



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Geología

**MATERIAL FOLIAR DEL EOCENO DE LA FORMACIÓN
CARROZA EN LA POPA, NUEVO LEÓN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

ORIS JULISSA RODRÍGUEZ REYES

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

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2009

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT (número de becario 202855) y a DGAPA-UNAM, por los apoyos económicos otorgados que hicieron posible el desarrollo de este proyecto desde agosto de 2006 hasta julio de 2008.

Agradezco de manera especial al Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, quien no sólo me ayudó desde mucho antes de llegar a México, sino que siempre ha tenido un minuto para atender mis múltiples preguntas tanto académicas como de manejo en el laboratorio, sin contar sus muchos consejos en el ámbito personal. ¡Gracias por ser un gran tutor y maestro!

A los miembros del jurado, por revisar cuidadosamente la tesis, dando excelentes comentarios que contribuyeron con su absoluta mejora: Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz, Dra. María Hilda Flores Olvera, Dr. Fernando Chiang Cabrera, Dra. María del Socorro Lozano García y Dr. Francisco Javier Vega Vera.

Al Dr. Francisco Javier Vega Vera por proporcionar material foliar importante para este trabajo. También agradezco a las personas del Instituto de Geología y otras que ayudaron con la recolección del material y observaciones geológicas: Sr. Ezequiel Cerda, Dr. Sergio Cevallos Ferriz, Dr. Genaro Hernández, M. en C. Carlos Castañeda, M. en C. Emilio Estrada, Ing. Geol. Berlaine Ortega, Ing. Geol. Daniel Bolaños, M. en C. Beatriz Díaz, Ing. Geol. Judith Callejas, Alejandra Sainz y Emiliano Peralta.

A los expertos en diferentes familias y contribuyentes con fotografías, información bibliográfica y consultas académicas: Dr. Timothy Lawton, M. en C. Francisco González Medrano, Dra. Teresa Terrazas, Dr. Steven Manchester, Dra. Sara Edwards de Kew Botanical Garden (www.aluka.org), Dr. Douglas Daly, Dr. Fernando Chiang Cabrera y muy especialmente, a las M. en C. Rosalinda Medina Lemos y Marcela Martínez Millán, quienes dedicaron su tiempo para orientarme y revisar material conmigo.

Del laboratorio de Paleobotánica, a la Dra. Laura Calvillo Canadell, por la constante revisión de mi trabajo, consultas, consejos y guía académica, estando siempre dispuesta a ayudar y apoyar y al M. en C. Emilio Estrada Ruíz, por su gran ayuda en el aprendizaje de la fotografía del material y elaboración de láminas (de lo cual me falta aprender mucho todavía). ¡Gracias, mis queridos paleobotánicos!

A la Ing. Geol. Judith Callejas Moreno por su constante ayuda con los datos geológicos, elaboración de columna y texto de área de estudio.

Al Sr. Antonio Altamira, Enoch Ortíz y Gerardo Álvarez, por sus apoyos con la fotografía y preparación del material foliar fósil.

A la Lic. Lilia Espinoza por toda su ayuda desde mi llegada a México.

A todo el personal de MEXU por brindarme la accesibilidad para la comparación del material con especies de plantas actuales. Al Instituto de Geología, UNAM y al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS PERSONALES

“El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble atributo del hombre”

Charles Darwin.

Dedico este trabajo, sin lugar a dudas, a mi madre Lilia Reyes de Rodríguez, quien ha sido mi fuente de inspiración, esfuerzo y superación y quien me ha apoyado y cuidado desde el momento en que abrí los ojos al mundo.

Y sigo agradeciendo... a mi papá, a mis hermanas: Lily y Osito (Osiris) y mi hermano Edwin. Gracias por ser mis pilares para salir adelante de los malos momentos y compartir los buenos conmigo.

A mis super amigos (sí tienen poderes especiales), los de Panamá: Jessykuads (Patito), Jose, Irina (Malaki), Jovy, Mely, Isellita, Mitche, Carolacha, Fany, Fercho, Yaz, Cecilines, Jilligan, Gabs, Irma, Damaris; de México: Katrin, Ju, Ale, Berlaine, Mario, Jessy, Sindy y Kelly; y los que me encontré por allí como un tesoro: Nate (chilangrino), Francia, Morgan, Anne Claire, David y Boris. ¡Gracias por ayudarme a salir adelante en las buenas y en las malas!.

A mis amigos y ex–compañeros de departamento: Tania y Edgar: vivir un año con ustedes fue muy buena onda!, y a mi también amigos y actuales compañeros de casa: Sandra y Fabián. Eternamente agradecida por los buenos momentos y por darme casa.

A Julieta, Mark, Angélica y Liliana Cervantes. ¡Gracias por ayudarme y enseñarme durante este programa académico!

A la Dra. Anette Aiello, quien me orientó en los primeros trámites de admisión a la UNAM.

Y a cualquier persona que de una u otra forma haya contribuido con este trabajo y mis estudios, ¡Muchas Gracias!

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	vi
INTRODUCCIÓN	1
	5
HIPOTESIS Y OBJETIVO	5
ÁREA DE ESTUDIO	11
MÉTODOS	13
RESULTADOS		
PARTE SISTEMÁTICA A	17
MYRTACEAE	17
ANACARDIACEAE	23
<i>Lannea</i>	23
<i>Cyrtonium</i>	27
<i>Trichoscypha</i>	33
<i>Pentaspadon</i>	37
BURSERACEAE	40
RUTACEAE	46
PARTE SISTEMÁTICA B	55
TIPO 1	55
TIPOS 2-5	55
TIPO 6	55
TIPOS 7-11	55
TIPOS 12-14	55
TIPO 15	55
TIPOS 16-18	55
TIPO 19	55
TIPO 20	55
DISCUSIÓN	65
LITERATURA CITADA	74
APÉNDICES	80

ÍNDICE DE LÁMINAS

Tipo <i>Myrcia</i> 1	16
Tipo <i>Myrcia</i> 2	18
<i>Myrcia</i> actuales	20
Tipo <i>Lansea</i>	22
<i>Lansea</i> actuales	24
Tipo 1 <i>Cyrtonium</i>	27
Tipo 2 <i>Cyrtonium</i>	28
<i>Astronium</i> y <i>Cyrtocarpa</i> actuales	30
Tipo <i>Trichoscypha</i>	33
<i>Trychoscypha</i> actuales	34
Tipo <i>Pentaspadon</i>	37
<i>Pentaspadon</i> actuales	38
Tipo <i>Bursera</i>	40
<i>Bursera</i> actuales	43
Rutaceae Tipo 1	46
Rutaceae Tipo 2	47
Rutaceae Tipo 3	48
<i>Esenbeckia</i> actuales	50
<i>Zanthoxylum</i> actuales	52
Tipos generales 1 y 2	54
Tipos generales 3,4 y5	55
Tipos generales 6,7,8 y 9	57
Tipos generales 10,11,12 y 13	59
Tipos generales 14,15 y 16	61
Tipos generales 17,18 y 19	63
Tipos generales 19 y 20	64

RESUMEN

Material foliar del Eoceno medio de la Fm. Carroza en La Popa, Nuevo León, contribuyen al conocimiento sobre la paleodiversidad en México, especialmente del Noreste de donde poco se conoce de macrofósiles vegetales. La sección estudiada está constituida por alternancia de limolitas y areniscas y contiene paleosuelos que sugieren el desarrollo de un sistema árido. La identificación y descripción del material foliar se basó en la arquitectura foliar. De ca. 600 muestras revisadas, se escogieron 73 para su trabajo taxonómico detallado. Se identifican 10 tipos incluidos en diferentes familias y géneros: 2 spp. de *Myrcia*, 1 de *Lannea*, 2 de *Cyrtonium* n. gen., 1 de *Trichoscypha*, 1 de *Pentaspadon* y 1 de *Bursera*. Además, se describen 20 tipos indicando posibles afinidades a diferentes familias: Malvaceae, Anacardiaceae, Leguminosae, Burseraceae, Lauraceae, Boraginaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae y un tipo afín a helechos. Los elementos paleoflorísticos aquí descritos y la información geológica, sugieren que el ambiente en La Popa durante el Eoceno medio es comparable con el del trópico seco (con largas temporadas de sequía y corto período de lluvias). La información biogeográfica resalta la presencia de *Lannea*, *Pentaspadon* y *Trichoscypha* en México hace 50 millones de años, ya que actualmente se distribuyen en África, Asia y Oceanía. Importante es que durante el Paleógeno la diversidad de Anacardiaceae documentada para México sigue en aumento, y linajes de otros taxa actualmente importantes en América del Sur pueden reconocerse entre las nuevas plantas fósiles. Los ejemplos de las plantas identificadas continúan señalando que la biodiversidad actual de México tiene larga y compleja historia, a la que hay que seguir estudiando con una visión que conjunte aspectos paleo y neobotánicos, y en el que la geología como modeladora de la fisonomía del paisaje sean discutidas como elementos que impulsan procesos biológicos que generan diversidad.

ABSTRACT

Leaf material from the Middle Eocene of La Carroza Fm., La Popa, Nuevo León, contributes towards the knowledge of paleodiversity in Mexico, especially in the Northeast, where little is known about plant megafossils. The studied section is composed of alternating siltstones and sandstones, and contains paleosoils that suggest the development of an arid system. Identification and description of leaf material is based on leaf architecture. From ca. 600 reviewed samples 73 were chosen for their detailed taxonomic search. Ten types in different families and genera are identified: 2 spp. of *Myrcia*, 1 of *Lannea*, 2 of *Cyrtonium* n. gen., 1 of *Trichoscypha*, 1 of *Pentaspadon* and 1 of *Bursera*. Besides, 20 distinct types were described suggesting affinities with different families: Malvaceae, Anacardiaceae, Leguminosae, Burseraceae, Lauraceae, Boraginaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae and one type similar to a fern. The floristic elements described here and the geologic information suggests that the environment in La Popa during the Middle Eocene was comparable to the dry tropics (with large draught and short rain seasons). Biogeography highlights the presence of *Lannea*, *Pentaspadon* and *Trichoscypha* in Mexico some 50 million years ago, since they grow in Africa, Asia and Oceania today. It is important to highlight that during the Paleogene Anacardiaceae diversity in Mexico augmented, and that lineages of other taxa today important in South America are recognized among the new fossil plants. The identified plants continue exemplifying that extant biodiversity in Mexico has a large and complex history, whose study has to continue through the joint vision of paleo and neobotanical observations, and in which geology, as a modeler, of the landscape, and physiognomy have to be discussed as elements that impulse biological processes generating diversity.

INTRODUCCIÓN

Hay varios enfoques de investigación que permiten adentrarse en diversos aspectos de la vida pasada, hasta el momento el registro fósil es el único acercamiento que analiza su evidencia directa. Por ello, Calvillo-Canadell (2005) resume que las plantas fósiles proveen evidencia directa de la vida pasada, aportan la edad mínima conocida de la existencia de un grupo determinado y apoyan su historia biogeográfica; además, sirven como taxones adicionales que proveen nuevos caracteres o nuevos estados de carácter, y amplían la distribución temporal y espacial de los taxones.

El entendimiento del registro fósil en conjunto con aspectos geológicos permite integrar mejor las ideas sobre los cambios en floras del Cretácico en comparación con floras del Cenozoico. Estos cambios son más claros en el Paleoceno, donde realmente se pueden detectar, sobre todo al comparar plantas anteriores y posteriores a este tiempo. Aunque es mucho lo que falta por conocer de la vegetación del Paleoceno en el México actual, es importante saber que el registro fósil apoya la idea de una continuidad entre floras de altas latitudes y bajas latitudes de América del Norte (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). Tomando en cuenta lo anterior, el estudio sistemático representa una herramienta importante para la paleobiología, ya que provee un sustento en el rigor de los análisis, principalmente para los paleontológicos; además, provee información sobre la diversidad ancestral y genera datos para la reconstrucción de su filogenia o historia evolutiva. Pero para un buen complemento de estas disciplinas, se requiere conocer mejor la diversidad tanto existente como del pasado y los trabajos descriptivos cumplen un papel muy importante en la tarea de explorar la diversidad. Este tipo de trabajos es la base para líneas como la biología molecular, en la cual se están basando las filogenias que hoy se manejan y que tienen mejor consistencia al ser constatados con los datos morfológicos. Especialmente en paleobotánica, se hace necesario el uso del trabajo descriptivo, ya que, la mayoría de las veces, el tipo de conservación de los organismos solo permite hacer uso de la morfología o anatomía, en donde se encuentra información básica para otros tipos de estudios, como por ejemplo, en los fechamientos relativos de estratos geológicos o cuando se busca conocer los paleoclimas y paleoambientes. Gracias al trabajo descriptivo se tiene un conocimiento muy amplio hoy día sobre la afinidad de los fósiles con los grupos actuales o sobre su naturaleza taxonómica, y a través de este conocimiento se han generado importantes ideas sobre la historia de la vida; por lo tanto es un procedimiento indispensable en la tarea de buscar la relación de los fósiles con grupos actuales de una manera mejor sustentada.

La identificación de material foliar es complicada ya que desde los tiempos de Linné la identificación y reconstrucción de relaciones entre las plantas han sido basadas ampliamente en características de los órganos reproductivos. Aunque los caracteres de la flor y el fruto han sido muy útiles tanto en botánica como en paleobotánica, hay situaciones en las cuales esos órganos no están disponibles para los estudios; por ejemplo, las compresiones e impresiones de hojas son los macrofósiles más comunes de plantas, pero generalmente no están en conexión con sus respectivos órganos reproductivos (Leaf Architecture Working Group, 1999). Además, las hojas varían mucho su fisonomía al estar sujetas a diferentes ambientes, lo cual representa un problema al identificar plantas a partir de caracteres foliares. Sin embargo, hay estudios que sustentan la idea que las venas están relacionadas directamente con funciones de sostén y transporte en las plantas (Ackerly, 1999; Givnish, 1979 y Vincent, 1982, entre otros). Por lo tanto, se esperaría que los patrones foliares se mantuvieran constantes en todos los individuos de una especie determinada, aunque sus formas y tamaños varíen debido a diferentes condiciones.

La fisonomía de las plantas, que incluye caracteres foliares, representa respuestas adaptativas al ambiente, de tal manera que los análisis fisonómicos de asociaciones de hojas fósiles ofrecen en la actualidad una alternativa, no sólo para estudiar relaciones taxonómicas, sino también para estimar parámetros paleoclimáticos. Entonces, los estudios taxonómicos son la base para establecer este tipo de relaciones y la arquitectura foliar ofrece una importante herramienta en la identificación de material foliar fósil, al identificar sistemáticamente los caracteres informativos de las hojas que permiten reconocer diferentes niveles taxonómicos, incluyendo “especies” con base en hojas dispersas; estos caracteres también permitirían asignarla a una familia o alguna categoría taxonómica mayor. Esta herramienta ha sido utilizada principalmente con angiospermas dicotiledóneas con sistemas de venación complejos (Leaf Architecture Working Group, 1999). Hickey (1974) menciona que la arquitectura es el aspecto de la morfología que concierne a la configuración espacial y coordinación de aquellos elementos que forman parte de la planta sin considerar la histología, el origen o la homología. El término fue utilizado con ese sentido por Devadas y Beck (1971) y el término específico “arquitectura foliar” por Hickey (1971 a) y por Delevoryas y Gould (1971).

Sobre el registro fósil en México y la contribución de los registros de La Popa

Es importante analizar el registro fósil en México, y, especialmente por lo que a este trabajo concierne, tener una perspectiva general sobre que grupos se han obtenido a partir del análisis de sedimentos cenozoicos de México. Desafortunadamente, el registro de plantas del Paleoceno se

restringe a polen y por ello escapa al propósito de este trabajo. El trabajo combinado de macro y microfósiles de plantas con flor en México, hecho en los años recientes reúne más de 200 taxa identificados. Aunque este número de plantas identificadas es aún reducido como para sustentar una explicación conclusiva acerca de la integración de la vegetación en México, es suficiente para la reconsideración de algunas ideas sobre la evolución y distribución de algunos elementos de la flora Mexicana (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2006). Uno de los ejemplos de estas ideas a reevaluar, tiene que ver con el reconocimiento de familias tales como Anacardiaceae y Leguminosae en México. Tradicionalmente, la presencia de esas familias en México se interpretó como consecuencia del establecimiento del Istmo de Panamá, a través del cual pudieron haber llegado. Sin embargo, el registro fósil hasta ahora conocido en territorio Mexicano podría ampliarse al Cretácico y los miembros más antiguos colectados y aceptados provienen de sedimentos del Eoceno del Norte de México, sugiriendo una vez más la necesidad de reevaluación de ideas sobre la integración de la vegetación en las latitudes bajas de América del Norte (e.g., Magallón-Puebla; 1994a; González-Medrano, 1996; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005; Martínez Millán, 2000; Martínez-Cabrera, 2002; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002).

Otro caso importante sobre las floras terciarias en México es el de Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996) en el que reportan polen de *Ilex* y *Pinus* de sedimentos del Eoceno del NE de México. Estas plantas crecen hoy naturalmente en regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios, aunque tradicionalmente se consideraba que se habían originado al Norte de México durante el Plio-Pleistoceno. El peculiar caso de *Eucommia* (Eucommiaceae), reportada por Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994b) del Oligoceno de Puebla, sugiere extinciones en bastas áreas del mundo ya que este género sólo se distribuye en China en la actualidad, pero en el Paleógeno se distribuyó prácticamente por todo el hemisferio Norte. Otro ejemplo poco común es la presencia de *Statzia* (*incertae sedis*) en sedimentos de Tepexi de Rodríguez, ya que el único reporte anterior al de México es el de sedimentos de Oligoceno en Roth, Alemania (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994d). Otros casos que sugieren relaciones entre México y otras regiones del mundo son el reporte de Ramírez y Cevallos-Ferriz (2000b) de *Berberis* (Berberidaceae) y *Mahonia* (Berberidaceae) y el de Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales (1994) de *Copaiferoxylon* (Legumonisae), pues implican relaciones con América del Norte y del Sur, Asia y África desde hace cuando menos 30 Ma. No se puede dejar de mencionar el registro de *Hymenaea* del ámbar de Simojovel, Chiapas, reportado por Calvillo-Canadell (2000), el cual relaciona las plantas del Cenozoico de México con el Caribe y

África. Los trabajos de Ramírez et al. (2000) y Ramírez y Cevallos-Ferriz (2002) mencionan la presencia de *Haplorhus* y *Loxopterigyum* entre las plantas fósiles colectadas en México, que ahora crecen solo en América del Sur; también Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz (2001, 2005) dan detalle sobre la interesante presencia de *Inga* y *Pithecellobium*, cuya distribución en la actualidad es mayor en América del Sur que en América del Norte, pero los fósiles más viejos reportados provienen del Eoceno y Oligoceno de México.

El estudio de las plantas del Eoceno medio del noreste de México, aunque escaso, ha permitido reconocer una flora diversa que parece compartir sus elementos con floras de latitudes mayores y, a la vez, muestra una clara diferencia en la composición de la vegetación que creció hace 70 a 65 millones de años en la Formación Olmos de la Cuenca Carbonífera y en la Formación Cerro del Pueblo en la Cuenca de Parras (ambas de Coahuila), de las cuales seguramente se deriva la flora en cuestión.

Este estudio se enfoca en describir e identificar parte del material foliar de La Popa, pero también ofrece una descripción menos detallada de todos los tipos separados, para mostrar parte de la diversidad encontrada en esta localidad.

El material estudiado consistió en hojas y folíolos fosilizados colectados en La Popa, en el estado de Nuevo León, donde aflora la Formación Carroza, esta Formación es parte del grupo Difunta, el cual se extiende por lo menos hasta el Eoceno temprano en el área de la cuenca de La Popa, que representa el registro más occidental de rocas marinas eocénicas en el noreste de México (Vega-Vera, et al., 1989).

En la Formación Carroza sólo se ha llevado a cabo un estudio paleobotánico, el trabajo de Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz (2005) en el cual se describieron frutos de la familia Fabaceae, como son los de *Inga popensis* Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, *Chamaecrista eocenica* Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz y *Senna sousae* Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz.

El estudio de las impresiones de hojas y folíolos de la Formación Carroza en La Popa (Nuevo León) será importante en la documentación general del registro paleobotánico de México, y ofrecerá más información sobre los grupos que habitaban el Noreste de México durante el Eoceno y sobre algunos aspectos eco-morfológicos.

HIPÓTESIS

Por su localización geográfica la Formación Carroza de La Popa, durante el Eoceno debió contener plantas que sugieren la presencia de vegetación tropical, pero estudios paleopedológicos sugieren que el área fue árida. La predominancia de hojas y folíolos enteros y micrófilos hasta ahora recolectados en estos sedimentos, apoyan la idea de una vegetación tropical en esa paleoregión. Esta aparente ambigüedad entre registros, que deben complementarse, debe buscar explicación en algún tipo de estacionalidad, o acceso restringido a recursos (por ejemplo, el agua), por lo que se postula que en el área se desarrolló algún tipo de vegetación semejante a la del trópico seco actual.

OBJETIVOS

El objetivo de este proyecto es contribuir al conocimiento de la paleodiversidad en el noreste de México basado en las plantas representadas por hojas y folíolos dispersos, que crecieron durante el Eoceno en la actual cuenca de La Popa, Nuevo León. A través de su estudio taxonómico se contribuirá en generar una hipótesis sobre la forma y vías a través de las cuales este grupo de plantas llegó a formar parte importante de la vegetación actual de latitudes bajas de América del Norte (México). De forma específica se abordarán dos aspectos: 1- descripción / identificación de órganos vegetativos (hojas y folíolos) y 2) discusión sobre las implicaciones de la presencia de los grupos identificados en La Popa.

ÁREA DE ESTUDIO:

El área de estudio se encuentra localizada a 4km aprox. del poblado de San José de La Popa en el estado de Nuevo León. Esta zona se encuentra en las coordenadas 26°00'00" y 27°00'00" N y 100°30'00 y 101°00'00" W. En esta zona se recolectaron los especímenes estudiados en el presente trabajo, de localidades eocénicas de la Formación Carroza. La Formación Carroza es parte del Grupo Difunta, de edad Cretácico Tardío-Eoceno Medio y aflora en las Cuencas de Parras, y la parte Sur de Sabinas (Fig. 2). La Formación Carroza se encuentra yaciendo sobre la Formación Viento y la relación estratigráfica entre éstas es concordante.

Ha sido complicado datar la Formación Carroza, sin embargo, los ostreidos han sido claramente útiles para datar algunas de las formaciones del Grupo Difunta, los mismos son muy abundantes en las cuencas de Parras y de La Popa y cuatro especies de ostreidos del Eoceno inferior han sido reportados del estrato del Ypresiano de la Formación Adjuntas en La Cuenca de La Popa (Perrilliat y Vega,

1993): *Ostrea (Turkostrea) strictiplicata* Raulin y Delbos, *O. (T.) duvali* Gardner, *O. (T.) escondida* Perrilliat y Vega y *O. (?) popaensis* Perrilliat y Vega (Vega y Perrilliat, 2003). Entonces, estos registros en conjunto con los resultados estratigráficos antes obtenidos, permitieron inferir una edad relativa para la Formación Carroza de Eoceno Medio.

Es difícil determinar el espesor de la Formación Carroza debido a la falta de una sección expuesta continuamente, el adelgazamiento sindeposicional y a la complejidad estructural a lo largo de una soldadura que aflora en el área. Sin embargo, según especifican Lawton y Buck (com. pers., 2007), ésta tiene, al menos, unos 805 m de espesor.

La Formación Adjuntas como la definen McBride et al. (1974), consiste de estratos de espesor medio de limolitas, areniscas y conglomerados, con un espesor de 730 m. Por sus características litológicas y contenido faunístico, se interpreta como un depósito de facies marinas marginales, semejantes a las de un estuario, en una planicie costera, con etapas regresivas.

La Formación Viento tiene su localidad tipo en el Arroyo de La Tinaja (McBride et al., 1974). Es de distribución local en la Cuenca de La Popa, en especial formando parte del núcleo de los sinclinales Delgado y La Popa. Está constituida por areniscas y limolitas de grano fino a medio de color rojizo a guinda, con esporádicas intercalaciones de algunas calizas arenosas; dispuestas en conjunto en estratos delgados. Tiene 730 m de espesor.

La Formación Carroza yace de manera concordante sobre la Formación Viento y también fue definida por McBride et al. (1974) en el núcleo del sinclinal que se encuentra a 5 Km al SÉ de San José de La Popa. En este sitio la sección está constituida de terrígenos alternantes de limolitas y medios. Las limolitas presentan niveles bioturbados, en tanto que las areniscas son pardo amarillento a rojizo, de grano fino a medio, con estratificación lenticular y cruzada, y tiene canales de corte y relleno. Su distribución se localiza dentro del núcleo del sinclinal denominado La Popa, que toma su nombre del poblado de San José de La Popa. Por sus características litológicas se interpreta que su depósito ocurrió en facies de planicies aluviales; además, estudios recientes de Perrilliat et al; 2008 reportan el gasterópodo *Pachyichilus lawtoni* n. sp.i, cuya distribución actual está restringida a ríos y quebradas del este de México, el sistema del Río Panuco y Tamaulipas hasta el sureste de México (Hinkley, 1907; Pilsbry y Hinkley, 1910).

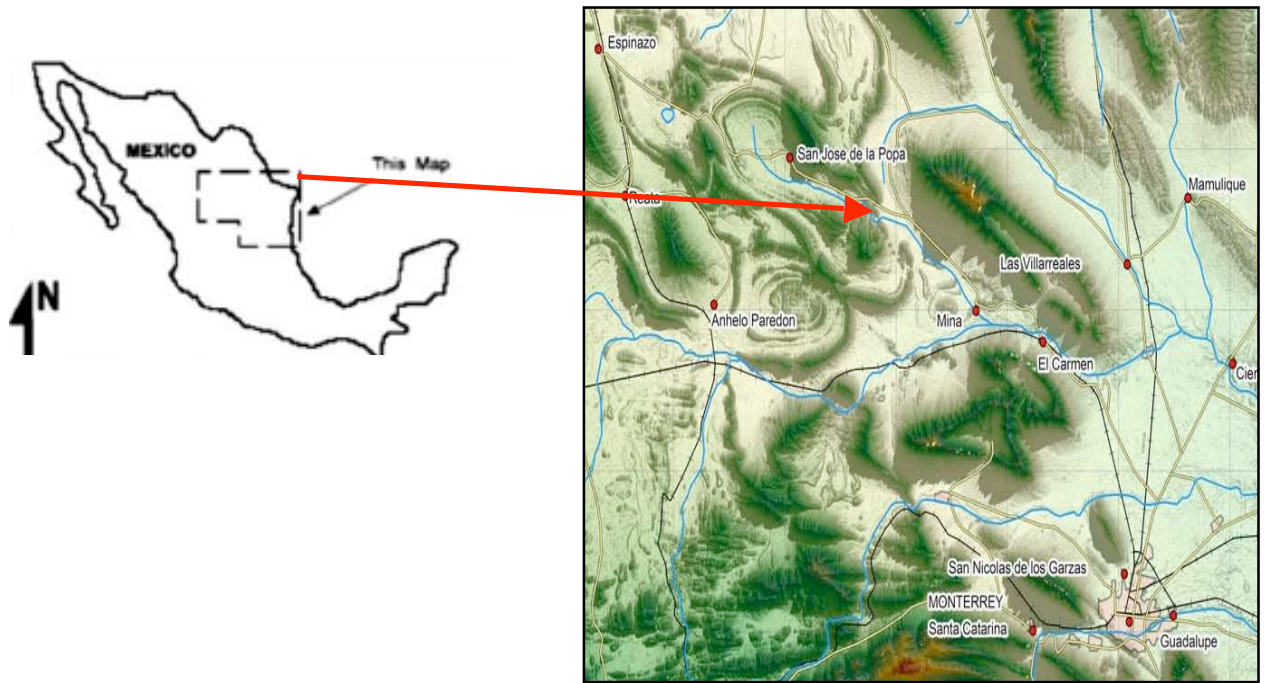


Fig.1. Ubicación de la zona de estudio a 4Km aprox. del poblado de San José de La Popa.



Fig. 2. Ubicación de La Cuenca de La Popa, en relación con la Cuenca de Parras en Sabinas (tomado de Perrilliat y Vega, 2003).

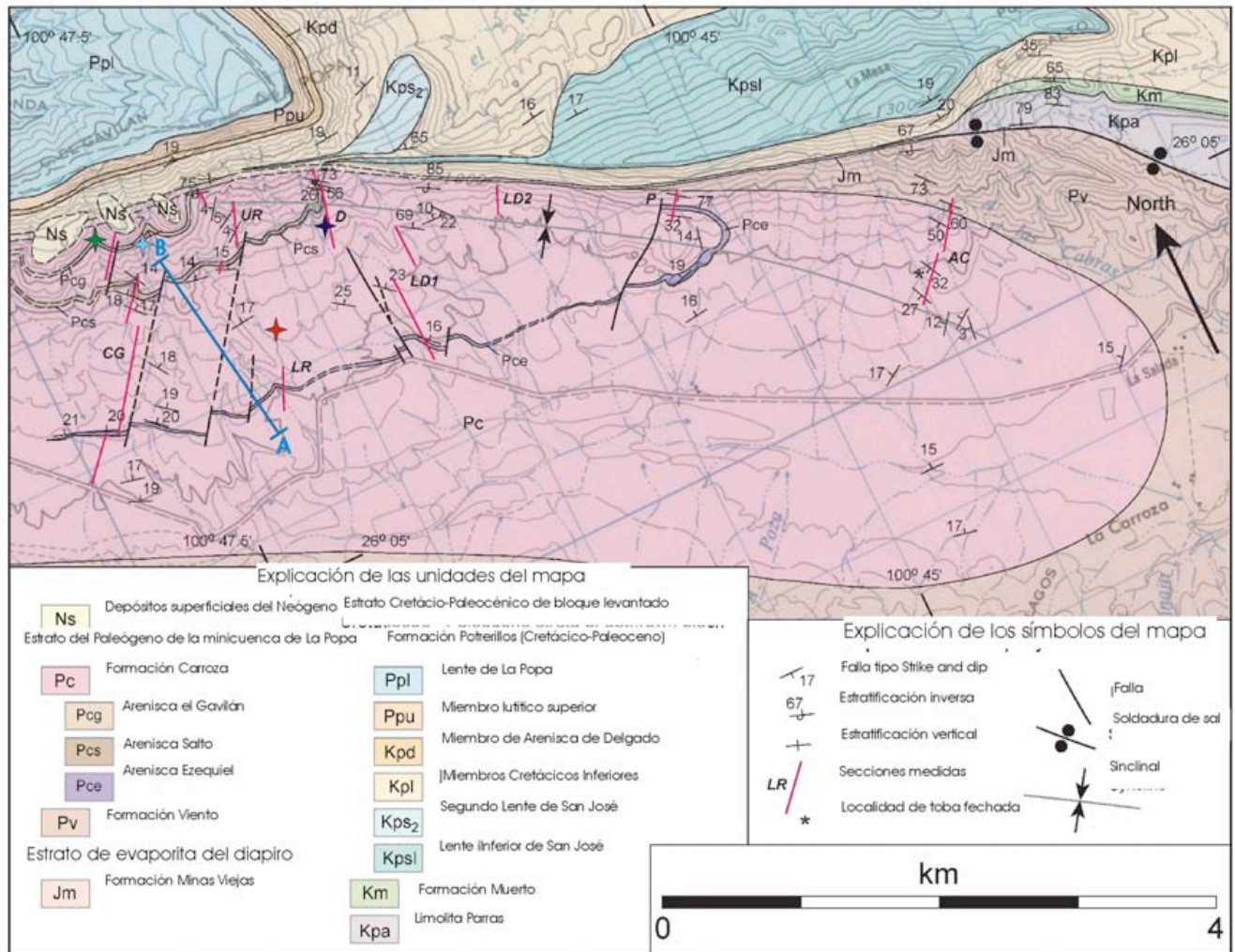


Fig. 3. Mapa geológico de La Popa, modificado de Lawton, com. pers. (2007). Las estrellas marcan los puntos de recolecta del material foliar de las diferentes familias descritas e identificadas en el presente estudio. ★ Tipos generales, Anacardiaceae; ★ Anacardiaceae; ★ Myrtaceae, Rutaceae; ★ Burseraceae. La línea A-B, marca la sección medida para la columna estratigráfica presentada en este estudio.

Paleosuelos de la Formación Carroza, en la cuenca de La Popa

El estudio de paleosuelos en la Formación Carroza es importante debido a gran cantidad de éstos. En estudios recientes, Buck y Lawton (com.pers., 2007) sugieren 197 paleosuelos en la Formación Carroza y los dividen en cuatro diferentes tipos: 1) halita, 2) yeso, 3) barita y 4) galerías y otros indicadores de pedogénesis.

