicación como paleontóloga aficionada a preservar este recurso no renovable y por haber sido la primera persona en recolectar en esta localidad.

DIAGNOSIS: Flores epíginas, actinomorfas, pentámeras, imperfectas, copa floral campanulada, corola más pequeña que el cáliz; ovario semisúpero; pétalos pequeños rara vez presentes; sépalos triangulares agudos con relación largo/ancho 1/6 mm. ligeramente quillados, sin ápice engrosado.

ENGLISH DIAGNOSIS: Epigynous, actinomorphic, pentamerous, imperfect flowers, floral tube campanulate; corolla smaller than calyx, semisupero ovary; small petals rarely presents; acute triangular sepals with length/width ratio of 1/6 mm, slightly keelled, lacking thickened apex.

DESCRIPCION: Se conocen dieciséis fragmentos de flores actinomorfas entre 2.5 y 5 (x 3.9) mm de largo, con copa floral ligeramente campanulada pequeña (x 0.8 mm; Fig. 6a-j). El ovario es semi-súpero y aproximadamente mide 0.2 mm de longitud (Fig. 6g). La forma de los pétalos no se encuentra bien definida, pero por la presencia de cicatrices se infiere su presencia. Cuando están presentes son pequeños (0.4mm de ancho por 0.6 mm de largo). Los sépalos son triangulares agudos y miden en promedio 0.6 mm de ancho por 1 mm de largo (10 a-j).

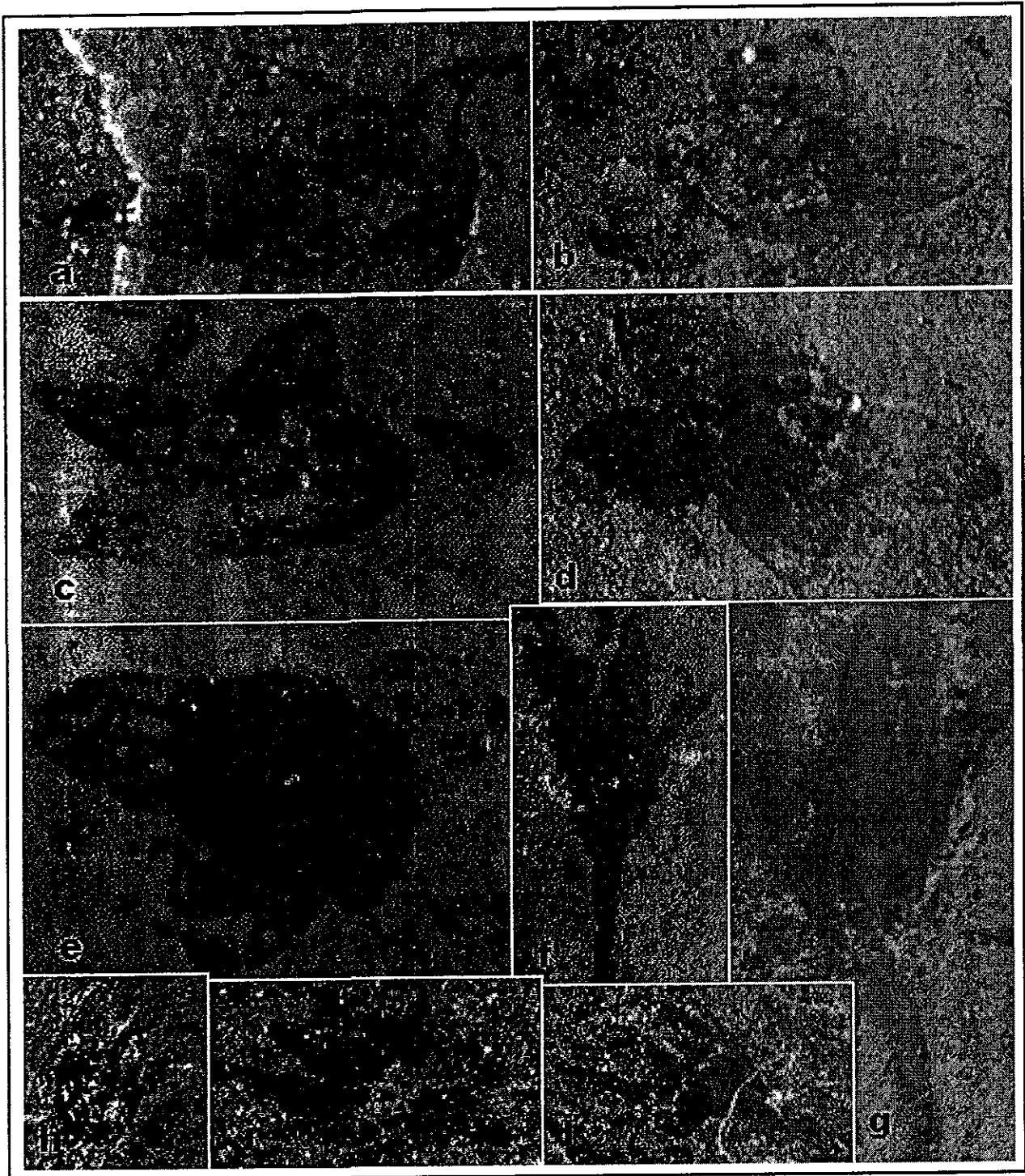


Fig. 6. Flores fósiles de Coahuila, *Coahuilanthus belinda*. a - e vista en planta de la flor, f - j vistas longitudinales de la flor. a = nótese los sépalos triangulares agudos y la copa floral, b = nótese la presencia de 5 sépalos y la quilla a lo largo de éstos, c = HOLOTIPO, nótese el relieve formado por la copa floral, d = nótese la presencia de 5 sépalos ligeramente aquillados, e = compare la variabilidad morfológica de los sépalos con las fotografías anteriores, f y g = obsérvese el ovario semi-súpero, h, i, j = observe la copa floral ligeramente campanulada.

Género: *Nahinda* Calvillo-Canadell

Especie tipo: *Nahinda axamilpensis* Calvillo-Canadell

HOLOTIPO: Colección Paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, No. catalogo IGM-PB 2573. (Fig.7f).

LOCALIDAD: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la parte sur de la rivera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18° 35' 15" N, 97° 55' 30" W).

EDAD: Oligoceno

NUMERO DE ESPECIMENES EXAMINADOS: 16 (dieciséis)

ETIMOLOGIA: El nombre genérico corresponde a la palabra flor en el dialecto mixteco, propio del área en que se recolectó el material fósil; el epíteto específico se refiere al río sobre cuya ribera se encuentra la localidad fosilífera.

DIAGNOSIS: Flores períginas, actinomorfas, pentámeras, perfectas, copa floral hemisférica, corola más pequeña que el cáliz; ovario semiínfero; estambres opuestos a los pétalos, más largos que éstos; pétalos generalmente presentes, cuculados y ligeramente unguiculados, con ápice no emarginado; sépalos triangulares deltados con una relación largo/ancho de 1.8/1.5 mm, quillados o carinados, ápice engrosado.

ENGLISH DIAGNOSIS: Perigynous, actinomorphy, pentamerous, perfect flowers, floral tube hemispheric, corolla smaller than calyx, semiinfero ovary, stamens opposite and larger than petals; petals generally present, cucullate and slightly unguiculate, no emarginated apex; triangular deltated with length/width 1.8/1.5 mm, keelled or carined sepals, thickened apex.

DESCRIPCION: Flores epíginas, actinomorfas, de 6.81 mm de longitud aproximadamente (Fig. 7a-h). El ovario es semi-ínfero (Fig. 7c,f), de 0.6 mm de longitud. Los pétalos son 5 generalmente están presentes, son cuculados y miden 0.6 mm de ancho por 1.08 mm de largo (Fig. 7b,f,h). Los sépalos también son 5, triangular deltados, y alcanzan 1.5 mm de ancho por 1.83 mm de largo (Fig. 7a-h). La copa floral es hemisférica con diámetro de 2.08 mm (Fig. 7c,d,f-h).



Fig. 7. Flores fósiles de Tepexi de Rodríguez, Puebla, *Nahinda axamilpense*. a y e vista basal de la flor, b, g y l vista en plantas de la flor, c, d, f, g, h, i y k vista longitudinal de la flor. a = nótese 5 sépalos con quilla prominente, ápice engrosado y base de la copa flora, b = nótese 4 pétalos cuculados y dos anteras, c = obsérvese copa floral hemisférica y ovario semiínfero, d = semejante a "c" en un estado de desarrollo posterior, e = nótese la base de la copa flora hemisférica y presencia de sépalos aquillados, f = HOLOTIPO, obsérvese 3 pétalos cuculados, 2 sépalos y ovario semiínfero, g = nótese 4 sépalos triangulares cuculados, h, i, j, k = obsérvese copa floral hemisférica y cicatrices de los sépalos aquillados.

Familia: Leguminosae

Subfamilia: Caesalpinieae

Tribu: Cercideae

Género: *Bauhcis* Calvillo-Canadell

Especie tipo: *Bauhcis moranii* Calvillo-Canadell

HOLOTIPO: Colección paleontológica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, No. catalogo IGM-PB 2573. (Fig. 8a).

LOCALIDAD: Localidad Los Ahuehuetes, Formación Pie de Vaca, en la parte sur de la rivera del río Axamilpa, noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México (18° 35' 15" N, 97° 55' 30" W).

EDAD: Oligoceno

NUMERO DE ESPECIMENES EXAMINADOS: 2 (dos).

ETIMOLOGIA: El nombre genérico hace referencia al mosaico de caracteres que se encuentran en el fósil y que corresponden hoy con dos géneros distintos. El epíteto específico hace referencia al Dr. Dante Jaime Morán Zenteno quien ha apoyado el desarrollo de la paleontología de angiospermas del Terciario en el centro de México.

DIAGNOSIS: Hojas bilobadas, ovadas a elípticas, base truncada a lobada, pecíolo con pulvino superior no dividido, ápice mucronado, margen entero, venación primaria palmeada (actinódroma), venación secundaria broquidódroma, 6 a 7 venas principales, 3 a 5 venas alternas intersecundarias que divergen de la vena media principal, órdenes de venación terciaria con patrones reticulares al azar, venas terciarias con recorrido sinuoso, aréolas pentagonales, cuadrangulares y triangulares dispuestas al azar, en su interior vénulas que ramifican una a dos veces.

ENGLISH DIAGNOSIS: Bilobed, ovate to elliptic leaves with truncate to lobate base, petiole with no divided upper pulvinus, mucronate apex, entire margin, palmate (actinodromous) primary venation, brochodromous secondary venation, 6 to 7 principal veins, 3 to 5 alternate intersecondary veins diverge from the mid principal vein, tertiary veins forming a random reticulum and with sinuous recorrido, pentagonal, quadrangular and triangular areols randomly arranged, with twice ramified venules.

DESCRIPCION: Se conocen dos hojas completas, simples, con lámina entera, bilobadas, de ovadas muy anchas a elípticas oblatas, con relación largo-ancho menor

de uno (Fig. 8a,b). Su base es simétrica truncada a lobada, tienen margen entero. La venación primaria es actinódroma y presenta de 6 a 7 venas principales con ángulo agudo entre 30° y 40° (Fig. 8d,e). Los arcos de las venas secundarias se curvan de manera abrupta. Las venas intersecundarias son alternas y divergen de la vena principal media con un ángulo agudo de 40° . Las venas terciarias con respecto a las principales forman un ángulo exmedial de 60° y admedial de 90° . Los patrones mayores de venación están dispuestos al azar. La formación de aréolas sigue un arreglo al azar, con tres tipos principales de formas (pentagonales, cuadrangulares y triangulares; Fig. 8d,e), en el interior de las cuales se definen vénulas ramificadas de una a dos veces. La venación última marginal es fimbrial, con ángulos broquidódromos de 3 y 4 grado.

