



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESCRIPCIÓN E IDENTIFICACIÓN A TRAVÉS DE
LA ARQUITECTURA FOLIAR DE UNA HOJA
COMPUESTA Y FOLÍOLOS DISPERSOS DEL
EOCENO DE “LA POPA”, NUEVO LEÓN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

GRISELDA GUERRERO MÁRQUEZ



TUTORA: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL

2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Guerrero
Márquez
Griselda
58106577
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
305172666

2. Datos del tutor

Doctora
Laura
Calvillo
Canadell

3. Datos del sinodal 1

Doctora
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Doctor
Alfonso Octavio
Delgado
Salinas

5. Datos del sinodal 3

Doctora
Susana
Valencia
Ávalos

6. Datos del sinodal 4

Doctor
Sergio Rafael Silvestre
Cevallos
Ferriz

7. Datos del trabajo escrito

Descripción e identificación a través de la arquitectura foliar de una hoja compuesta y folíolos dispersos del Eoceno de “La Popa”, Nuevo León, México

72 pp
2014

El presente trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. Laura Calvillo Canadell en el laboratorio de Paleobotánica de Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias al apoyo económico otorgado con el proyecto CONACYT 104525 a cargo de la Dra. Laura Calvillo Canadell y el proyecto PAPIIT 219810 a cargo del Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN:	2
Arquitectura foliar	5
Eventos geológicos y paleoclimáticos del Eoceno.....	6
Vegetación del Eoceno.....	9
Estudios previos en la localidad.....	10
JUSTIFICACIÓN:	11
OBJETIVO:.....	12
HIPÓTESIS:.....	12
II. MATERIAL Y MÉTODO	13
Sitio de estudio.....	13
<i>Ubicación</i>	13
<i>Tipo de clima y vegetación actual</i>	13
<i>Geología</i>	13
Material fósil y observación de caracteres foliares	17
Comparación del material fósil con plantas actuales	17
Revisión bibliográfica del registro fósil	18
III. RESULTADOS.....	19
Comparación con taxones actuales:	24
<i>Características de Rosaceae</i>	27
<i>Registro fósil de Rosaceae y su ubicación paleogeográfica</i>	31
Ejemplares fósiles no identificados.....	35
<i>Presencia de herbivoría en folíolos fósiles</i>	42
IV. DISCUSIÓN	45
V. CONCLUSIÓN	49
LITERATURA CITADA.....	50
ANEXO 1.....	57

RESUMEN:

El presente estudio contribuye al conocimiento sobre la paleodiversidad en México, específicamente en la localidad eocénica de La Popa, Municipio de Mina, Nuevo León. De once morfotipos reportados, se identifica uno a nivel de especie y diez se describen discutiendo su posible afinidad taxonómica. Por medio de la arquitectura foliar se identificó una hoja pinnada compuesta, con cinco folíolos en conexión orgánica con el raquis y dos folíolos sueltos; los folíolos son de forma ovada y margen dentado con dos órdenes de dientes. Se sugiere que representa a un miembro de la familia Rosaceae del género *Sorbus*. La combinación de caracteres morfológicos foliares y la arquitectura foliar como herramienta taxonómica en plantas fósiles y actuales de la familia Rosaceae, hasta hoy poco estudiada, permitirá ser más precisos en la delimitación de géneros, convirtiéndose en una alternativa que arroje nueva información además de las estructuras reproductoras para identificar a Rosaceae. El material foliar no identificado aporta caracteres importantes en la inferencias de condiciones climáticas y ecológicas como son la temperatura y la herbivoría respectivamente, aportando así nuevos datos a la localidad “La Popa”. Aunado a trabajos anteriores en los que describen fósiles de Myrtaceae, Leguminosae, Rutaceae, Anacardiaceae y Burseraceae, entre otras; apoya la presencia de condiciones que favorecieron el desarrollo del trópico seco.

I. INTRODUCCIÓN:

Una de las tareas del biólogo es estudiar y reconocer las formas de vida no solo en el presente sino también las que habitaron el planeta en otras épocas geológicas, y a través de ellas, conocer o inferir a los seres vivos que precedieron a los actuales; poniendo atención por ejemplo en su modo de vida, condiciones ambientales y bióticas en que se desarrollaron, causas de su muerte o desaparición, etc. Esta información es obtenida por medio del estudio del registro fósil y se apoya en la taxonomía, geología, tafonomía, biogeografía, evolución y filogenia, entre otras disciplinas.