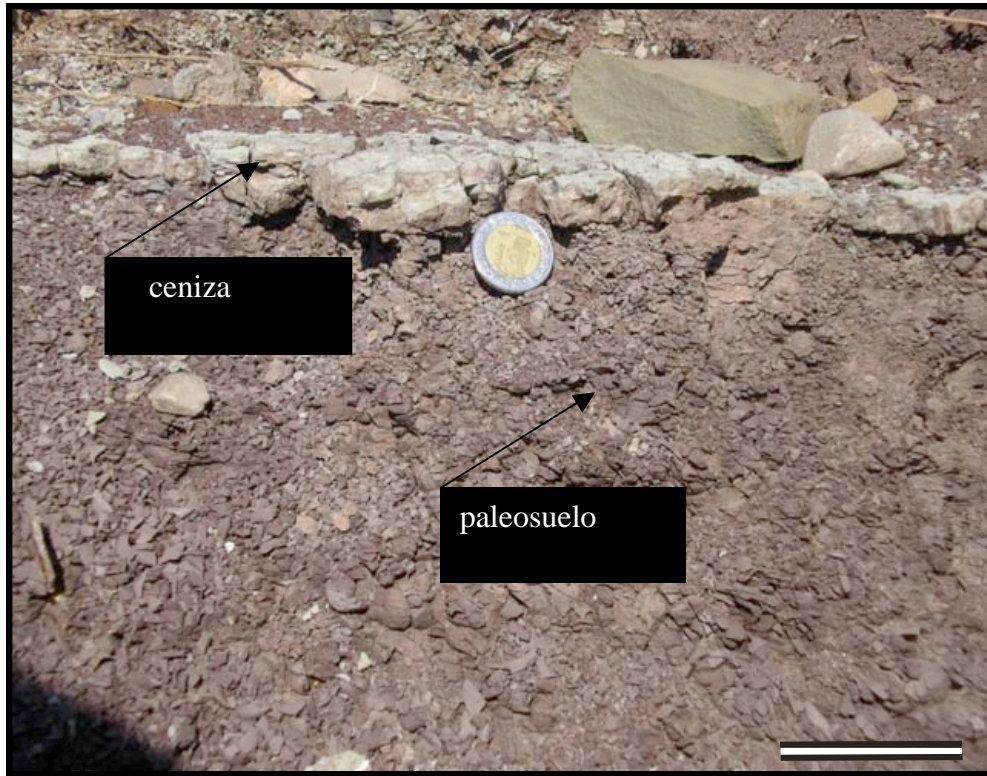


Fig. 4. Ceniza y paleosuelo observados cerca de la cima de la columna medida (escala = 1cm).

En 134 de los 197 paleosuelos se encontró estructura columnar, con halita de nivel local y con la fase I de yeso con bolas de nieve (Fig. 10; Lawton y Buck, com. pers., 2007), estos están presentes en todos los ambientes deposicionales, pero están mejor conservados en los horizontes con texturas arenosas.

Los paleosuelos de la Formación Carroza presentan cuatro grados de madurez incrementándose hacia los diapiros, indicando que las sales solubles se derivaron de las evaporitas diapíricas expuestas y transportadas en paleosuelos adyacentes por procesos fluviales y eólicos que operaron en un clima árido a semiárido. La Formación Carroza no contiene sales o sulfuros que pudieran servir como fuente de sales en la formación de paleosuelos. La presencia de carbonato en los paleosuelos indica la existencia de paleoclimas de zonas áridas o semiáridas y con falta de vegetación. Los estratos continentales en la cuenca salina de La Popa del noreste de México contienen una extraordinaria diversidad de paleosuelos no descritos previamente. Estos paleosuelos son raramente reconocidos en rocas del Pre-Neógeno, pero son importantes indicadores de paleoclimas áridos (Lawton y Buck com. pers., 2006).



Figura 5: Ejemplo de paleosuelo en La Popa, el mismo presenta estructura columnar, en un horizonte nátrico. Timothy Lawton, foto y com. pers., 2007)

MÉTODOS:

Colectas y observaciones geológicas: Se recolectó el material en 7 visitas a la localidad, en las cuales también se han hecho observaciones geológicas, las cuales se han incluido y se muestran más adelante en el texto, principalmente para elaborar una columna estratigráfica sencilla que permita mostrar la ubicación de los estratos con plantas en las diferentes localidades. También se han tomado en consideración los datos geológicos de los estudios que realizan los doctores Buck y Lawton, quienes realizan nuevos fechamientos y describen y analizan los paleosuelos. El material recolectado permanece en la litoteca del Instituto de Geología de la UNAM.

Preparación y observación del material fósil: Después de recolectado el material, se procedió a su preparación y limpieza con la ayuda de varios instrumentos pero en este caso, mayormente se usó un percutor Craftsman Mod. 402111, con la finalidad de descubrir completamente las partes preservadas de las láminas foliares. El material se revisó con un estereoscopio de luz Olympus SHZ, y se hicieron descripciones guiadas con el Manual de arquitectura foliar (Leaf Architecture Working Group, 1999).

Las mediciones de las dimensiones de los ejemplares y de los ángulos de ápice, base y venas, se hicieron usando un Vernier y un transportador, para una adecuada medición de los mismos, se hicieron dibujos con cámara lúcida los cuales no sólo fueron útiles en las mediciones sino que también dieron una mayor claridad en la observación de caracteres. El trabajo fotográfico fue fundamental para el desarrollo del proyecto, debido a que muchas veces no es posible sustituir el material fósil y es necesario mostrar gráficamente las características de los mismos. La fotografía fue realizada con una cámara digital SONY modelo DSC-F828.

Separación de tipos e identificación: El primer paso fue una revisión bibliográfica de floras del Cenozoico y actuales, en la cual se pudieran basar las propuestas en las identificaciones, que luego serían sometidas a una revisión comparativa y mayormente detallada.

Se revisó un total de 600 muestras de las cuales se hizo la separación de tipos, esta separación se basó, mayormente, en caracteres de la venación, puesto que se mantienen más constantes que los caracteres de dimensión o formas de la lámina. Sin embargo, también se incluyen los mismos en todo el mosaico que diagnostica cada tipo.

La parte sistemática de este trabajo comprende dos partes. La parte A comprende un total de 32 muestras que fueron identificadas y descritas a detalle con su respectiva asignación como holotipos y paratipos, y la parte B, en la que se incluyeron 41 muestras como tipos generales con descripciones menos detalladas que en la parte A y sin identificación de las mismas. Aunque en la parte B no se han identificado las muestras, se indican las afinidades con ciertas familias y géneros. Los especímenes escogidos para esta parte eran las más completos dentro del total de las observadas y además presentaban mejor conservación, de manera que los caracteres eran más claramente descriptibles. La observación de caracteres fue guiada principalmente en el Manual de Arquitectura foliar del Leaf Architecture Working Group (1999), pero también se consultó el “Plant Identification Terminology” (Harris y Harris, 1997) y Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno (1995) sobre palmeras fósiles de México para algunos caracteres; además el trabajo de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz (2005) fue muy importante para algunos casos particulares de caracteres en la familia Anacardiaceae.

Después de haber separado los tipos, se procedió a la búsqueda de afinidades y asignación de familias. En La Popa, la identificación se dio partiendo inicialmente de la separación ya realizada de tipos y de la revisión bibliográfica exhaustiva de caracteres foliares en diferentes familias. Después de asignadas las familias, la determinación de géneros se hizo a través de la revisión y comparación con material de herbario del Herbario Nacional de México (MEXU) y fotografías en línea de www.aluka

.org. Para una comparación más fina se revisó con hojas aclaradas disponibles para algunas familias en el Instituto de Geología, UNAM (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005).

La asignación de nombre genérico y específico al material descrito es un ejercicio sin validez de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Botánica (2000). Las asignaciones nomenclaturales serán válidas hasta la debida publicación del trabajo.

Cada tipo, con afinidad a familias del Orden Sapindales y de la familia Myrtaceae, lleva su descripción detallada; y se hace una descripción más somera de todos los tipos separados en general, para mostrar la diversidad encontrada en la localidad.

RESULTADOS:

Los resultados se dividen en dos partes, la de observaciones geológicas y la de descripción sistemática, a su vez esta última, tiene 2 subpartes, la A, que incluye la identificación y descripción de géneros en 4 familias distintas y la B, con la descripción de otros 20 tipos generales encontrados en La Popa. La descripción de los últimos 20 tipos es menos detallada y no incluye una identificación, sólo incluye la mención de posibles afinidades con diferentes grupos.

1-Observaciones geológicas y columna estratigráfica para la zona estudiada

Se realizó un levantamiento estratigráfico en una sección continua de la Formación Carroza en la parte central de la cuenca de La Popa, al pie del Cerro La Popa, en la porción sureste. Se midieron cerca de 2km obteniendo 240 m de espesor. La sección está bien expuesta como se observa en la figura 6, aunque hay horizontes que no se pueden identificar claramente. Se reconocieron los siguientes grupos litológicos: limolitas, areniscas, coquinas lagunares, cenizas y paleosuelos, los cuales están intercalados a lo largo de la columna. la base y cima de los estratos son rectas y paralelas.

Las limolitas presentan laminación paralela, intemperismo nodular y gradación; en algunas zonas se observa materia orgánica en la base. Hacia la mitad de la sección se encontraron grietas de desecación, bioturbación y huellas de ave (Fig. 7). Hacia la cima se encontraron fragmentos de maderas fósiles. En esta secuencia se observó un estrato de coquinas de color gris claro con fragmentos de moluscos, ostrácodos y oquedades de disolución.

Las capas de ceniza que se encontraron son de 5 a 12cm de espesor, desde la base de la columna hasta la parte media y siempre se encontraron intercaladas en la limolita.

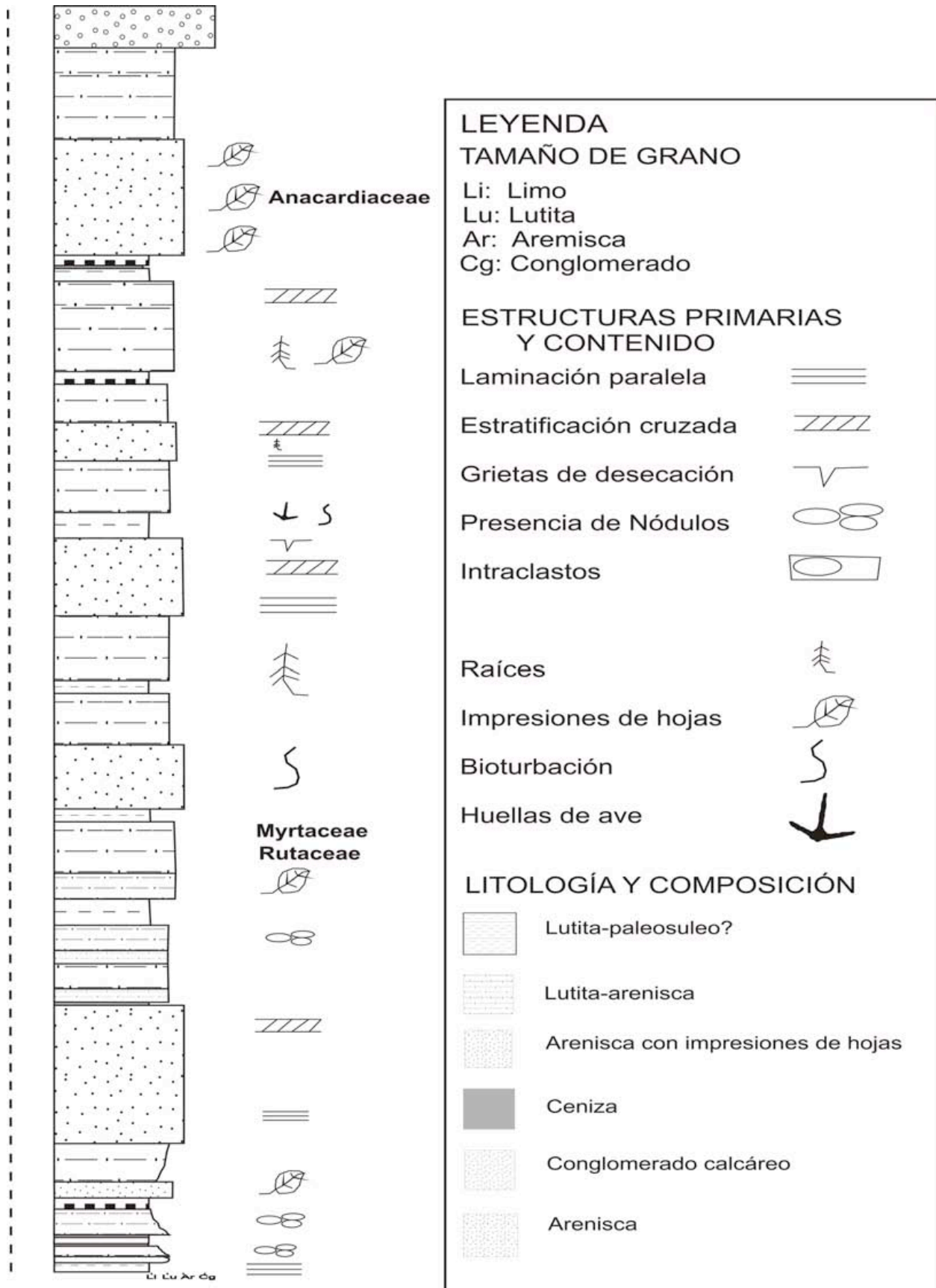


Fig. 6. Columna estratigráfica de la sección medida (información y edición proporcionadas por Ing. Geol. Judith Callejas, Ing. Geol. Berlaine Ortega e Ing. Geol. Daniel Bolaños).



Fig. 6. Fotografía mostrando las intercalaciones entre lutitas y algunos paleosuelos (P).



Fig. 7. Huella de ave encontrada en la mitad de la columna presentada.

Los paleosuelos que se observaron en la secuencia limolítica tienen entre 40 cm y 2m de espesor. Según Lawton (com. pers., 2007) en la Formación Carroza existen horizontes salinos, de yeso y barita, con raíces y galerías, los que observamos en el levantamiento realizado, aunque algunos sin estos indicadores. Las areniscas son de grano fino a medio con matriz calcárea, presenta laminación paralela y hacia la cima estratificación cruzada, los estratos son delgados a medios, hacia la cima de la columna se encontraron marcas de corriente dentro de la arenisca. Las impresiones foliares estudiadas en este trabajo se recolectaron en los estratos cercanos a la cima de la sección (Fig. 8).

En cuanto al ambiente de depósito de la Formación Carroza se pueden identificar facies de planicies aluviales y de inundación. Los horizontes de coquinas nos indican un período de deposición lacustre. Las características geoquímicas de los paleosuelos en la Formación Carroza sugieren que se desarrolló bajo condiciones áridas, debido a que se han encontrado paleosuelos de halita, barita y yeso, aunque para esta zona se sugiere la formación de estos por cuerpos de sal expuestos cerca.



Fig. 8. Estratos de areniscas cerca de la cima de la columna estratigráfica medida de donde se recolectó gran cantidad del material fósil.



Fig. 9. Impresiones encontradas en la cima de la columna presentada.



Fig. 10. Nódulos de yeso en paleosuelo de La FM Carroza (foto y com. pers. de Lawton y Buck, 2007).

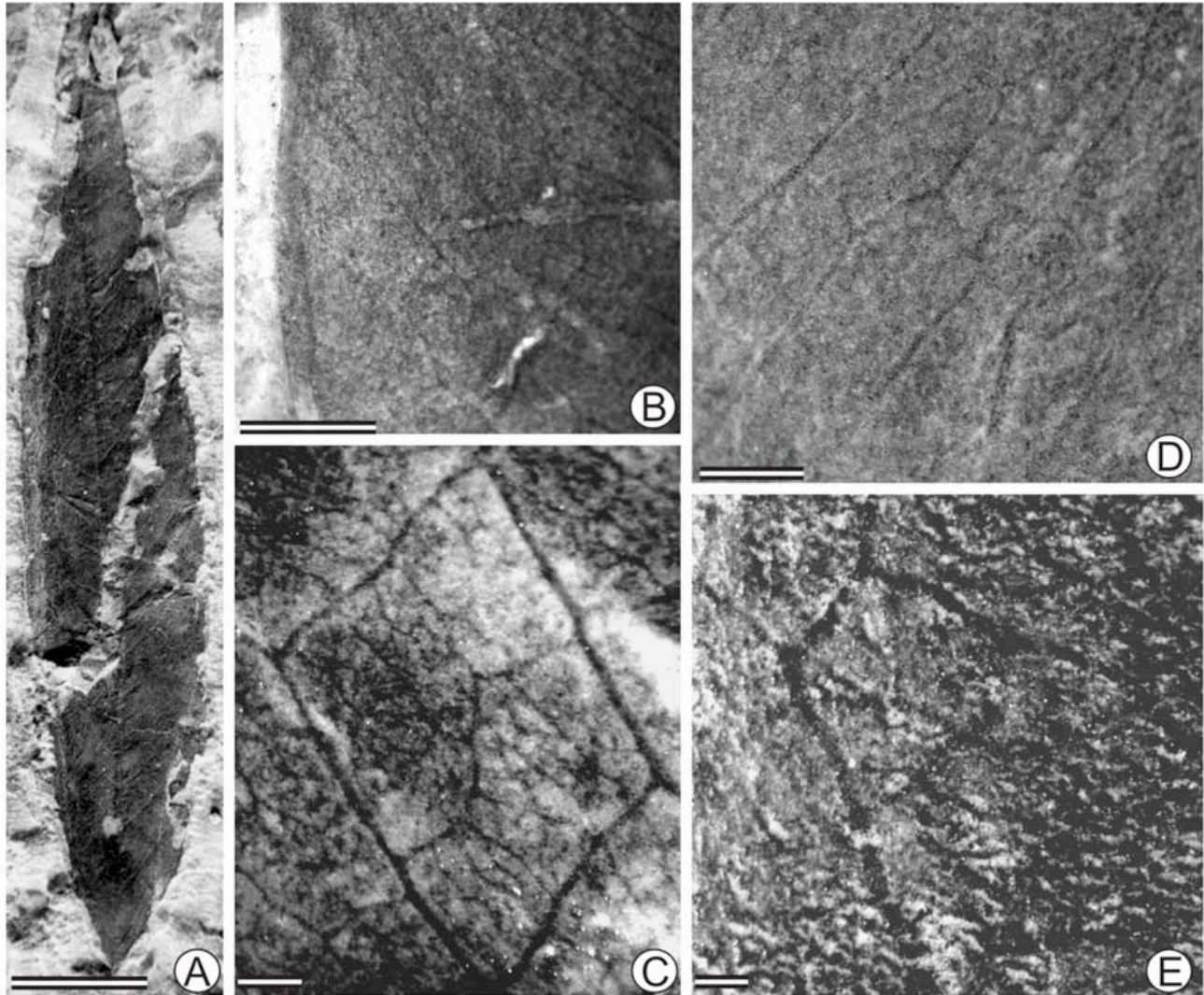
PARTE SISTEMÁTICA A

Lámina 1. Tipo *Myrcia* 1. A, espécimen fósil completo de paratipo (escala=1cm). B, se observa la vena secundaria intramarginal (escala=1cm). C y D, acercamientos de las venas de tercer y cuarto orden, formando retículos al azar (escala= 3 mm y 5 mm). E, se observan areolaciones de 4-6 lados formadas por el quinto orden de venación (1 mm).

Orden Myrtales

Familia Myrtaceae

Género- *Myrcia* DC. ex Guill.

Localidad: A 4.5 Km aprox. Del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México.

Coordenadas: 26°08'41 latitud norte, 100°47'18 longitud oeste.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

Tipo 1:

Número de especímenes revisados: 4.

Holotipo: PO-01

Paratipos: PO-02, PO-03, PO-06.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica con 4 cm de largo y 1 cm de ancho, micrófila (266.67 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 4:1. Margen entero. Ápice acuminado formando un ángulo agudo de 13°, base cuneada con ángulo agudo de 48°. La vena media se va adelgazando gradualmente desde unos 2 mm en la base, hasta unos 0.80 mm en el ápice (hasta donde se ha conservado). Venación primaria pinnada, venación secundaria con la presencia de una marcada intramarginal que corre paralela al margen de la hoja. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen hacia el ápice y la base. Los ángulos de las venas secundarias con respecto a la vena media se distribuyen de manera irregular a lo largo de la lámina, formando ángulos frecuentemente agudos de 50°, pero variando también entre 34° y 46°. Venas intersecundarias no muy marcadas. Venación terciaria reticulada al azar, forman ángulos agudos (entre 28° y 40°) con respecto a la vena media, variando de manera inconsistente en toda la lámina. Venación de cuarto orden poligonal regular reticulada con aréolas bien desarrolladas con 4-6 lados. El último nivel de venación es el quinto que corresponde con vénulas que se ramifican de 4-6 veces. La textura de la hoja al parecer es membranácea.

Tipo 2:

Número de especímenes revisados: 4

Holotipo: PO-08

Paratipos: PO-10, PO-09, PO-13.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica, con 6 cm de largo y 1.5 cm de ancho, micrófila (600 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 4:1. Ápice acuminado formando un ángulo agudo de 22°, base cuneada con ángulo agudo de 30°. Venación primaria pinnada, venación secundaria con la presencia de una marcada intramarginal que corre paralela al margen de la hoja. secundaria intramarginal. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen hacia el ápice y base, los ángulos de las venas secundarias con respecto a la vena media se distribuyen irregularmente en la base, pero en la parte media de la hoja y el ápice se distribuyen de manera regular manteniendo el ángulo en 40°. Venas intersecundarias bien marcadas, que se van dicotomizando. Venación terciaria poligonal regular reticulada, formando ángulos agudos entre 40° y 55° con respecto a la vena media, variando de manera inconsistente en toda la lámina.

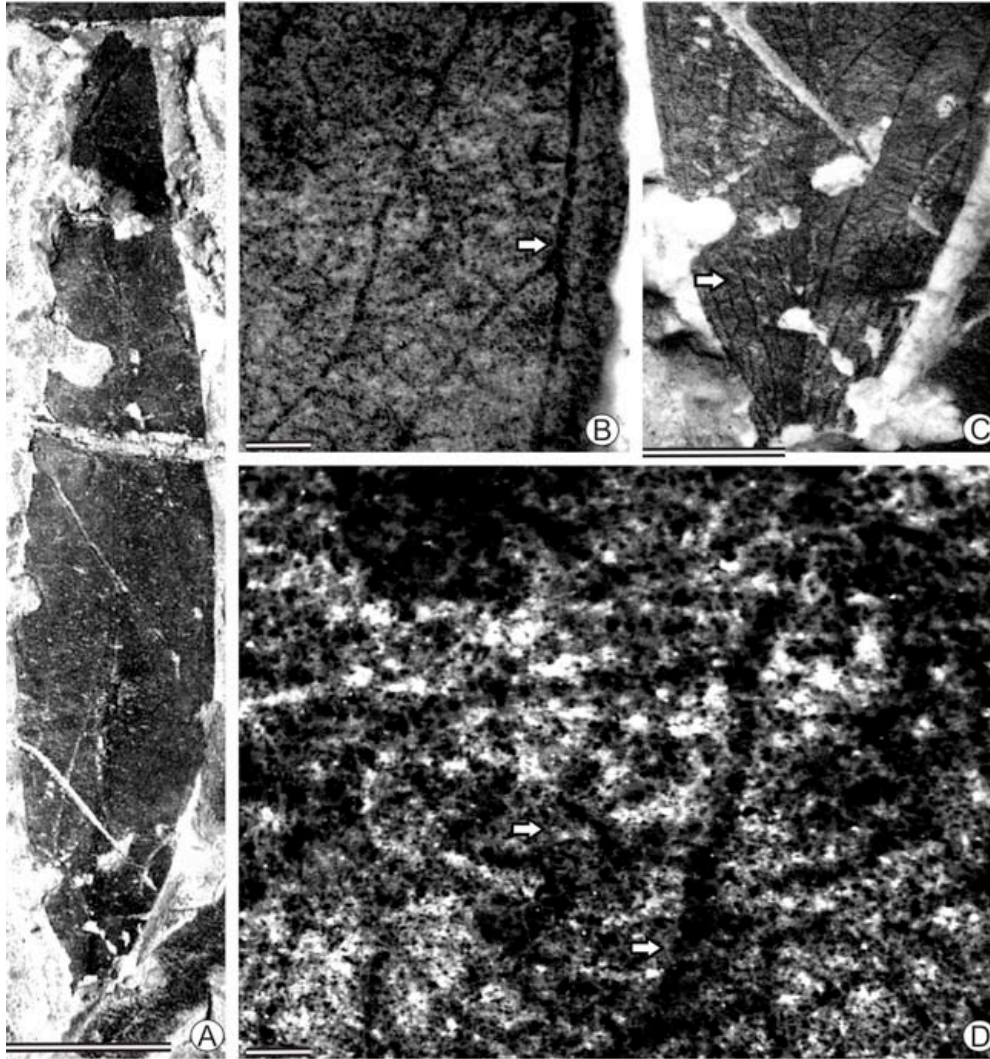


Lámina 2. Tipo *Myrcia* 2. A, espécimen completo del Holotipo (escala=4cm). B, acercamiento donde se observa la vena secundaria intramarginal (escala=2 mm). C, se observan las venas secundarias en la porción basal (escala=7mm). D, acercamiento de los patrones de tercer y cuarto orden, las vénulas se ramifican trse veces (escala=2 mm).

Venación de cuarto orden formando retículos al azar con areolas moderadamente desarrolladas. El último orden de venación es el quinto que corresponde con vénulas que se ramifican tres veces. La textura de la hoja al parecer es membranácea.

Comparación con taxa actuales: Las hojas fósiles con venación característica de Myrtaceae han sido bien reconocidas en el registro fósil de América del Norte y usualmente han sido ubicadas en géneros actuales que presentan marcadas venas intramarginales, como por ejemplo: *Eugenia*, *Eucalyptus*, *Calypttranthes* y *Myrcia* (Manchester et al., 1998). En La Popa, las hojas fósiles se identifican principalmente por dicha característica, además de presentar base cuneada, las venas

secundarias presentan un curso irregular con respecto a la vena media y los patrones reticulares son los órdenes de venación más altos.

Varios autores han mencionado la problemática en la separación de géneros en esta familia, por ejemplo Manchester et al. (1998) menciona que aun en los géneros actuales hay un traslapo de los patrones de venación en diferentes géneros, lo cual hace difícil delucidar entre diferentes estructuras foliares en esta familia. Este autor también menciona una importante diferencia entre *Eugenia* y *Syzygium*. *Eugenia* frecuentemente tiene venas intramarginales débiles, que serían más propiamente descritas como arcos sucesivos de las venas secundarias dentro del margen, mientras que *Syzygium* la presenta de manera más prominente. En los tipos fósiles, la vena secundaria intramarginal es prominente, por lo tanto, tendrían este importante carácter compartido con los especímenes descritos por Manchester et al (1998) del Eoceno Medio de Colorado. Sin embargo, los especímenes de Colorado tienen venas terciarias percurrentes irregulares, lo cual no se observa en los tipos fósiles de La Popa, sino que presentan patrones reticulados, lo cual es más frecuente en Myrtaceae que los patrones percurrentes. Aunque en la literatura, especialmente del registro fósil de Myrtaceae, se menciona la vena intramarginal menos prominente en *Eugenia*, tanto en este género como en *Myrcia* varían mucho los caracteres foliares, por lo tanto se revisaron ambos géneros. De *Eugenia* L., se revisaron las siguientes especies de fotografías aclaradas de Silva-Álvarez et al. (2006): *E. protenta* McVAugh, *E. patrisii* Vahl, *E. flavescens* DC., *E. tapacumensis* O. Berg, *E. puniceifolia* (Kunth) DC. y *E. biflora* (L.) DC. y 9 especies del herbario MEXU (Tabla 4). Al revisar estas plantas, todas tienen hojas con forma elíptica, ápice acuminado y base variando de cuneada (p.ej., *E. flavescens*, *E. patrisii* y *E. capuli* (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.), convexa (p.ej., *E. puniceifolia* y *E. biflora*) a redonda en *E. tapacumensis* O. Berg. Los tipos fósiles también tienen forma elíptica, ápice acuminado y base cuneada. Los espacios y regularidad en las venas secundarias varían entre las especies de *Eugenia*, pero la característica que constantemente se observa es la vena intramarginal típicamente débil y conformada por las venas secundarias en arcos subsecuentes. Esta característica es muy importante en el género y no aparece en los nuevos fósiles, por lo tanto, podría descartarse el género *Eugenia*, para la identificación de estos especímenes fósiles. Del género *Myrcia*, se hizo una revisión también de fotografías de hojas aclaradas de Viana-Cardoso y Das graças Sajo (2006). Estas son: *M. torta* DC, *M. bella* Cambess y *M. laruotheana* Cambess, y otras 33 (Tabla 4) se revisaron de especímenes de MEXU. La forma de las láminas de estas especies es elíptica (p.ej., *M. fosteri* Croat, *M. fallax* (Rich) DC., *M. calyptranthes* O. Berg, *M. calyptranthoides* y *M. arborescens* O. Berg),

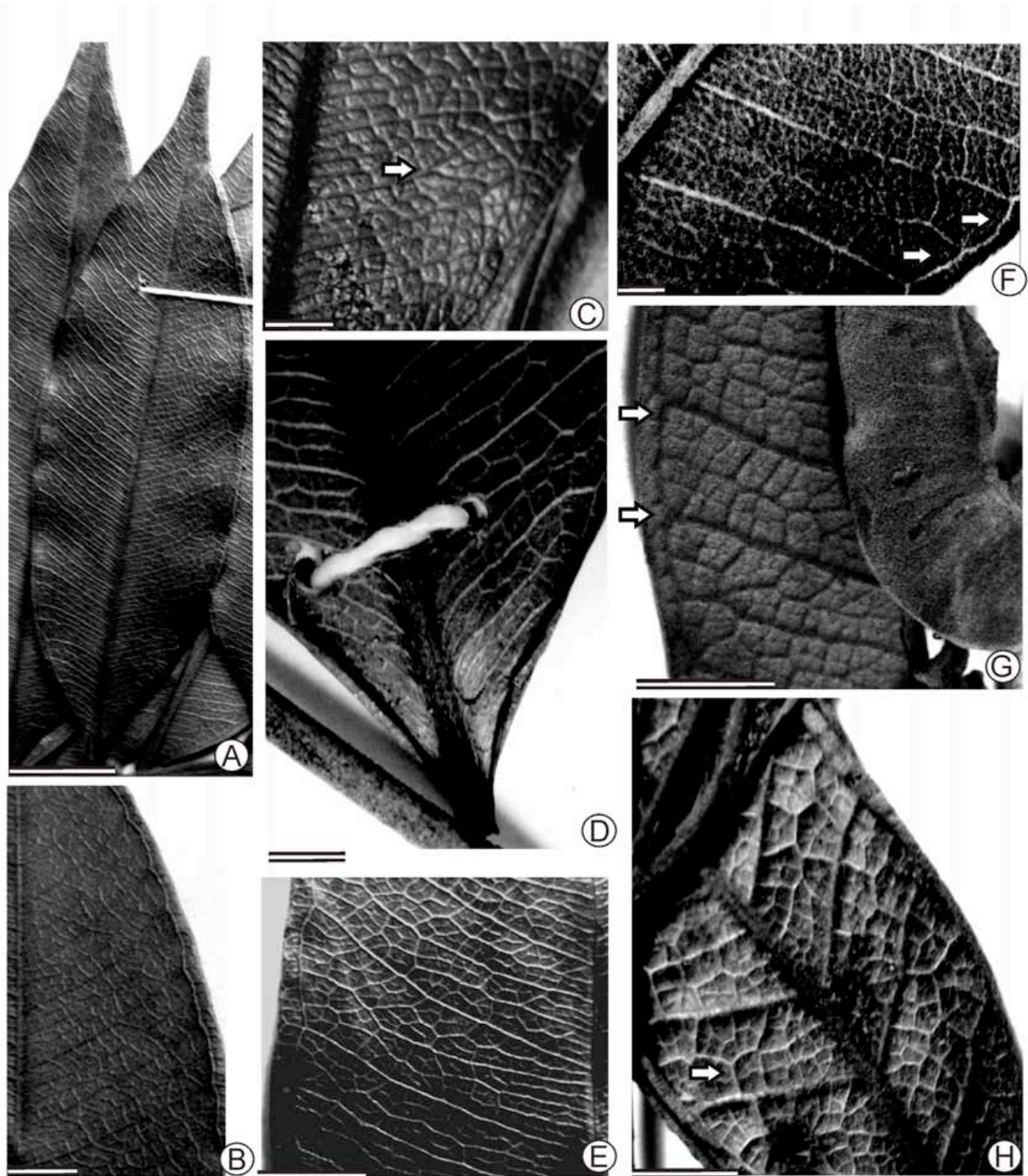


Lámina 3. Hojas de diferentes especies del género *Myrcia* (fotografías de MEXU). A, *M. mollis*, cursos de venas muy irregulares (escala= 0.5 cm); B, se ven los retículos formados por el tercer y cuarto orden y la vena secundaria intramarginal. (escala=1cm). C, Vena intersecundaria haciendo dicotomías en *M. mollis* (escala=2.5 mm) D, *M. coumeta*, se observan las venas en la porción basal como en los fósiles (escala= 0,5 cm) E, *M. coumeta*, patrones reticulares y presencia de aréolas bien desarrolladas de 3-6 lados. F, *M. mischophylla*, presencia de marcada vena intramarginal (escala= 1mm). G, *M. paivae*. se observa el curso de las venas secundarias a la secundaria intramarginal (escala= 4 mm). H, *M. affinis*, patrones muy regulares de tercer y cuarto orden (escala=4 mm).

es redonda (*M. bella* Cambess.), convexa (e.g. *M. acuminatissima* O. Berg y *M. albidotomentosa* (Amshoff) McVaugh) o decurrente (p.ej., *M. brasiliensis* Kiaersk). El ápice puede ser acuminado (*M. splendens* (SW.) DC., *M. acuminatissima* O. Berg, *M. affinis* Cambess y *M. anceps* O. Berg), abruptamente acuminado (e.g., *M. albidotomentosa*, *M. laurotteana*, *M. brevispitata*), convexo (p.ej., *M. bella*, *M. vacciniifolia* (O. Berg) Nied y *M. calyptanthes*) o redondo (p.ej., *M. torta*, *M. arboresecens* y *M. marginata*). En los fósiles, la lámina es elíptica, la base es cuneada y el ápice es acuminado en ambos tipos.