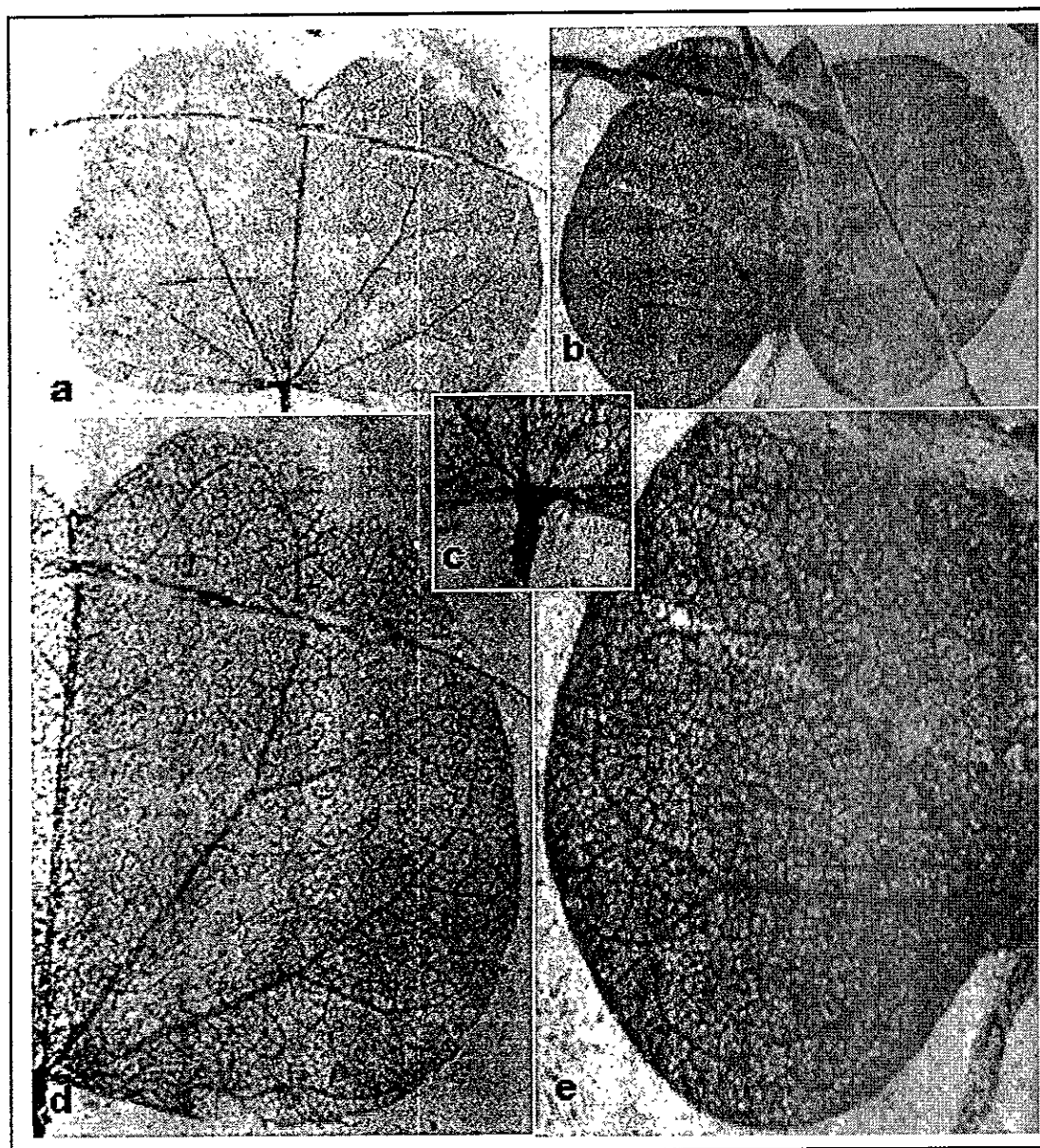


Fig. 8. Hojas fósiles de *Bauhcia moranii*. a y b vista general, c acercamiento del pulvino, e y d acercamientos, a = HOLOTIPO, hoja simple con lámina entera, bilobada, forma ovada muy ancha, con base simétrica truncada, b = hoja simple con lámina entera, bilobada, forma elíptica oblata, con base simétrica lobada, c = obsérvense las 7 venas primarias que salen del pulvino, d = nótese al ángulo de ca. 30° de divergencia de las venas primarias, y las aréolas cuadrangulares y pentagonales, e = nótese al ángulo de ca. 40° de divergencia de las venas primarias, y las aréolas triangulares y pentagonales.

Análisis Fenético

Del análisis de agrupamiento con las flores fósiles se obtuvo un solo fenograma (Fig. 9). En este se emplearon un total de 17 OTU's, representados por 13 especies de

Rhamnaceae (Tabla 1), una especie de *Mortonia greggii* (Celastraceae), una especie de *Vitisberlandieri* (Vitaceae) y las flores fósiles de Puebla (Ftep) y Coahuila (Fcoa).

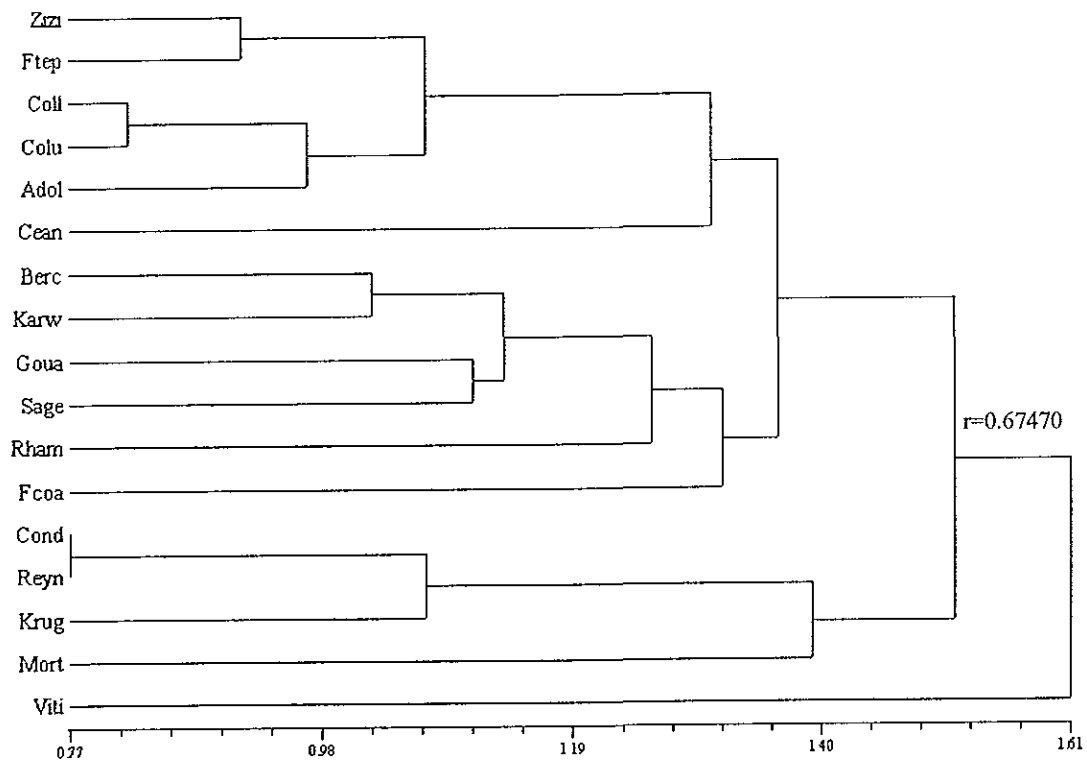


Fig. 9. Fenograma mostrando los grupos principales obtenidos del análisis de las flores fósiles y algunos géneros de Rhamnaceae, Vitaceae y Celastraceae.

En la parte más basal del fenograma se ubica a *Vitis*, después aparece un grupo dividido en dos subgrupos, el más basal formado por *Mortonia*, *Krugiodendron*, *Reynosia* y *Condalia*, estos tres géneros se encuentran unidos a la misma distancia. En el otro subgrupo están las demás especies de Rhamnaceae entre las que aparecen intercaladas las muestras fósiles (Fig. 9). Las flores fósiles de Coahuila forman la base de un grupo constituido por *Rhamnus*, *Sageretia*, *Gouania*, *Karwinskia* y *Berchemia* (Fig. 9). Las flores fósiles de Tepexi, aparecen en la parte más superior del fenograma y se encuentran cercanamente agrupadas con *Ziziphus* (Rhamnaceae) y junto con *Colletia*, *Colubrina*, *Adolphia* y *Ceanothus* forman todo un grupo (Fig. 9).

En el análisis de componentes principales (PCA), graficando el primer componente contra el segundo componente se observan claramente dos grupos (Fig. 10a), uno en la parte central definido por la mayoría de las especies de Rhamnaceae y

la flor fósil de Coahuila, la cual, dentro de ese mismo grupo se encuentra más cercana a *Gouania*, *Sageretia*, *Berchemia*, y *Rhamnus*. En el segundo grupo, en la parte izquierda de la gráfica se ubica la flor fósil de Tepexi y se relaciona con los géneros *Colubrina* y *Krugiodendron* (Rhamnaceae; Fig. 10a). Con lo que respecta a *Mortonia* (Celastraceae) y *Vitis* (Vitaceae) se encuentran separadas entre sí y completamente fuera de cualquier grupo. Con el análisis del tercer componente (PC3) se definen en términos generales los mismos grupos. Una diferencia es que el fósil de Coahuila se encuentra también relacionado con *Reynosia* (Fig. 10b). Además, *Ziziphus* se relaciona más de cerca con el fósil de Tepexi de Rodríguez y *Mortonia* y *Vitis* aparecen menos distantes.

Los eigen-valores definen para los tres componentes principales el 60 por ciento de la variación explicada (Tabla 5), siendo los caracteres que definen a los principales grupos en el componente principal 1 el 5, 12, 10, 26, 3 y 13, en el componente principal 2 el 1, 6, 24, 8, 8, y 2 y en el componente principal 3 el 16, 19, 24, 23, 8 y 15 (Tablas 5 y caracteres).

λ % variación % acumulado	Rhamnaceae					
	PC1		PC2		PC3	
	23.2585		19.1760		17.5690	
	23.2585		42.4345		60.0035	
	car	carga	car	carga	car	carga
1	5	-0.849	1	0.886	16	-0.911
2	12	0.763	6	0.737	19	-0.728
3	10	0.722	24	-0.710	24	0.663
4	26	-0.702	8	0.660	23	-0.622
5	3	-0.691	3	0.537	8	0.619
6	13	-0.669	2	0.518	15	0.601

Tabla 5. Matriz obtenida del análisis eigen en el análisis de componentes principales de las flores fósiles y las de Rhamnaceae, Vitaceae y Celastraceae.

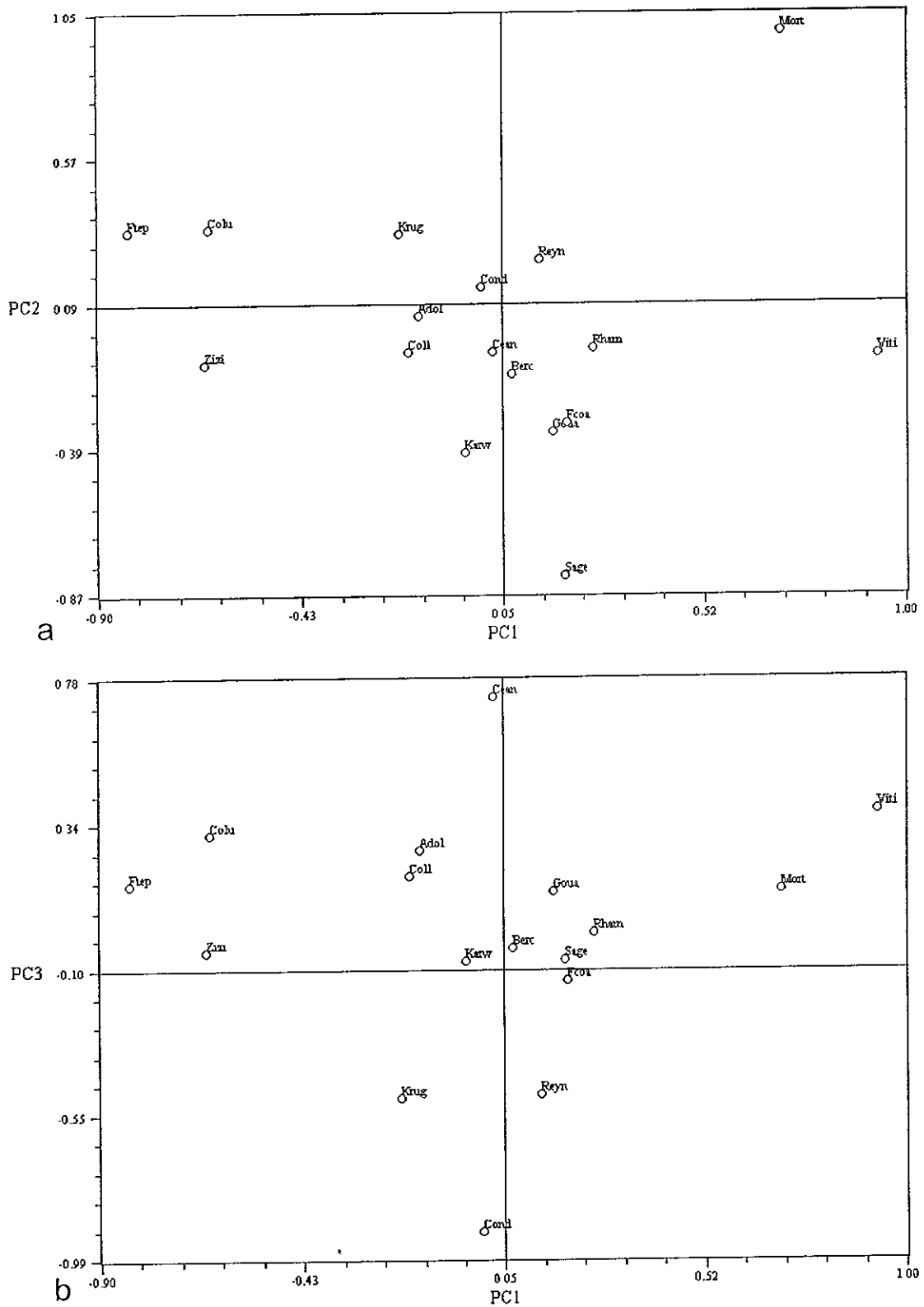


Fig. 10. a = Proyección de los OTU's de las flores fósiles, Rhamnaceae, Vitaceae y Celastraceae, en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC2; b = proyección de los OTU's de las flores fósiles, Rhamnaceae, Vitaceae y Celastraceae, en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC3.