El registro fósil es variado, incluye huesos, dientes, garras, huevos, huellas, semillas, maderas, flores, polen, esporas, hojas, etc. En estas estructuras se pueden observar los cambios morfológicos, así como anatómicos que se han producido en el tiempo y son empleados como evidencia de la evolución.

Del estudio de las plantas fósiles se ocupa la paleobotánica, rama de la paleontología que reconstruye las plantas que crecían en el pasado y ayuda al entendimiento de los orígenes de éstas y sus relaciones con las plantas del presente (Stewart y Rothwell, 1999). De esta manera, los paleobotánicos pueden reconocer el momento en el que grupos vegetales se originaron, el tiempo en el que éstos alcanzaron su máximo desarrollo, en el que se diversificaron, y, en el caso de algunos grupos, el tiempo en que se extinguieron. En pocas palabras, puede reconstruir su historia a través del tiempo geológico (Taylor et al., 2009).

Un aspecto interesante de la paleobotánica es que puede ser abordada desde dos o tres perspectivas, una biológica, otra con un alcance más geológico, o ambas. Cada vía de investigación tiene una gran variedad de preguntas que son únicas para cada componente de la disciplina, sin embargo, actualmente las preguntas planteadas por los paleobotánicos necesitan de ambos puntos de vista, por lo que el botánico y geólogo deben complementarse (Taylor et al., 2009; Taylor y Taylor, 1993).

La mayoría de las plantas fósiles se conservan desarticuladas y/o fragmentadas, es decir, se encuentran de manera independiente hojas, tallos, polen, y estructuras reproductivas, por lo que un reto importante de la paleobotánica es poner las piezas del rompecabezas de nuevo juntas, es decir, reconstruir toda la planta (Taylor et al, 2009). Sin embargo, no siempre fosilizan todos los órganos de la planta, de hecho, los más abundantes son las hojas ya que fosilizan con mayor facilidad debido a su tamaño y a su abundancia en la planta, y a que están presentes en casi todo el ciclo de vida de ésta.

La hoja, la parte vegetal más variable de la planta, es un órgano complejo formado por varios tejidos organizados y especializados para la realización de la fotosíntesis e intercambio gaseoso. Tiene una gran superficie expuesta a la atmósfera, que provoca pérdida del agua por evaporación, sin embargo, las células epidérmicas secretan una capa cerosa llamada cutícula que reduce ésta pérdida. La epidermis, además de la cutícula, presenta estructuras distribuidas en la lámina como tricomas y estomas, los cuales son de gran importancia taxonómica (Solomon et al., 2008). Cabe mencionar, que en ocasiones la cutícula puede resistir la descomposición y sobrevivir al proceso de fosilización quedando intacta, esto es una herramienta valiosa para los estudios taxonómicos y ambientales en paleobotánica, ya que la cutícula reproduce fielmente las características de las células epidérmicas de las hojas (Bold et al., 1987).

Las hojas son de distintas formas, pueden ser redondas, aciculares, escumiformes, cilíndricas, lobadas, etc. Pueden ser simples (una sola lámina) o compuestas (lámina dividida en folíolos); una manera de distinguir una hoja simple de una compuesta consiste en buscar yemas axilares ya que cada una se desarrolla en una axila foliar (el ángulo entre el tallo y el pecíolo). Las hojas varían también en cuanto a su disposición, ésta puede ser alterna, opuesta o verticilada, además, pueden tener venación paralela o reticulada, la cual puede ser pinnada o palmeada, además, las venas presentan patrones muy variados que son estudiados meticulosamente ya que arrojan gran información taxonómica (Figura 1; Solomon et al., 2008).

A causa de esta gran variedad de caracteres morfológicos se ha desarrollado una amplia terminología que permite nombrarlos, y además, se han elaborado manuales que

permiten identificarlos. Al conjunto de estos caracteres se le llama arquitectura foliar, término que fue utilizado por Hickey (1974) para designar la ubicación y la forma de aquellos elementos que constituyen la expresión externa de la estructura de la hoja. A este respecto, se ha encontrado que la mayoría de las familias y géneros poseen modelos consistentes de arquitectura foliar.