La vena intramarginal en *Myrcia* varía entre las especies. Esta vena es muy prominente (eg. *M. torta*, *M. bergiana* O.Berg, *M. calyptanthes*, *M. calyptanthoides* O. Berg, *M. coumeta* Aubl., *M. paivae*, *M. mischophylla* Kiaersk. y *M. vacciniifolia*), pero muy irregular en algunas otras especies revisadas (e.g., *M. brasiliensis* Kiaersk. y *M. breviramis* (O. Berg) D. Legrand). Lo que es común entre estas especies en cuanto a las venas secundarias, es que se ven inclinadas con respecto a la vena media, los espacios entre ellas son pequeños y las venas intersecundarias son muy frecuentes y bien desarrolladas, características que también presenta el fósil tipo 2, por lo que este tipo sería muy afín, entonces a este género. En cuanto a los patrones más altos de venación, forman retículos al azar en todas las especies revisadas, excepto en algunas especies como *M. affinis*, que forma polígonos regulares. Algunas especies de *Myrcia* presentan venas secundarias menos inclinadas con respecto a la vena media (obtusas) y formando arcos tendiendo a ser rectos entre las secundarias y la intramarginal, que es similar al fósil tipo 1, este tipo fósil 1 comparte además varios otros caracteres con diferente especies de *Myrcia*, como lo son con *M. affinis* (también con patrón de cuarto orden poligonal regular reticulado), *M. leptoclada* DC. y *M. mollis* (con venas intersecundarias que se dicotomizan) y *M. mischophylla* (venas terciarias en patrón reticulado al azar y cuarto orden en patrón poligonal regular reticulado).

Otro carácter muy importante a mencionar es que los especímenes fósiles presentan frecuentemente múltiples venas secundarias saliendo de la base, muy cercanas entre sí. Esto se observó en *M. coumeta*. Esta especie tiene hojas con ápice acuminado y base de convexa a redonda, vena secundaria intramarginal no tan débil como en *Eugenia*, pero no tan marcada como en varias otras especies de *Myrcia* (como el tipo 2, donde la vena intramarginal no es tan marcada como el tipo 1), y venación de tercer y cuarto orden en patrón reticulado al azar. Pero las venas secundarias forman ángulos más rectos similares a los que se observan en el fósil tipo 1 y 2, y además las vénulas se ramifican de 4-6 veces como el fósil tipo 1. Entonces, estos fósiles comparten varios caracteres con el género pero

distribuidos en diferentes especies, por lo que se ha decidido incluirlos en una sola especie con cierta variabilidad, pero esto mismo podría justificar la distinción de dos especies extintas de *Myrcia*, por lo que se deberá continuar buscando información que permita generar un mejor concepto de esta planta fósil.

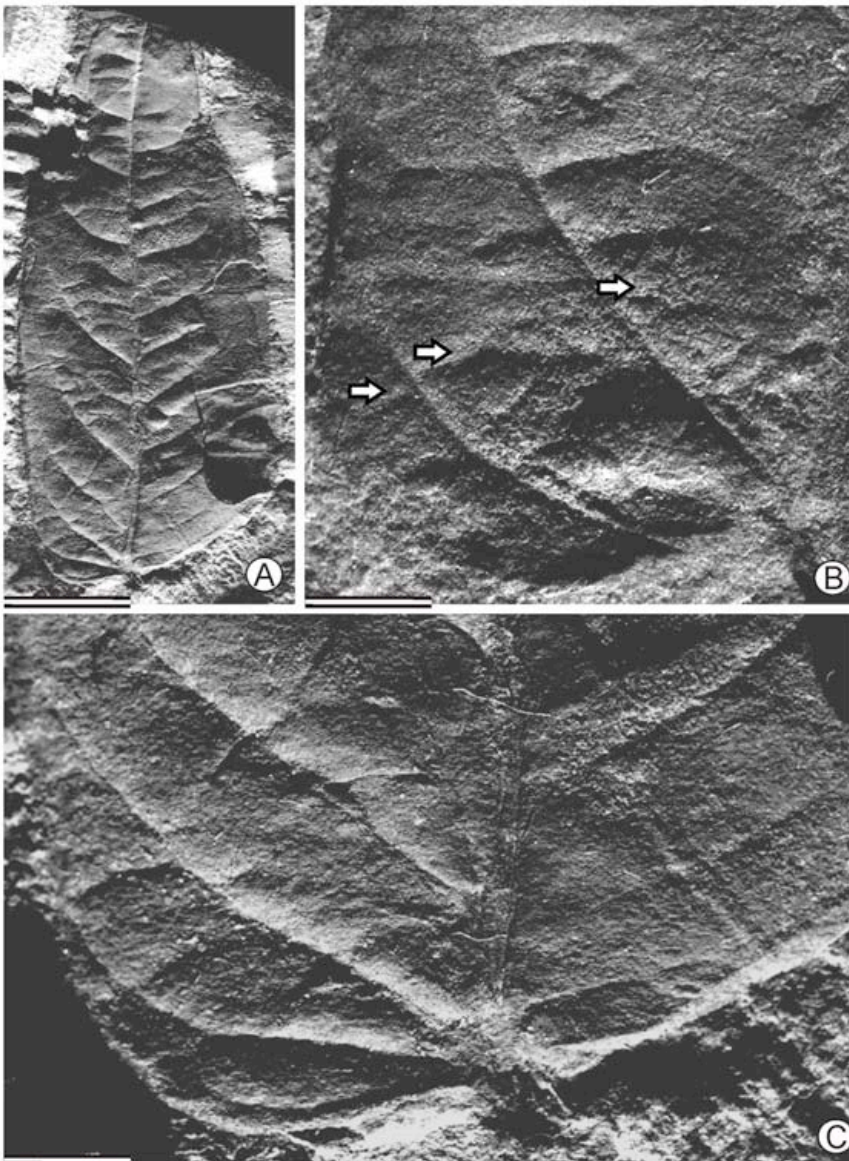


Lámina 4. *Lannea*. A, espécimen completo (escala= 1cm). B, acercamiento de la base, se observan las venas terciarias opuesto percurrentes (escala=1cm). C, acercamiento de la base, mostrando las 6 venas basales (escala=1.8 cm).

Familia Anacardiaceae

Género: *Lannea* A. Rich.

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México; entre los 26° y 26°10' de latitud norte y 100°40' y 100° 50' de longitud oeste.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

Número de especímenes revisados: 2 Holotipo: PO-25.

Paratipos: PO-27, PO-32.

Descripción: Hoja simple, ovada, asimétrica en su base, con 8.4 cm de largo y 3 cm de ancho, micrófila (1680 mm² de tamaño laminar). Proporción largo / ancho de 2.8:1. Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen entero.

Ápice convexo formando un ángulo agudo de 65°, base cordada de un lado y convexa del otro, con un ángulo obtuso de 92°. Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil con 6

venas basales. Las venas secundarias se muestran opuestas entre sí con respecto a la vena media. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen gradualmente hacia el ápice, los ángulos van aumentando gradualmente hacia la base y ápice, de 70° en la base, 60° en la parte media de la hoja 80° en el ápice. Venas intersecundarias bien marcadas. Venación terciaria opuesto percurrente, con curso sinuoso y ángulos que varían entre 120° y 140° con respecto a la vena media, incrementándose exmedialmente. Un dato interesante es que las venas terciarias muchas veces, al cruzar entre las secundarias, causan la apariencia de formación de arcos prominentes entre las secundarias. Venación de cuarto orden formando retículos al azar. Venación de quinto poligonal regular reticulada. Venación de sexto orden formando areolaciones de 4 lados. La textura de la hoja al parecer es coriácea o cartácea.

Comparación con taxa actuales: Como el fósil, en las hojas y folíolos de las especies de la familia Anacardiaceae, se presentan caracteres como las bases asimétricas con combinaciones de diferentes formas (convexa, cuneada, cóncava, etc), venación terciaria en patrones percurrentes y de ordenes más altos formando retículos. La venación secundaria cladódroma ha sido asociada a la familia Anacardiaceae y como ayuda para distinguirla de su grupo hermano, la familia Burseraceae (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). Sin embargo, en el material fósil de La Popa, se da comúnmente la venación secundaria broquidódroma débil, y éste parece ser un carácter con el que se discriminan bastantes géneros en Anacardiaceae, teniéndolo, además de *Lannea* (donde se ha ubicado al fósil), géneros como: *Melanochyla* Hook.f., *Ochoterenaea* F.A. Barkley, *Pentaspadon* Hook.f., *Semecarpus* L.f. y *Trichoscypha* Hook.f (Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). En *Melanochyla* las especies tienen el ápice convexo, como en el fósil, pero tiene 8 venas basales y espaciamiento regular entre las secundarias, además tiene un aumento abrupto de ángulos de las secundarias hacia la base, lo cual lo diferencia del fósil. En cuanto al género *Ochoterenaea*, hay varios caracteres que difieren del fósil, como las bases de los folíolos que son de forma combinada de cóncava y convexa, en general. Otras características que difieren entre los representantes de este género y el fósil, son el ápice, que es acuminado, el espaciamiento irregular entre las secundarias y las venas intersecundarias débiles. Al comparar con el género *Pentaspadon*, la forma de la base (cóncavo/convexa), forma del ápice (acuminado), el espaciamiento y distribución de espacios y ángulos de las venas secundarias (regular para ambos caracteres) permite descartarlo. *Semecarpus* tiene folíolos claramente diferentes del fósil, con bases decurrentes o convexas y ápices rectos o acuminados y venación terciaria alterno percurrente; caracteres que no se observan en el fósil.

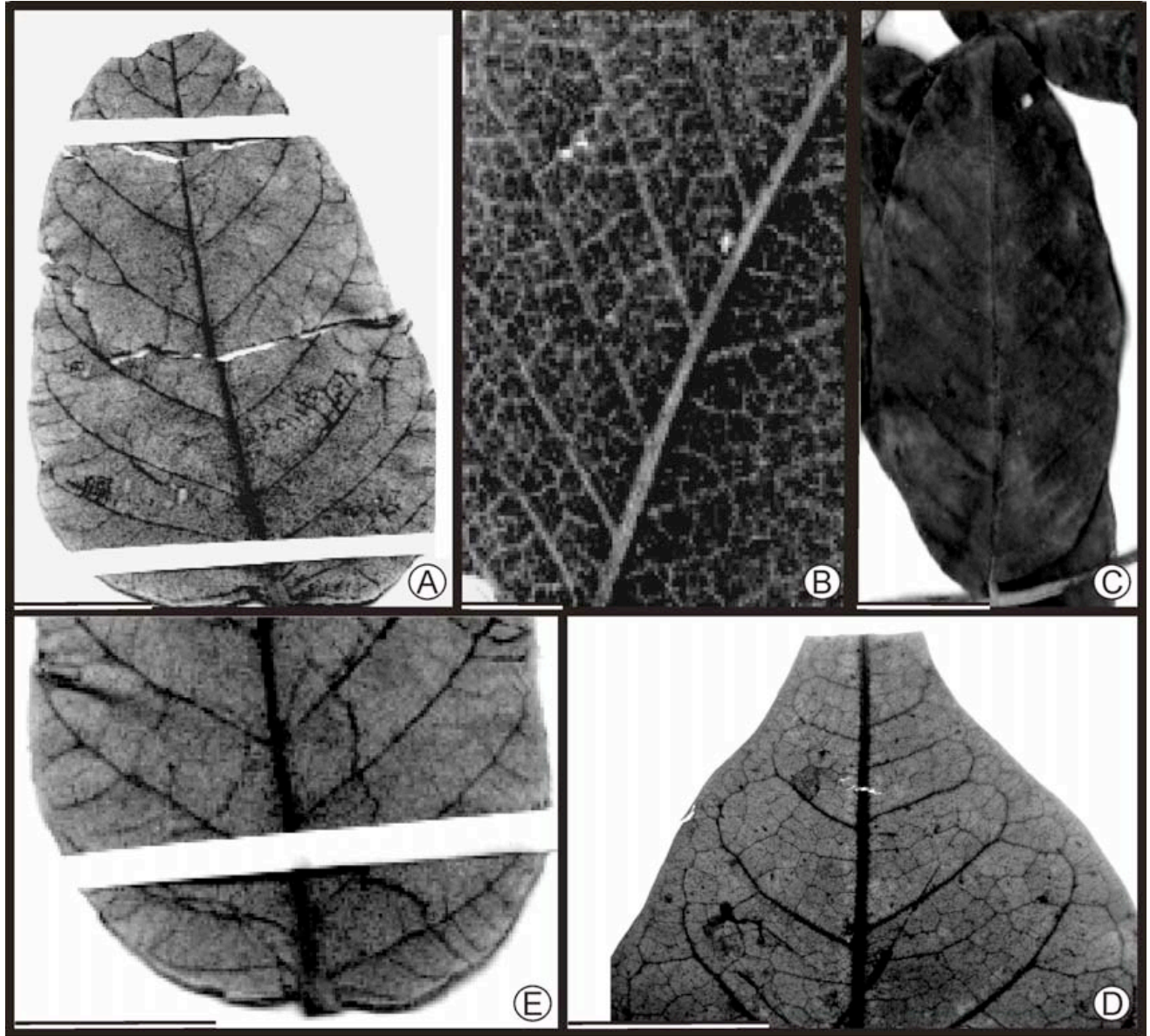


Lámina 5. Folíolos de diferentes especies de *Lannea* actuales (fotos de [www. Aluka.org](http://www.Aluka.org)). A, folíolo completo de *L. schimperi* con la base cordada/convexa (escala= 1cm). B, acercamiento de los patrones en *L. edulis*, venas terciarias claramente opuesto percurrentes (escala= 2.5 mm).C, folíolo de *L. barteri* con venas secundarias broquidódromas débiles (escala= 1cm). D, parte apical de folíolo aclarado de *L. grandis* (tomado de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). E, acercamiento de la base de *L. schimperi*, obsérvense las venas basales muy similares al fósil y la disposición de venas secundarias y terciarias (escala= 1cm).

Finalmente, *Trichoscypha*, tiene caracteres en sus hojas que son similares con los del fósil, pero es un género con mucha más variación, especialmente en las formas de ápice y base que *Lannea*, incluso dentro de una misma especie de *Trichoscypha*, pueden variar mucho las formas. Aunque también en este género se dan caracteres como ápice convexo, patrón secundario broquidódromo débil (pero que también puede ser broquidódromo) y patrón terciario percurrente, éstos no son caracteres que

dominan en los especímenes revisados, sino que es más común que presenten base convexa, ápice acuminado y patrón terciario reticulado; además tiene varios representantes que tienen venación secundaria formando arcos claros. De esta manera, el fósil comparte más caracteres con *Lannea* A. Rich. Este es un género que se ubica en la tribu Spondieae, junto con los géneros: *Pegia* Colebr., *Poupartia* Comm. ex Juss., *Spondias* L., *Sclerocarya* Hochst. y *Tapirira* Aubl.. Su distribución actual se restringe a los trópicos de África y cuenta con unas 89 especies.

Los especímenes fósiles reúnen todas las características del género *Lannea*, pero comparte particulares caracteres con distintas especies dentro del mismo, mostrando un interesante mosaico de caracteres (Tabla 3).

El fósil tiene lámina ovada como *L. schimperi* Hochst. ex. A. Rich., *L. edulis* (Sond.) Engl.) y *L. ambigua* Engl.. En *Lannea*, la mayoría de los folíolos, son elípticos, salvo algunas excepciones tales como la forma redonda en *L. humilis* Oliv., la obovada en *L. schweinfurthii* Engl. y la forma lanceolada en *L. fruticosa* Hochst.; también la mayoría de los folíolos revisados son simétricos. El fósil se ve asimétrico con una base cordada de un lado y convexa del otro; este carácter no se observó en ninguna de las muestras de herbario revisadas, pero la forma cordada en la base sí parece ser común en el género, aunque se presenta siempre con simetría, como *L. discolor* (Sond.) Engl., *L. schimperi*, *L. stolzii* Engl. & Brehmer, *L. egregia* Engl. & K. Krause y *L. floccosa* Sacleux, mientras algunas otras especies tienen la base convexa, como en *L. schweinfurthii*, *L. ambigua* Engl., *L. microcarpa* Engl. & K. Krause y *L. nigritana* Scott-Elliot. Algunas de las especies se salen de este patrón en las bases, como *L. welwitschii* (Hiern) Engl., que tiene una base convexa de un lado y cóncavo/convexa del otro, *L. barteri* (Oliv.) Engl. que la tiene cóncavo/convexa de ambos lados, al igual que *L. glaberrima* Engl. & K. Krause y en especial *L. humilis* (Oliv.) Engl. que la tiene redonda. En cuanto al ápice, es convexo en la mayoría de las especies observadas, como en *L. egregia* Engl. & K. Krause, *L. antiscorbutica* Hiern y *L. acidissima* A. Chev., carácter que comparten con el fósil. El margen entero es un carácter compartido entre el fósil y todas las especies actuales revisadas, a excepción de *L. rubra* Hiern y *L. alata* Engl., donde es crenado. En cuanto a las venas basales es muy interesante como su número cambia en las diferentes especies de *Lannea*. En el fósil se observan 6 venas basales, lo cual también se observa en *L. velutina* A. Rich; mientras que, *L. angolensis* Fernandes & Mendes y *L. katagensis* Van der Veken tienen 7; *L. schweinfurthii*, *L. floccosa* y *L. welwitschii* tienen 5; finalmente, *L. stolzii* sólo tiene 3.

Todas las especies de este género presentan venación primaria pinnada, tal como en el fósil; la

venación secundaria varía entre ecucamptódroma (p.ej., *L. angolensis* y *L. edulis* Engl.) y ligeramente broquidódroma (p.ej., *L. zenkeri* Engl. & K. Krause, *L. microcarpa*, *L. nigrítana*, *L. frutícosa* (Hochst ex A. Rich.) Engl. y *L. humilis*). El caso del fósil es muy especial, ya que se ven arcos incompletos en la base, como un patrón broquidódromo débil; pero, al acercarse al ápice, las venas secundarias parecen formar arcos. Esta combinación de dos patrones secundarios en la misma especie parece encontrarse a menudo en la tribu Spondieae y en realidad, es un patrón que se ve distinto por reducción de espacio hacia el ápice, haciendo las venas secundarias más juntas y dando la impresión de formar arcos (Dra. Teresa Terrazas. com. pers., 2008). Las venas intersecundarias son bastante frecuentes en los especímenes fósiles, lo cual también se presenta en *L. schimperi*, *L. nigrítana* y *L. frutícosa*; pero, se presentan de manera menos frecuente en *L. antiscorbutica*, *L. discolor* y *L. velutina* A. Rich. Sin embargo, algunas especies no presentan venas intersecundarias como *L. angolensis*, *L. zenkeri*, *L. katagensis*, *L. edulis* y *L. barteri*. En cuanto al patrón terciario, casi todas las especies lo presentan percurrente, ya sea alterno (p.ej., *L. schimperi*, *L. welwitschii* y *L. angolensis*) u opuesto (p.ej., *L. katagensis*, *L. edulis* y *L. barteri*), algunas veces también se presenta reticulado al azar (p.ej. *L. glaberrima*, *L. humilis* y *L. weileri*). En los fósiles estudiados la venación terciaria es opuesto percurrente, siguiendo cursos sinuosos y ángulos creciendo exmedialmente. Al comparar este orden de venación con el de las especies de *Lannea* en www.aluka.org, parecen ser en su mayoría, poligonal regular reticulado y sólo en algunos casos, reticulado al azar. Sin embargo, *L. schimperi* la presenta opuesto percurrente y esta es la especie, entre las revisadas, con la que los especímenes fósiles comparten más caracteres, éstos son: forma ovada de la lámina, pecíolo corto, ápice convexo, venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil, venación terciaria opuesto percurrente con curso sinuoso y decreciendo exmedialmente y venación de cuarto orden reticulada al azar. Aunque el parecido es bastante cercano, las diferencias justifican el reconocimiento de una nueva especie de *Lannea*, que además señala la necesidad de conocer más órganos de esta planta que permitan su reconstrucción y mejor comparación taxonómica.

Género: *Cyrtonium* gen. nov. Rodríguez-Reyes y Cevallos-Ferriz

Especies: *Cyrtonium*. sp. nov. 1. Rodríguez-Reyes y Cevallos-Ferriz

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México; entre los 26° y 26°10' de latitud norte y 100°40' y 100° 50' de longitud oeste

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

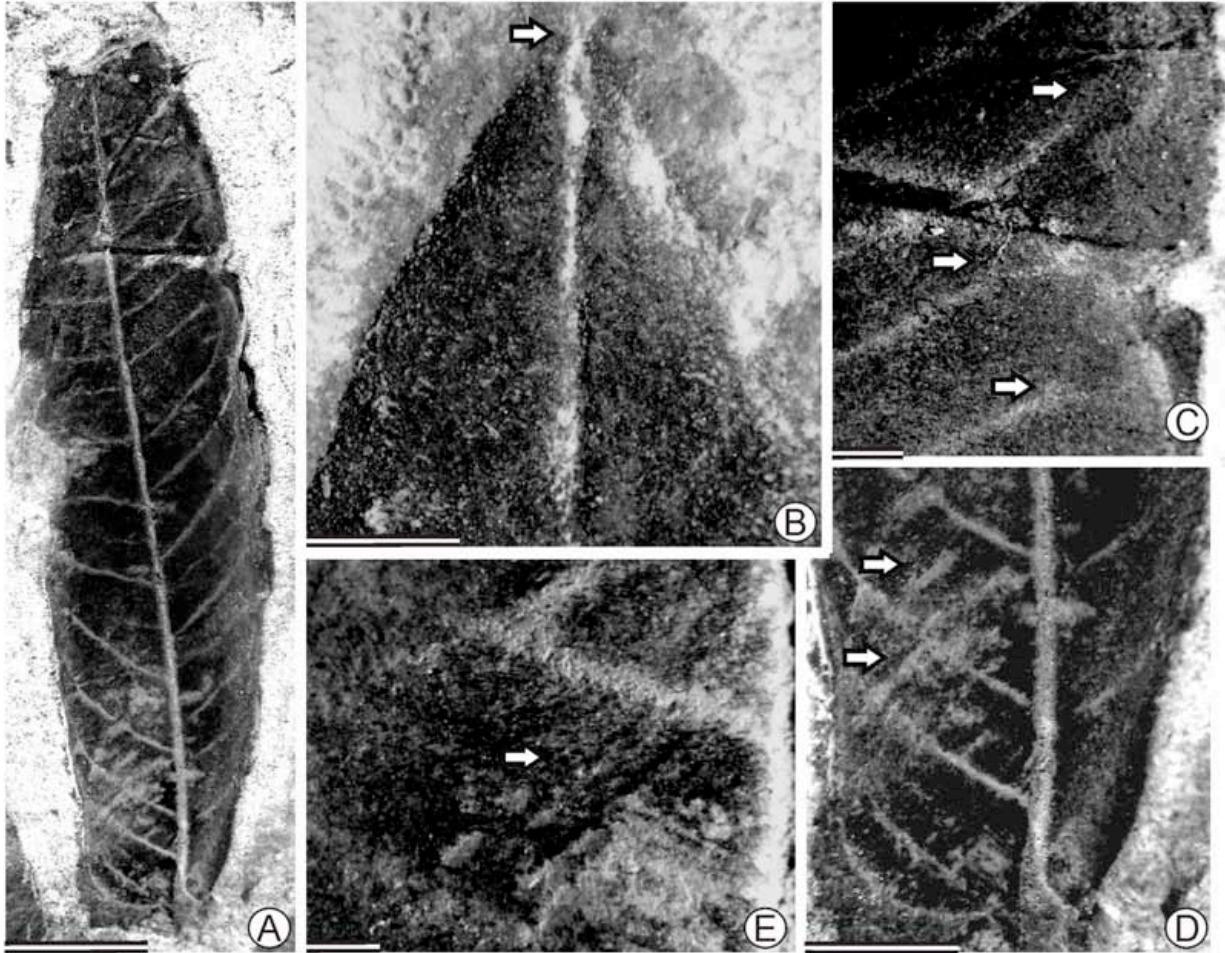


Lámina 6. Tipo 1 *Cyrtonium*. A, ejemplar completo del tipo 1, se observan las venas secundarias (escala= 1.7 cm) B, ápice de paratipo, la flecha señala el mucrón (escala= 0.5 cm). C, Venas secundarias cladódromas II (escala=1mm). D, base asimétrica, se observan las venas terciarias opuesto percurrente; E, acercamiento de los retículos formados por las venas de cuarto (escala=0.4 cm).

Edad: Eoceno medio.

Tipo 1:

Número de especímenes revisados: 3

Holotipo: PO-37.

Paratipo: PO-38, PO-41.

Descripción: Hoja simple, elíptica, asimétrica en su base, con 6 cm de largo y 2 cm de ancho, micrófila (744 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 3:1. Margen entero. Pecíolo inserto en la base de la lámina. Ápice convexo formando ángulo agudo de 51°; base redonda/convexa formando ángulo obtuso de 92°. Venación primaria pinnada, venación secundaria cladódroma II. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen hacia el ápice y hacia la base, y los ángulos van

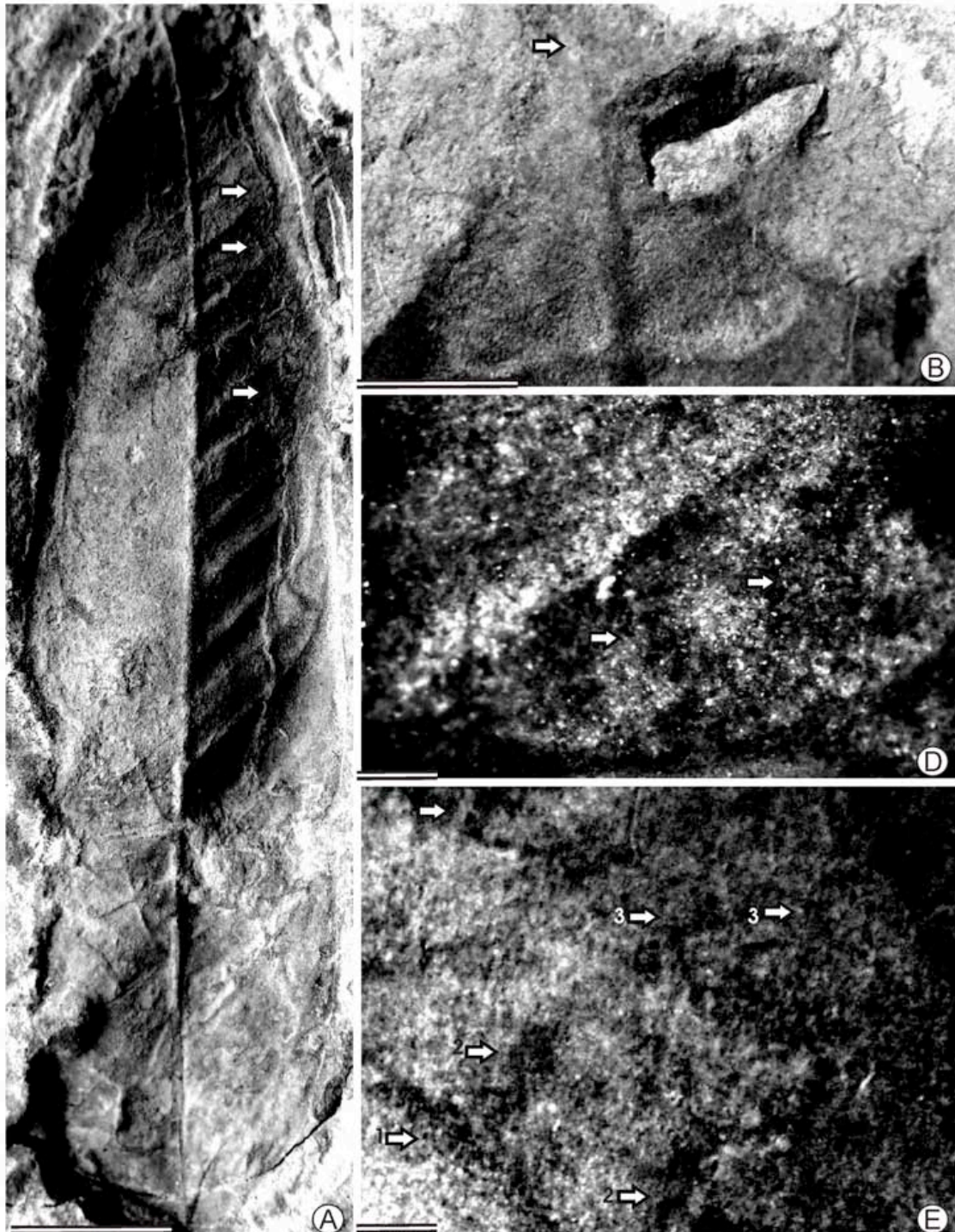


Lámina 7. Tipo *Cyrtonium* 2. A, espécimen completo del holotipo, se observan las venas secundarias broquidódromo débiles (escala=1 cm). B, se observa el mucrón (escala= 4mm) D, venas terciarias en patrón percurrente (escala=1mm). E, otro acercamiento mostrando las venas terciarias opuesto percurrentes (escala=1mm).

aumentando hacia el ápice y la base, variando de 60° en la base, 41° en la parte media y 90° en el ápice. Venas intersecundarias marcadas y frecuentes. Venación terciaria formando un patrón

percurrente que podría ser mixto u opuesto, con curso recto y ángulos que decrecen exmedialmente en relación con la vena media, variando entre 30° cerca de la vena media, hasta 160° cerca del margen de la hoja. Venación de cuarto orden reticulada al azar y venación de quinto orden también formando un retículo. La textura de la hoja al parecer es cartácea o coriácea.

Tipo 2

Número de especímenes revisados: 2

Holotipo: PO-53.

Paratipo: PO-54.

Descripción: Hoja simple, ovada, simétrica con 5.2 cm de largo y 2.5 cm de ancho, micrófila (866 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice convexo con formación de un mucrón con un ángulo agudo de 35 °, base convexa con ángulo de 51°. Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen hacia el ápice y la base. Los ángulos de las secundarias con respecto a la vena media, se hacen más obtusos hacia la base y varían de 88° en la base, 71° en la parte media, a 80° cerca del ápice. Las venas secundarias forman un ángulo más agudo de una lado de la lámina en contraste con la otra mitad donde se ven más obtusas. Venas intersecundarias bien marcadas y frecuentes. Venación terciaria al parecer percurrente con curso sinuoso. Venación de cuarto orden formando retículos al azar y venación de quinto orden también formando retículos al azar. La textura de la hoja al parecer es coriácea.