Del análisis de conglomerados relativo a las hojas se derivaron dos fenogramas. En el primero (Fig. 11a) se incluyeron *Cercis canadensis* y *C. reniformis*, 19 especies del género *Bauhinia*, dos especies de *Cocculus*, *C. carolinus* y *C. diversifolius*, (Menispermaceae) y las hojas fósiles (Fos. 1 y Fos. 2). En el segundo fenograma (Fig. 11b) se emplearon 23 OTU's excluyéndose a las dos especies de *Cocculus* (Menispermaceae). Esto se hizo con el fin de establecer nuevas agrupaciones entre especies y corroborar si las muestras de hojas fósiles mantenían la misma posición en el fenograma.

Como resultado de estos análisis se observan en el primer fenograma (Fig. 11a) 4 principales agrupaciones. Las dos especies de *Cocculus* forman un grupo separado de las especies de *Bauhinia*. A estos dos grupos le siguen las especies de *Cercis canadensis* y *C. reniformis* y en la parte superior del fenograma se agrupan las muestras de hojas fósiles de manera muy cercana al género *Cercis*.

En el segundo fenograma (Fig. 11b) se mantienen casi los mismos grupos pero hay variación en el acomodo de las diversas especies de *Bauhinia*. Es decir, éstas forman todo un grupo pero no mantienen la misma posición que en el primer fenograma. Dentro del grupo del género *Bauhinia* se intercalan *Cercis canadensis* y *C. reniformis*, los cuales aparecen relacionados más cercanamente con las especies actuales de *Bauhinia* que con las hojas fósiles. Las muestras de hojas fósiles sí mantienen su misma posición en la parte superior del fenograma, pero se relacionan directamente con especies de *Bauhinia*.

Por otra parte, se hicieron dos análisis de componentes principales (PCA). En el primero se incluyeron a las dos especies del género *Cocculus* (Menispermaceae). De graficar PC1 contra PC2 (Fig. 12a) resulta una clara separación de un grupo conformado por la mayoría de las *Bauhinia* actuales, hacia el lado inferior derecho; las hojas fósiles aparecen en el mismo cuadrante inferior izquierdo en una posición casi media del componente principal 1, ocupando un espacio intermedio entre las dos especies de *Cercis* y un pequeño grupo definido por los tres ejemplares de *Bauhinia glabra* (Ecuador, Oaxaca y Perú) más *B. pulchella*. El segundo componente separa claramente a las dos especies de *Cocculus* (Fig. 12a) del resto del grupo.

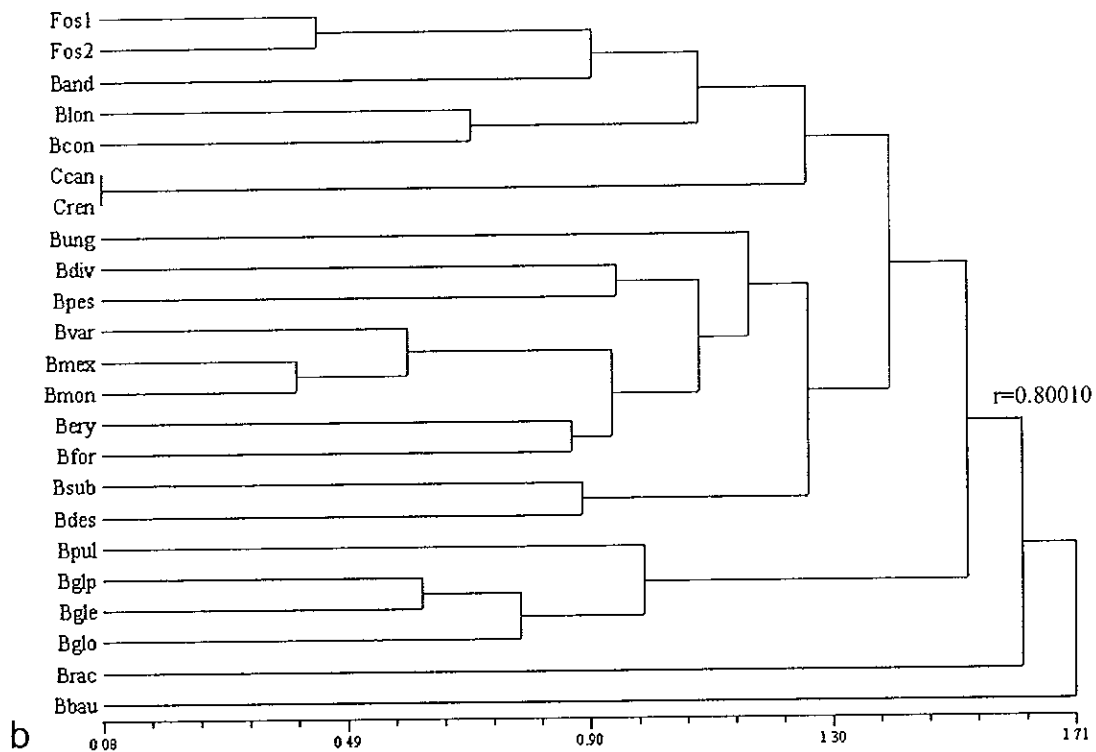
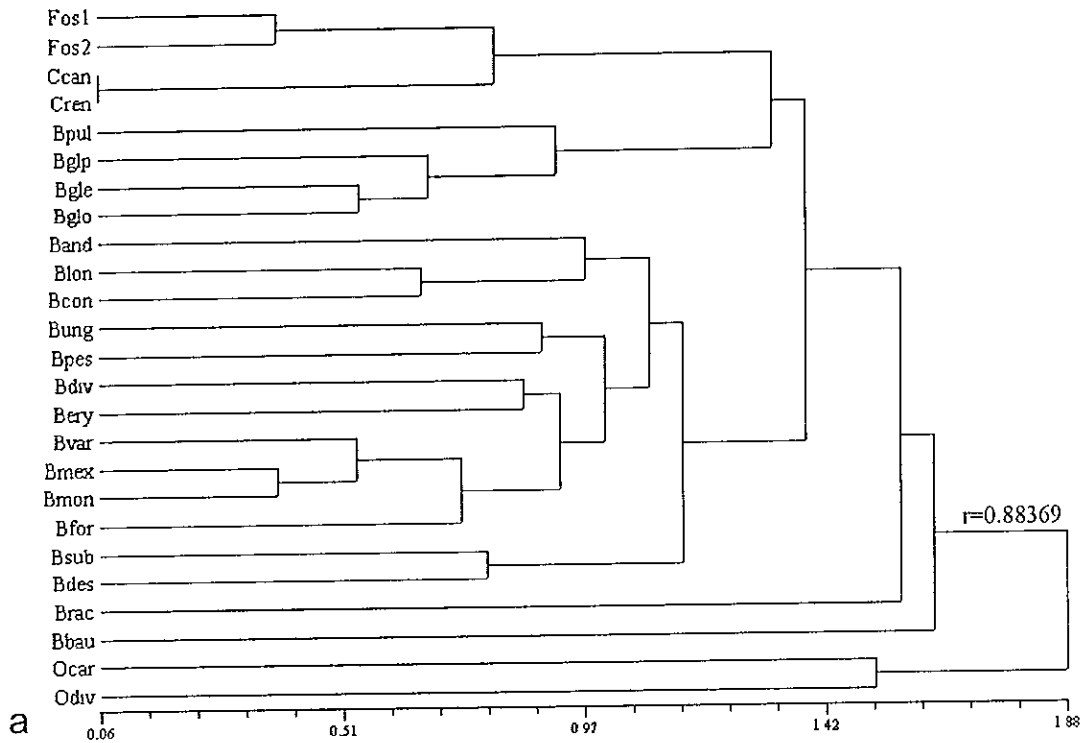


Fig. 11. a = Fenograma mostrando los grupos principales obtenidos del análisis de las hojas fósiles y algunos géneros de Cercideae y Menispermaceae; b = Fenograma mostrando los grupos principales obtenidos del análisis de las hojas fósiles y algunos géneros de Cercideae.

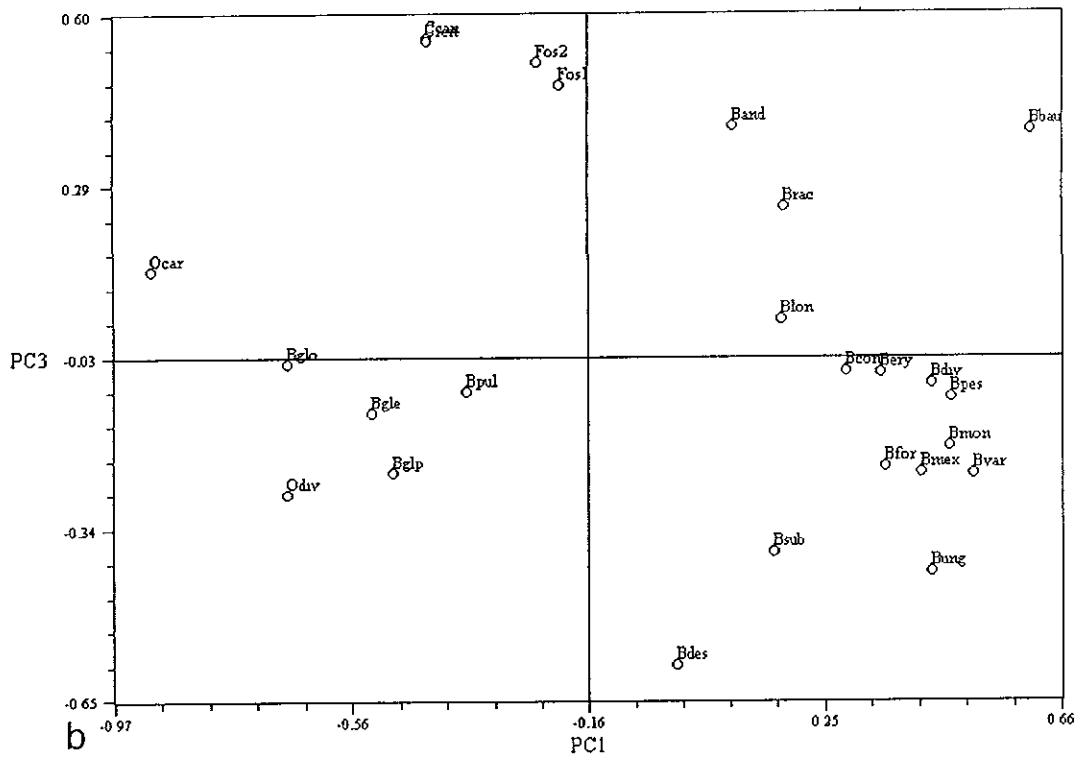
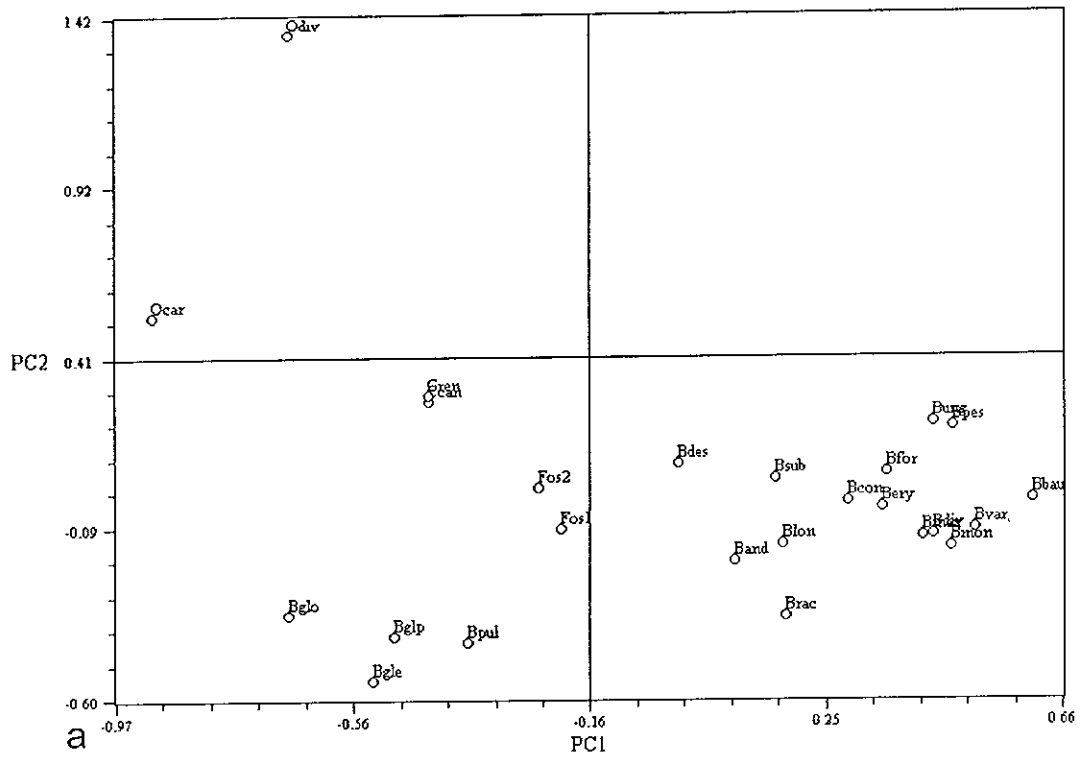
Al graficar el primer componente (PC1) contra el tercer componente (PC3), se define en la parte superior un grupo conformado por las hojas fósiles relacionadas más cercanamente con las especies del género *Cercis* (Fig. 12b), además, las especies de *Cocculus* son graficadas en dos cuadrantes distintos y *C. diversifolia* se acerca al grupo formado por las *B. glabra* y *B. pulchella*.