Comparación con taxa actuales: En Anacardiaceae, pocos géneros se pueden comparar con estos tipos fósiles, por el mosaico de caracteres que presentan. Uno de ellos es *Metopium* P. Browne, que tiene folíolos con venación secundaria cladódroma II, el espaciamiento entre las venas secundarias disminuyendo hacia ápice y base, el patrón terciario es percurrente y el de cuarto orden reticulado, como en los especímenes fósiles, pero difiere mucho en la forma de la base (cóncavo-/convexa) y el ápice (retuso/acuminado), la distribución de ángulos de las secundarias distinto y las venas intersecundarias muy débiles o ausentes, siendo marcadas y frecuentes en el fósil. *Astronium*, por otro lado tiene muchísima variación entre sus especies y el mosaico de caracteres de los fósiles de este grupo está distribuido en este género, pero en diferentes especies. La lámina del fósil tipo 2 es ovada como en las especies de *Astronium*, con excepción de *A. fraxinifolium* Schott, que la tiene oblonga. En cuanto a la simetría, El tipo fósil 1 tiene lámina asimétrica en su base (redonda/ convexa) y el tipo 2 la tiene simétrica, de forma convexa. En las especies de *Astronium*, parece ser variable; en

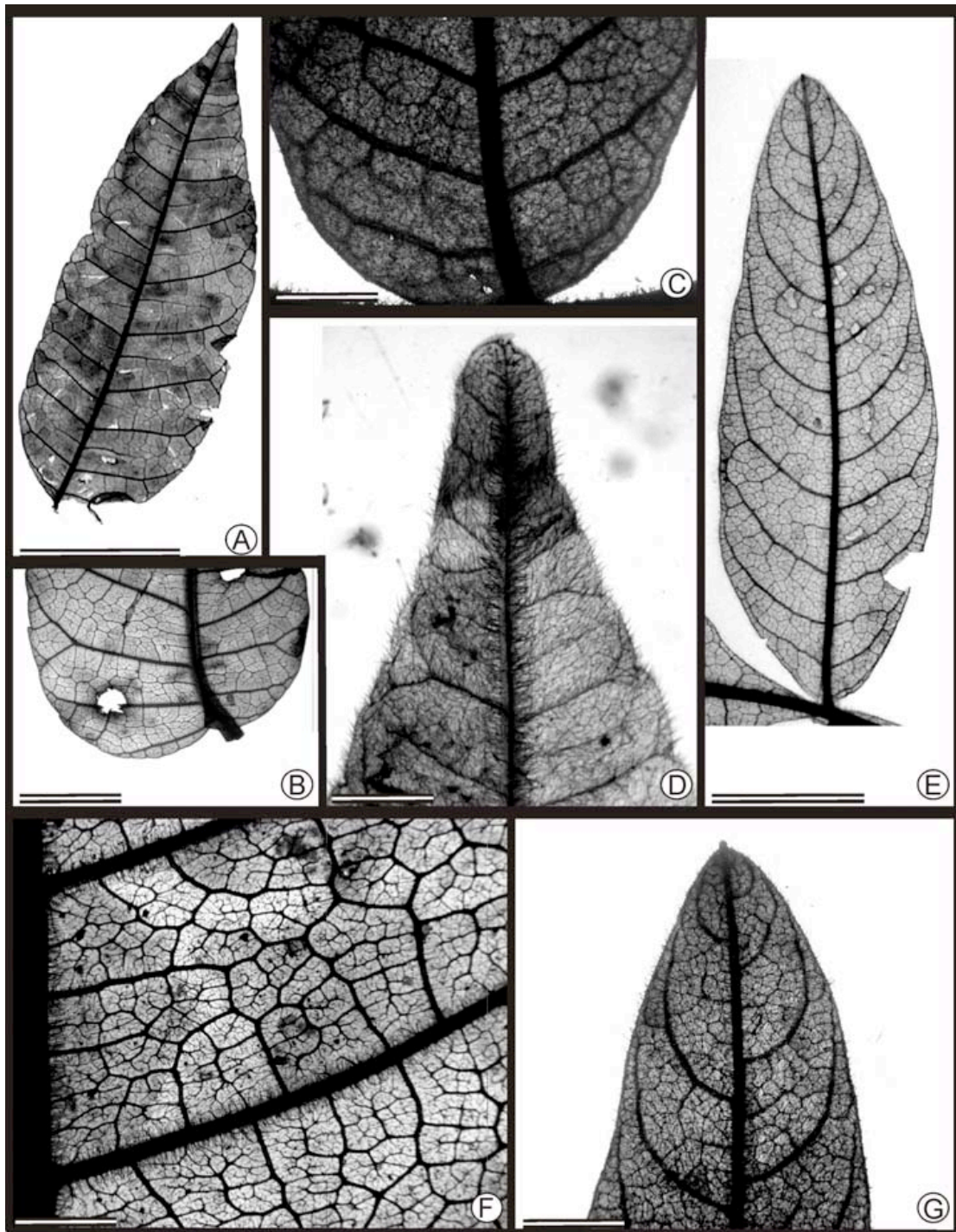


Lámina 8. Foliolos de diferentes especies de *Astronium* y *Cyrtocarpa* (hojas aclaradas de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). A, folíolo completo ovado de *A. conzatti* (escala= 2cm). B, base asimétrica de *A. fraxinifolium* (escala=.1cm) C, base de folíolo de *C. procera* (escala= 4 mm) . D, ápice de *A. graveolens*, con presencia de mucrón (escala= 0.5 cm). E, folíolo completo de *C. procera* (escala= 1cm). F, .acercamiento de los patrones de *A. fraxinifolium* (escala= 1.5 mm). G, ápice de *C. Procera*, véase el mucrón (escala= 0.5 cm).

A. graveolens Jacq. es simétrico, y *A. balansae* Engl. y *A. conzattii* S.F. Blake son asimétricos solo en su base y *A. fraxinifolium* y *A. lecontei* Ducke son completamente asimétricos. La forma de la base de los folíolos de este género también es bastante variable; es convexa en *A. conzatti*, como en el fósil tipo 2. y *A. graveolens*, cóncavo/convexa en *A. balansae*, cordada en *A. fraxinifolium* y convexa/cordada en *A. lecontei*. Así pues, ninguna de las especies revisadas parece tener la forma de la base del fósil tipo 1. El ápice es acuminado, en general, a excepción de *A. balansae* donde es recto y *A. graveolens* que presenta una proyección de la vena media o mucrón, como en ambos tipos fósiles. El fósil tipo 1 tiene el ápice convexo, por lo que también es un carácter distinto. En cuanto a los patrones de venación, la venación secundaria es “cladódroma II”. Siendo así, se comparte este carácter entre el tipo fósil 1 y todas las especies del género, excepto *A. balansae*, donde es craspedódroma y *A. lecontei*, donde es eucamptódroma. El espaciamiento entre las venas secundarias puede ser regular (*A. balansae*), irregular (*A. conzattii* y *A. graveolens*) y disminuye hacia el ápice y la base (*A. fraxinifolium* y *A. lecontei*), como en los dos tipos fósiles. Las venas intersecundarias son robustas (como en los fósiles) en las especies revisadas, a excepción de *A. graveolens* y *A. fraxinifolium*, donde son débiles. También la venación terciaria es variable en el género; los fósiles, al parecer tienen un patrón percurrente que puede ser mixto u opuesto, lo cual podrían compartir con *A. conzattii* y *A. fraxinifolium*, donde el patrón es mixto percurrente. Sin embargo, en este género pueden presentarse desde los percurrentes, los reticulados (*A. lecontei*), hasta patrones dicótomos como en *A. balansae*. Aunque en los fósiles, el patrón terciario solo es observable en pequeñas partes de la lámina se puede notar que los ángulos de las venas terciarias con respecto a la vena media, decrecen exmedialmente, como es en *A. fraxinifolium* y *A. graveolens*; la variación de los ángulos en las terciarias es inconsistente en *A. balansae* y *A. lecontei* y aumenta exmedialmente en *A. conzattii*. La venación de cuarto orden puede presentar el patrón dicótomos, como en *A. balansae*, *A. fraxinifolium* y *A. conzattii*, como el poligonal regular reticulado, como en *A. graveolens* y *A. lecontei*, en los fósiles parece formarse un retículo al azar. *Astronium conzattii* parece compartir varios caracteres con el fósil tipo 1, especialmente en patrones de venación, pero hay diferencias grandes como el margen crenado y forma de ápice y base, lo cual se explica por la alta variación que presenta el género.

En cuanto al fósil tipo 2, ya se ha mencionado la formación de un mucrón, lo cual se presenta en algunas especies en la familia Anacardiaceae; este carácter ha sido reportado por Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz (2005) en géneros como: *Astronium* Jacq., *Bonetiella* Rzed., *Comocladia* P. Browne.,

Cyrtocarpa Kunth., *Loxostylis* A. Spreng., *Myracrodruon* Allemao, *Ozoroa* Delile, *Schinopsis* Engl., *Schinus* L. y *Sclerocarya* Hochst. Sin embargo, después de haber revisado las características de estos géneros en comparación con los especímenes fósiles, tienen muchos caracteres que los diferencian bien de éstos, principalmente por márgenes serrados o dentados, venación secundaria con patrón cladódromo y venación terciaria dicotomizando. Los dos géneros en esta lista que sí podrían compararse con el fósil tipo 2 son *Astronium* y *Cyrtocarpa*. Como ya se ha dicho, *Astronium* es un género con mucha variación entre sus especies y varios caracteres son compartidos con este tipo, pero esta no es lo suficientemente fuerte como para incluir al fósil en el género.

Cyrtocarpa tiene una distribución disyunta, encontrándose en México, extendiéndose a Centroamérica (Dr. Fernando Chiang com. pers, 2009) y en Brasil. Se discute aquí con la revisión de *C. procera* H.B. & K. y *C. edulis* Standl. (especies mexicanas) y *C. caatingae* J. D. Michel & DC. (especie brasileña). Los folíolos de las plantas actuales son de forma ovada, base convexa, ápice mucronado y margen entero, como el tipo 2; aunque en *C. edulis*, los folíolos son elípticos y no se presenta el mucrón. La venación secundaria es broquidródoma débil en todas, al igual que en el fósil, pero el espaciado entre las venas secundarias y la distribución de los ángulos son regulares en las especies de *Cyrtocarpa*, contrastando con que no se observa en el fósil. Las venas intersecundarias son robustas en los especímenes comparados, pero la venación terciaria es alterno percurrente, lo cual tampoco se presenta en el fósil. La venación de cuarto orden es reticulada en este género, como en el fósil.

Finalmente, después de comparar los caracteres entre los especímenes fósiles y los revisados para estos géneros, se perciben varias diferencias, por lo que tampoco es prudente incluir al fósil en alguno de estos géneros. Aunque entre las Anacardiaceae estos son los géneros que comparten mayor cantidad de caracteres con los fósiles, el nuevo material se incluye en un género nuevo (*Cyrtonium*) con características compartidas actualmente entre ellas.

Género: *Trichoscypha* Hook. f.

Número de especímenes revisados: 2

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México; entre los 26° y 26°10' de latitud norte y 100°40' y 100° 50' de longitud oeste.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

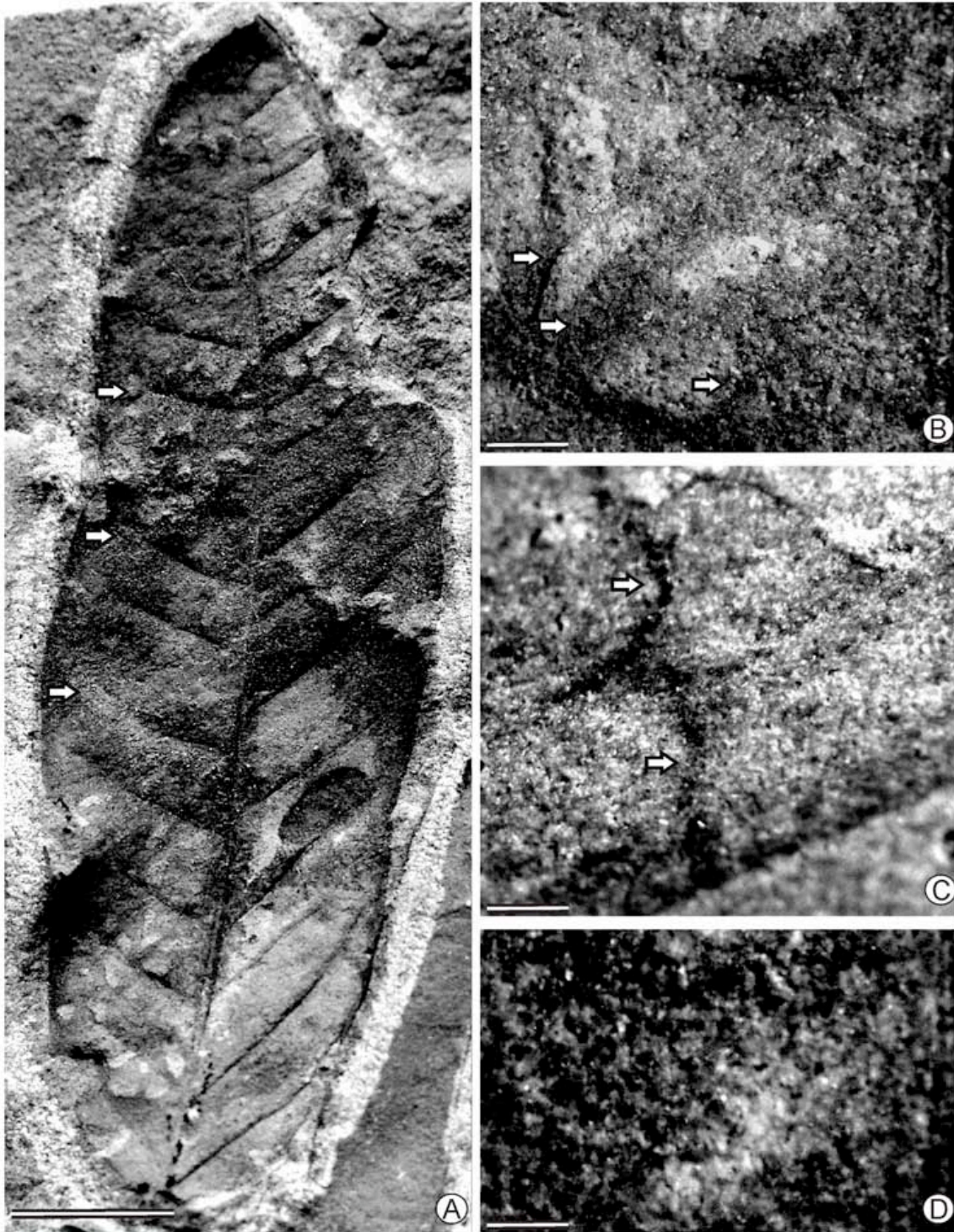


Lámina 9. Tipo fósil del género *Trichoscypha*. A, lámina elíptica completa del espécimen (escala=1.5 cm). B, acercamiento donde se observan las venas terciarias opuesto percurrentes (escala= 1mm). C, otro acercamiento donde se observan algunas venas terciarias en patrón percurrente (escala= 0.5 mm). D, venas de cuarto y quinto orden formando retículos.

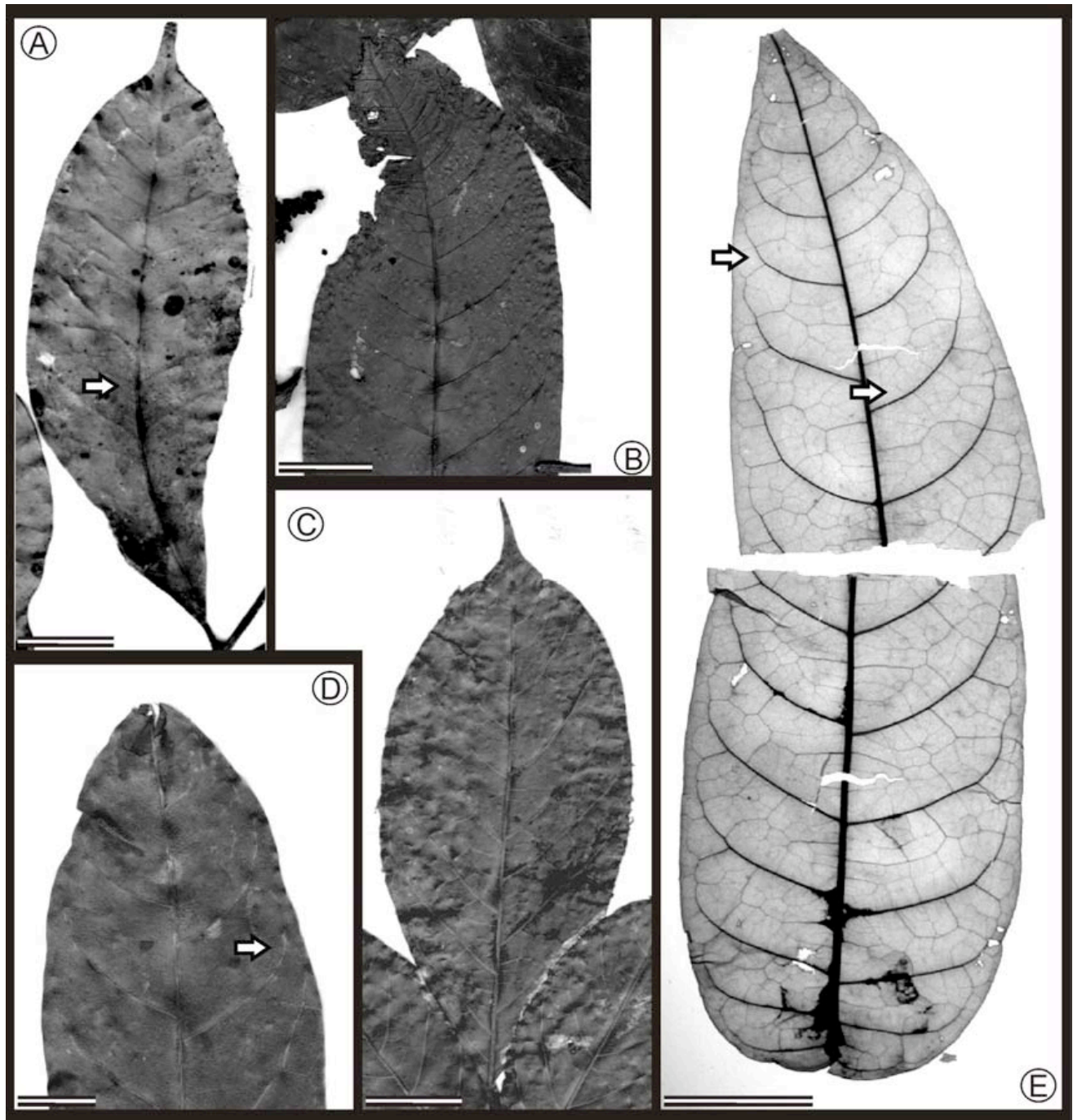


Lámina 10. Foliolos de diferentes especies del género *Trichoscypha* (A-D, fotografías de www.aluka.org; E, folíolo aclarado de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). A, folíolo completo de *T. patens*, se observa la venación secundaria broquidódroma débil (escala= 1cm). B, ápice de *T. bijuga*, la distribución de las venas secundarias y los patrones son muy similares al fósil (escala=0.5 cm). C, ápice de *T. patens*, se observa la forma convexa del mismo (escala= 0.5 cm). D, folíolo completo de *T. bijuga*, se ven las venas secundarias muy alternas entre sí y patrón broquidódromo débil (escala= 0.5 cm). E, folíolo aclarado de *T. acuminata*, elíptico, simétrico y ápice convexo (escala= 2 cm).

Holotipo: PO-61.

Paratipo: PO-62.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica, con 5.9 cm de largo y 2 cm de ancho, micrófila (786-1000 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 3.75:1. Margen entero. Ápice convexo formando ángulo agudo de 62°; base convexa, formando ángulo agudo de 85°. Venación primaria pinnada y venación secundaria broquidódroma débil. Las venas secundarias son alternas entre sí con respecto a la vena media y los espacios entre éstas disminuyen gradualmente tanto hacia la base como hacia el ápice. Las venas secundarias tienen la peculiaridad de presentar ángulos mucho más agudos de un lado que del otro de la lámina. En la parte de la lámina con los ángulos más obtusos van de 60° en la base a 91° en su ápice; y en la parte más aguda de 40° en la base a 55° en el ápice. Venas intersecundarias débiles. Venación terciaria no se ve claramente, pero al parecer es percurrente formando ángulos obtusos de 110°-150° en relación con la vena media y con curso aparentemente sinuoso. Venación de cuarto orden en patrón reticulado al azar. Venación de quinto orden también formando retículos, aunque no es claro de qué tipo. La textura al parecer es coriácea.

Comparación con taxa actuales: En el material de La Popa es común encontrar especímenes con venación secundaria muy marcada y bien conservada. En cuanto al tipo que aquí se discute, comparte características como la simetría de la lámina y la base y ápice convexos y venación broquidódroma débil, como algunos géneros de Anacardiaceae. Como ya se había mencionado, los miembros de la familia que presentan patrón secundario broquidódromo débil caen en géneros como *Lannea*, *Melanochyla*, *Ochoterena*, *Pentaspadon*, *Semecarpus* y *Trichoscypha*. Todos estos géneros no sólo comparten la venación secundaria con el fósil, también tienen el patrón percurrente formado por la venación terciaria, excepto por algunas especies de *Trichoscypha*. Se descarta *Lannea*, por tener bases cordadas en sus hojas en todas las especies revisadas y predominancia de retículos en la venación de tercer orden. En *Melanochyla*, también es común encontrar bases cordadas en sus hojas y espacios entre las secundarias distribuidos regularmente, caracteres que no se observan en el tipo fósil comparado. En *Ochoterena*, los folíolos son oblongos, con ápices acuminados y base cóncavo/convexa, pero el carácter que definitivamente lleva a descartar este género, es la venación de cuarto orden con patrón percurrente, ya que en el fósil, ésta forma retículos. En *Semecarpus*, hay bastante diversidad en cuanto a las formas, se encuentran hojas obovadas, simétricas o asimétricas con base decurrente o convexa y ápice acuminado o recto. La disminución en el espaciamiento tanto al ápice como a la base entre las venas secundarias, parece ser un carácter compartido con el fósil, en especies como en *S. curtisii* King pero, no se observan venas intersecundarias, las cuales el fósil tiene, aunque débiles. En este género la venación terciaria forma patrones percurrentes, en contraste,

en todas las especies revisadas, con la excepción de *S. venenosa* Volk. que presenta patrón mixto. En el fósil el patrón terciario es poco claro, pero parece ser opuesto percurrente más que alterno percurrente. *Pentaspadon* comparte algunos caracteres con el fósil como la venación secundaria broquidódroma débil, presencia de intersecundarias, venación terciaria percurrente con ángulos obtusos y la venación de cuarto orden formando retículos, pero la forma de la base cóncavo / convexa, el ápice acuminado y la distribución tanto de ángulos y de espacios entre las secundarias es muy regular, contrastan con el fósil donde los mayores espacios están en la parte media de la hoja y los ángulos van aumentando hacia el ápice, de manera que se descarta para la ubicación del tipo fósil. El género con el que el fósil comparte más caracteres es *Trichoscypha*, del cual se revisaron 14 especies de un total de 98 para el género por medio de www.aluka.org y las especies revisadas tienen lámina simétrica, base convexa como el fósil; sin embargo, los ápices son acuminados en casi todas las especies revisadas, excepto en *T. mannii* Hook.f., en donde puede variar de recto a convexo o acuminado. *Trichoscypha gabonensis* Lecomte y *T. fusca* Lecomte los tienen convexos, como el fósil. En cuanto a la venación secundaria, varía entre broquidódroma (p.ej., *T. bijuga* Engl., *T. acuminata* Engl. y *T. imbricata* Engl.) y broquidódroma débil, (p.ej., *T. patens* Oliv., *T. arborescens* Van der Veken y *T. gabonensis*), como es en el fósil. Las venas intersecundarias parecen ser poco comunes en este género y cuando las hay, son débiles, como el fósil. La venación terciaria es reticulada al azar en la mayoría de las especies revisadas; pero algunas especies presentan patrones percurrentes, tal como el fósil, semejante a *T. talbottii* Baker f. donde es opuesto percurrente y *T. heterophylla* Engl. & Brehmer, donde es mixto. Las venas de alto orden forman un retículo en el fósil, al igual que en las especies revisadas.

Ninguna especie es idéntica al fósil, pero los caracteres compartidos entre los miembros de *Trichoscypha* y el fósil justifican su inclusión en el género, y el reconocimiento de una especie nueva que requerirá del reconocimiento de otros órganos para alcanzar una idea cada vez más completa de la nueva planta.

Género: *Pentaspadon*

Número de especímenes revisados:3.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México; entre los 26° y 26°10' de latitud norte y 100°40' y 100° 50' de longitud oeste

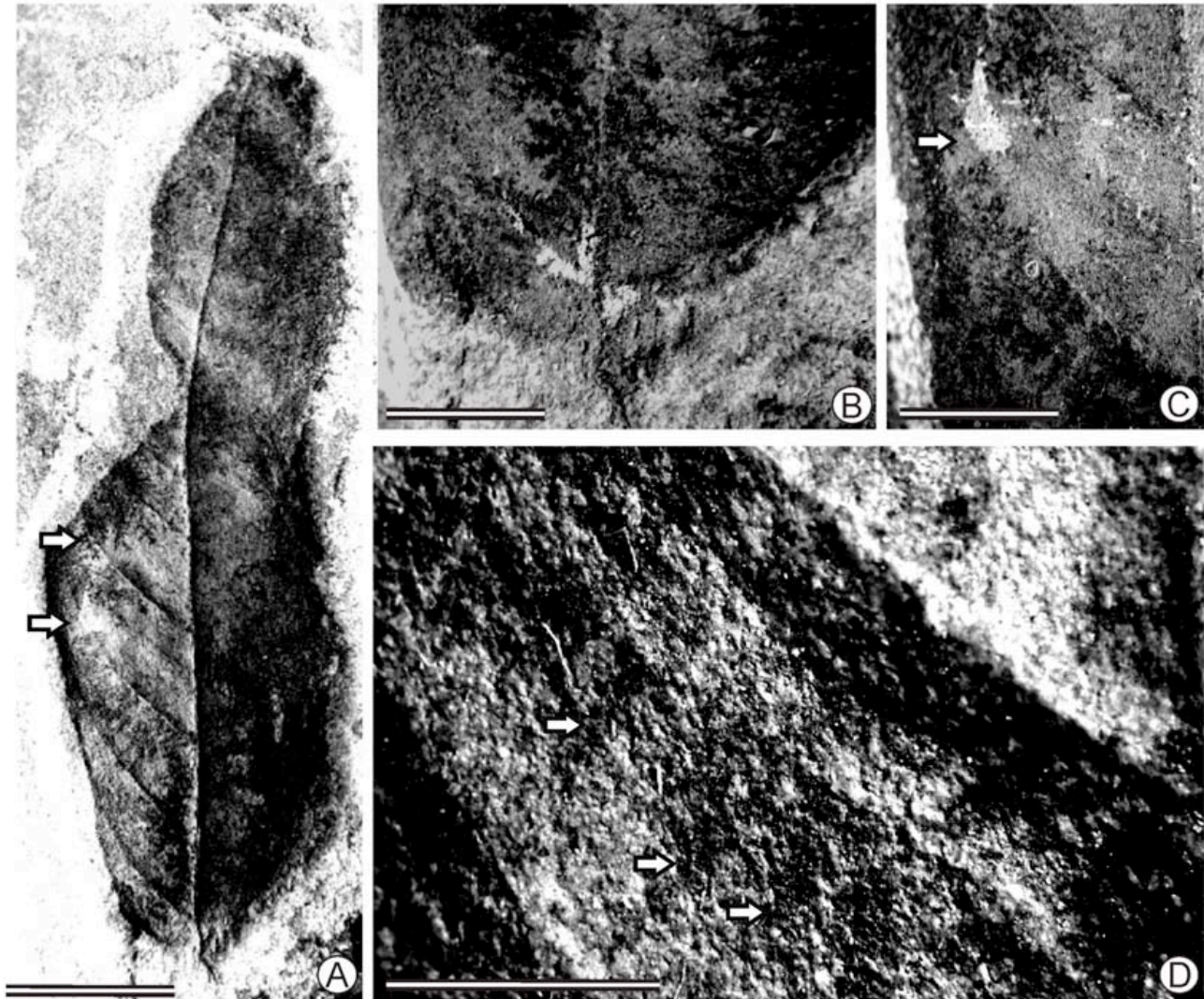


Lámina 11. Tipo fósil afín a *Pentaspadon*. A, lámina completa del ejemplar fósil, se observan las venas secundarias broquidódromas débiles (escala=1.5 cm). B, acercamiento de la base asimétrica (escala= 1cm). C, acercamiento de venas secundarias en patrón broquidódromo débil (escala= 6mm). D, venas terciarias percurrentes cruzando entre las secundarias (escala= 2mm)

Número de especímenes revisados: 3

Holotipo: PO-63.

Paratipos: PO-69, PO- 70.

Descripción: Hoja simple, elíptica, asimétrica, con 5.2 cm de largo y 1.8 cm de ancho, micrófila (624 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 3. Ápice convexo con un ángulo agudo de 45°; base convexo/redonda (ángulo agudo de 68°). Margen entero. Venación primaria pinnada, secunda-

ria broquidódroma débil. Los espacios entre las venas secundarias disminuyen hacia el ápice y los ángulos aumentan tanto hacia el ápice como hacia la base, de manera que se tienen ángulos de 80° en

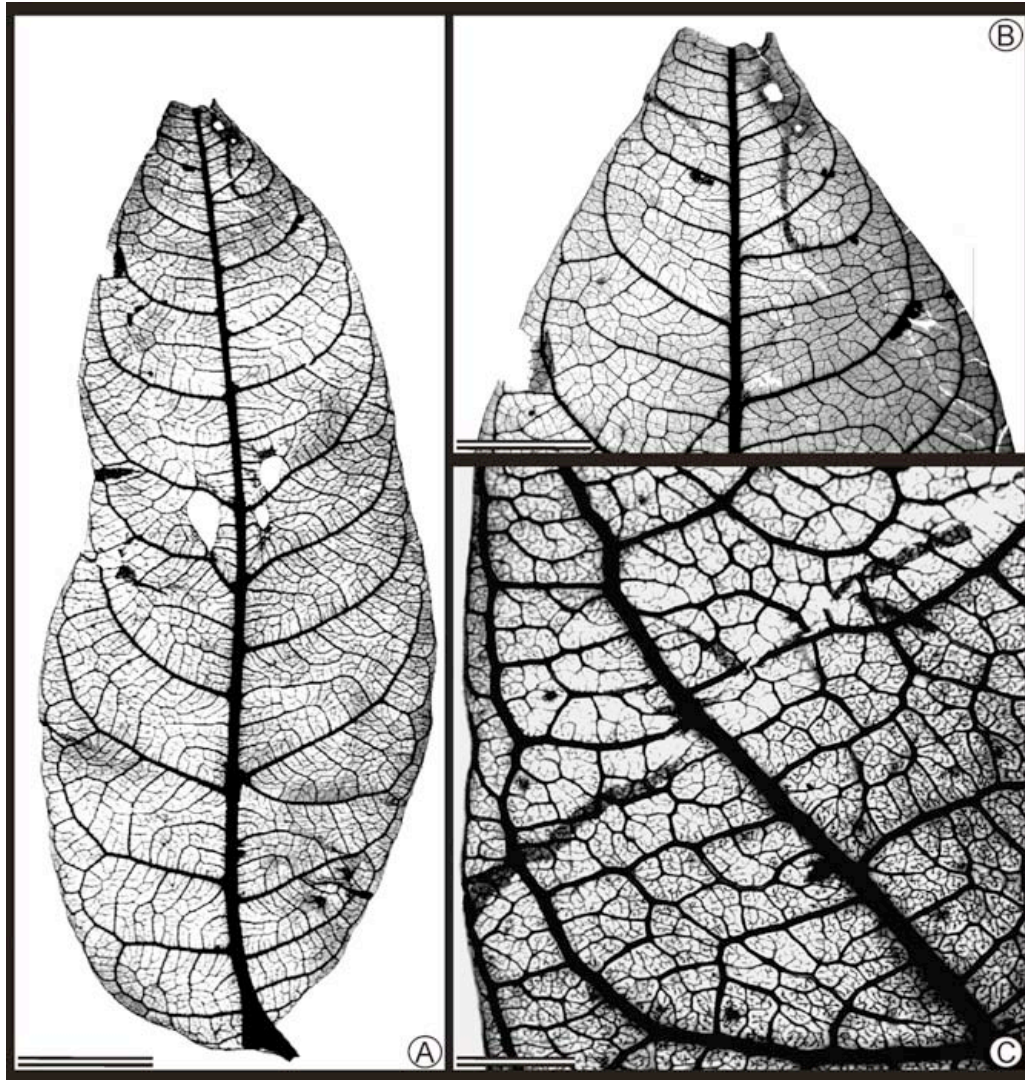


Lámina 12. Especímenes aclarados de *Pentaspadon motleyi* (tomado de Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005). A, lámina completa del ejemplar, se observan las venas secundarias broquidódromas débiles (escala= 1.5 cm). B, acercamiento del ápice de *P. motleyi*, se observan venas intersecundarias bien desarrolladas (escala= 1cm). C, acercamiento de 1 curso de las venas secundarias, obsérvense las venas secundarias (escala=0.5 cm).

la base, 71° en la parte media de la hoja y 88° al ápice. Venas intersecundarias bien marcadas y frecuentes. Venación terciaria opuesto percurrente, y algunas venas terciarias se pueden ver con curso convexo. Venaciones de cuarto y quinto orden forman retículos al azar. La textura de la hoja, al parecer es coriácea.

Comparación con taxa actuales: Las características de este tipo que pueden ubicarlo en la familia Anacardiaceae incluyen asimetría en la base con combinaciones de cóncavo/convexo, redondo y cuneado; la venación secundaria predominantemente cladódroma y cladódroma II, la venación terciaria predominantemente percurrente y la venación de cuarto, quinto y sexto orden formando retículos, la textura coriácea. Sin embargo, es difícil ubicar el mosaico de caracteres que este tipo presenta en un género. Posiblemente *Pentaspadon* es el que más comparte caracteres con el fósil, incluyendo margen entero, venación secundaria broquidódroma débil, venas intersecundarias robustas, venación terciaria en patrón percurrente, terciarias con curso convexo, y venación de cuarto y quinto orden formando retículos. Sin embargo, diferencias en cuanto a la simetría, la forma de la base y del ápice y la distribución regular de espacios y ángulos de las venas secundarias, limitan la semejanza. La conservación de los órdenes de venación mayores es poco clara, por lo cual no se da una descripción detallada de los patrones para estos niveles. Entonces, los folíolos de esta nueva planta podrían representar un género distinto dentro de Anacardiaceae ya que aunque tienen caracteres que ciertamente le relacionan con la familia, el mosaico de caracteres encontrados en el fósil documentan a un miembro de Anacardiaceae con caracteres distintivos, que habrá que documentar más para completar esta primera imagen.

Familia Burseraceae

Género: *Bursera*

Especie: *Bursera medinae* sp nov. Rodríguez-Reyes y Cevallos-Ferriz

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México; entre los 26° y 26°10' de latitud norte y 100°40' y 100° 50' de longitud oeste.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

Se describen dos tipos de especímenes como pertenecientes a la misma especie, ya que ambos presentan un pequeño subarco en la parte distal. Bur 1, por su asimetría podría representar un folíolo lateral en una hoja compuesta, como Bur 2, por su simetría, puede ser un folíolo terminal en la misma hoja compuesta.

Descripción PO-71.

Número de especímenes revisados: 1

Holotipo: PO-71.

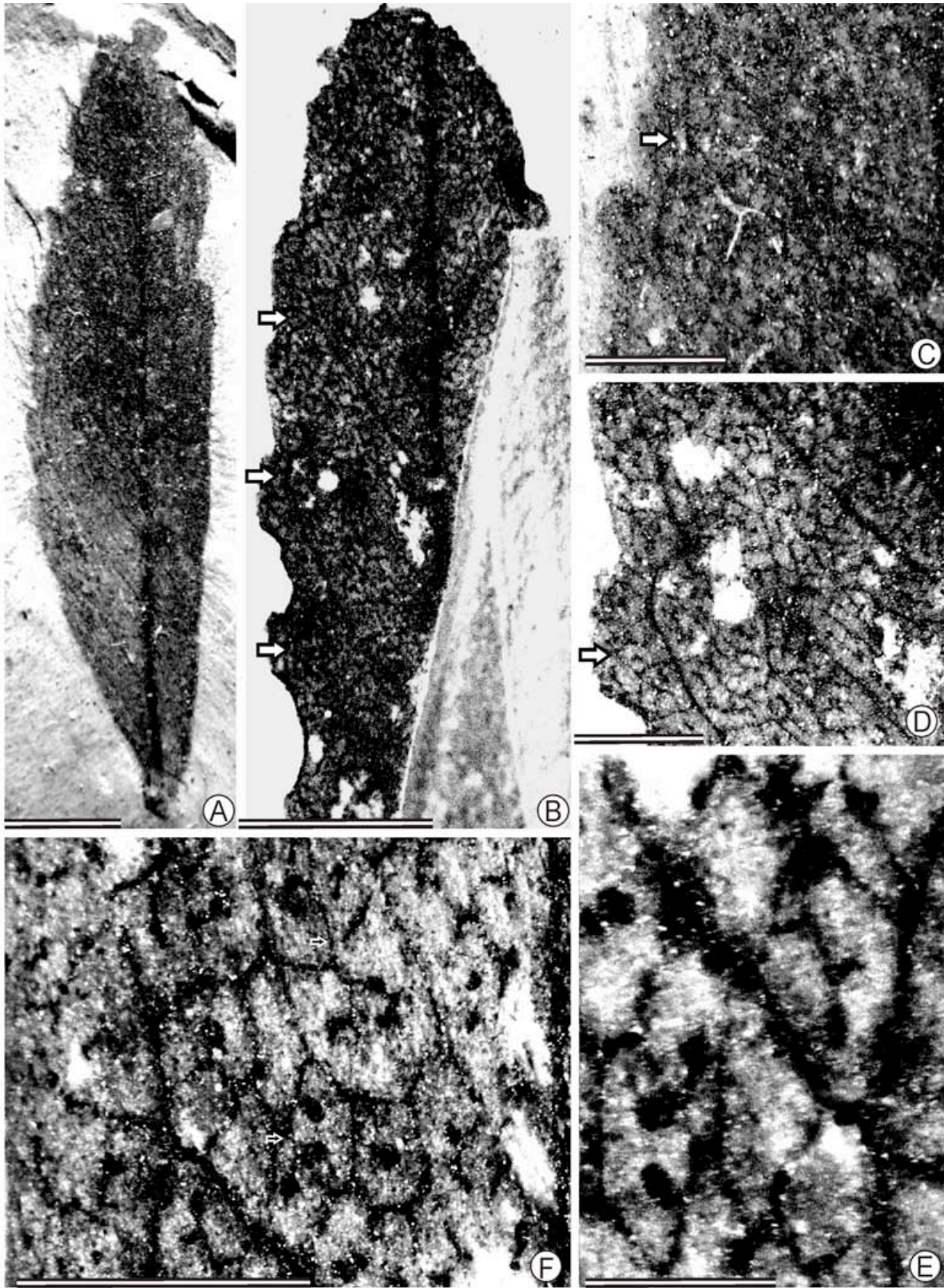


Lámina 13. Especímenes fósiles PO-71 y PO-72. A, folíolo completo de PO-71, la lámina es claramente asimétrica en su base, las flechas marcan los tres órdenes de dientes (escala= 2 mm). B. PO-72, folíolo simétrico con margen crenado, las flechas marcan los claros arcos de las secundarias (escala=1mm). C, acercamiento del margen en Bur 1, las venas terciarias se relacionan a los dientes, las flechas marcan el curso de las secundarias, bordeando los dientes (escala=0.1 mm). D, los arcos de las secundarias se marcan claramente en Bur 2 (escala=0.1 mm). E, acercamiento de los patrones altos de venación, véanse los retículos y los F.E.V.S (escala=0.25 mm). F, acercamiento de los F.E.V.S. 2-4 veces ramificados (escala= 0.5 mm).

Folíolo elíptico, asimétrico en su base, con 1.6 cm de largo y 0.5 cm de ancho, nanófilo (53.3 mm² de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen dentado. 3:1. Ápice convexo formando un ángulo agudo de 60°; base cuneada / convexa formando un ángulo agudo de 23°. Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma. Se forma un subarco en la parte distal izquierda de la lámina, por una vena intersecundaria que llega hasta el arco formado por las venas secundarias subyacentes. Las venas secundarias se disponen alternas entre sí con respecto a la vena media y el espacio entre las mismas va disminuyendo tanto hacia la base como hacia el ápice, mientras que los ángulos disminuyen gradualmente hacia el ápice, desde unos 40° en la base, hasta unos 24° en el ápice. Venación terciaria forma retículos al azar. Los ángulos de las venas terciarias varían inconsistentemente a lo largo de la lámina, pero, en general forman ángulos entre 28° y 40° con respecto a la vena media. Venación de cuarto orden reticulada al azar, formando aréolas de 4 lados. La última venación es de quinto orden que corresponde con vénulas libres que se ramifican de 2-4 veces. La textura del folíolo es membranácea.

El margen tiene dientes en tres órdenes, cuatro por centímetro con espaciamiento irregular entre ellos y de forma convexo / cóncava, con el ápice del diente simple y el seno es angular. Algunas de las venas terciarias llegan directamente al seno y otras no.

Descripción PO-72:

Número de especímenes revisados: 1

Holotipo: PO-72.

Folíolo oblongo, simétrico. No se midió debido a que sólo se ha conservado una parte del mismo. Margen crenado. Ápice convexo formando ángulo agudo de 56°. Venación primaria pinnada, secundaria broquidódroma. Se forma un subarco en la parte distal izquierda de la lámina, por una vena intersecundaria que llega hasta el arco formado por las venas secundarias subyacentes. Las venas secundarias se disponen alternas entre sí con respecto a la vena media y el espacio entre las mismas va disminuyendo tanto hacia el ápice como hacia la base, mientras que los ángulos se distribuyen irregularmente en un rango de 33°-57°. Venas intersecundarias marcadas. Venación terciaria formando retículos al azar con ángulos que varían inconsistentemente a lo largo de la lámina. Venación de cuarto orden reticulada al azar, formando aréolas bien desarrolladas de 3-6 lados. La última venación es de quinto orden que corresponde con vénulas que se ramifican de 1-5 veces.

Tres órdenes de dientes, 4 por centímetro, con espaciamiento regular entre ellos y de forma convexo / cóncava con el ápice del diente simple y el seno es angular. Las venas terciarias están relacionadas a

los dientes y algunas de ellas finalizan en el seno y las otras van formando retículos en el diente.

Comparación con taxa actuales:

Hickey y Wolfe (1975) mencionan que el patrón de venación es típicamente eucamptódromo en Anacardiaceae y broquidódromo en Burseraceae, y es uno de los caracteres que permiten distinguir mejor estas familias basados en su arquitectura foliar. Los folíolos fósiles tienen venación broquidódroma pueden ubicar en esta familia, pero específicamente en el género *Bursera* Jacq. ex. L.

Bursera ha sido dividido en dos secciones *Bursera* y *Bullockia*, de hecho esta división también se da en la taxonomía popular, ya que los miembros de la sección *Bursera* son comúnmente llamados “cuajotes” y los de la sección *Bullockia* son llamados “copales”.

Becerra y Venable (1999) han confirmado ambas secciones con datos moleculares (*Bursera* y *Bullockia*). Dentro de *Bursera*, se reconocen dos complejos bien conformados: el complejo ‘*Bursera simaruba*’ *sensu* Daly (1993) y el de los “cuajotes”, sugerido por Rzedowski y Kruse (1979). Sin embargo, el complejo *Bullockia* no parece resolverse bien ya que la estructura con base morfológica del grupo no coincide con la de los datos moleculares y los grupos resultantes de estos datos son poco robustos, según los coeficientes de árboles de consenso (Andrés, 2001).

Andrés en su tesis (2001) menciona algunos caracteres foliares importantes de las especies de los diferentes complejos: las especies del complejo ‘*Bursera simaruba*’ poseen venación broquidódroma, pero *B. arborea* (Rose) Riley y *B. grandifolia* (Schltdl.) Engl. presentan venación eucamptódroma. El patrón de venas terciarias es reticulado al azar y forma arolas bien desarrolladas. En cuanto a los “cuajotes”, la venación es cladódroma, con excepción de *B. ariensis* (Kunth) Mc Vaugh y Rzed que forma arcos; el patrón de las venas terciarias no forma retículos, sino que se ve abierto. La mayoría de las especies de la sección *Bullockia* presentan consistentemente venación secundaria semicaspedródroma, aunque *B. bipinnata* (DC.) Engl. y *B. diversifolia* Rose la tienen broquidódroma; el patrón terciario es reticulado al azar. Según estos datos que ya han sido revisados en MEXU, los folíolos fósiles pueden

ubicarse entre las especies de la sección *Bursera*, en el complejo *Bursera simaruba*, por presentar venación secundaria claramente broquidódroma y venación de tercer y cuarto orden reticulada al azar. Se revisaron las especies de esta sección según la referencia de Rzedowski et al. (2005). Estos autores listan 82 especies, de las cuales 42 corresponden a esta sección. 37 (tabla 5) de estas especies fueron revisadas en MEXU. Los criterios, principalmente, para comparar especies en cuanto a la similitud co

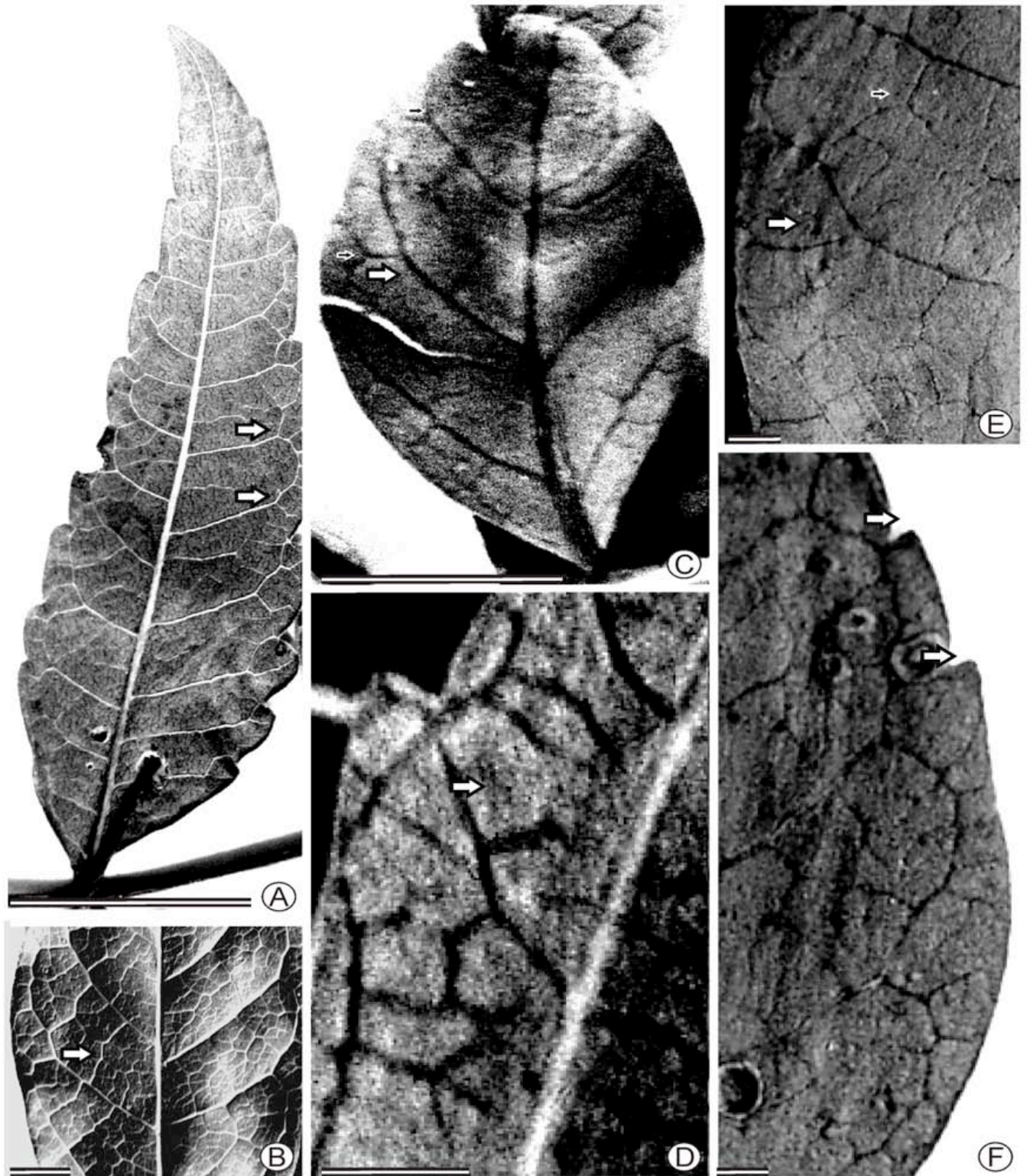


Lámina 14. Foliólos de diferentes especies de *Bursera*. A, foliolo completo de *B. bonetii*, se observa la asimetría en la base y la clara venación secundaria broquidódroma (escala= 0.5 cm). B, venación secundaria broquidódroma, retículos al azar formados por las venas de tercer y cuarto orden y aréolas bien desarrolladas en *B. instabilis*.f (escala=1.5 cm). C, acercamiento de foliolo de *B. palaciosi*, se observan las venas de tercer y cuarto orden formando retículos al azar (escala=0.4 cm). D, marcados retículos al azar en *B. multijuga* (escala=0.5 cm). E, se observan las venas terciarias relacionadas a los dientes en *B. palaciosi* (escala= 1mm). F, foliolo de *B. palaciosi*, se observan la venación secundaria broquidódroma y las venas terciarias relacionadas a los dientes (escala=1mm).

con los fósiles se basan en la venación de segundo orden y los caracteres del margen. De esta forma, se descartan las especies con folíolos de margen entero y venación secundaria que no formen arcos claros y completos, debido a que estos caracteres no se presentan en los fósiles. La venación secundaria broquidódroma es un carácter que se presenta frecuentemente en las especies de *Bursera* sección *Bursera*, como antes se había mencionado, por lo tanto, para hacer una discusión más práctica, se separaron las especies que tienen venación secundaria broquidódroma y las que tienen algún otro tipo de venación secundaria (Tabla 5).

La mayoría de las especies revisadas del grupo con venación secundaria broquidódroma, tienen el margen entero, con excepción de *B. palaciosi* Rzed. & Calderón que lo tiene dentado y *B. vazquezyanesii* Rzed. & Calderón, que lo tiene serrado. En los fósiles, es dentado en PO-71 y crenado en PO-72. La mayoría de las especies de este grupo tienen folíolos de longitud mayor de 2 cm y ancho mayor de 1cm, rango de tamaños en el cual están los fósiles. Además, tienen patrones muy distintos del fósil en cuanto a forma de la lámina, ápice y base. El ápice en la mayoría de las especies es acuminado, pero se presenta retuso en *B. laurihuertae* Rzed. & Calderón, agudo en *B. suntui* C.A.Toledo y convexo en *B. palaciosi*, como en los fósiles. La forma de la base varía, siendo convexa (p.ej., *B. cinerea* Engl. y *B. instabilis* Mc Vaugh & Rzed.), cuneada (e.g., *B. laurihuertae* y *B. suntui*), redonda (p.ej., *B. ovalifolia* Engl.) y combinación de cuneado/convexo (p.ej., *B. palaciosi*) como el fósil. En cuanto a las venaciones de tercer y cuarto orden, en general, forman retículos al azar, como los folíolos fósiles. El quinto orden se dicotomiza en todos los especímenes observados (tal como en los fósiles), a excepción del caso de *B. attenuata*, donde es el sexto orden. Los F.E.V.S. son 2-4 veces ramificados en PO-71 y 1-5 veces ramificados en PO-72. En las especies actuales revisadas de *Bursera*, parece ser muy variable la ramificación de los F.E.V.S., se observan desde simples hasta 5 ò 6 veces ramificadas. Entonces, *B. palaciosi* Rzed. & Calderón es una especie en *Bursera* sección *Bursera* que comparte muchos caracteres con los folíolos fósiles, entre ellos se incluyen la forma elíptica de los folíolos, la asimetría en la base, la forma cuneado / convexo de la base, el ápice convexo, la venación secundaria broquidódroma, presencia de intersecundarias, los espacios de las venas secundarias disminuyendo hacia el ápice y la base, la venación de tercer y cuarto orden reticuladas al azar, formando areolaciones de 4 lados (esto se da en PO-71) el margen dentado con sinus angular y venas terciarias relacionadas a los dientes y formando retículos en ellos. Los fósiles comparten más caracteres con esta especie (sección *Bursera*). Sin embargo, dentro de los taxa actuales hay diferencias en la forma de los dientes que es convexo / recta y el espaciado entre

ellos que es irregular, además tanto para esta especie como para las demás en el género, no se observó la presencia del subarco antes mencionado en los fósiles. Se revisó también las clasificadas en el grupo sin venación secundaria broquidódroma (Tabla 5) para tener una perspectiva más amplia de los caracteres foliares en este género. Casi todas éstas tienen márgenes dentados o crenados como los fósiles, pero la venación secundaria tiende a ser cladódroma y algunas pocas la tienen en otros patrones como *B. chaemapodicta* Rzed.& Ortiz y *B. multijuga* Engl. que la tienen semicaspedródroma. *B. trimera* Bullock presenta un patrón secundario cladódromo muy peculiar donde las secundarias se bifurcan más cerca al diente, conforme se acerca al ápice.

Se revisaron también algunas especies de la sección *Bullockia*, que, en algunos casos, presentan varias similitudes con los fósiles. Por ejemplo, *Bursera bonetii* Rzed. tiene la venación secundaria broquidódroma con arcos muy claros. Dentro de la sección *Bullockia*, esta es la especie revisada con más caracteres similares a los fósiles: comparten la asimetría de la base (la base también tiene forma convexo/cuneada, pero ocasionalmente se observan folíolos con bases truncado/convexo), seno angular en los dientes, venación terciaria reticulada al azar, igual la de cuarto orden; *B. diversifolia* también tiene patrón secundario broquidódromo y forma dientes, pero muy pocos y son folíolos muy pequeños.

En general, en las especies revisadas de ambas secciones, las venaciones de tercer y cuarto orden tienden a ser reticuladas al azar, como en los fósiles.

Finalmente, estos folíolos fósiles son mucho más parecidos a los de la sección *Bursera*, pero aún así guardan cierto parecido con algunos miembros de la sección *Bullockia*. Posiblemente, esto se explica por la edad del material fósil aquí estudiado (Eoceno), lo cual ubicaría estas plantas cerca del momento del origen o diversificación del género, propuesto en los estudios más recientes (Weeks, 2005; Becerra, 2004). Sin embargo, los caracteres de los fósiles aquí descritos respaldan su inclusión en el género *Bursera*, pero también la asignación de una especie distinta a todas las actuales y que probablemente se extinguió.

Familia Rutaceae

Localidad: Cerca del Pueblo de San José de La Popa, Nuevo León, México. La cuenca de La Popa está localizada entre los 26°00'00" y 27°00'00"N y entre 100°30'00" y 101°00'00"W.

Estratigrafía: Formación Carroza, del Grupo Difunta.

Edad: Eoceno medio.

Número de especímenes revisados: 2

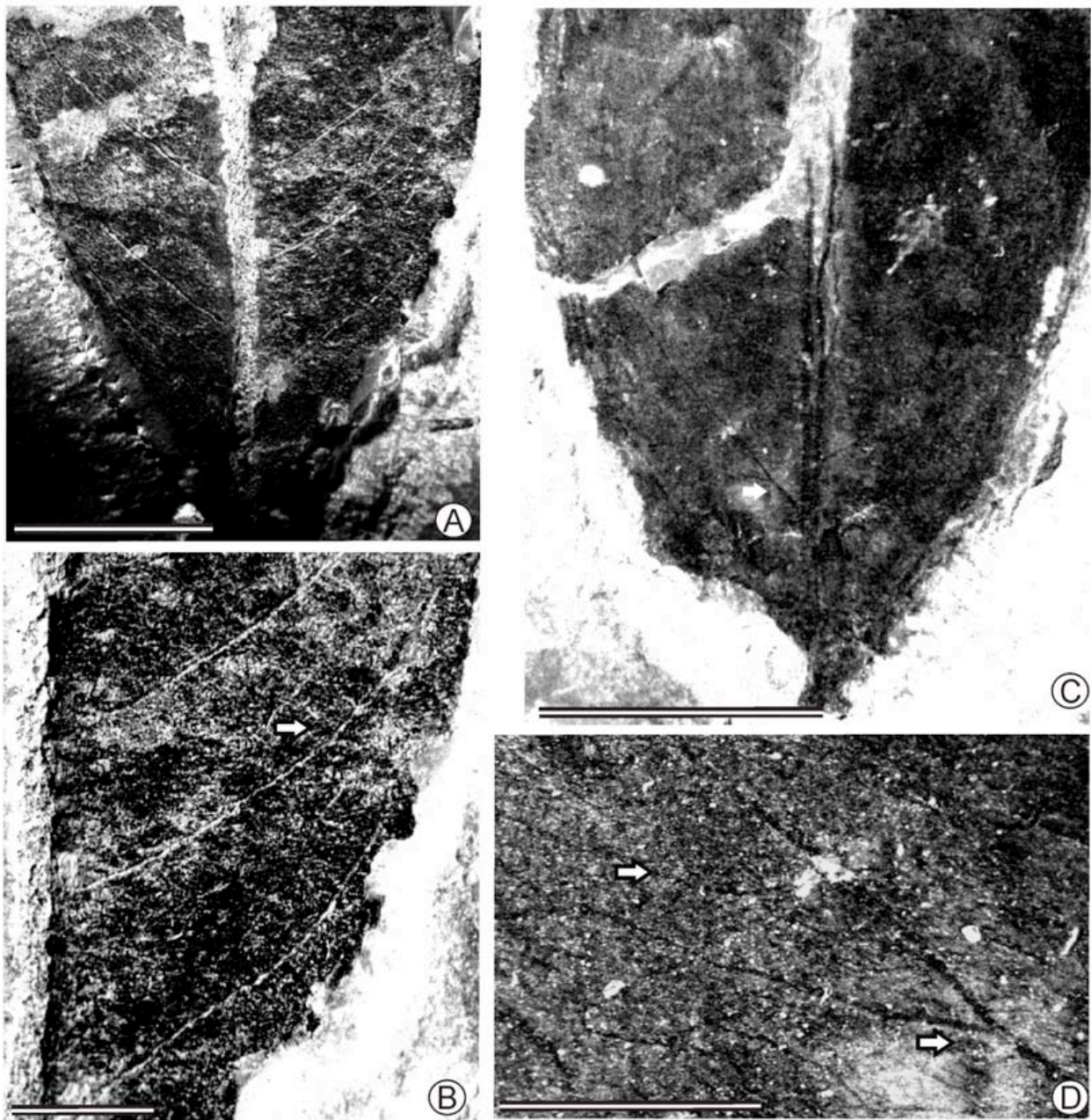


Lámina 15. Tipo fósil 1Rutaceae. A, lámina completa del holotipo, la vena media es prominente, carácter típico en la familia (escala=1.5 cm). B, lámina completa del paratipo, vena media prominente y venas terciarias con cursos muy irregulares (escala=0.5 cm) C, se observan las venas secundarias semicaspedódromas (escala=1cm). D, venas terciarias y de cuarto orden formando retículos al azar, se observan los cursos de las venas de tercer y cuarto orden muy irregulares, carácter común en Rutaceae (escala=4mm).

Tipo 1

Holotipo: PO-74

Paratipos: PO-78 y PO-75.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica, con 4 cm de largo y 1.7 cm de ancho, micrófila (453

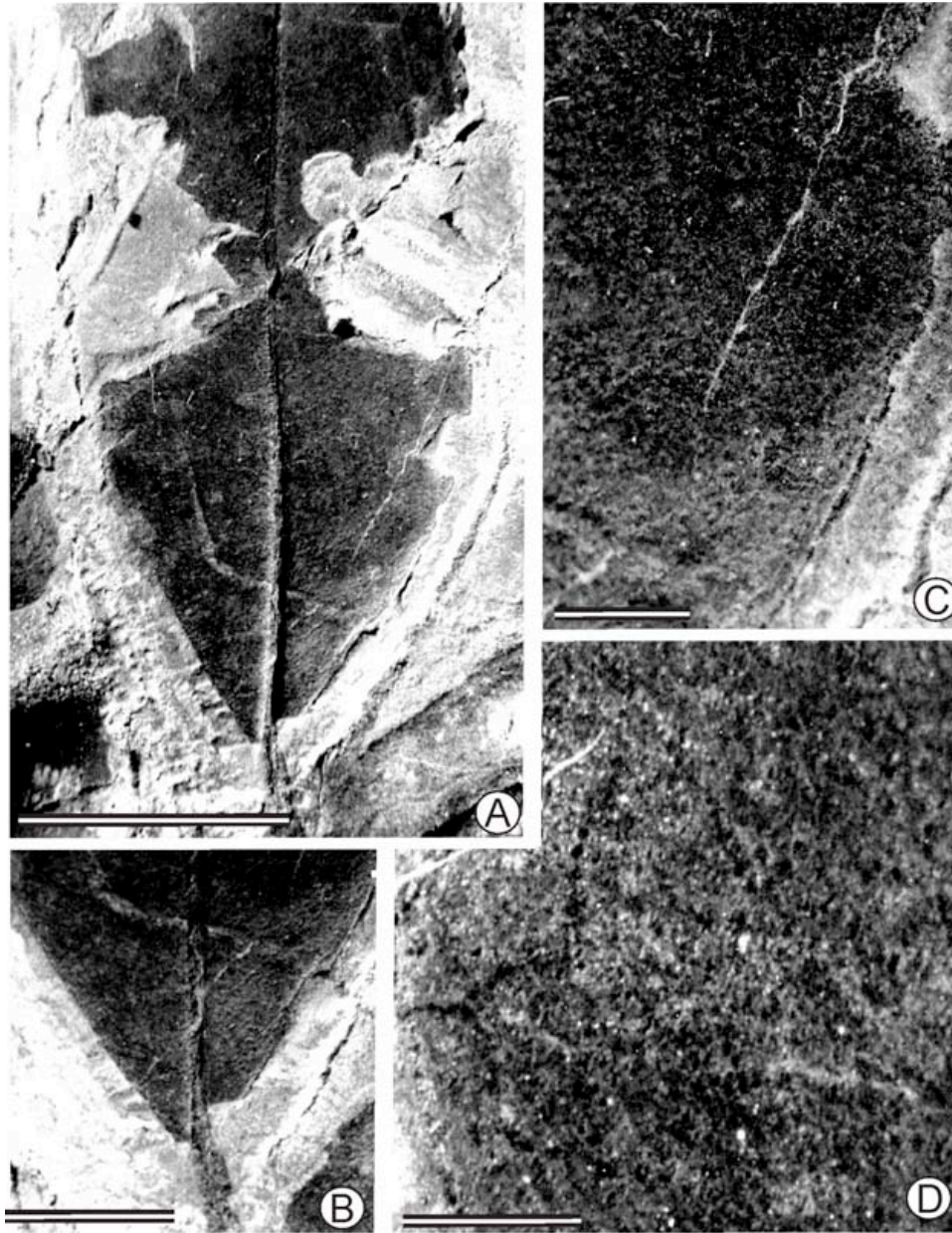


Lámina 16. Tipo Rutaceae 2. A, espécimen completo del Holotipo (escala= 2cm). B, base del Holotipo, el pecíolo está engrosado . C, acercamiento de las venas secundarias caspedódromas (escala=0.5 cm). D. se observan las venas de tercer v cuarto orden formando retículos al azar.

mm² de espacio laminar). Proporción largo / ancho de 2.35. Pecíolo engrosado. Ápice incompleto en los especímenes, pero al parecer es convexo, base cuneada formando ángulo agudo de (8.5° aprox.). Margen entero. Venación primaria pinnada, venación secundaria semicaspedódroma. Los espacios

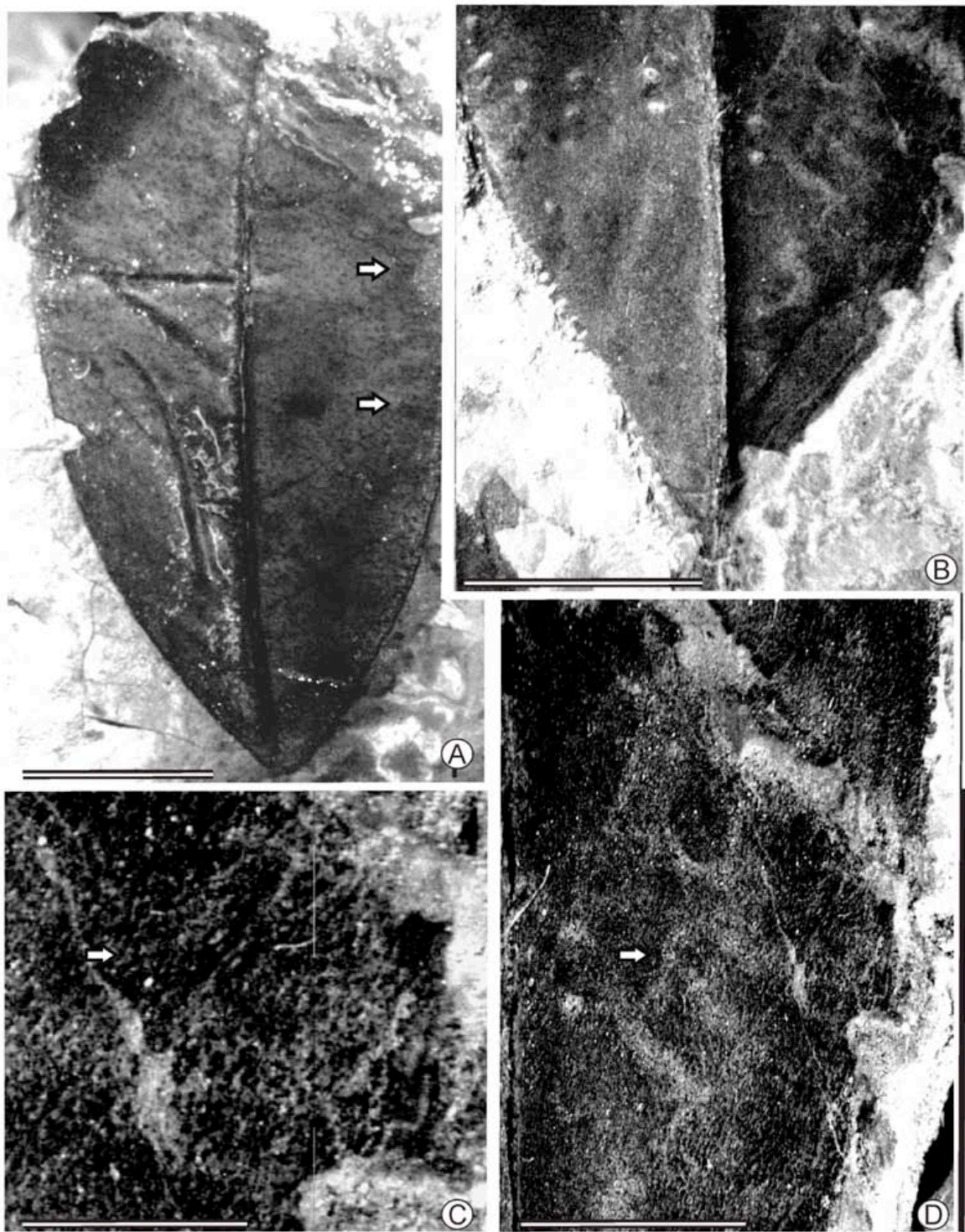


Lámina 17. Tipo 3 Rutaceae. A, lámina completa del tipo 3, mostrando claros puntos que corresponderían a glándulas (escala=1.5 cm). B, lámina completa de paratipo, se observa, la vena media acanalada prominente (escala=1cm). C, acercamiento donde se observan las venas secundarias broquidódromas débiles y los retículos formados por las venas terciarias (escala=4.5 mm). D, acercamiento de los puntos, característicos en Rutaceae (escala=1 mm).

entre las venas secundarias disminuyen ligeramente hacia la base, pero hacia la base, pero los

ángulos varían irregularmente a lo largo de la lámina, formando ángulos agudos (51° a 72°). Venas intersecundarias poco frecuentes y muy cortas e inconspicuas. Venación terciaria forma retículos al azar, con ángulos respecto a la vena media variando inconsistentemente a lo largo de la lámina. La venación de cuarto orden forma un retículo al azar con aréolas poco o moderadamente desarrolladas, venación de cuarto orden forma un retículo al azar con areolas poco o moderadamente desarrolladas, de 4 o 5 lados. La última venación es de quinto orden que corresponde con vénulas que se ramifican 2-4 veces. La textura de la hoja al parecer es coriácea y se observa la presencia de muchos puntos que podrían corresponder a glándulas.