En el segundo análisis se excluyeron las especies de *Cocculus* con el fin de observar posibles variaciones dentro de los grupos. Sin embargo, en general se mantienen las mismas agrupaciones (Fig. 12c). Es en el componente principal uno (PC1) donde se define claramente la relación cercana de las hojas fósiles con las especies de *Cercis* y con *Bauhinia racemosa* y *B. andrieuxii*; de igual manera se agrupan de nuevo por un lado la mayoría de las especies de *Bauhinia*. De manera semejante, pero ahora con los componentes dos y tres (PC2 y PC3), se define el grupo de *Bauhinia glabra* y *B. pulchella* (Fig. 12d).

En los dos análisis de PCA, los eigen-valores muestran que con los tres componentes principales se explica entre 63.24 y 64.8 por ciento de la variación (Tabla 6). Los caracteres que definen a los grupos presentes se basan principalmente en el tipo de venación, la presencia de venas intersecundarias, venas terciarias y de órdenes mayores (Tabla 6 y caracteres).

Análisis cladístico

En el análisis filogenético con las flores fósiles y especies actuales de Rhamnaceae, se obtuvieron con el programa PAUP (Swofford, 1993) un total de 30 árboles igualmente parsimoniosos. Se hizo el repesado de los caracteres y se obtuvo un árbol (Fig. 13). Aunque éste no está resuelto completamente pueden reconocerse tres clados, uno de ellos, que incluye a la mayoría de las especies estudiadas se muestra mejor resuelto (Fig. 13). En la parte basal aparecen los grupos externos, *Vitis* (Vitaceae) y *Mortonia* (Celastraceae) en un grupo que también incluye a *Rhamnus* formando una politomía. El siguiente grupo que incluye al resto de los géneros de la familia Rhamnaceae estudiados, forma una politomía con los géneros *Adolphia*, *Sageretia*, *Berchemia* y el clado formado por todos los géneros restantes (Fig. 13).



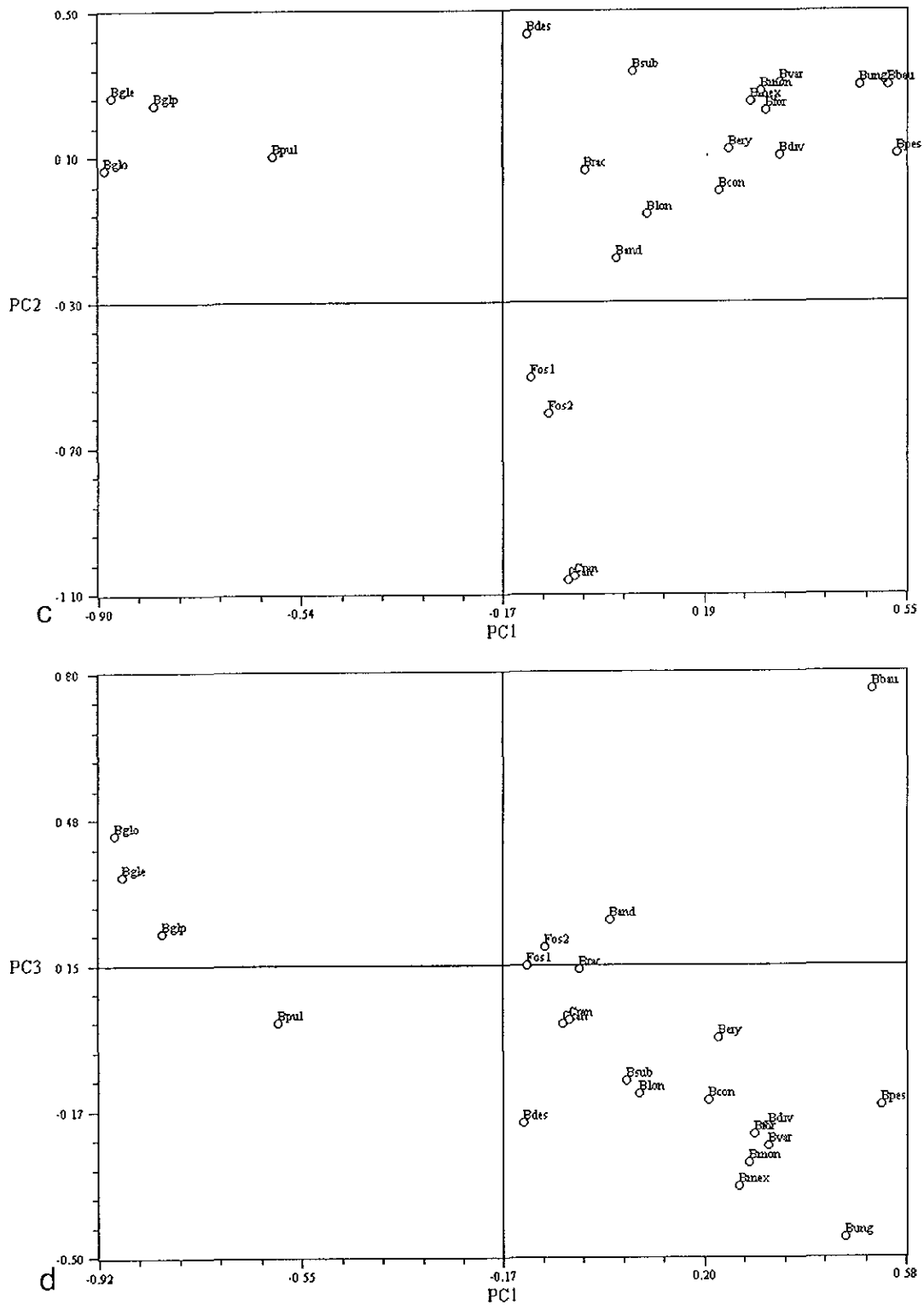


Fig. 12. a = Proyección de los OTU's de las hojas fósiles, Cercideae y Menispermaceae, en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC2; b = proyección de los OTU's de las fósiles, Cercideae y Menispermaceae, en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC3; c = proyección de los OTU's de las hojas fósiles y Cercideae y en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC2; d = proyección de los OTU's de las fósiles y Cercideae en el espacio de caracteres definido por PC1 vs PC3.

λ % variación % acumulado	Sin <i>Cocculus</i>						Con <i>Cocculus</i>					
	PC1		PC2		PC3		PC1		PC2		PC3	
	26.4661		24.3610		13.9433		25.4201		23.6537		14.1613	
	26.4661		50.8271		64.7704		25.4201		49.0738		63.2351	
	car	carga	car	carga	car	carga	car	carga	car	carga	car	carga
1	21	-0.830	12	-0.996	19	0.916	11	-0.944	12	1.059	20	0.682
2	14	-0.830	20	-0.795	1	0.668	19	0.853	13	0.822	10	-0.680
3	11	-0.778	9	-0.706	3	0.631	24	-0.750	9	0.777	19	0.631
4	24	-0.733	3	0.624	10	-0.623	21	-0.724	8	-0.763	21	-0.548
5	18	0.693	2	0.621	7	-0.576	14	-0.724	4	0.748	14	-0.548
6	17	-0.652	22	-0.567	8	-0.395	2	0.632	5	0.679	9	0.522

Tabla 6. Matriz obtenida del análisis eigen en el análisis de componentes principales de las hojas fósiles y las de Menispermaceae.

Este clado tiene como primer género a *Karwinskia* (Fig. 13) quien es hermano de los demás grupos. Dentro de éstos, el primer clado esta compuesto únicamente por especies de Paliureae (*Krugiodendron* y *Reynosia-Condalia*). El fósil de Tepexi de Rodríguez está relacionado con *Colubrina* y éstos a su vez con *Ziziphus*. Finalmente, el fósil de Coahuila forma parte de un clado que incluye especies de distintas tribus (*Ceanothus*, Rhamnaceae; *Gouania*, Gouaniaceae, *Colletia*, Colletieae).

Para el estudio de las hojas fósiles se obtuvo en el primer análisis (con la matriz que incluye tanto a *Cercis* como a *Cocculus*) con el programa Hennig86 (Farris, 1988) un total de 2 árboles filogenéticos. Estos fueron enraizados con el género *Cercis* (Fig. 14a) y posteriormente con el género *Cocculus* (Fig. 14b). La diferencia entre los dos cladogramas radica en la posición de algunas especies de *Bauhinia* dentro de un clado que sólo incluye especies actuales (*B. bauhinoides*, *B. subbrontundifolia*, *B. deserti* y *B. pescaprae*). En general, en estos árboles filogenéticos se reconoce un clado conformado por casi todas las especies actuales de *Bauhinia*, de manera similar a lo observado en el análisis fenético y tanto los fósiles como los dos géneros *Cercis* y *Cocculus* y unas cuantas especies de *Bauhinia* se encuentran hacia la base del cladograma mostrando diferentes acomodos dependiendo del grupo que se utilice para enraizarlo.