Tipo 2:

Número de especímenes revisados: 3

Holotipo: PO-80.

Paratipos: PO-83, PO-86.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica con 3.3 cm de largo y 1.7 cm de ancho, micrófila (374 mm^2 de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 1.94:1. Pecíolo engrosado. Margen entero. Ápice no conservado en ninguna de las muestras, base cuneada con ángulo agudo de 65° . Venación primaria pinnada, venación secundaria caspedódroma. Los espacios entre las venas secundarias están distribuidos regularmente, al igual que los ángulos con respecto a la vena media. Venación terciaria formando retículos al azar, igual que la venación de cuarto orden, que forma aréolas moderadamente desarrolladas. La última venación es de quinto orden que corresponden con vénulas que son poco claras y no se han podido cuantificar sus ramificaciones

Tipo 3:

Número de especímenes revisados: 3

Holotipo: PO-90.

Paratipos: PO-96, PO-99.

Descripción: Hoja simple, elíptica, simétrica con 4.2 cm de largo y 2 cm de ancho, micrófila (560 mm^2 de tamaño laminar). Proporción largo/ancho de 2.1. Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen entero. Ápice incompleto, base cuneada formando agudo de 77° . Venación primaria pinnada, con la vena media muy gruesa y emarginada, venación secundaria broquidódroma débil. Los espacios entre las venas secundarias están distribuidos regularmente y los ángulos con respecto a la vena media van aumentando hacia el ápice formando ángulos agudos de 50° en la parte basal hasta 65° . No

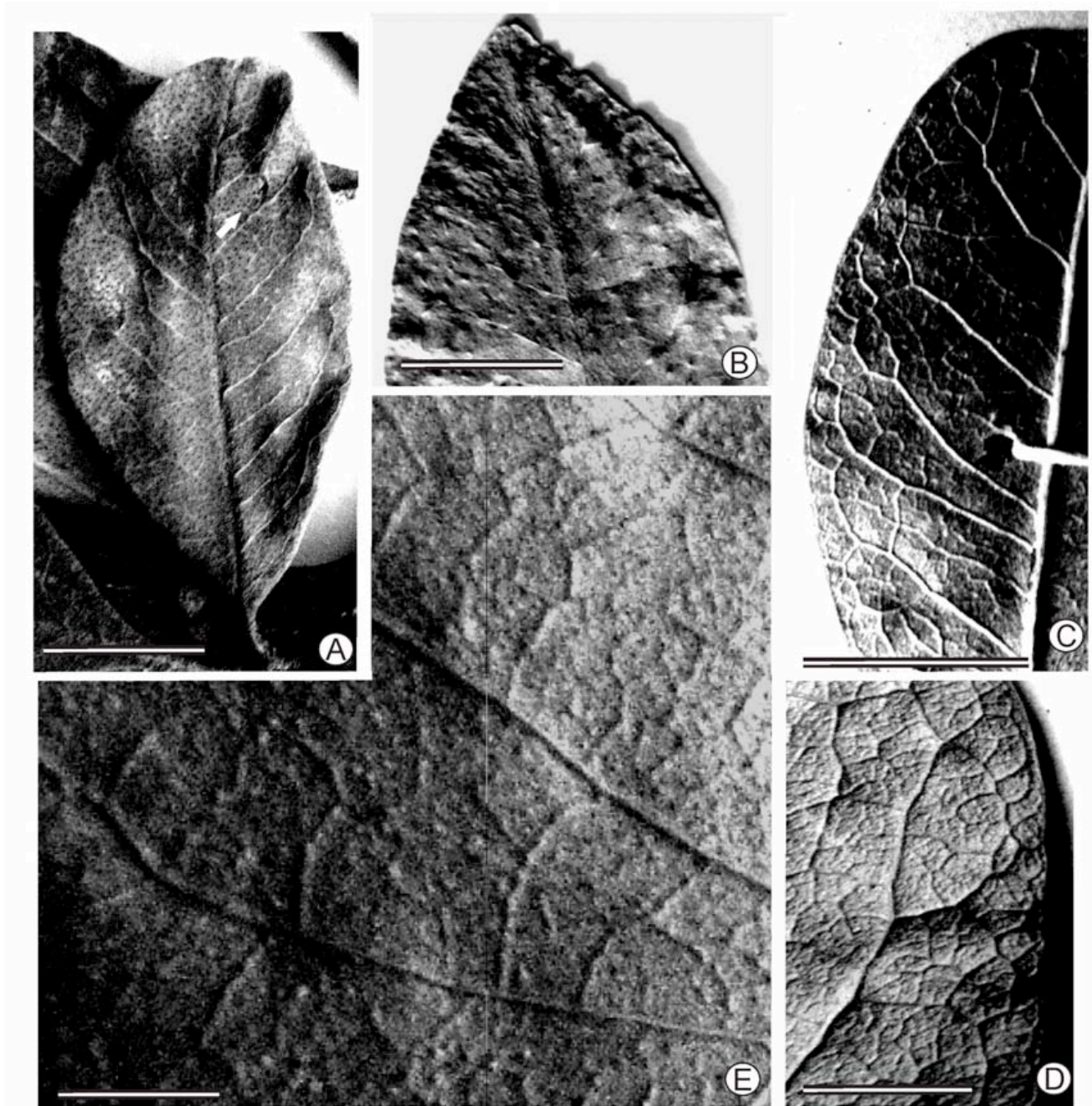


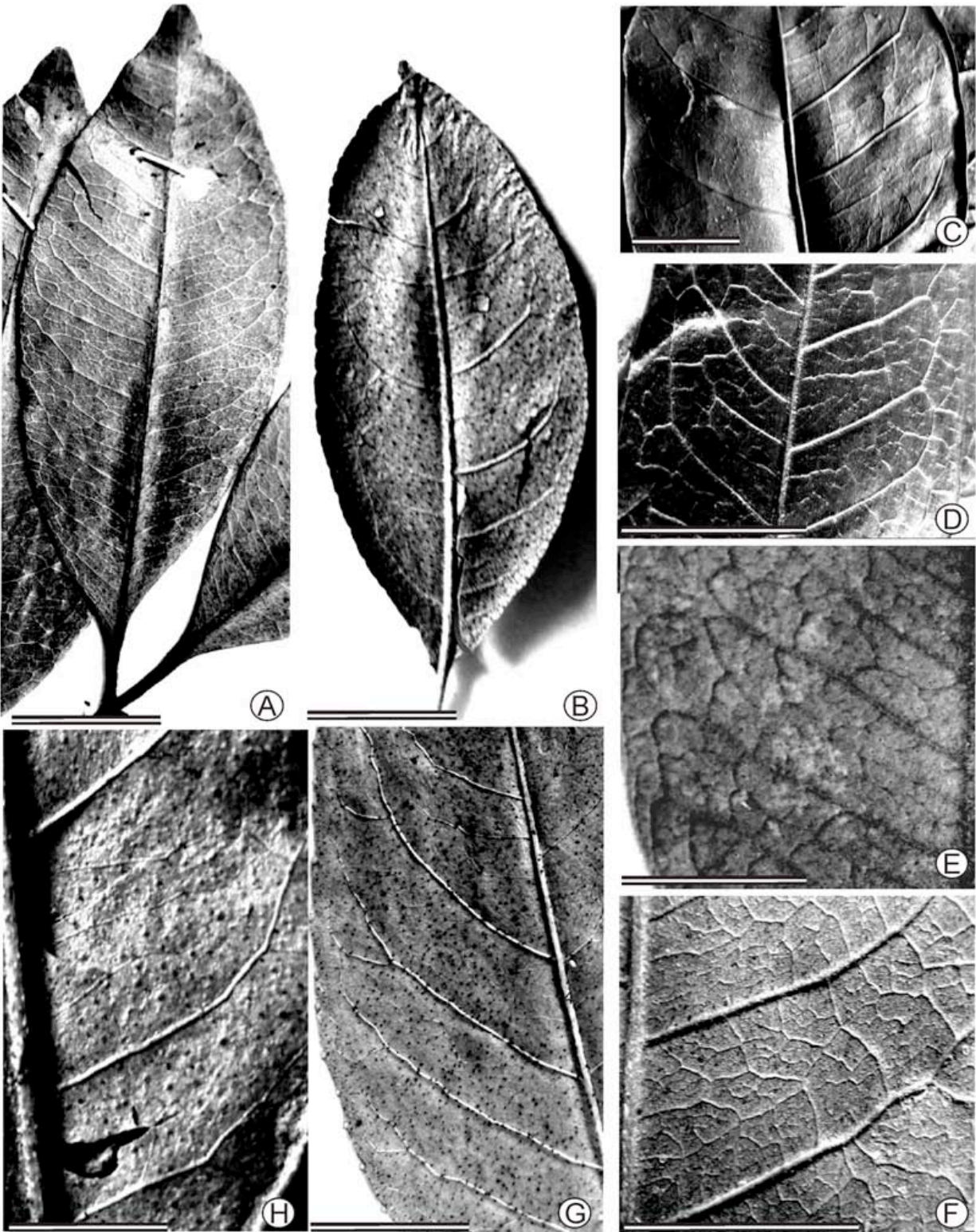
Lámina 18. Folíolos de diferentes especies de *Esenbeckia* (fotos tomadas de MEXU). A, folíolo de *E. berlandierii*, se observa la forma cuneada de la base y vena media prominente. B, ápice de forma convexa de *E. collina*. C, folíolo de *E. runyonii*, se observan las venas secundarias semicaspedròdomas. D, acercamiento de *E. runyonii*, se observan los patrones reticulares al azar y las venas con cursos muy irregulares. E, *E. berlandierii*, se observan puntos que corresponden a glándulas.

se observan venas intersecundarias. Venación terciaria formando retículos al azar, igual que la venación de cuarto orden, que ocasionalmente forma aréolas bien desarrolladas de 4-5 lados. La última venación es de quinto orden que corresponde con vénulas que son poco claras, pero se observan algunas ramificándose 2 y 4 veces.

Comparación con taxa actuales:

En La Popa, se identifica un grupo de plantas con un mosaico de caracteres que permite ubicarlas en la familia Rutaceae. Estas hojas típicamente son elípticas, micrófilas, simétricas, con una vena media muy gruesa y emarginada, venas secundarias broquidódromas débiles, caspedódromas y semicaspedódromas y venas de tercer y cuarto orden formando retículos al azar. Además en algunos especímenes, es posible observar puntos que podrían sugerir la presencia de glándulas, lo cual es muy típico de esta familia. Para la comparación, entonces se revisaron de forma general 26 géneros de esta familia en MEXU; estos fueron: *Esenbeckia* Kunth, *Decatropis* Hook. f. ex Benth. & Hook, *Zanthoxylum* L., *Ticorea* Aubl., *Spiranthera* Raf., *Ptelea* L., *Decazyx* Pittier & S.F. Blake, *Fagar* Duhamel, *Pilocarpus* Vahl, *Cneoridium* Hook. f., *Thamnosma* Torr. & Frém., *Choysia*, *Peltostigma* Walp., *Megastigma* Hook. f. ex Benthem & Hook., *Galipea* Aubl., *Raputia* Aubl., *Erytrochiton*, *Angostura* Roem. & Schult, *Ravenia* Vell., *Amyris* P. Browne, *Heliettea*, *Phellodendron* Rupr.y *Sargentia* H. Wendl. & Drude ex Salomon; con el fin de tener una idea más clara de los patrones que frecuentemente presenta en sus hojas y folíolos y de la variación foliar en ella.. Entre estos géneros, los que comparten caracteres con los tipos fósiles son *Esenbeckia* y *Zanthoxylum*. En cuanto a *Esenbeckia*, se revisaron diez especies (tabla 6). En general, en este género, las especies tienen folíolos con forma elíptica, como en los tres tipos fósiles; bases variando entre convexas (p.ej., *E. berlandieri* Baill. ex Hemsley, *E. nesiotica* Standl., *E. runyonii* C.V. Morton) y cuneadas (*E. collina* Brandegee y *E. ovata* Brandegee). Los tres tipos fósiles tienen la base cuneada y el ápice no está conservado en general, pero parece seguir una forma convexa, al menos en el tipo 1.

En casi todas las especies actuales revisadas el ápice es convexo, excepto *E. ovata* donde es retuso y *E. nesiotica* donde es redondo. El margen en los tres tipos fósiles es entero, tal como todas las especies del género revisadas, que en algunos casos también los presentan eroso. Entre las especies consideradas en esta revisión, la venación es broquidódroma débil (*E. berlandieri*, *E. litoralis* Donn. Sm., *E. ovata*), compartiendo este carácter con el fósil tipo 3, como semicaspedódromo (*E. nesiotica* y *E. runyonii*), presentándolo también el fósil tipo 1. Como en los fósiles tipo 1 y 2, las venas intersecundarias son poco comunes, a excepción de *E. ovata*, donde son frecuentes. En general, los patrones de tercer y de cuarto orden, forman retículos al azar y el quinto orden se dicotomiza, tal como en todos los tipos fósiles. Después de revisados los tipos fósiles y folíolos de algunas especies del género *Esenbeckia*, tanto el fósil tipo 1, como el fósil tipo 3 reúnen varias características afines con este género, como son la forma elíptica de la lámina, la simetría, el ápice convexo, la venación



Làmina 19. Folíolos de diferentes especies de *Zanthoxylum*. A (escala= 1cm), folíolo completo de *Z. liebmannianum*, se observan los cursos de las venas muy irregulares, común en Rutaceae. B, folíolo de *Z. liebmannianum*, la vena media es prominente y presenta abundancia de glándulas (escala= 1,5 cm). C, venación secundaria brochidódroma débil en *Z. petiolare*. (escala=0.5cm). D, Acercamiento de *Z. liebmannianum* donde se observa la venación secundaria semicarpodroma. E, venación secundaria brochidódroma en *Z. panamense*. F, acercamiento donde se observan las venas de tercer y cuarto orden formando retículos al azar. G, venas intersecundarias en *Z. compactum* (escala= 2mm). H, cursos muy irregulares de las venas terciarias y de cuarto orden y clara diferencia de grosor entre las venas secundarias y las terciarias.

secundaria semicaspedódroma (tipo 1) o broquidódroma débil (tipo 3), la poca frecuencia de venas intersecundarias, la venación de tercer y cuarto orden formando retículos al azar y la venación de quinto orden dicotomizando. Otro género revisado con más detalle fue *Zanthoxylum*, del cual se revisaron 23 especies (tabla 7). Este género presenta mucha variación en la forma de sus folíolos, manteniendo los patrones de venación secundaria como semicaspedódromos con mayor frecuencia, pero se presentan otros patrones, que se detallarán más adelante. La forma más común en los folíolos es la ovada, lo cual es contrastante con la forma elíptica que tienen los tres tipos fósiles. Sin embargo, *Z melanostictum* Schltl. & Cham., tiene lámina elíptica y se ve muy similar en la forma a los tipos fósiles, además de la base cuneada y el ápice convexo. En las especies revisadas, algunas tienen márgenes enteros y algunas otras los tienen crenados. En esta discusión solo se considerarán las que tengan margen entero. En los tres tipos fósiles, el ápice sigue forma convexa, como en *Z. petiolare* A. St.-Hil & Tul. (estas dos especies con distribución en Suramérica) y *Z. mollisimum*, algunas especies son excepciones, como *Z. compactum* y en cuanto a la forma de la base, lo más frecuente en estas especies revisadas es la convexa. *Z. petiolare* que la presentan cuneada. En cuanto a las características del pecíolo, es generalmente terete o redondo y engrosado y variando en cuanto a dimensiones. Tanto en los tipos fósiles como en las especies revisadas, la venación primaria es pinnada. La venación secundaria varía entre semicaspedódroma (p.ej., *Z. clava-herculis* L. subsp. *clava-herculis*, *Z. mollisimum* Ant. Molina, *Z. riedelianum* subsp. *kellermanii* y *Z. melanostictum*), tal que es el patrón más comúnmente observado y que presenta el fósil tipo1 y broquidódroma débil (*Z. petiolare* y *Z. mollisimum*), como el tipo fósil 3 y el caso de *Z. panamense* P. Wilson que la tiene broquidódroma. Los espacios entre las venas secundarias algunas veces van disminuyendo hacia la base y ápice, pero la tendencia en cuanto a los espaciamientos, es a tenerlos regulares, como es en el fósil tipo 3, al igual que las venas de tercer y cuarto orden formando retículos al azar tanto en fósiles como en plantas actuales. En este género, varios caracteres son compartidos con los tipos fósiles 1 y 3. Otro carácter importante a mencionar, es la presencia de estructuras similares a puntos que se observan en varios ejemplares del grupo Rutaceae en La Popa. Estos puntos pudieran corresponder a glándulas como en muchas especies actuales de la familia Rutaceae, lo cual apoya aún más la ubicación en la misma de estos especímenes. Al observar los especímenes en el herbario, los puntos lucen muy similares en las plantas actuales, como en las impresiones foliares.

Finalmente, no se han identificado estos especímenes fósiles en un género particular. Pero, sus características sí apoyan fuertemente su inclusión en Rutaceae, y probablemente se puedan incluir

Material foliar del Eoceno de La Popa

Rodríguez-Reyes, O.

también en los géneros *Esenbeckia* o *Zanthoxylum*, ya que son los dos géneros revisados con los que los tres tipos fósiles aquí incluidos, comparten más caracteres.

PARTE B:**Descripción de otros grupos en La Popa**

Tipo 1. Afín a Lauraceae

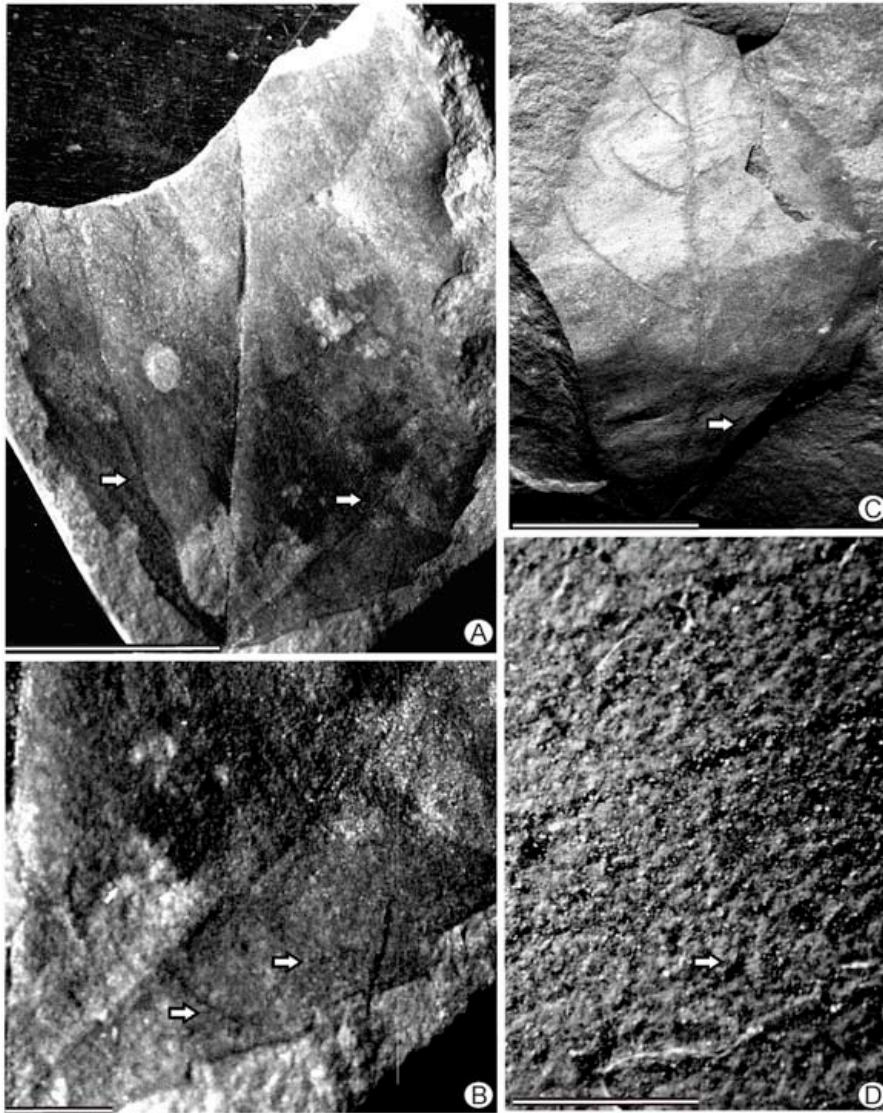


Lámina 20. A, Tipo 1, afín a Lauraceae, se observan las venas primarias actinódromas basales y el margen dentado (escala=2.5 cm). B, acercamiento del Tipo 1, se observan las venas terciarias opuesto percurrentes (escala=0.4 cm). C, Tipo 2, afín a Lauraceae, se observan las venas primarias actinódromas basales y el margen crenado (escala=2cm) D, acercamiento de Tipo 2, venas de tercer orden formando retículos al azar (escala= 2mm).

Hoja elíptica, simétrica, con 9 cm de largo y 5.5 cm de ancho, notófila (3300 mm² de tamaño laminar). Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen dentado. Ápice no se ha conservado en ninguno de los especímenes revisados, base convexa formando un ángulo obtuso de 125°. Venación primaria pinnada y venación secundaria broquidódroma débil y un par de venas secundarias basales agudas (42°), formando ángulos menos agudos hacia el ápice (50-60°), es decir que su variación del ángulo es abrupta en comparación con las venas subsecuentes.

Venación terciaria alterno percurrente. Venaciones de cuarto y quinto orden

poligonal regular reticuladas. Dientes de forma convexo-flexuosa y con espaciamiento irregular entre

ellos.

Tipo 2. Afín a Lauraceae 2

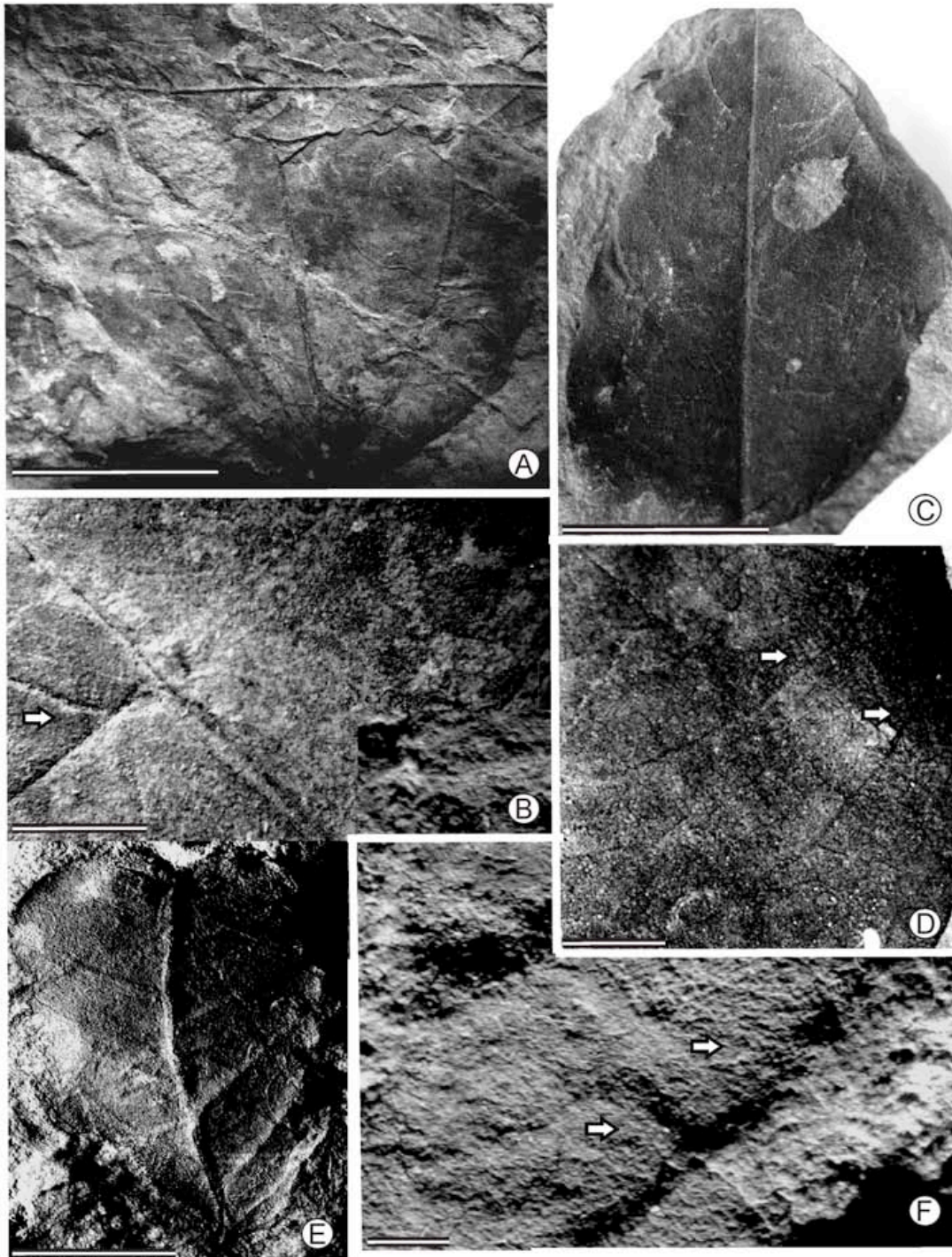


Lámina 21. A, Tipo 3, afín a Melastomataceae, se observan las venas primarias actinódromas y la base redonda con ángulo obtuso (escala=2cm). B, acercamiento del Tipo 3, mostrando las venas terciarias percurrentes (escala=0.5 cm). C, Tipo 4, afín a Moraceae (escala= 2 cm). D, acercamiento del Tipo 4, se observan las venas de tercer orden formando retículos al azar (escala=1 cm). E, Tipo 5, afín con Leguminosae, se observa el ápice emarginado (escala=2 cm). F, acercamiento del tipo 5, mostrando las venas terciarias opuesto percurrentes (escala=0.8 cm).

Hoja ovada, simétrica con 6 cm de largo y 4 cm de ancho, micrófila (1600 mm² de tamaño laminar). Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen entero. Ápice no conservado, base convexa formando ángulo obtuso de 105°. Venación primaria pinnada y venación secundaria broquidódroma con arcos incompletos y un par de venas basales agudas (27° y 34°), formando ángulos menos agudos hacia el ápice (56°- 68°). Venación terciaria poco clara, pero parece formar retículos al azar, igual que las de cuarto orden. El margen es crenado con 4 dientes por centímetro.

Tipo 3. Afín a Melastomataceae

Hoja fósil simple, ovada, simétrica, con 7.8 cm de largo y 6 cm de ancho; notófila (3120 mm² de tamaño laminar). Margen entero. Ápice no se ha conservado en ninguno de los especímenes revisados, base redonda con un ángulo obtuso de 124°. Venación primaria actinódroma basal, venación secundaria broquidódroma. Venación terciaria opuesto percurrente. Venación de cuarto orden formando retículos al azar.

Tipo 4. Afín a Moraceae.

Hoja fósil simple, ovada, con 5 cm de largo y 3.5 cm de ancho, micrófila (1166 mm²): Margen entero. Ápice convexo con un ángulo agudo de 73° aprox., base redonda formando un ángulo obtuso de 139°. Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil. Venación terciaria formando retículos al azar, al igual que la de cuarto orden, pero esta forma, ocasionalmente, areolaciones de 5 lados.

Tipo 5: Afín a Leguminosae:

Hoja fósil simple, obovada, asimétrica en la base con 3.3 cm de longitud y 2 cm de ancho, micrófila (440 mm² de tamaño laminar). Pecíolo inserto en la base de la lámina. Margen entero. Ápice emarginado con ángulo obtuso de 103°, base convexa/cuneada con ángulo obtuso de 98°. Venación primaria pinnada, secundaria broquidódroma débil. El espaciamiento entre las venas secundarias va aumentando hacia la base, mientras que los ángulos con respecto a la vena media van de 40° a 80°, pero distribuyéndose irregularmente a lo largo de la lámina. No se observan venas intersecundarias. Venación terciaria opuesto percurrente con ángulos que disminuyen exmedialmente. Venación de cuarto orden reticulada al azar, al igual que la venación de quinto orden. Venación de sexto orden no es claramente observable, pero parece formar retículos.