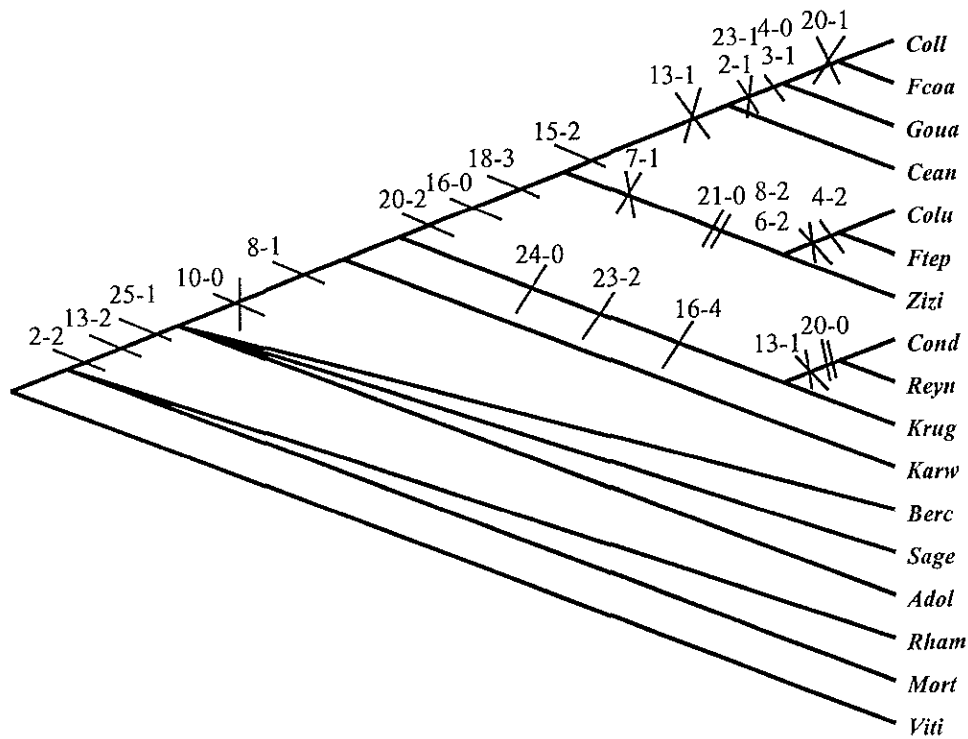


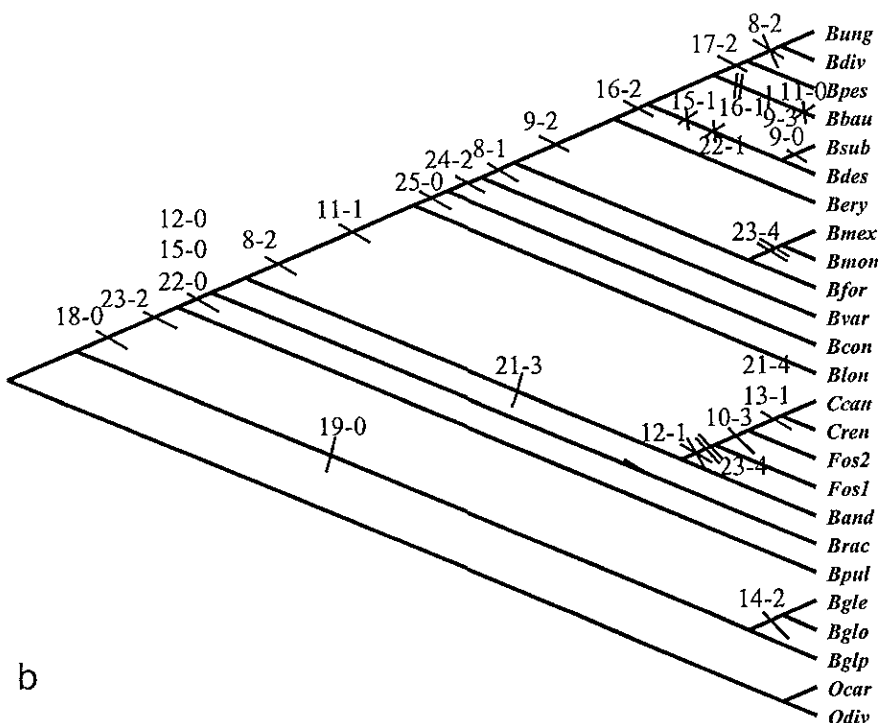
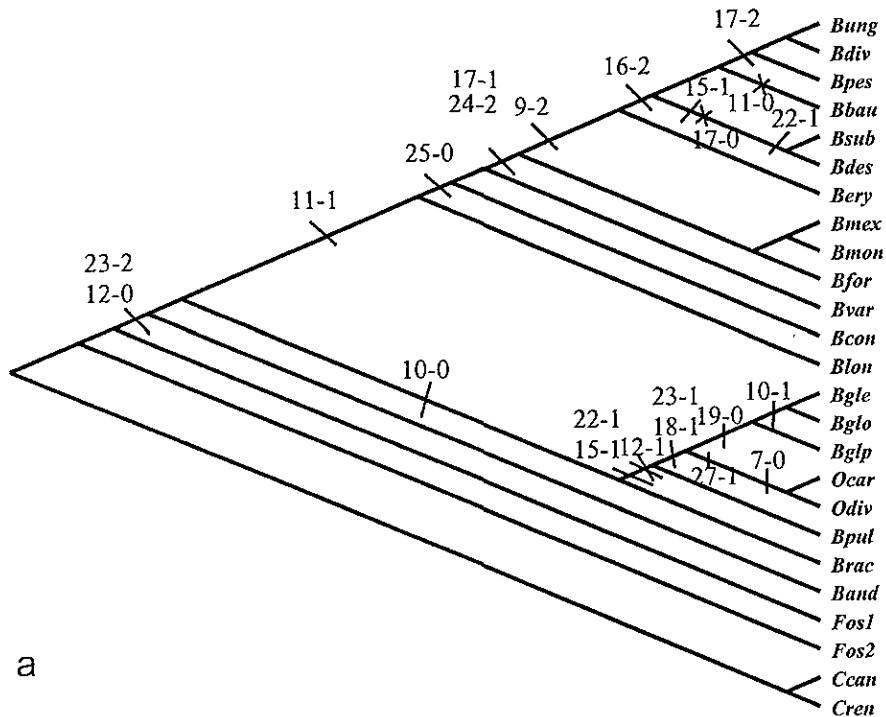
Fig. 13. Cladograma mostrando relaciones filogenéticas entre las flores fósiles de algunos géneros de Rhamnaceae, Vitaceae y Celastraceae.

Cuando se enraiza el cladograma con *Cercis* (Fig. 14a) se puede observar que ambos fósiles se encuentran en la base del árbol, el fósil 1 aparece como grupo hermano del clado que incluye a todas las especies de *Bauhinia*, más las dos especies de *Cocculus* y el fósil 2 como hermano de todos éstos. Las dos especies de *Cocculus* forman un grupo monofilético, hermano de *B. glabra* y estos dos a su vez relacionados con *B. pulchella* y *B. racemosa*.

Al enraizar con *Cocculus* (Fig. 14b), el primer grupo que se separa es el formado por los tres ejemplares de *B. Glabra*; posteriormente, se separan *B. pulchella* y *B. Racemosa*, quedando así un clado donde se encuentran las demás especies de *Bauhinia*, las dos especies de *Cercis* y los dos fósiles. Este clado está formado por dos grupos, uno de ellos con únicamente especies de *Bauhinia* y el otro con *B. andrieuxii* en la base, el fósil 1 y el fósil 2 como hermanos de *Cercis*.

Para el segundo análisis (con la matriz que incluye sólo a *Cercis*) con el programa Hennig86 (Farris, 1988) se obtuvo un total de 4 árboles filogenéticos (Fig.

14c). Las incongruencias entre ellos radica en la posición de algunas especies dentro de un clado formado únicamente por especies actuales de *Bauhinia* (el mismo clado observado en los cladogramas del primer análisis). En estos árboles, todo el género *Bauhinia* aparece como un grupo monofilético y su grupo hermano es el fósil 1, el grupo hermano de estos es el fósil 2 y, por último, el grupo hermano del clado *Bauhinia*-fósil 1-fósil 2 es el género *Cercis*.



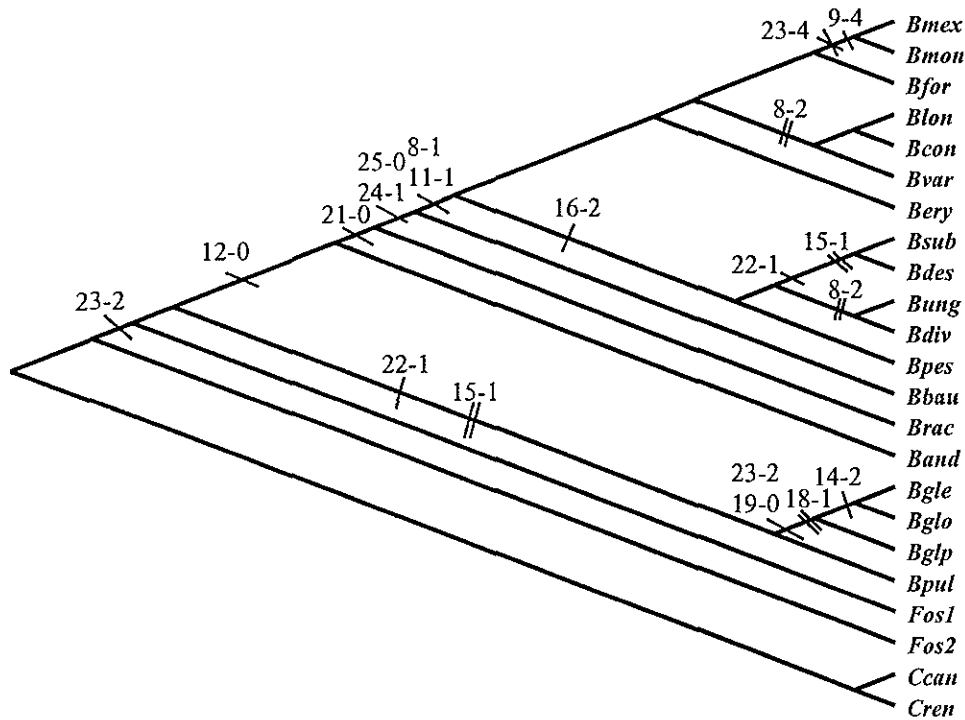


Fig. 14. a y b = Cladograma mostrando relaciones filogenéticas entre las hojas fósiles de Cercideae y Menispermaceae, a = cladograma enraizado con *Cocculus*, b = cladograma enraizado con *Cercis*; c = Cladograma mostrando relaciones filogenéticas entre las hojas fósiles de Cercideae, enraizado con *Cercis*.

DISCUSIÓN

Para simplificar la comprensión del material fósil, primero se presentará la discusión de las flores y enseguida la de las hojas. Esta sección terminará con algunos comentarios sobre su significado como miembros de la flora cretácica y terciaria de América del Norte y como precursoras de la flora actual de latitudes bajas de América del Norte.

Las flores fósiles cretácicas y del Terciario comparten características morfológicas de Rhamnaceae. Entre éstas se encuentran que son flores pequeñas, actinomorfas, regulares, hipóginas o epíginas, con tubo floral de hemisférico a campanulado, cáliz con sépalos triangulares y carinados, así como pétalos pequeños e

inconspicuos, cuculados y unguiculados (si se encuentran presentes). Además, los estambres están opuestos a los pétalos y el ovario es semisúpero o semiínfero.

Suessenguth en 1953 divide a las Rhamnaceae en cinco tribus con base en las características del fruto. Estas son Rhamneae, Paliureae, Ventilagineae, Colletieae y Gouanieae. La flor de Coahuila se relaciona con miembros de tres tribus (*Ceanothus*, Rhamneae; *Gouania*, Gouanieae; *Colletia*, Colletieae) y su grupo hermano es y está relacionado con miembros de Paliureae. y son específicamente las dos primeras tribus con las que se relaciona la flor fósil de Tepexi de Rodríguez. Aunque no exista evidencia clara del tipo de fruto que se forma a partir de la flor fósil, existen características florales que comparten con géneros de las tribus Rhamneae y Paliureae.

Con base en las observaciones e interpretaciones morfológicas de las flores fósiles cretácicas, éstas tienen características que comparten parcialmente con *Rhamnus* y *Sageretia* (Rhamneae), y *Karwinskia* y *Berchemia* (Paliureae). Estos géneros actuales tienen en común el ovario súpero, el ser principalmente biloculares y el tener frutos drupáceos. Aunque estos caracteres morfológicos no son observables en las flores cretácicas, otros que también se encuentran presentes en los géneros actuales están bien conservados en el material fósil. Entre ellos, la presencia de cinco sépalos que tienden a ser triangulares agudos, ligeramente quillados, carecer de engrosamiento en la superficie adaxial, el tamaño pequeño de las flores y en parte, (*Rhamnus* y *Berchemia*) la presencia de copa floral campanulada.

Por otro lado, los caracteres florales que presentan las flores oligocénicas, se observan de manera más clara. La mayoría de los caracteres descritos se asemejan más con los que presentan algunos géneros de la tribu Paliureae, como son *Condalia*, *Reynosia*, *Krugiodendron* y *Ziziphus*. Los tres primeros generalmente son apétalos, los sépalos presentan diversas formas triangulares y en la parte apical no presentan un engrosamiento, la forma de la copa floral varía de hemisférica a obcónica, tienen flores perfectas, biloculares, con ovario súpero, estambres más cortos que los sépalos y alternos a estos. Sin embargo, *Ziziphus* presenta algunas diferencias como es que rara vez es apétala, los pétalos son cuculados y ligeramente unguiculados, con sépalos triangular-ovados, con quilla muy prominente y en el ápice la presencia de un engrosamiento, pétalos más pequeños que los sépalos, copa floral hemisférica, ovario

semi-ífero, flores perfectas, estambres más largos que los pétalos y opuestos a estos. Todos estos últimos caracteres florales se encuentran presentes en las flores fósiles oligocénica de Los Ahuehuetes.

Aunque los caracteres florales que se conocen de estos órganos reproductivos fósiles del Cretácico y Terciario sugieren fuertemente su relación con miembros de las tribus Rhamneae y Paliureae, es necesario aun mayor información para poder determinar de manera más precisa su relación taxonómica. Los análisis numéricos sugieren la validez de este tipo de patrón aunque cuestionan en diferente medida las relaciones que el material fósil tiene con los géneros que la comparación morfológica sugiere.