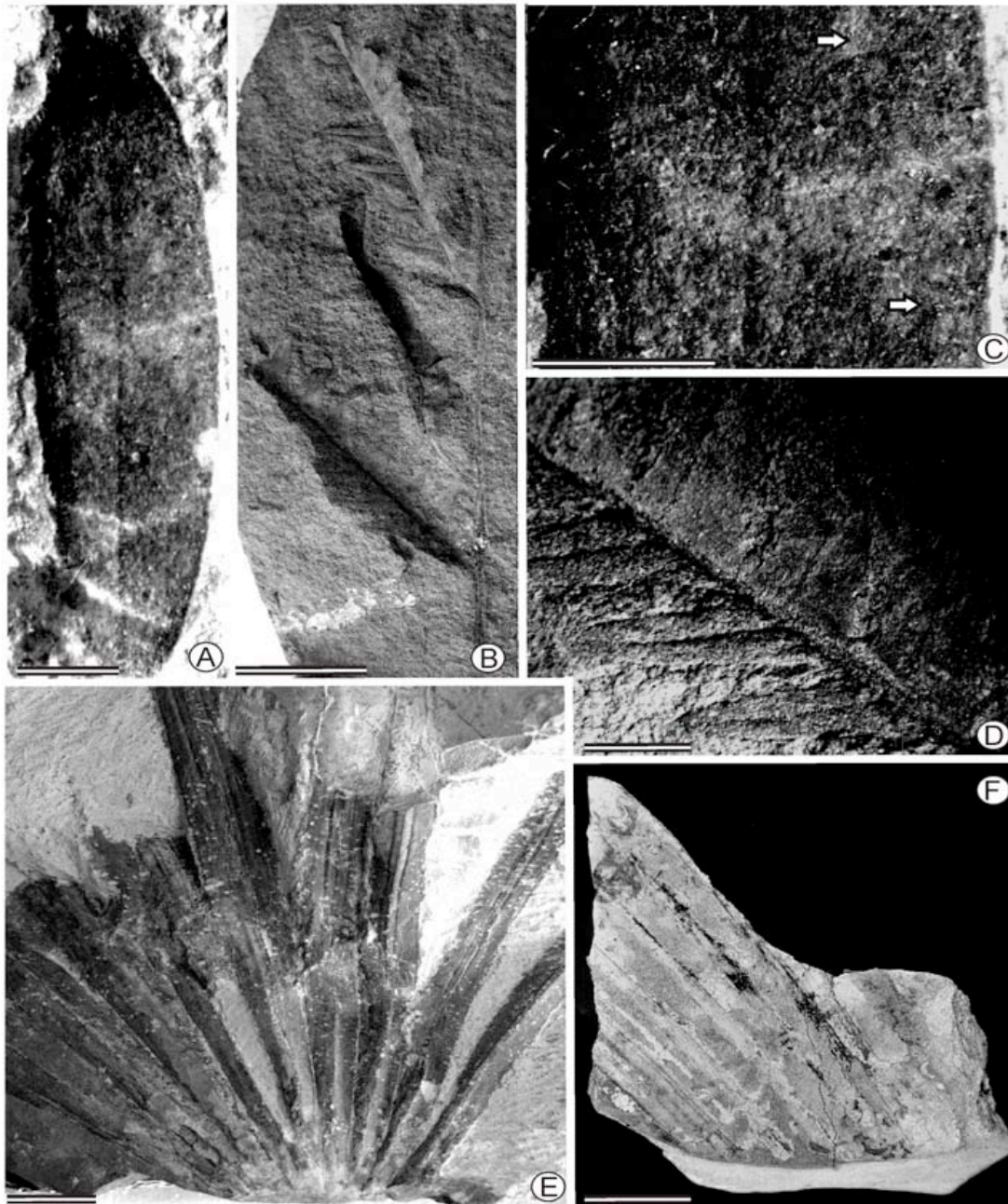


Lámina 22: A, Tipo 6, afín a Leguminosae, folíolo nanófilo (escala=1.5 mm). B, Tipo 7, afín a helecho, eje con dos pinas (escala=1 cm). C, acercamiento del tipo 6, mostrando las venas secundarias broquidódromas débiles (escala=1.5 mm). D, acercamiento de una de las pinnas, se observan las pínulas pinnatisectas (escala= 4 mm). E, Tipo 8, afín a Arecaceae (escala=1 cm). F, Tipo 9, afín a Cycadaceae, sección de hoja palmatisecta (escala=0.7 cm).

Tipo 6: Afín a Leguminosae :

Folíolo oblongo, simétrico, con 1.1 cm de longitud y 0.3 cm de ancho, leptófilo (22 mm² de tamaño laminar) Margen entero. Ápice convexo con ángulo agudo de 57°, base convexa con ángulo de agudo de 38° y Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil con las venas

secundarias alternas entre sí. Los espacios entre las venas secundarias varían regularmente a lo largo de la lámina, mientras que los ángulos aumentan hacia el ápice con 29° en la base y 40° en el ápice. Venas intersecundarias poco frecuentes y dicotomizando. Venación terciaria formando retículos al azar, al igual que la de cuarto orden con areolaciones bien desarrolladas de cuatro lados. El quinto orden corresponde con F.E.V.S. que se ramifican cuatro veces.

Tipo 7: Afín a helechos,

Eje con tres pinnas, conservadas sólo de un lado del eje, cada una con 9 pares de pínulas pinnatisectas. Las pínulas miden 8 mm de largo y 2 mm ancho. Venación primaria pinnada y secundaria anastomosada.

Tipo 8: Afín a *Thrinax* o *Sabal* (Arecaceae)

Eje con porción de hoja costapalmada. Venación primaria paralelógrama, venación secundaria reticulódroma.

Tipo 9: Afín a Cycadaceae.

Sección de hoja palmatisecta, con marcada venación paralelógrama como en las cícadas.

Tipo 10. Afín a Salicaceae

Hoja simple, oblonga, con 5.2 cm de longitud y 1 cm de ancho, micrófila (346.7 mm^2 de tamaño laminar). Margen entero. Ápice ni base observables. Venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma débil. Los espacios entre las venas secundarias varían regularmente a lo largo de la lámina, mientras que los ángulos van aumentando hacia la base y ápice, teniendo los ángulos más agudos en la parte media de la hoja. Varían de 54° en la base, $40-44^\circ$ en la parte media y 51° en la parte cercana al ápice. Venas intersecundarias bien desarrolladas y frecuentes. Venación terciaria reticulada al azar. Venación de cuarto orden poligonal regular reticulado, formando areolaciones muy bien desarrolladas con 4-5 lados y quinto orden dicotomizando, con F.E.V.S., frecuentemente entre 3-5 veces.

Tipo 11: Afín a *Talipariti* (Malvaceae)

Hoja simple con sólo parte de la lámina conservada, por lo cual su forma completa no es claramente

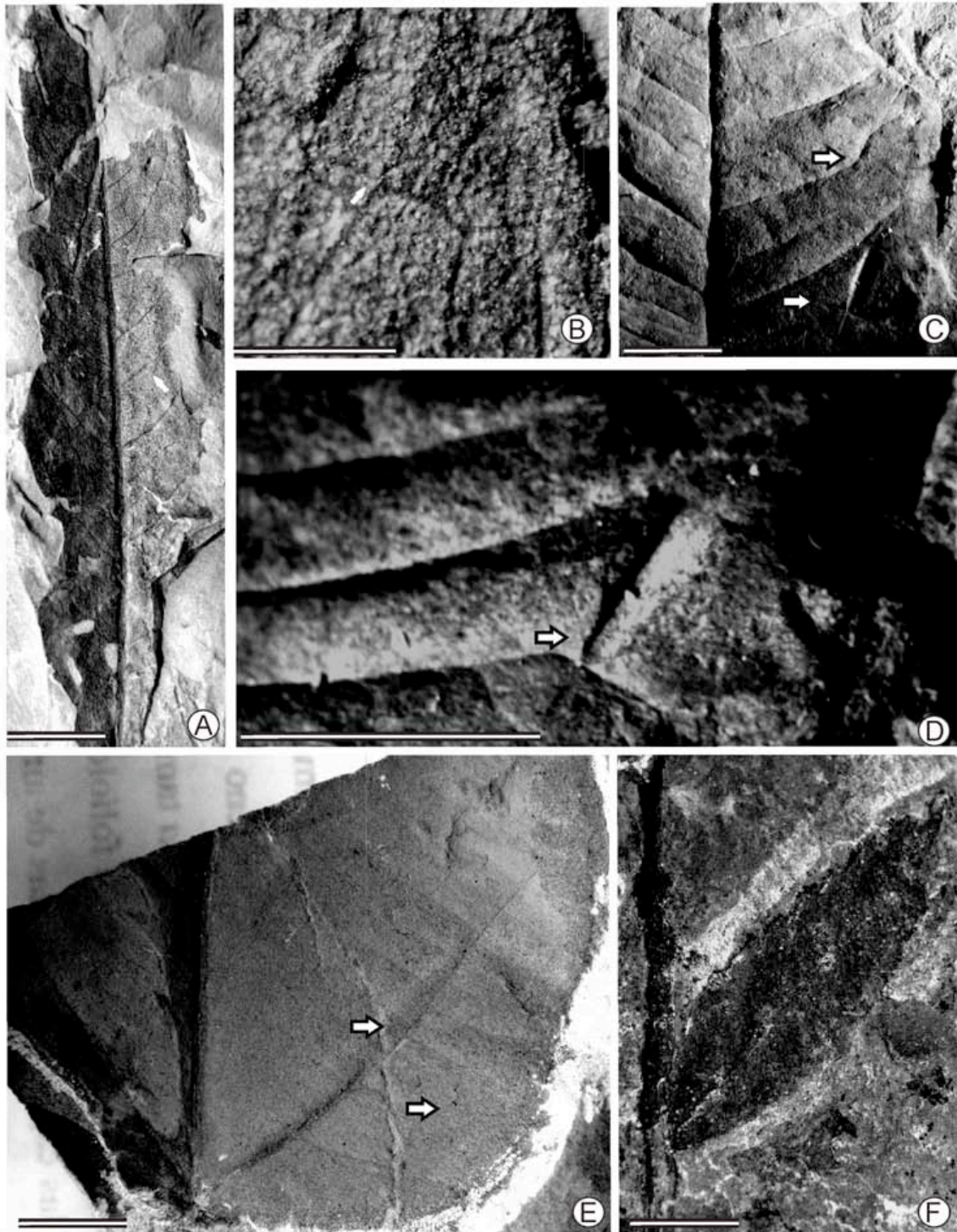


Lámina 23. A, tipo 10 afín a Salicaceae, se observan las venas secundarias broquidódromo débiles (escala=0.5 cm); B, acercamiento de tipo 10, se observan las venas de tercer y cuarto orden formando retículos al azar (escala=0.4 cm). C, tipo 12, afín a Anacardiaceae (escala=11 cm). D, acercamiento de tipo 12, se ven claramente las venas secundarias cladódromas. (escala= 0.25 cm). E, tipo 11, afín a Malvaceae con venas primarias actinódromas (escala=1 cm). F, tipo 13, afín a Burseraceae, folíolo completo con margen dentado (escala=0.5 cm).

visible, con 6 cm de ancho. Ápice no conservado, base redonda con ángulo de 209° . Margen entero. Venación primaria, al parecer actinódroma basal, secundaria broquidódroma débil, con las venas muy espaciadas entre sí. Presencia de venas agróficas simples. Venación terciaria opuesto percurrente con curso sinuoso y ángulos de 15° - 22° con respecto a la vena media. Las venas de cuarto y quinto orden forman retículos.

Tipo 12: Afín con Anacardiaceae:

Hoja simple, elíptica, con 5 cm de long y 2.5 cm de ancho, micrófila (833.3 mm^2 de tamaño laminar). Ápice convexo con ángulo de 25° , base redonda con ángulo obtuso de 123° . Margen entero. Venación primaria pinnada y secundaria cladódroma II. Los espacios entre las venas secundarias se distribuyen regularmente a lo largo de la lámina al igual que los ángulos que cambian regularmente en un rango de 67° - 72° . Las venas secundarias se ven muy cercanas y paralelas entre sí. Venas intersecundarias muy frecuentes y marcadas. Venación terciaria percurrente, pero no es claro de que tipo. Venación de cuarto orden formando retículos al azar. Las últimas vénulas libres no son claras, por lo cual no se cuantificaron sus ramificaciones.

Tipo 13: Afín a Burseraceae (incluido en esta sección ya que no es clara la afinidad con el resto de material de esta familia debido a que los patrones de venación no son observables):

Folículo ovado, simétrico, con 2 cm de longitud y 0.8 cm de ancho, nanófilo (106.7 mm^2 de tamaño laminar). Ápice convexo, base cuneada. Margen dentado. La venación primaria se ve por secciones, notándose que es del tipo pinnada. La venación secundaria no es observable. Venación terciaria formando retículos al azar, al igual que la de cuarto orden.

Tipo 14. Eje con folíolos afines a *Pseudosmodium*:

Raquis con dos folíolos conservados. Folíolos ovados, asimétricos con 2 cm de largo y 0.6 cm de ancho. Base asimétrica de forma cóncavo/convexa de un lado y convexa del otro, de manera que la asimetría es muy marcada. El espécimen está pobremente conservado, por tanto los patrones de venación no son observables. Sin embargo se ha separado como tipo distinto por la forma peculiar de los folíolos.

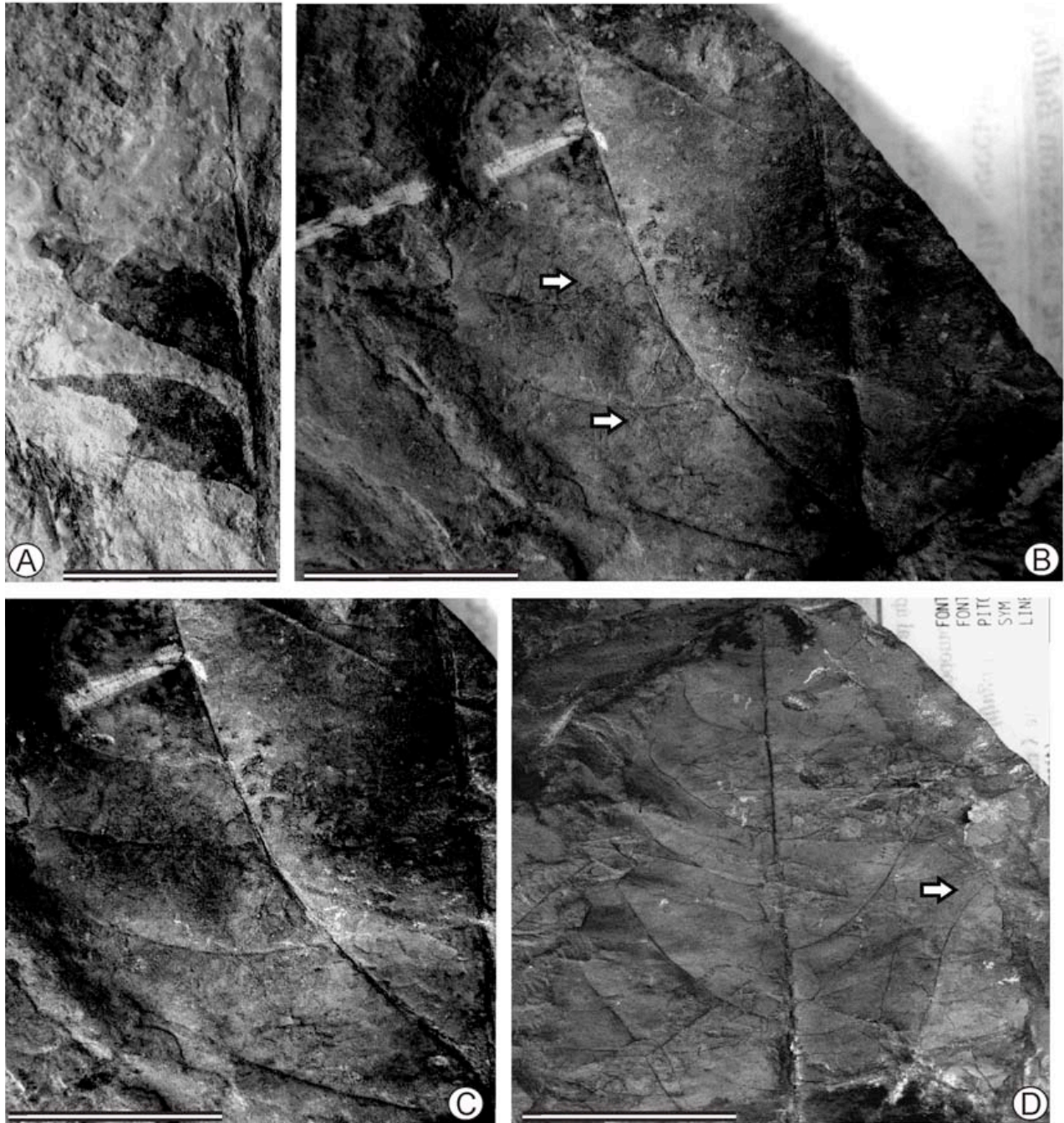


Lámina 24. A, tipo 14 afín con *Pseudosmodium*, folíolos en conexión con eje y con forma asimétrica (escala=1cm). B, tipo 15, afín a Malvaceae, se observan claras venas agróficas (escala=1cm). C, acercamiento del tipo 15, se ve claramente el margen dentado y las venas agróficas (escala=1cm). D, tipo 16, afín a *Cordia* o *Myriocarpa*, se observan las venas secundarias muy alternas con respecto a la vena media, con patrón cladódromo (escala=3 cm).

Tipo 15. Afín a Malvaceae (grupos anteriormente clasificados como Tiliaceae):

Hoja incompleta. No es posible medir o ver la forma completa de la lámina. Margen serrado. Ápice no conservado, base redonda con ángulo de 145°. Venación primaria actinódroma basal, venación

secundaria caspedódroma con espacios distribuidos regularmente y ángulos agudos (63°) variando regularmente. Venación terciaria opuesto percurrente. Venación de cuarto orden reticulada al azar. Venación de quinto orden formando areolaciones bien desarrolladas de cuatro lados. venación. Un orden de dientes distribuidos con espaciamiento regular, 2 por cm y de forma cóncavo / convexo, ápice simple y seno angular.

Tipo 16. Afín a *Myriocarpa* (Urticaceae) o *Cordia* (Boraginaceae):

Hoja incompleta simple, ovada, con 9 cm de largo hasta la parte conservada y 7.3 cm de ancho, mesófila (4380 mm^2 de tamaño laminar). Ápice parcialmente incompleto, pero al parecer es convexo, base no observable. Margen dentado. Venación primaria pinnada, venación secundaria cladódroma con venas agróficas compuestas. Los espacios entre las venas secundarias aumentan hacia la base, mientras que los ángulos se distribuyen de manera irregular en un rango 60° - 75° . Venas intersecundarias poco marcadas. Venación terciaria opuesto percurrente con curso sinuoso e incrementándose exmedialmente.

Dientes distribuidos de manera irregular, en un sólo orden y presentándose 3 por centímetro. La forma es convexo / cóncava con sinus redondo y ápice simple. Las venas secundarias están relacionadas a ellos.

Tipo 17. Afín a Malvaceae:

Hoja simple, ovada, con 15 cm de largo y 4.9 cm de ancho, mesófila (4900 mm^2 de tamaño laminar). Margen eroso, con ondulaciones mayores en la parte basal de la lámina, de manera que aparentan ser posibles dientes. Ápice cortamente acuminado, formando ángulo agudo de 30° , base convexa formando un ángulo obtuso de 85° . Venación primaria actinódroma, venación secundaria broquidódroma débil con venas agróficas simples. Los espacios entre las venas secundarias aumentan hacia la base y los ángulos se distribuyen de manera irregular a lo largo de la lámina. Venación terciaria opuesto percurrente con curso en ocasiones recto y en ocasiones sinuoso.

Tipo 18. Afín a Rutaceae:

Hoja simple, incompleta. La forma no es claramente observable, debido a que faltan partes de la lámina en la base y ápice, pero parece ser ovada. Margen entero. Venación primaria pinnada, con vena media muy prominente, acanalada., venación secundaria caspedódroma.

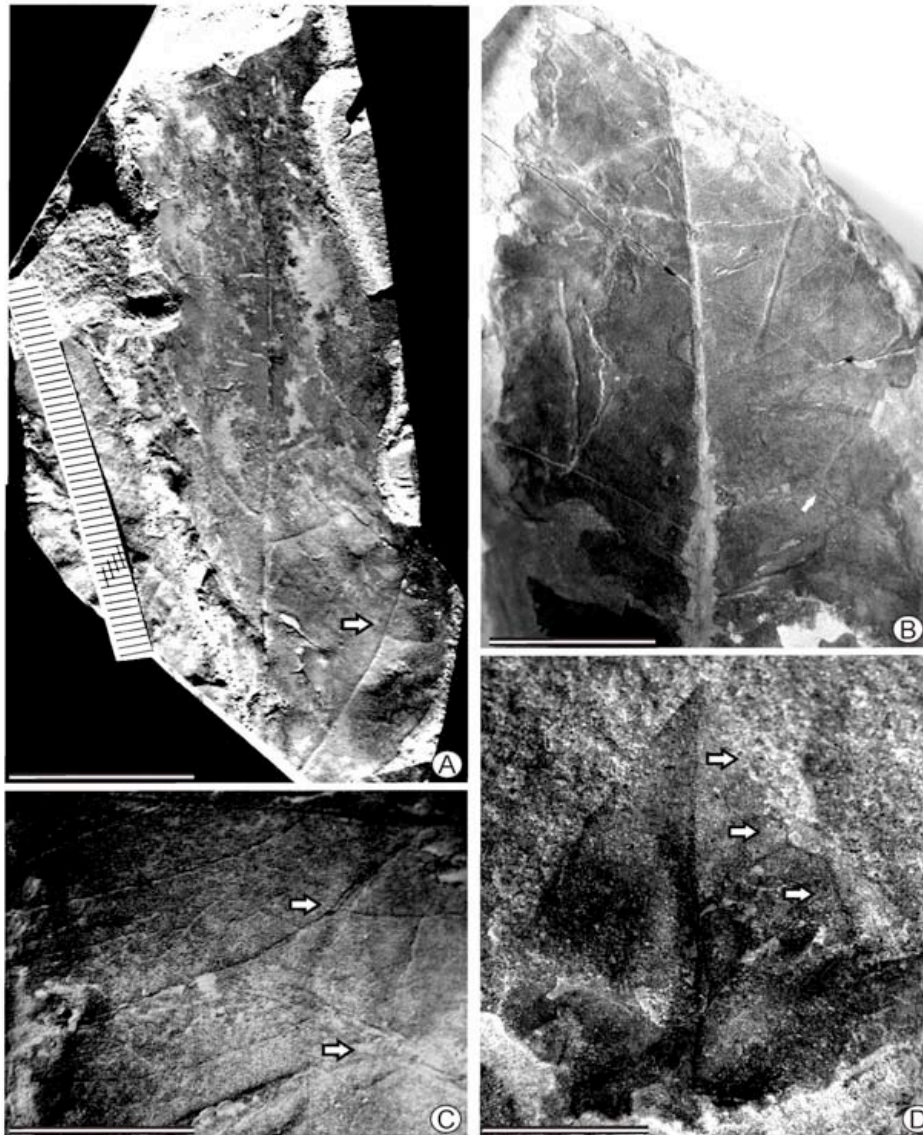


Lámina 25. A, tipo 17, afín a Malvaceae, se observan las venas primarias actinódromas (escala=2.5 cm). B, tipo 18 afín a Rutaceae, se muestran la vena media prominente y acanalada y venación secundaria caspedódroma (escala=2 cm). C, acercamiento donde se observa la venación terciaria reticulada al azar en el tipo 18 (escala=0.8 cm). D, tipo 19, se observa la hoja completa con peculiar forma deltoide, única en el material de La Popa (escala=0.7 cm).

Los espacios entre las venas secundarias son regulares. Los ángulos van disminuyendo hacia el ápice (de 67° cerca de la base a 60° cerca del ápice) en relación con la vena media. Venación terciaria reticulada al azar. Venaciones de cuarto y quinto orden reticuladas al azar. La última venación es de sexto orden que corresponde con vénulas 4 veces ramificadas.

Tipo 19:

Hoja simple, deltoide, con 2.2 cm de largo y 1.4 cm de ancho, nanófila (205 mm² de tamaño laminar).

Margen entero. Ápice convexo, formando un ángulo agudo de 67°, base redonda, formando un ángulo obtuso de 139°. Venación primaria actinódroma, venación secundaria brochidódroma formando 4 arcos en total. Los espacios entre las secundarias se distribuyen de manera irregular a lo largo de la lámina y los ángulos van aumentando hacia el ápice (de 43° a 60°). Venaciones de tercer y de cuarto orden, formando retículos al azar.

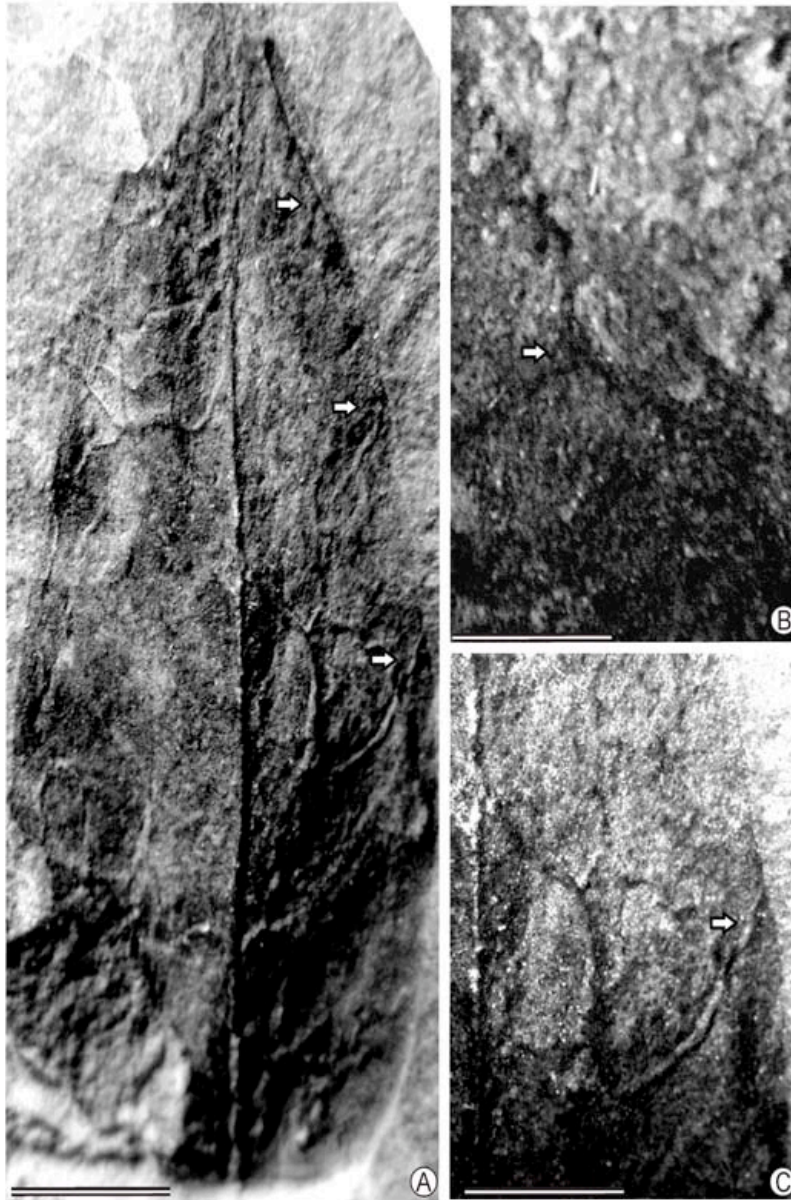


Lámina 26. A, Tipo 20 (escala=0.25 cm). B, acercamiento del tipo 19, la flecha muestra los arcos formados por las venas secundarias (escala=0.5 cm). C, acercamiento del tipo 20, se observan las venas secundarias broquidódromas débiles (escala= 1cm)

Tipo 20:

Hoja simple, ovada, con 3.8 cm de largo y 1.5 cm de ancho, micrófila (380 mm² de tamaño laminar). Ápice convexo, base no observable. Margen entero. Venación primaria pinnada. Venación secundaria broquidódroma débil. Los espacios entre las venas secundarias se distribuyen irregularmente a lo largo de la lámina. Venas intersecundarias marcadas y frecuentes. Venación terciaria reticulada al azar. Venación de cuarto orden formando areolaciones bien desarrolladas de 3-4 lados. La última venación es de quinto orden que corresponde con vénulas que se ramifican de 2-4 veces.

DISCUSIÓN:

La información taxonómica del registro fósil puede ofrecer mucha información más allá de nuevos registros en esta zona de estudio. No sólo se conocen los grupos que allí cohabitaban durante el Eoceno, sino que también se puede tratar de relacionar la distribución actual de éstas y los ambientes en los cuales se desarrollan.

En sección estudiada de la Fm. Carroza, se encuentran plantas con hojas micrófilas, dominando aquellas con márgenes enteros sobre los dentados con relación de 2:1. Sin embargo, también se tienen hojas o folíolos con margen dentado y nanófilas, lo que apoya la diversidad de la morfología foliar, misma que sugiere condiciones mixtas de presencia y ausencia de agua. Se ha documentado que durante el Paleógeno, hubo importantes cambios geológicos que pudieron dar lugar a que plantas de latitudes más altas de América del Norte, Este de Estados Unidos y Coahuila, pudieran ampliar su distribución hacia el Sur con relativa facilidad (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998); aunque de forma contrastante en el Cretácico/Paleoceno estas floras son más bien indicativas de la presencia de un trópico húmedo, algunas de estas floras a veces se han discutido como “secas”, aparentemente ninguna tiene las condiciones extremas encontradas en La Popa. Es difícil imaginar aridez extrema en un área en donde se documentan palmas, helechos y dominancia de otras plantas con márgenes enteros o micrófilas o con mayores dimensiones (notófilas y mesófilas; Tabla 1).

Márgenes dentados	Márgenes enteros	Micrófilas	Leptófilas/nanófilas	Notófilas /mesófilas
9	18	16	5	3

TABLA 1. Tipos de hoja con base al tamaño y número de plantas caracterizadas en La Popa, Nuevo León.

Bailey y Sinnott (1915) encontraron que las especies que tenían márgenes enteros predominaban en selvas subtropicales y ambientes tropicales, y que las hojas con márgenes dentados son más comunes en regiones templadas. También estudios alrededor del mundo demuestran que el tamaño de las hojas va decreciendo con el decremento en las lluvias, mientras que las hojas enteras sugieren adaptación a la presencia de agua en el ambiente (Dilcher, 1973; 1984). Estas observaciones hechas por morfólogos, ecólogos, fisiólogos y paleobotánicos sugieren que en La Popa el sistema no puede representar condiciones extremas en torno a lo húmedo o a lo árido, por ello el concepto de trópico seco con estacionalidades marcadas es una propuesta que permite ubicar a los elementos paleoflorísticos encontrados en esta localidad en un ambiente como el sugerido por la sedimentología/paleopedología.

La parte medular de este estudio comprende la parte descriptiva y sistemática. El material aquí presentado se ha ubicado en familias del Orden Sapindales (Rutaceae, Burseraceae y Anacardiaceae)

y la familia Myrtaceae, escogida debido a su abundancia en la Formación Carroza, ya que representa un 30% del material recolectado. Este material se separó como tipos basado en características muy distintivas de los grupos (Tabla 2), aunque no necesariamente únicas, por lo que la comparación con hojas de otros grupos de plantas en el herbario es un proceso insustituible. El patrón en la venación secundaria es un carácter que sobresale como fuente de información para separar familias en este material, aunque no solo este carácter es decisivo, sino que su aplicación combinada con varios otros de órdenes superiores de venación facilita la determinación taxonómica.

Tanto los elementos identificados con mayor detalle en este trabajo como los tipos a los que se les sugieren afinidades tentativas tienen distribuciones actuales interesantes respecto a su posible presencia en La Popa hace 50 millones de años. Por ejemplo, la familia Myrtaceae es un elemento muy importante de los bosques tropicales secos estacionales de Las Antillas (Gentry, 1995), domi-

Myrtaceae	Anacardiaceae	Burseraceae	Rutaceae
Venas basales decurrentes vena secundaria intramarginal, curso de terciarias irregulares, venas de altos órdenes formando retículos.	Bases asimétricas, venación secundaria broquidódroma (débiles o estrictas), Venación terciaria percurrente y de altos ordenes formando retículos, textura coriácea	Nanófilas, margen dentado, base asimétrica, venación secundaria broquidódroma muy marcada, , venas terciarias y de altos ordenes formando retículos.	Simetría en la lámina, vena media prominente, pecíolo engrosado, venación secundaria semicraspedódromas o caspedódromas, venas del altos ordenes formando retículos y de forma muy irregular, *puntos en algunos especímenes.

TABLA 2. Caracteres de la venación secundaria de las familias estudiadas en este trabajo con mayor detalle.

nándolos en el Caribe y en Florida; aunque esto parece más bien una excepción ya que las Leguminosae predominan, en general, en todos los trópicos secos. En La Popa ambas familias están representadas y aparentemente las Leguminosae son el elemento dominante de esta flora (Calvillo-Canadell, 2006; Calvillo-Canadell et al., 2008). La importancia de estas familias en este tipo de bioma, o al menos con climas con estacionalidad o períodos largos de sequía, apoya la presencia del trópico tan seco en la región de La Popa desde el Eoceno.

En cuanto a las Anacardiaceae, *Lannea* es un género con hábito arbóreo/arbustivo cuyo hábitat corresponde con bosques lluviosos de África en donde crecen ca.8000 especies (White, 1983),

bosques subtropicales con marcada estación seca de Zambezi, y praderas de Somalia-Masai con matorrales subdesérticos (Timberlake, 2000). El actualismo biológico entonces permite asumir que su presencia en La Popa durante el Eoceno refuerza la existencia del trópico estacionalmente seco. Un ejemplo puntual de este género es *Lannea coromandelica* (Houtt.) Merr. que en un análisis sobre la fenología en los bosques tropicales deciduos resalta por sus adaptaciones a largos períodos de sequía en ambientes con estacionalidad (Singh y Kushwaha y, 2006).

Una nueva planta fósil reportada con base en su hoja parece intermedia entre *Astronium* y *Cyrtocarpa* (Anacardiaceae) y su afinidad taxonómica apoya la interpretación presentada hasta aquí del desarrollo del trópico estacionalmente seco en La Popa. El primero es un género con ca. 15 especies que mayormente se encuentran en ambientes secos (Gentry, 1993), mientras que el segundo tiene distribución disyunta entre México y Sudamérica, donde habita ambientes secos y áridos (Mitchell y Daly, 1991).

De especial importancia para interpretación del ambiente y condiciones en las que creció la taoflora de La Popa es *Bursera*. Este género está constituido por alrededor de 100 especies de las cuales ca. 70 son endémicas de México (Rzedowski y Kruse, 1979; Daly, 1993). Su distribución es neotropical; se extiende desde el suroeste de los Estados Unidos hasta la parte noroccidental de América del Sur, Perú y las Guayanas, incluyendo a las Antillas, las islas Galápagos y Revillagigedo y parece haber una disyunción en el extremo noreste de Brasil (Rzedowski y Kruse, 1979). Sin embargo, la mayor diversificación y concentración de especies se da en la vertiente Pacífica de México (Toledo–Manzur, 1982; Guízar y Sánchez, 1991), con la mayoría de las especies siendo árboles en la selva baja caducifolia (Rzedowski y Kruse, 1979). Estos suelen ser más abundantes en condiciones climáticas con amplio período de sequía y son incluso indicadores de esta situación climática (Toledo–Manzur, 1982).

De entre los tipos no identificados y cuyas relaciones taxonómicas sólo se sugieren como tentativas, algunos, como Salicaceae, Malvaceae, y Tilioideae subtribu de Malvaceae, antes Tiliaceae, también sugieren ambientes tropicales secos.

En contraste, *Pentaspadon* (Anacardiaceae), un género encontrado principalmente en ambientes riparios (www.zipcode.com) de Tailandia, Vietnam, Malasia, Islas Salomón, Sumatra, Borneo y Nueva Zelanda, y *Trichoscypha* (Anacardiaceae) que se distribuye en la zona tropical lluviosa de África tropical del oeste (Uganda y Gabón) pueden crecer asociados con algunas especies de *Lannea*,

aunque en este caso serían especies que habitan bajo condiciones más húmedas. Evidentemente, La Popa presenta una interesante mezcla de elementos comunes del trópico estacionalmente seco, pero algunos también sugiriendo cuando menos lugares con más humedad en el ambiente. Es importante considerar la posibilidad de la existencia de distintos microhábitats en la zona, como por ejemplo como se mencionó anteriormente en este trabajo, algunos elementos de la fauna encontrada son relacionados en la actualidad con la presencia de ríos y quebradas, donde pudieron desarrollarse plantas ribereñas, como es el caso de *Pentaspadon*.

En La Popa se han recolectado e identificado hojas de otras plantas que apoyan, en el mejor de los casos, de forma marginal esta interpretación. Rutaceae, por ejemplo, está ampliamente distribuida en regiones tropicales, subtropicales y templadas alrededor del mundo, especialmente en África y Australia (Barroso et al, 1986) y *Zanthoxylum* con ca. 200 especies, es pantropical, con unas pocas especies extendiéndose a zonas templadas de América del Norte y este de Asia (Figuereido-Melo y Sílvia-Zickel, 2004), mientras que *Esenbeckia* está distribuido en todos los trópicos de América y en las Antillas. Los especímenes de La Popa relacionados con esta familia tienen márgenes enteros y son micrófilos, sugiriendo condiciones de humedad moderadas. Esta idea se basa en estudios como el de Wolfe (1971) que encontró que un mayor porcentaje de márgenes enteros sugiere un aumento de temperatura en el ambiente y Dilcher (1973) reportó que el tamaño de la hoja disminuye con el decremento en las lluvias.

Los macrofósiles de plantas estudiados de la Formación Carroza, en La Popa, Nuevo León, muestran diversidad importante de plantas en el momento del depósito de esta cuenca y en conjunto sugieren la presencia de una comunidad ligada a ambientes limitados en su disponibilidad de agua. Estas plantas representan a las primeras conocidas con base en macrofósiles del Eoceno de México y comparadas con otras de floras interpretadas como secas, p. ej., Los Ahuehuetes, Puebla, las hojas y folíolos son relativamente grandes (variando, en general entre 4-8 cm de largo y 1-4 cm de ancho vs. 20-55 mm de largo y de 3 –16 mm de ancho), aunque su talla es menor a la que se esperaría en comunidades con disponibilidad de agua más o menos constante (> 10 cm) a lo largo del año. Otro aspecto importante es que las hojas recolectas en La Popa se conservaron empaquetadas en lodos o areniscas que se transportaron como flujos seguramente de regiones hacia el oeste de la cuenca en estudio (González-López, 2007) como lo sugiere su frecuente disposición inclinada en los estratos, aunque la mayoría sí está depositada de forma paralela a los estratos, sugiriendo que aunque es evidente el transporte, éste

no fue mucho, por lo que las hojas y folíolos generalmente se conservaron completos. Otro aspecto que en las próximas páginas se tiene presente es la presencia de paleosuelos a lo largo de esta secuencia sedimentaria. Los ca. 200 paleosuelos sugieren algún tipo de evento rítmico en la región en aquel tiempo que seguramente afectó a la comunidad vegetal que se desarrolló en, o alrededor de la cuenca de sedimentación. Elaborar sobre estos puntos permitirá generar valor agregado a los fósiles de La Popa y permitirá tener una perspectiva distinta sobre la acumulación de biodiversidad en México, por lo que en los siguientes párrafos se propondrá un esquema que explique la presencia de esta interesante flora del noreste de México.

Los bosques tropicales secos tienen su mayor riqueza en México, con niveles similares en Perú, Bolivia y Brasil, donde se dan los cerrados, en los cuales hay alto endemismo (Pennington, et al., 2006). Los bosques secos tropicales son definidos como ecosistemas esencialmente dominados por árboles, con dosel continuo o casi continuo y un estrato bajo, con los pastos siendo un elemento menor (Mooney et al, 1995). Estos bosques ocurren donde llueve menos de 1600 mm al año con un período de al menos 5-6 meses recibiendo menos de 1000 mm (Gentry, 1995; Graham y Dilcher, 1995). La vegetación es mayormente decidua durante la época seca e incrementa a lo largo de un gradiente conforme las lluvias declinan, aunque en los bosques más secos se da un marcado incremento en especies suculentas y siempreverdes (Mooney et al., 1995). Estos bosques tienen una estatura menor y un área basal menor que los bosques lluviosos (Murphy y Lugo, 1995). El grupo de plantas encontradas en La Popa seguramente coexistió con una estructura semejante y en un ambiente similar durante el Eoceno. Esto ayudaría a entender por qué geológicamente se ha diagnosticado como un sistema árido, aunque las plantas indiquen la presencia de al menos un corto periodo de lluvias al año; no obstante, hay que señalar que entre las plantas que se han identificado de La Popa, hay predominancia de elementos con parientes actuales que se pueden desarrollar bajo condiciones de estacionalidad marcada, y aun en zonas con larga época de sequía.

También es de considerar que los paleosuelos debieron influir en la vegetación y ciertamente, los grupos de plantas que se empezaron a desarrollar en esta zona, tuvieron que adaptarse a estas nuevas condiciones locales con diapirismo activo, lo cual daba lugar a condiciones de aridez. Por tanto, varios de los grupos que allí se desarrollaban fueron, probablemente, colonizadores o pioneros que se adaptaron a condiciones más secas con caracteres como reducción del tamaño o división del margen

de la hoja. Además esto remarca la posibilidad del cambio de las floras de que originalmente procedían a lo que tenemos en México en la actualidad.

Rzedowski (2005) discute cambios en comunidades en el Cenozoico que están apoyados por reconstrucciones climáticas que sugieren un incremento en la aridez en los climas globales desde el Eoceno Medio (Scotese, 2002). Probablemente la presencia del trópico estacionalmente seco se inició en este periodo y debió de haber incrementado su distribución posteriormente, cuando variados cambios en la intensidad de las lluvias, las temperaturas, la humedad, etc., favorecen este fenómeno (Tiffney, 1985 a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999). Además se dan eventos como el levantamiento de la Sierra Madre Oriental y el retiro y desaparición de mares epicontinentales, lo cual posiblemente dio lugar a la disminución en la humedad y favoreció la presencia del trópico seco en la costa de México, en la actualidad.

De interés resulta también la distribución geográfica actual de los taxa identificados para La Popa. Myrtaceae, es un gran ejemplo, ya que su registro fósil es rico en América del Norte, iniciando en el Paleoceno Superior de Dakota del Norte, con el reporte de semillas taxonómicamente cercanas a *Psidium* (Crane et al., 1990) y reportándose en latitudes más bajas (México) durante el Eoceno, en donde incursiona en ambientes distintos, menos húmedos. Otro de los registros más viejos es el de *Paleomyrtinaea* también del Paleoceno Tardío de Dakota del Norte y del Eoceno de British Columbia (Crane et. al., 1990), reiterando entonces que los registros más viejos de esta familia son de América del Norte y que seguramente las Myrtaceae de La Popa estaban fuertemente relacionadas a aquellas de latitudes mayores. Del género identificado aquí, *Myrcia*, sólo había registro polínico de la Formación La Quinta (Mioceno) en Simojovel Chiapas (Graham, 1999). Este género se distribuye mejor en Sudamérica en la actualidad, y su registro fósil en América del Sur inicia en Eoceno Medio con reportes de Laguna del Hunco en Argentina (Wilf et. al., 2005) lo cual sugiere un movimiento a través del tiempo de norte a sur durante el Cenozoico. Sin embargo, hay que señalar que en este trabajo se mencionan entre comillas los nombres genéricos de las plantas, sugiriendo que la asignación taxonómica es tentativa. Casos similares de distribución especial también se pueden mencionar de las Anacardiaceae y Leguminosae identificadas de esta zona (e.g. Martínez-Millán y Cevallos-Ferriz, 2005; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2006). Pero además, Anacardiaceae sugiere que desde el Eoceno existió intercambio entre América del Norte y Europa con África

basados en la presencia en la primera zona geográfica de *Lannea*, y ahora también *Trichoscypha* y *Pentaspadon* desde el Eoceno, mientras que en África y Asia el registro de estas plantas es más reciente (p.ej., *Lannea oligocenica* de las minas de carbón de Makum reportadas por Awasthi y Mehrotra, 1995). Esta distribución biogeográfica lleva a la pregunta de si estos géneros tuvieron su origen en África. En los últimos años, se ha propuesto que en latitudes bajas de América del Norte, los constantes cambios geológicos coadyuvaron a que se dispararan procesos biológicos que promovieron la radiación y diversificación de algunas taxa (p.ej., Ramírez-Garduño, 2002; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999; Martínez-Millán, 2005; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2006), y esta propuesta ayuda a entender la distribución temporal de los taxa.

Como ejemplo de la importante radiación que durante el Cenozoico tuvieron algunos taxa en latitudes bajas de América del Norte, y en este caso particular México, *Bursera* tiene gran interés. El registro de La Popa amplía su distribución geográfica y posiblemente temporal; aunque, *B. inaequilateralis* (sección *Bullockia*) es conocida del Eoceno de Green River, Colorado-Wyoming, y sugiere que el género se empezó a diversificar al menos hace 45 millones de años (Becerra, 2004). El levantamiento de la Sierra Madre Oriental durante el Cenozoico pudo generar barreras que promovieron la alopatría de *Bursera*. A esto Rzedowski (2005) lo refiere como movimiento de comunidades. Según marca el autor, la elevada proporción de endemismos locales es resultado de una vasta diversificación de *Bursera*, que ahora se propone pueden ser inducidos por el levantamiento de la Sierra Madre Oriental. Los cambios geomorfológicos que este proceso ocasiona durante el Cenozoico, afectan al clima, que sin duda también promueve grandes desplazamientos de las comunidades vegetales y estimula la radiación de los grupos en cuestión, además de afectar sus áreas de distribución temporal y eventualmente promoviendo desaparición de muchos de sus representantes. Esto que *Bursera* ejemplifica en cuanto a cambios en la conformación natural del grupo, se puede comparar con las interpretaciones biogeográficas hechas para Anacardiaceae, Myrtaceae y Leguminosae.

La presencia de las plantas descritas de La Popa es un elemento que corrobora que en México se dieron y continúan ocurriendo procesos biológicos que generan biodiversidad. Aun más, apunta a que México pudo ser un sitio a partir del cual muchos taxa se desplazaron a otras latitudes y longitudes, siendo entonces “fuente de origen” de varios taxa. Esto aparentemente es debido a la amplia y compleja evolución geológica de la región. En este contexto es muy importante proponer como es que pudieron convivir tantas plantas en una zona árida como se documenta sucedió en La Popa hace ca. 50 ma. A manera de hipótesis se propone que las plantas que crecieron en La Popa estaban ligadas

a las comunidades del trópico húmedo que dominó latitudes mayores en América del Norte durante el Cretácico y Paleoceno y que el retiro del mar epicontinental y el inicio de la regresión del Océano Atlántico (o Protogolfo de México) causó un cambio significativo en las condiciones de humedad en las zonas continentales que se exhumaron por estos procesos. Además, el inicio del levantamiento de la Sierra Madre Oriental contribuyó a hacer más marcado este fenómeno de continentalidad (disminución de la humedad), aunque fuera de forma local. Sin embargo, esto no fue debido a un proceso único o momentáneo; los paleosuelos son especialmente importantes para sugerir que hubo eventos que se repitieron en el tiempo, como si fueran cíclicos, que provocaron la formación de ca. 200 paleosuelos. La inestabilidad del sistema edáfico en la región aunada al cambio climático facilitan pensar en que las plantas tropicales de La Popa, derivadas de aquellas del Cretácico/Paleoceno, encontraron en esta región severos procesos físico-ambientales que actuaron como seleccionadores biológicos, promoviendo el establecimiento de comunidades con capacidad de enfrentar periodos de estiaje. La combinación del entendimiento de la biología del pasado y de la geología propone entonces que el trópico estacionalmente seco tiene una larga historia que inicia en México cuando menos en el Eoceno medio y a partir de él se extiende hacia el sur, conforme los taxa siguen su ampliación en distribución en esta dirección.

Es necesario continuar con este tipo de estudios que permitan afinar hipótesis sobre el origen de los taxa y su forma de asociarse haciendo uso de una perspectiva que involucre varias disciplinas, e.g., geología, biología, edafología, climatología, etc., haciendo que el entendimiento de la biodiversidad se base en la comprensión de la interacción de muchos procesos que generan dinamismo en la vida entendida como organismos, poblaciones, comunidades, etc.

LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D., 1999. Phylogeny and the comparative method in plant functional ecology. Plant physiological ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 391-413 in M. Press, J. D. Scholes and M.G. Barker (eds.).
- Andrés, A. R., 2001. Análisis y descripción de estructuras foliares de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. que se distribuyen en la Cuenca del Río Balsas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Awasthi, N. y N., Mehrotra, 1995. Oligocene flora from Makum Coalfield, Assam, India. *Palaeobotanist*. 44:157–188.
- Becerra, J., 1997. Insects on plants. Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Becerra, J. y L. Venable, 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany*. 86: 1047-1057.
- Calvillo-Canadell L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. 166(4): 671-692.
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y O. Ricalde-Moreno, 1995. Palmeras fósiles del norte de México. *Anales del Instituto de Biología*. 66(1): 37-106.
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y J. Barajas–Morales, 1994. Fossil woods from El Cien Formation in Baja California Sur, Mexico. *International Association of Wood Anatomists Journal*. 15 (3)229-245.
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y J. L. Ramírez-Garduño, 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias*. 52:46-57.
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y E. A. González Torres, 2006. Geological setting and phytobiodiversity in Mexico. In F. J. Vega, T. G. Nyborg, M. C. Perrilliat, M. Montellanos-Ballesteros, S. R. S. Cevallos-Ferriz, S. A. Quiroz-Barroso [eds.], *Studies on Mexican paleontology*, Springer, Dordrecht, The Netherlands. 1-15.
- Crane, P. R., S. M. Manchester y D. L. Dilcher, 1990. A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota. *Fieldiana Geology*. 20: 1-63.
- Daly, D. C., 1993. Notes on *Bursera* in South America including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae VII. Brittonia* 45: 240-246.

- Devadas, C. y C. B. Beck, 1971. Development and morphology of stelar components in the stems of some members of the Leguminosae and Rosaceae. *American Journal of Botany*. 58: 432-446.
- Delevoryas, T. y R. E. Gould, 1971. An unusual fossil fructification from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*. 58:616-620.
- Dilcher, D. L., 1973 A Paleoclimatic Interpretation of Southeastern North America. In A. Graham, *Vegetational History of Northern Latin America*. Elsevier Publication Company., Amsterdam. Chapter 2, pp 19-59.
- Gentry, A., 1993. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of North west South America: (Colombia, Ecuador, Peru): With Supplementary Notes on Herbaceous Taxa*. University of Chicago Press. 895 pp.
- Gentry, A., 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In S H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, *seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Pp. 146-194.
- Givnish, T. J. 1979. On the adaptive significance of leaf form. *Tropics in plant population biology*. Columbia. University Press, New York, New York, USA. Pages 375-407 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, and P. H. Raven, eds.
- González-López, J. J., 2007. Estudio de procedencia de las areniscas de la Formación Cañón del Tule (Grupo Difunta), en el municipio de Ramos Arizpe, estado de Coahuila, México 2006. Tesis de Ingeniería. Facultad de Ingeniería, UNAM.
- González-Medrano, F., 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 129-136.
- Graham, A., 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary. In: *Flora of North America Editorial Committee*. *Flora of North America vol.1. Introduction*. Oxford University Press. New York. Pp 57-70.
- Graham, A. y D. L. Dilcher, 1995. The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the southern United States. In: *Seasonally dry tropical forests* (ed. S.H. Bullock, H. a. Mooney y E. Medina). Cambridge University Press. Pp 124-145.
- Graham, A., 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *American Journal of Botany*. 86(1): 32-38.
- Harris J.G. y M.W. Harris, 1997. *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, UT. 188 Pp.

- Hernández-Castillo G. R. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 1999. Reproductive and vegetative organs with Haloragaceae affinity from Huepac chert, Upper Cretaceous of Sonora, Mexico. *American Journal of Botany*. 86:1717-1734.
- Hickey, L. J., 1971. Evolutionary significance of leaf architectural features in the woody dicots. *American Journal of Botany*. 58:469.
- Hickey, L. J., 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*. 60: 17-33.
- Hickey, L.J., 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. XVI(1-2)1-26.
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62:538-589.
- Kerp, H., 1990. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*. 5: 548-569.
- Leaf Architecture Working Group, 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Magallón-Puebla, S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 1994. *Eucommia constans* n.sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico. Morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides*. *International Journal of Plant Science*. 155:80-95
- Magallón-Puebla, S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 1994b. Fossil legume fruits from the Tertiary strata of Puebla, México. *Canadian Journal of Botany* 72:1027-1038.
- Magallón-Puebla, S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 1994c. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteri* sp. nov. from Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81:115-128.
- Manchester, S., D. Dilcher, y S. Wing, 1998. Attached leaves and fruits of myrtaceous affinity from the Middle Eocene of Colorado. *Review of Palaeobotany and Palynology*.102:153-163.
- Martínez-Millán, M. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76 (2)137-190.
- 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.

- Mitchell, J. D. y D. C. Daly, 1991. *Cyrtocarpa* Kunth (Anacardiaceae) in South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 78: 184-189.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina, 1995. Introduction. In: seasonally dry tropical forests. In: Bullock, S.H., H. A. Mooney and E. Medina (eds.). Cambridge University Press. Pp. 1-8.
- Murphy, P. y A.E. Lugo, 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-88.
- Pennington, R. T., G. P. Lewis, y J. A. Ratter, 2006. Neotropical Savanas and Seasonally Dry Forest. *Plant Diversity, Biogeography and Conservation. The Systematic Association Special Volume Series 69*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.
- Perilliat, M.C. y F. J. Vega, 2003. Lower Eocene large ostreids from the Viento Formation; stratigraphic and paleoecologic implications for the La Popa basin, Nuevo León, Mexico. In: C. Bartolini, R.T. Buffler y J. Blickwede(eds.). *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics: AAPG Memoir*. 79: 419-426.
- Perilliat, M. C., F. J. Vega, B. Espinosa, y E. Naranjo-García, 2008. Late Cretaceous and Paleogene freshwater Gastropods from Northeastern Mexico. *Journal of Paleontology*. 82 (2): 255-266.
- Ramírez , J. L., S. R. S. Cevallos-Ferriz y A. Silva Pineda, 2000. Reconstruction of the leaves of two new species of *Pseudosmodium* from Oligocene strata of Puebla, México. *International Journal of Plant Sciences*. 161 (3): 509-519.
- Ramírez , J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 2000a. Leaves of Berberidaceae (*Berberis* and *Mahonia*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Palaeobotany and Palynology* 110: 247-257.
- Ramírez , J. L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2000b. Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *International Journal of Plant Sciences*. 161 (3): 521-534.
- Ramírez , J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz, 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany*. 89(3):535-545.
- Rzedowski, J. y H. Kruse, 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.

- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón, 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies Mexicanas de *Bursera* (Burseraceae).
- Singh, K. P. y C. P. Kushwaha, 2006. Diversity of Flowering and Fruiting Phenology of Trees in a Tropical Deciduous Forest in India. *Annals of Botany*. 97: 265-276.
- Soeegard K. H., Y. E. Kalik, A. T. Daniels, J. Arney y S. Garrick, 2003. Stratigraphic evolution of the Latest Cretaceous to early Tertiary Difunta foreland basin in northeast Mexico: Influence of salt withdrawal on tectonically induced subsidence by the Sierra Madre Oriental fold and thrust belt. In: C. Bartolini, R.T. Buffler y J. Blickwede(eds.). *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics: AAPG Memoir*. 79p. Pp 364-394.
- Tiffney, B. H., 1985. Geological factors and the evolution of plants. In: B. H. Tiffney (ed.). *Geological Factors and the Evolution of Plants*. Yale University Press, New Haven, CT. Pp. 1-10.
- Timberlake, J. R., 2000. Biodiversity of the Zambezi Basin Wetlands. Consultancy report for IUCN ROSA. Occasional Publications in Biodiversity 8. Biodiversity Foundation for Africa/The Zambezi Society, Bulawayo/Harare.
- Toledo-Manzur, C. A., 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Vega-Vera F. J., L. M. Mitre Salazar y E. Martínez-Hernández, 1989. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico Superior-Terciario) en el noreste de México. *Revista del Instituto de Geología*. 8: 179-187.
- Vega-Vera, F. J. y M. C. Perrilliat, 1989. La presencia del Eoceno marino en la cuenca de La Popa (Grupo Difunta), Nuevo León; Orogenia Postypresiana. *Revista del Instituto de Geología*. 8(1): 67-70.
- Viana-Cardoso, C. M. y M. das Graças –Sajo, 2006. Nervação foliar em espécies brasileiras de Myrtaceae Adans. *Acta Botanica Brasilica*. 20 (3): 657-669.
- Wendt, T., 1993. Composition floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. In: Ramamoorthy, T.P, Bye, R., Lot, A., Fa, J (eds.). *Biological diversity of Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press. New York. Pp 595-680.

- White, F., 1983. The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO, Natural Resources. Res. 20: 1-356.
- Wilf, P., K. Johnson, R. Cúneo, E. Smith, B. Singer y M.A. Gandolfo, 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Rio Pichileufu, Argentina. *The American Naturalist*. 2005. 165 (6):634-50.

APÉNDICES

Especi	Form	Simetri	Bas	Àpice	Marge	Basale	Venas			Variabilidad	Peciol	Inter-secundari
							Secund.	Terc.	Cuarto			
<i>L. rufescens</i>	ovad	simétric	convex	convex	enter		broqui/deb	opuesto/p	Ret. al	Recto/unifor	corto	frecuent
<i>L. angole</i>	eliptic	simetric	convex	redond	enter	7	eucam	alternoper	Ret. al	inconsisten	Largo,	no
<i>L. weill</i>	obovad	simetric	cunead	convex	enter	?		ret al	?	inconsisten	?	?
<i>L. zenk</i>	eliptic	asimetric	Cun/conv	convex	enter	3 4	liger/broq	ret al	Ret. Al	inconsisten	corto	no
<i>L. schwei</i>	obovad	simetric	convex	acuminad	enter	5	Broqui	Ret al	ret al	inconsisten	Peciol	no
<i>L. katag</i>	eliptic	simetric	redond	cort/acumi	semiros	7	liger/broq	opues/per	ret al	sinuoso*decre exmedi sinuoso decrec	largo	no
<i>L. edu</i>	ovad	asimetric	Cv/x	cort/acumi	enter	3	eucam	mixt	Ret. Al	exmedial	Largo	no
<i>L. stol</i>	eliptic	simetric	cordad	acuminad	eros	3	liger/broq	alternoper	reticul	Reticul?	corto	?
<i>L. egre</i>	eliptic	simetric	cordad	convex	enter	?	liger/broq	alternoper	reticul	?	Mediano	cla ?
<i>L. ambig</i>	ovad	simetric	convex	retus	enter	01-	eucam	ret al	poligo/re	inconsisten	largo	no
<i>L. microca</i>	ovad	simetric	convex	acuminad	enter	?	liger/broq	?	?	?	?	?
<i>L. shimp</i>	ovad	Base asimét	cordad	convex	eros	5	Liger/broq	Opus/perc	Ret. Al	Sinuoso/decre exmedialmen	Corto	Alguna delgada
<i>L. welwits</i>	elíptic	Asimet.	Convexo/con Cv/CV	Corto	eros	2	Liger/br	Alternoper	Ret.al	Decrec exmedialmen	Delgado/lar	no
<i>L. nigrita</i>	eliptic	Liger asim	convex	acuminad	eros	3	liger/broq	ret al	ret al	inconsisten Recto	delgado	es frecuente
<i>L. ru</i>	eliptic	asimetric	Convexo a	rect	eros	4	Broqui	mixt		exmedialmen poligo/re	corto	marc
<i>L. antiscorb</i>	eliptic	simetric	asimétric	convex	enter	3	Broqui/deb	ret al	poligo/re	inconsisten	corto	frecuent
<i>L. disc</i>	eliptic	simetric	cordad	convex	enter	3	Broqui	poli reg	?	?	?	moderad
<i>L. bart</i>	eliptic	asimetric	Cordad o	convex	eros	3	Liger/broq	opues/per	poligo/re	Recto decrec exmedi	cort	no
<i>L. veluti</i>	eliptic	simetric	convex	convex	eros	6	liger/broq	opues/per	poligo/re	sinuos	corto	moderad
<i>L. acidissi</i>	eliptic	simetric	convex	convex	enter	4	Broqui/deb	ret al	poligo/re	inconsisten Decreco Exmed.	delgad mediano delgad	?
<i>L. flocc</i>	ovad	simetric	cordad	retus	enter	3	Broqui	opues/per	reticul	os		no
<i>L. aci</i>	eliptic	simetric	convex	acumin	enter	?	liger/broq	?	?	?	?	?
<i>L. hum</i>	redond	simetric	redond	redond	enter	3	liger/broq	Op.perc	reticul	?	muy	parece ke
<i>L. ala</i>	ovad	asimétric	/convex	truncad	crenad		Liger.br				Corto,grue	No se
<i>L. ful</i>	eliptic	simétric	redond	convex	eros	5	liger/broq	alternoper	ret al	crece exm	largo	ocasion
<i>L. glaberr</i>	eliptic	asimetric	concav	acumin	enter		Broqui	ret al	?	?	Corto	corta
<i>L. frutic</i>	lanceolad	simetric	convex	rect	enter	5?	liger/broq	mixt	reticul	Inconsistent Decr exmedial sinuos	semisé	frecuent
<i>L. FOSI</i>	ovad	asimetric	cord/conv	convex	enter	6	euca/broq	opues/per	Ret. Al		cortoposib	frecuent

Tabla 5. Caracteres comparativos en diferentes especies del género *Lannea*, revisadas de www.atluka.org (Kew Botanical Gardens).

<i>Myrcia</i>	<i>Eugenia</i>	<i>B. altijuga*</i>	<i>B. bonetii*</i>
<i>M. anacardiifolia</i>	<i>E. acapulcensis</i>	<i>B. aptera</i>	<i>B. roseana</i>
<i>M. arborescens</i>	<i>E. areuginea</i>	<i>B. arborea</i>	<i>B. attenuata</i>
<i>M. bergiana</i>	<i>E. capuli</i>	<i>B. arida</i>	<i>B. cinerea</i>
<i>M. bombycina</i>	<i>E. basillaris</i>	<i>B. ariensis</i>	<i>B. galeottiana</i>
<i>M. bracteata</i>	<i>E. barriosiana</i>	<i>B. asplenifolia*</i>	<i>B. chaemapodicta</i>
<i>M. brasiliensis</i>	<i>E. bracteolasa</i>	<i>B. bolivarii</i>	<i>B. crenata</i>
<i>M. beviramis</i>	<i>E. brevispitata</i>	<i>B. discolor</i>	<i>B. fragilis</i>
<i>M. calyptranthes</i>	<i>E. buxifolia</i>	<i>B. grandifolia</i>	<i>B. instabilis</i>
<i>M. calyptranthoides</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>B. denticulata</i>	<i>B. laurihuertae</i>
<i>M. dealbata</i>		<i>B. fagaroides</i>	<i>B. ovalifolia</i>
<i>M. citrifolia</i>		<i>B. lancifolia</i>	<i>B. longipes</i>
<i>M. densicomum</i>		<i>B. aloexylon*</i>	<i>B. kerberi</i>
<i>M. tomentosa</i>		<i>B. bicolor*</i>	<i>B. martae</i>
<i>M. teneuvenosa</i>		<i>b. copallifera*</i>	<i>B. palaciossi</i>
<i>M. vacciniifolia</i>		<i>B. tecomaca*</i>	<i>B. microphylla</i>
<i>M. coumeta</i>		<i>B. glabrifolia*</i>	<i>B. multijuga</i>
<i>M. fallax</i>		<i>B. xochipalensis</i>	<i>B. simaruba</i>
<i>M. fosteri</i>		<i>B. cuneata*</i>	<i>B. suntui</i>
<i>M. gatunensis</i>		<i>B. morelensis</i>	<i>B. schlentendalii</i>
<i>M. gentlei</i>		<i>B. trifoliolata</i>	<i>B. trimera</i>
<i>M. leptoclada</i>		<i>B. vazquezyanesii</i>	<i>B. citronella*</i>
<i>M. mollis</i>		<i>B. paradoxa</i>	<i>B. trifoliolata*</i>
<i>M. oerstediana</i>			
<i>M. paivae</i>			
<i>M. marginata</i>			
<i>M. martiana</i>			
<i>M. mischophylla</i>			
<i>M. multiflora</i>			
<i>M. obcordata</i>			
<i>M. pallens</i>			
<i>M. platyclada</i>			
<i>M. perforata</i>			
<i>M. pubiflora</i>			
<i>M. rotundifolia</i>			
<i>M. rufidula</i>			

Tabla 4. Especies de Myrtaceae revisadas en MEXU.

Tabla 5. Especies de *Bursera* revisadas en MEXU.

<i>Esenbeckia</i>	<i>Zanthoxylum</i>
<i>E. berlandieri</i>	<i>Z. melanostictum</i>
<i>E. collina</i>	<i>Z. compactum</i>
<i>E. flava</i>	<i>Z. petiolare</i>
<i>E. hartmanii</i>	<i>Z. mollissimum</i>
<i>E. macrantha</i>	<i>Z. clava-herculis</i> subsp. <i>clava-herculis</i>
<i>E. nesiotica</i>	<i>Z. riedelianum</i> subsp. <i>kellermanii</i>
<i>E. runyonii</i>	<i>Z. panamense</i>
<i>E. ovata</i>	<i>Z. insulare</i>
<i>E. pentaphyla</i>	<i>Z. hirsutum</i>
<i>E. litoralis</i>	<i>Z. liebmannianum</i>
	<i>Z. microcarpum</i>
	<i>Z. occidentalis</i>
	<i>Z. aguilari</i>
	<i>Z. caribaeum</i>
	<i>Z. foliolosum</i>
	<i>Z. fagara</i>
	<i>Z. purpusii</i>
	<i>Z. juniperum</i>
	<i>Z. petenense</i>
	<i>Z. ekermanii</i>
	<i>Z. elegantissimum</i>

Tabla 6. Especies de Rutaceae revisadas en MEXU.