En el análisis fenético se ve claramente que los fósiles del Cretácico y del Oligoceno, aunque pertenecen a Rhamnaceae, comparte características con géneros actuales de distintas tribus. Este análisis sugiere también que las características que los fósiles muestran y que fueron la base para conformar la matriz en la que se basa el estudio no permiten una clara delimitación de las tribus de acuerdo con el sistema presentado por Suessenguth (1953) y que es seguido por otros autores (e.g., Prichard 1961, Brizicky 1964, Fernández-Nava 1986, Velasco de León y Cevallos-Ferriz 1998). A lo largo del ensayo fenético los representantes de Vitaceae (*Vitis*) y Celastraceae (*Mortonia*) se mantienen claramente aparte, apoyando que los OTU's de Rhamnaceae si comparten características que permiten reconocerlos como miembros de un solo grupo fenético. Estas dos familias han sido reconocidas como aquellas con las cuales Rhamnaceae está más relacionada, aunque su relación con Celastraceae ya no es aceptada. Posiblemente a ello se debe que algunos OTU's de Rhamnaceae se acercan fenéticamente a ellas, especialmente con Celastraceae, aunque estos mismos no se sitúan fenéticamente cerca de los fósiles.

El estudio fenético hace evidente la relación de las flores fósiles con Rhamneae y Paliureae, principalmente. Aun más, tal y como las observaciones morfológicas lo sugieren, los resultados del análisis de conglomerados apoyan que la flor cretácica de Coahuila comparte más características con *Rhamnus* y *Sageretia* (Rhamneae) y con *Berchemia* y *Karwinskia* (Paliureae). En contraste, la flor del Oligoceno de Tepexi de Rodríguez tiene características que la asemejan fuertemente a *Ziziphus*. Es posible que

la forma en que se agruparon los taxa estudiados este denotando que la definición de las tribus tenga que ser revisada. Desde luego, es importante recordar que la división en tribus se basa en caracteres del fruto y aquí se utilizan caracteres florales, aunque en la matriz sí se añadieron algunos caracteres del fruto, que obviamente en cuanto al material fósil se codificaron como desconocidos. Aunque sólo se utilizaron representantes de cuatro de las cinco tribus de la familia, es notable que la relación del material fósil es con Rhamneae y Paliureae. Como se verá más adelante, el registro fósil de la familia sugiere que estas dos tribus, especialmente Paliureae, estaban representadas en el Paleógeno, y que sus caracteres en aquel tiempo estaban organizados en forma tal que más bien parecería que las plantas fósiles tenían una combinación de caracteres encontrados en las distintas plantas actuales de la familia.

El análisis de componentes principales organiza a las unidades taxonómicas operativas de manera similar que el análisis de conglomerados (Fig.). Estos resultados numéricos sugieren que la definición de las nuevas especies fósiles dentro del grupo de Rhamnaceae y en especial dentro de Rhamneae y Paliureae, tienen un sustento fenético significativo.

Si bien las comparaciones morfológicas y fenéticas apoyan los resultados de relación entre las plantas fósiles y actuales, es necesario conocer mediante otros métodos numéricos las posibles relaciones de parentesco entre el grupo de plantas estudiadas a través de un análisis cladista. En este caso el grupo externo formado por *Vitis* (Vitaceae) y *Mortonia* (Celastraceae) se divide y *Mortonia* forma una politomía con *Rhamnus*. La asociación de este último con los taxa utilizados como grupo externo sugiere que representa entre las plantas actuales un taxon basal de la familia, interpretación que ya había sido presentada por Brizicky (1964). Sin embargo, la politomía que se forma refuerza la idea de que el género debe ser revisado críticamente (Brizicky 1964).

En el siguiente grupo se encuentran tres géneros de tres tribus diferentes cuyas relaciones filogenéticas tampoco están resueltas. Sin embargo, dentro de este grupo se encuentra *Sageretia*, que ha sido explicada con base en caracteres morfológicos como muy cercana a *Rhamnus* (Brizicky 1964).

El siguiente grupo que se distingue en este análisis puede considerarse un clado bien resuelto, en el que *Karwinskia* es el grupo hermano del clado formado por tres miembros de Paliureae (*Krugiodendron* y *Reynosia-Condalia*). Es interesante señalar aquí que un miembro de Paliureae (*Berchemia*) forma parte del grupo no resuelto descrito anteriormente. Esta situación sugiere que existe cierta congruencia en la organización del cladograma y una probable relación entre Rhamneae y Paliureae. Sería entonces importante entender más sobre *Adolphia* que aparentemente debería relacionarse con alguna de estas tribus y no con Colletieae, en donde se ubica actualmente. La flor fósil de Tepexi de Rodríguez se ubica en una dicotomía que la hace grupo hermano de un miembro de Rhamneae (*Colubrina*), y este clado a su vez es hermano de un miembro de Paliureae (*Ziziphus*). La planta fósil de Coahuila se inserta en el siguiente clado en el que vuelven a mezclarse miembros de distintas tribus, pero en las que Paliureae no participa y un miembro de Rhamneae (*Ceanothus*) se encuentra en la base. La relación de *Ceanothus*, *Gouania* y *Colubrina* que aparece en el cladograma es postulada también por Brizicky (1964) sugiriendo esto la necesidad de revisar las definiciones de las tribus.

Como en el estudio morfológico y fenético, los resultados del análisis cladista no apoyan la distinción de tribus propuesta por Suessenguth (1953), sugiriendo que la forma en que éstas se definen actualmente no reflejan el origen monofilético de las mismas. Es necesario, sin embargo, resaltar que la hipótesis de relación que aquí se presenta requiere de ser comprobada con mayor cantidad de datos, como pudieran ser aquellos relacionados con el fruto, las hojas y moleculares, entre otros.

Los datos generados hasta el momento permiten afirmar que las flores fósiles están relacionados evolutivamente con miembros actuales de las tribus Colletieae y Rhamneae. Sin embargo, los géneros actuales empleados en este análisis cladista presentan diferencias con el material fósil, sugiriendo que en el tiempo en el que las flores fosilizaron existían plantas con combinación de caracteres distintos a los de las plantas actuales y por tanto, apoyan el reconocimiento de las dos especies nuevas.

El registro fósil de Rhamnaceae no es muy amplio y a la vez es un tanto confuso. Las hojas asignadas a *Rhamnites* requieren de ser revisadas para confirmar su relación taxonómica, por lo que no se discutirán más aquí. Dos distintos tipos de hojas apoyan la

presencia de Rhamnaceae y/o Paliureae en el Eoceno y Oligoceno de América del Norte. Durante el Eoceno el órgano foliar de *Berhamniphyllum claibornense* Jones y Dilcher tiene una serie de características morfológicas intermedias entre *Rhamnus*, *Berchemia* y *Karwinskia* (Jones y Dilcher, 1980). Hojas asignadas a *Karwinskia* se conocen del Oligoceno y, aunque no se han podido asignar con especies actuales, sus caracteres permiten afirmar que para ese tiempo los órganos foliares ya habían alcanzado este nivel de organización (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 1998). La presencia de únicamente dos órganos de Rhamnaceae (hoja = *Karwinskia*, Paliureae; flor = *Nahinda*, Rhamnaceae) en la localidad de Los Ahuehuetes y el hecho de que ambos no se pueden relacionar con la misma tribu sugiere que en latitudes bajas de América del Norte durante el Oligoceno prosperó una planta que en algún momento posterior se extinguió y cuya posición en alguna tribu debe esperar a la reconstrucción completa de la planta para comprender el significado taxonómico del mosaico de caracteres que la conforman. Seguramente esta planta de Tepexi de Rodríguez se relaciona con la planta cretácica de Coahuila que produjo una flor con caracteres que la asocian con otras tribus. De manera semejante al registro de Puebla, es necesario esperar a reconstruir a la planta completa con el fin de entender mejor la relación taxonómica de ésta. La presencia de esta flor en el Cretácico indica únicamente que la organización de este órgano había alcanzado niveles distintos a los de Paliureae y Rhamnaceae, sugiriendo que Rhamnaceae debió haberse originado 70 millones de años antes del presente, que es la edad de la flor de Coahuila. La similitud entre los dos órganos reproductores no puede utilizarse para proponer una relación directa entre las plantas fósiles. Sin embargo, los dos registros sugieren que Rhamnaceae tiene una historia larga que comenzó antes del Cretácico superior. Además, la amplia distribución de frutos en el Terciario del hemisferio norte asignados a *Paliurus* apoyan aún con más contundencia la diferenciación de órganos que se corresponden con los de los miembros de géneros actuales desde el Eoceno (Manchester, 1999). Desafortunadamente, otros órganos de Rhamnaceae que se pudieran asociar con estos frutos no se conocen. Posiblemente algunos de los frutos de *Paliurus* fueron producidos por la planta que produjo las hojas de *Berhamniphyllum claibornense*. De confirmarse esto se documentaría la presencia de otra planta extinta que ampliaría la diversidad de Rhamnaceae en el tiempo.

Los caracteres observables en las hojas de las plantas fósiles de Los Ahuehuetes permiten ubicarlas dentro de las Leguminosae, específicamente como parte de la tribu Cercideae. Dentro de las Leguminosae, la venación palmeada que se desarrolla a partir de un solo pulvino es una característica única de la tribu Cercideae (Wunderlin y Larsen, 1981; Wunderlin, Larsen y Larsen, 1987). El ensanchamiento del pecíolo en la base de la lámina, el desarrollo independiente de las venas primarias a partir de esta zona de ensanchamiento, y el color ligeramente más oscuro de la base de la lámina, son características que sugieren fuertemente que la hoja fósil posee un pulvino (Owens et al., 1978).

En cuanto a la morfología foliar, *Bauhinia* difiere de *Cercis* por presentar cuatro morfotipos conocidos como a, b, c (van der Pijl, 1951) y d (Cusset, 1970; Fig. 1). Las hojas simples, bilobadas, del tipo b propuesta por van der Pijl (1950) son el morfotipo mejor representado entre las especies de *Bauhinia* actuales, y se presenta claramente en las hojas fósiles de Tepexi de Rodríguez. La presencia de mucrón es otro carácter que puede acercar a las hojas fósiles a *Bauhinia*. Aunque recientemente se reportó que las hojas de *Cercis* carecen de mucrón (Owens et al. 1998), en la literatura se mencionan algunas especies que sí lo tienen y las observaciones en el herbario sugieren que si bien este no es un carácter común del género, algunos ejemplares de *C. canadensis* y *C. chinensis* pueden presentarlo. Otro carácter que pudiera relacionar a las hojas fósiles con *Bauhinia* es el arreglo y desarrollo de las venas intersecundarias que parten de la vena primaria central. De acuerdo con Owens et al. (1998) en *Cercis* éstas tienen un arreglo opuesto y se pueden desarrollar a lo largo de toda la vena primaria central, mientras que en el fósil éstas son alternas y se desarrollan a partir del tercio distal de la lámina. Observaciones de herbario sugieren que aunque ésta es una tendencia, existen desviaciones de la misma que no permiten que este carácter sea utilizado de manera inequívoca por sí sólo para distinguir entre los géneros.

El desarrollo en la parte superior del pecíolo de 7 venas primarias y de 1 a 4 pares de venas intersecundarias alternas relacionadas con la vena primaria central, son características que comparten las hojas fósiles con *Cercis*.

Otros caracteres morfológicos como el margen entero, la venación palmeada o actinódroma de primer orden, la venación broquidódroma secundaria, la curvatura

abrupta de los arcos formados por las venas secundarias, el patrón de distribución reticular al azar de las venas terciarias, la presencia de vena fimbrial, la distribución azarosa de los órdenes de venación superior y la presencia de aréolas con vénulas ramificadas se observan tanto en las hojas fósiles como en, por lo menos algunas especies actuales de *Bauhinia* y *Cercis*. La combinación de caracteres foliares observados en el material fósil ciertamente apoyan la presencia de un miembro de la tribu Cercideae en la localidad de Los Ahuehuetes, sin embargo, ninguna de las características observadas, o éstas en conjunto, permiten reconocer a algún género actual.

El análisis fenético de los caracteres observados en las hojas fósiles confirma los resultados de las observaciones morfológicas. Aunque las hojas fósiles poseen diferencias claras en la forma de la lámina, en el fenograma éstas siempre aparecen formando un grupo cohesivo, en el que la similitud entre ellas sustenta su reconocimiento como elementos que ejemplifican la variabilidad foliar de su grupo. La posición de las hojas fósiles dentro del fenograma varía si en el ensayo se incluyen, o no, las especies de *Cocculus* (Menispermaceae). Cuando en el análisis fenético sólo se incluyen OTUs de Cercideae los fósiles se unen con un pequeño grupo de *Bauhinia* actuales, y éstos en conjunto se unen a *Cercis*. Todo este grupo se une al resto de las *Bauhinia* estudiadas. En contraste, si en el análisis se incluye a *Cocculus*, los fósiles se unen más cercanamente a *Cercis* y este grupo en conjunto se une con el grupo de las *Bauhinia*. Llama la atención que los OTUs de *Bauhinia* que se unen con los fósiles no son siempre los mismos. En cierta forma esta situación puede reflejar la presencia de grupos transitorios, en cuanto a la morfología foliar, entre *Bauhinia* y *Cercis*, situación que había sido observada antes (van der Pijl 1951, Cusset 1970). Aunque desde un punto de vista morfológico la división de las hojas propuesta por van der Pijl (1951) y Cusset (1970) es práctica y en el fenograma las agrupaciones resultantes tienden a reconocer a estos grupos, es evidente que la forma por sí sola no es suficiente para relacionar a los fósiles con algún OTU particular. El análisis de componentes principales muestra en general la misma resolución de grupos que el fenograma.

Como las comparaciones morfológica y fenética no resolvieron las relaciones de similitud más allá del nivel de tribu, se buscó a través de un análisis cladístico generar

una hipótesis filogenética que ayudara a establecer las posibles relaciones evolutivas de la planta fósil. Las plantas fósiles y las especies de *Cercis*, así como las de *Bauhinia* vuelven a ubicarse juntas, sugiriendo que los clados presentan una organización similar a la encontrada en los fenogramas. Aunque aparentemente las especies de *Bauhinia* forman un clado, al interior de éste existen algunos taxa no resueltos monofiléticamente. Al incluir a *Cocculus* y utilizarlo como grupo externo en el análisis filogenético la organización descrita anteriormente se mantiene y las especies de *Cocculus* forman un grupo monofilético. Cuando el grupo externo es *Cercis* y se incluye a las especies de *Cocculus*, estas últimas aparecen como un grupo intermedio dentro de un clado formado por especies de *Bauhinia*. Esta ambigüedad sugiere que, en este caso, los órganos foliares no siempre permiten ubicar filogenéticamente taxa que se conocen de familias distintas. Esta problemática no es nueva en la identificación de plantas fósiles con hojas cuya arquitectura foliar es similar a la descrita en este trabajo. Ejemplos de esta problemática son discutidos con criterios nuevos por Owens et al. (1988). La posición de la planta fósil, con base en sus hojas, dentro del cladograma es siempre intermedia entre los clados de *Bauhinia* y el de *Cercis*. Sólo en un cladograma la planta fósil figura como grupo hermano de *Cercis*, pero en este caso la planta fósil también puede considerarse como grupo hermano de *Bauhinia andrieuxii*. Esta última especie en la mayoría de los cladogramas es la que más se relaciona filogenéticamente a la planta fósil. Los resultados del análisis filogenético sustentan el reconocimiento de una especie nueva dentro de Cercideae y apuntan la necesidad de buscar otros órganos de la planta para sustentar mejor las relaciones evolutivas de la misma.

Desafortunadamente los órganos foliares de plantas fósiles que han sido relacionados con *Bauhinia* y *Cercis* han sido en su gran mayoría reubicados, o al menos se ha demostrado que no pertenecen a estos géneros (Owens et al., 1998). Tan sólo algunos ejemplares del Neógeno de América del Norte han soportado la revisión crítica de sus caracteres y en consecuencia se acepta que para este tiempo sólo *Cercis* vivía en América del Norte (Owens et al., 1998). Maderas del Mioceno y Mioceno-Plioceno que se relacionan con la tribu han sido reportadas de la India, sin embargo, en este caso se han identificado como representantes de *Bauhinia*. Esta marcada dicotomía en la distribución geográfica de los géneros sugiere que la historia de la tribu

es mucho más larga que la que indican sus fósiles. La planta de Tepexi de Rodríguez puede representar a un taxón del grupo ancestro del que se originan los géneros actuales y en cierta forma se puede explicar como un relictos de plantas más antiguas, como sugieren Polhill et al. (1978).

Las plantas fósiles descritas en este trabajo refuerzan hipótesis planteadas anteriormente sobre el origen y evolución de linajes de plantas que forman parte de la vegetación actual de México (Cevallos-Ferriz y Garduño 1998, Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz 1999). Algunos géneros de Rhamnaceae son importantes componentes de zonas áridas, chaparral y selva baja de México y los nuevos resultados permiten afirmar que al menos un linaje de este grupo tiene una larga historia, que se remonta cuando menos al Cretácico superior en latitudes bajas de América del Norte. Grupos con este tipo de historia larga fueron reportados anteriormente por Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1994) y Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz (1999). Ellos plantean la necesidad de reconocerlos para separar los linajes que se desarrollaron en el hemisferio norte durante el Cretácico y persisten durante el Cuaternario en esta área geográfica, de otros que se desarrollaron durante el Cretácico y sobreviven sólo hasta cierto momento del Terciario, pudiendo ser reintroducidos a las latitudes bajas de América del Norte desde América del Sur durante el Cuaternario. Seguramente las Rhamnaceae pertenecen al primer grupo, mientras que las Leguminosae deben ser más estudiadas para entender su patrón de distribución que aparentemente es más complicado que lo planteado aquí.

Los órganos de las plantas nuevas tienen características que permiten su identificación a nivel de tribu, pero no admiten el reconocimiento de algún género actual. Al describir otras Leguminosae de la localidad Los Ahuehuetes, Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994) también reconocen una planta extinta, *Reiweberia*, que tiene suficientes caracteres para incluirla en Leguminosae, posiblemente Papilionoideae, pero imposible por el momento relacionarla con un género actual. Que Leguminosae sufría diversos procesos evolutivos en este tiempo es señalado por la presencia de plantas cuyos frutos son comparables con los de cuatro géneros actuales distintos en la localidad oligocénica de Los Ahuehuetes, *Prosopis*, *Lysiloma*, *Sophora* y *Mimosa* y los de *Inga*, *Chamaecrista*, *Senna* y *Cassia* en sedimentos del Eoceno de la

Formación Carroza en Nuevo León. En el Oligoceno-Mioceno de la Formación El Cien, Baja California Sur, se vuelven encontrar maderas de Leguminosae que se pueden relacionar con plantas actuales, *Mimosoxylon* y *Copaiferoxylon*, y una que aunque se parece a la madera de *Acacia*, no comparte los suficientes caracteres como para incluirla en este género actual. Hacia el sur de México, en el Oligoceno-Mioceno del estado de Chiapas también se han reportado Leguminosae relacionadas con géneros actuales. Entre estos destacan un pedazo de hojas de *Acacia* y hojas y resina de *Hymenaea*. El caso de *Hymenaea* es interesante, pues posiblemente las plantas que produjeron el ámbar de República Dominicana y el de Simojovel, Chiapas, pertenecieron a la misma especie, aunque en la actualidad son especies distintas las que crecen en estas dos áreas geográficas. De esta manera se puede ejemplificar cómo la evolución de los linajes ha continuado y que su ancestro se puede ubicar en latitudes bajas de América del Norte.

LITERATURA CITADA

- Awasthi, N. 1992. Indian fossil legumes. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in legume systematics, part 4. The fossil record*. The Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 225-250.
- Axelrod, D. I. 1987. The late Oligocene Creede flora, Colorado. *University of California Publications in Geological Sciences* 130: 235 p.
- Berry, E.W. 1916. The Lower Eocene floras of Southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Paper* 91: 1-481.
- Berry, E.W. 1923. Miocene fossil plants from Southeastern Mexico. *Proceedings of the United States National Museum* 62: 1-27.
- Boyd, D. 1959. *Stratigraphy of the Difunta Group in an area north of Saltillo, Coahuila, Mexico*. M.Sc. thesis, Louisiana State University.
- Bronn, H.G. 1822. *De Formis Plantarum Leguminosarum Primitivis et Derivatis*. Groos, Heidelberg . 140 pp.
- Bentham, G. 1865. Leguminosae. In: Bentham and J. D. Hooker, *Genera Plantarum*, Vol. 1: 434-600. Reeve, London.
- Brizicky, G.K. 1964. The genera of Rhamnaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 45: 439-463.
- Bek, . 1971. Tertiary flora from the northern part of the Pilsen area (North-Bohemia Basin). *Edice Rozpravy Ust . Ust. Geologického* 36.
- Crisci, J.V., y López, M.F.A. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía numérica. *Monogr. No. 26. Ser. Biol. Organización de Estados Americanos*. Washington, D. C. pp. 14-42.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York.
- Cusset, G. 1966. Essai d'une taxinomie foliare dans la tribu des Bauhinieae. *Adansonia n.s.* 6: 251-280.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., y Barajas-Morales, J.1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *International Association of Wood Anatomists Journal* 15 (3): 229-245.
- Brown, R.W. 1937. Fossil legumes from Bridge Creek, Oregon. *Journal of the Washington Acadademy of Science* 27:414-418.
- Brown, R.W. 1939. Fossil leaves, fruits and seeds of *Cercidiphyllum*. *Journal of Paleontology* 13:485-499.
- Brown, R.W. 1956. New items in Cretaceous and Tertiary floras of Western United States. *Journal of the Washington Academy of Science* 46:106-108.
- Farris, J. 1988. *Hennig86, programa y documentación*. Port Jefferson Station, New York.
- Felix, J. y Lenk, H. 1899. Übersicht über die geologischen Verhältnisse des mexicanischen Staates Oaxaca. In: J. Felix y H. Lenk (eds.). *Beitrage zur Geologie und Palaontologie der Republik Mexico*. Leipzig. pp. 39-54.
- Fernández-Nava, R. 1986. Rhamnaceae. Flora de Veracruz. *Fasc. No. 50. Instituto Nacional Sobre Recursos Bióticos*. Xalapa, Veracruz. pp. 36-41.
- Herendeen, P.S., Crepet, W.L., and Dilcher, D.L. 1992. The fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and Biogeographic implications. In: P.S. Herendeen y D.L.Dilcher (eds.). *Advances in legume systematics, part 4. The fossil record*. The Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 303-316.

- Hernández-Castillo, G. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1999. Reproductive and vegetative organs with affinities to Haloragaceae from the Upper Cretaceous Huepac Chert Locality of Sonora, Mexico. *American Journal of Botany* 86(12): 1717-1734.
- Hernández-Rivera, R. 1997. Mexican Dinosaurs. In: P. Currie y K. Padin (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York.
- Hickey, L. 1973. Classification of the architectures of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.
- Hu, H.H., y R. W. Chaney. 1940. A Miocene flora from Shantung Province, China. *Palaeontologia Sinica new series A*, 1: i-vi, 1-147, and pls. 1-57. (Reprinted as *Carnegie Institution of Washington*, Publication 507: i-vi, 1-147, and pls. 1-57).
- Hutchinson, J. 1926. *The families of flowering plants I. Dicotyledons*. Macmillan & Co., London, pp. 341-344.
- Jones, J.H., y Dilcher, D.L. 1980. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: *Rhamnus marginatus* (Rhamnaceae) reexamined. *American Journal of Botany* 67: 959-967.
- Kirchheimer, F. 1957. *Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit*. VEB Wilhelm Knapp Verlag, Halle (Salle).
- Knowlton, F.H. 1916. A review of the fossil plants in the United States National Museum from the Florissant Lake Beds at Florissant, Colorado, with descriptions of new species and list of type specimens. *Proceedings of the United States National Museum* 51: 241-297.
- Knowlton, F.H. 1930. Flora of the Denver and associated Formations of Colorado. *United States Geological Survey Professional Paper* 155: 1-142.
- Lesquereux, L. 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.
- Lipscomb, D. 1994. *Basics of cladistic analysis*. Department of Biological Sciences. George Washington University. Washington, D.C. 75 pp.
- MacGinitie, H.D. 1953. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. *Carnegie Institution of Washington, Publication* 599: 1-198.
- Maddison, D.R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* 40:315-328.
- Magallón-Puebla, S., y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994. Fossil legume fruits from the Tertiary strata of Puebla, México. *Canadian Journal of Botany* 72: 1027-1038.
- Manchester, S.R. 1999. Biogeographical Relationships of North American Tertiary Floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86(2):472-522.
- Manchester, S.R., y Meyer, H.W. 1987. Oligocene fossil plants of the John Day Formation, Oregon. *Oregon Geology* 49: 115-127.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 87-97.
- Miranda, F. 1963. Two fossil plants from the amber of Simojovel, Chiapas, México. *Journal of Paleontology* 37: 611-614.
- McBride, E.F., A.E. Weidie, J.A. Wolleben y R.C. Laudon. 1974. Stratigraphy and structure of the Parras and La Popa basins, northeastern Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 85(10): 1603-1622.

- Moreno, N.P. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Instituto Nacional Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 300 pp.
- Murray G.E, A.E Weidie Jr, D.R Boyd, R.H Forde y P.D Lewis Jr. 1962. Formational divisions of Difunta Group, Parras Basin, Coahuila and Nuevo León, México. *Bulletin of the American Association of Petroroleum Geologists* 46(3): 374-383.
- Newberry, J.S. 1886. Description of a species of *Bauhinia* from the Cretaceous clays of New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 13: 77-78.
- Newberry, J.S. 1895. The flora of the Amboy clays. *United States Geological Survey Monograph* 26: 1-260.
- Owens, S.A, P. Fields, y F.W. Ewers. 1998. Degradation of the upper pulvinus in modern and fossil leaves of *Cercis* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 85 (2): 273-284.
- 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 (2): 156-169.
- Pijl, L. van der. 1951. The leaf of *Bauhinia*. *Acta Botanica Neerlandica* 1: 287-309.
- Polhill, R.M., and Raven, P.H. 1981. *Advances in legume systematics, part 1*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Prichard, E.C. 1955. Morphological studies in Rhamnaceae. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 71: 82-106.
- Radford, A. E., Dickison, W. C., Mossey J. R. and C. R. Bell. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper Row. New York. 890 pp.
- Ramírez, J.L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2000. Leaves of Berberidaceae (*Berberis* and *Mahonia*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Review of Palaeobotany and Palynology (en presnsa).
- Rodríguez de la Rosa, R. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994. Upper Cretaceous zingiberalean fruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico. *International Journal of Plant Science* 155(6): 786-805.
- Rohlf, J. 1993. *Numerical taxonomy and multivariate analysis system for the IBM PC microcomputer (and compatibles)*. Version 1.8. Applied Biostatistics Inc., New York.
- Roth, I. 1977. *Fruits of angiosperms*. 1ed. Gebruder Borntraeger. Berlin.
- Silva-Romo-Romo, G. 1998. Evolución tectonosedimentaria de la Cuenca Cenozoica Izúcar de Matamoros-Tepexi de Rodríguez. Coloquio: La Investigación en la Facultad de Ingeniería, UNAM, México D.F.
- Shakryl, A.K. 1992. Leguminosae species from the Tertiary of Abhkasia. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in legume systematics, part 4. The fossil record*. The Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 189-206.
- Sousa, M., y Delgado, A. 1993. Mexican Leguminosae: phytogeography endemism and origins. In: T.P. Rhamamoorthy R. Bye, A. Lot, and J. Fa (eds.) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York. Pp. 459-511.
- Suessenguth, K. 1953. Rhamnaceae. In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Bd. 20. Edited by H. Harms. Duncker & Humblot, Berlin. pp. 7-145.
- Swofford, D.L. 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony version 3.1.1*. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey Champaign, IL.

- Tidwell, W.D. 1984. Common fossil plants of Western North America. 2d ed. *Smithsonian Institution Press*. Washington D.C.
- Tzukagoshi, M. y Suzuki, K. 1990. On the late Miocene *Cinnamomum* and *Paliurus* from the lower part of the Takamine Formation, Western Mountains region of the Yonezawa Basin, Northeast Honshu, Japan. *Bulletin of the Misunami Fossil Museum* 17:71-78.
- Velasco de León, Cevallos-Ferriz S.R.S. y Silva-Romo-Pineda, A. 1998. Leaf of *Karwinskia axamilpense* n. sp. (Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 76:410-419
- Vega-Vera, F. J. y Perrilliat, M. C. 1990. Moluscos del Maastrichtiano de la Sierra El Antrisco, Nuevo León. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología mexicana. 55.
- Watelet, A. 1866. *Description des plantes fossiles du Bassin de Paris*. J.-B. Baillière et fils. Paris. 2 volumes, 264 pp., 60 plates.
- Weberbauer, A. 1895. Rhamnaceae. In: A. Engler y A. Prantl (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Wilhelm Engelmann, Leipzig. pp. 400-408.
- Wolfe, J.A. y Shorn, H.E. 1990. Taxonomic revision of the Spermatopsida of the Oligocene Creed flora, Southern Colorado. *United States Geological Survey Bulletin* 1923: 15-20.
- Wolfe, J.A. 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.
- Wunderlin, P.R., y K.Larsen. 1981. Cercideae. In: R. M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in legume systematics, part 1*. 107-116. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Wunderlin, P.R., K. Larsen y S.S. Larsen. 1987. Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Biologiske Skrifter* 28:1-4.
- Zhilin, S.G. 1989. History of the development of the temperate forest flora in Kazakhstan, U.S.S.R. from the Oligocene to the early Miocene. *Botanical Review* 55:205-330.

APÉNDICE A

Matriz básica de datos (MBD) de las flores de algunas Rhamnaceae, *Vitis* (Vitaceae) y *Mortonia* (Celastraceae). Para el análisis fenético (Matriz A) el valor "99" significa estado de carácter no determinado, y para el análisis cladista (Matriz B) "-" significa no aplicable o carácter polimórfico.

Matriz A

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Zizi	0.5	1	0.9	1.2	2	2	0.4	4	1	0	0	0	2	1	0	0	0	3	2	2	0	0	0	1	1	2
Berc	0.4	1.5	1.2	1.6	1.1	2	0.2	3.5	1	1	0	4	2	0	0	2	0	2	1	1	1	2	0	1	1	0
Rham	0.3	0.5	1	1.5	0.9	3.7	0.4	5	1	2	1	4	1	0	0	2	3	2	2	1	1	2	1	1	2	1
Cean	0.9	1.8	1	1.2	0.8	3.5	0.3	4.8	3	0	0	5	1	0	2	0	3	3	1	2	2	0	0	1	1	1
Coll	99	99	99	99	99	99	99	99	0	3	0	2	1	0	2	0	0	3	1	2	1	0	1	1	0	2
Goua	0.4	0.9	0.7	1.1	1.2	2.9	0.3	4	1	0	0	3	1	0	3	99	0	3	1	0	2	2	1	1	1	2
Colu	0.5	1.3	1.5	1.8	2	5	0.4	7	2	0	0	1	1	0	1	1	0	3	1	2	0	0	1	1	1	2
Cond	99	99	1.2	1.4	2	1	0.2	1.5	0	99	0	1	1	0	0	4	0	2	3	1	0	0	2	0	1	99
Adol	0.5	1	1	1.3	1.5	3	0.4	6	2	4	0	4	2	0	0	0	0	3	1	1	1	0	1	1	1	1
Karw	0.3	0.8	1	1.3	1.3	1.7	0.3	4	1	0	1	4	2	0	0	2	0	2	1	1	2	0	0	1	1	2
Sage	0.2	1	0.5	0.7	1.2	0.3	0.2	2	1	1	0	4	2	0	0	3	2	3	1	1	3	0	0	1	1	2
Krug	99	99	1.3	1.3	2	3	0.5	4.5	99	99	0	4	2	1	0	4	0	2	2	1	2	0	2	0	1	99
Reyn	99	99	1	1.3	1	2.8	0.3	4	99	99	0	3	1	0	0	4	0	2	2	1	0	0	2	0	1	99
Ftep	0.6	1.1	1.5	1.8	2.1	3.9	0.6	6.8	1	0	0	1	2	1	99	99	99	99	1	2	0	0	0	1	1	2
Fcoa	0.4	0.7	0.6	1	0.8	1.5	0.2	3.9	1	99	0	4	1	0	99	99	99	99	3	3	1	1	99	99	1	2
Viti	0.3	0.5	0.3	1.2	0.7	3.5	99	5	0	5	0	6	0	0	4	2	0	2	1	1	4	0	0	1	2	0
Mort	1.4	1.8	1	1.1	0.7	5	99	7	0	6	0	4	0	0	99	99	0	2	2	1	1	0	1	0	3	0

Matriz B

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Zizi	1	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	3	2	2	0	0	0	1	1	2
Berc	1	2	2	2	0	1	0	0	1	1	0	4	2	0	0	2	0	2	1	1	1	2	0	1	1	0
Rham	1	1	2	2	0	2	1	2	1	2	1	4	1	0	0	2	3	2	2	1	1	2	1	1	2	1
Cean	2	2	2	1	0	2	0	1	3	0	0	5	1	0	2	0	3	3	1	2	2	0	0	1	1	1
Coll	-	-	-	-	-	-	-	-	0	3	0	2	1	0	2	0	0	3	1	2	1	0	1	1	0	2
Goua	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	3	1	0	3	-	0	3	1	0	2	2	1	1	1	2
Colu	1	2	2	2	2	2	1	2	2	0	0	1	1	0	1	1	0	3	1	2	0	0	1	1	1	2
Cond	-	-	2	1	2	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	4	0	2	3	1	0	0	2	0	1	-
Adol	1	2	2	1	1	1	1	2	2	4	0	4	2	0	0	0	0	3	1	1	1	0	1	1	1	1
Karw	1	1	2	1	1	0	0	1	1	0	1	4	2	0	0	2	0	2	1	1	2	0	0	1	1	2
Sage	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	4	2	0	0	3	2	3	1	1	3	0	0	1	1	2
Krug	-	-	2	1	2	1	1	1	-	-	0	4	2	1	0	4	0	2	2	1	2	0	2	0	1	-
Reyn	-	-	2	1	0	1	0	1	-	-	0	3	1	0	0	4	0	2	2	1	0	0	2	0	1	-
Ftep	1	2	2	2	2	2	1	2	1	0	0	1	2	1	-	-	-	-	1	2	0	0	0	1	1	2
Fcoa	1	1	1	0	0	0	0	0	1	-	0	4	1	0	-	-	-	-	3	3	1	1	-	-	1	2
Viti	1	1	1	1	0	2	-	2	0	5	0	6	0	0	4	2	0	2	1	1	4	0	0	1	2	0
Mort	2	2	2	0	0	2	-	2	0	6	0	4	0	0	-	-	0	2	2	1	1	0	1	0	3	0

APÉNDICE B

Matriz básica de datos (MBD) de las hojas de algunos géneros de Cercideae, y *Cocculus* (Menispermaceae). *Para el análisis fenético se utilizó el valor "99" que significa estado de carácter no determinado, y para el análisis cladista, el valor "-" que significa no aplicable o carácter polimórfico.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Fos1	0	1	1	0	2	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	*	3	0	4	1	1	0	0
Fos2	0	1	1	2	5	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	*	3	0	3	1	1	0	0
Ccan	0	0	0	2	5	1	0	0	3	0	1	1	0	0	0	1	0	1	*	4	0	4	1	1	0	0
Cren	0	0	0	2	5	1	0	0	3	0	1	1	0	0	0	1	0	1	*	4	0	4	1	1	0	0
Bbau	1	1	2	1	0	1	0	1	2	0	0	*	*	0	1	1	0	1	1	*	0	2	2	0	2	0
Band	0	1	1	2	0	1	0	2	2	0	0	*	*	0	0	0	0	1	*	3	0	2	1	1	2	0
Brac	0	1	1	2	0	2	0	3	0	0	0	*	*	0	0	0	0	1	*	0	0	2	1	1	2	0
Bpul	0	1	1	2	0	1	0	2	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	*	1	2	1	1	0	0
Bglp	0	1	1	2	0	1	0	3	0	0	1	2	0	1	1	1	1	0	*	*	1	1	1	1	0	0
Bgle	0	1	1	2	0	1	0	3	1	0	1	2	2	1	0	1	1	0	*	*	1	1	1	1	0	0
Bung	0	1	0	3	4	1	2	2	0	1	0	*	*	0	2	2	0	1	*	0	0	2	2	0	1	0
Bglo	0	0	1	2	1	1	0	2	1	0	1	2	2	1	0	1	1	0	*	*	1	1	1	1	0	0
Blon	0	1	1	2	0	1	2	0	2	1	0	*	*	0	1	0	0	1	*	0	0	2	0	1	1	0
Bcon	0	1	1	2	0	1	2	0	2	1	0	*	*	0	0	0	0	1	*	1	0	2	1	0	0	0
Bdiv	0	1	1	2	0	1	2	2	2	1	0	*	*	0	2	2	0	1	*	4	0	2	1	0	1	0
Bvar	0	1	1	2	0	1	2	3	1	1	0	*	*	0	0	1	0	1	*	0	0	2	2	0	1	0
Bery	0	1	1	2	0	1	1	2	2	1	0	*	*	0	0	1	0	1	*	4	0	0	2	0	0	0
Bmex	0	1	1	2	0	1	1	4	1	1	0	*	*	0	1	1	0	1	*	0	0	4	2	0	0	0
Bmon	0	1	1	2	0	1	1	4	0	1	0	*	*	0	0	1	0	1	*	0	0	4	2	0	1	0
Bsub	0	1	1	2	0	1	1	0	2	1	0	*	*	1	2	0	0	1	*	0	1	2	2	0	1	0
Bdes	0	1	1	2	5	1	1	2	0	1	0	*	*	1	2	0	1	1	*	0	1	2	2	0	0	0
Bfor	0	1	1	4	5	1	1	3	0	1	0	*	*	0	0	1	0	1	*	1	0	2	2	0	0	0
Bpes	0	1	1	2	5	1	1	2	3	1	0	*	*	0	2	2	0	1	*	0	0	3	2	0	2	0
Ocar	0	0	0	0	3	0	0	5	3	0	1	3	0	1	2	0	1	1	*	0	1	5	0	1	1	1
Odiv	0	0	0	5	6	0	0	6	4	1	1	4	3	1	0	0	1	1	*	0	1	1	2	0	0	1