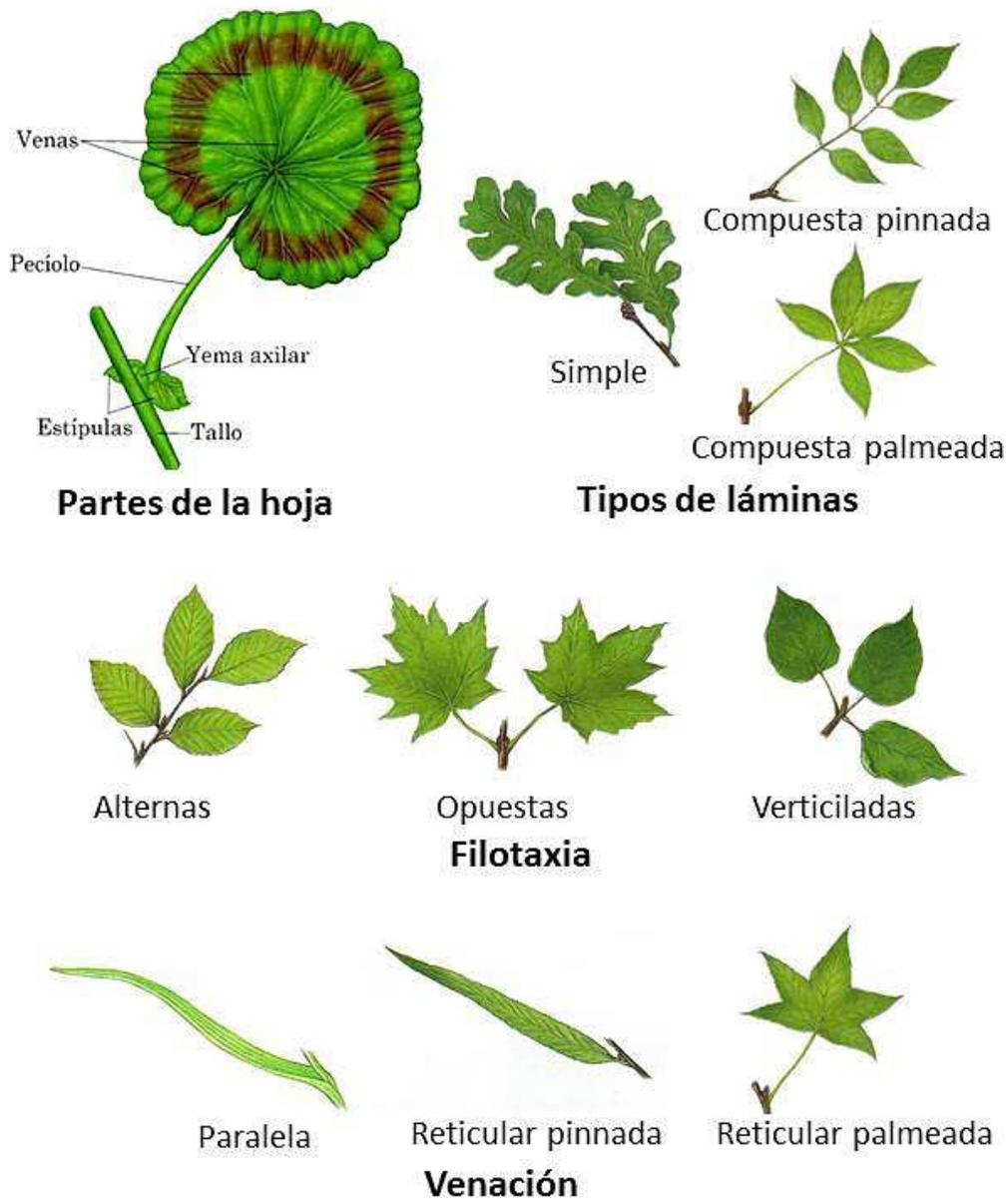


Figura 1. Caracteres morfológicos foliares básicos. Modificado de Solomon *et al.*, 2008

Arquitectura foliar

La *arquitectura foliar* es entonces el aspecto de la morfología que concierne a la configuración espacial y coordinación de aquellos elementos que forman parte de la hoja, (sin considerar la histología, el origen o la homología) y su análisis es necesario para designar la ubicación y la forma de aquellos elementos que constituyen la expresión externa de la estructura foliar, incluyendo tipo de venación, forma del margen, forma de la lámina y posición de las glándulas, entre otras características (Hickey, 1974).

La descripción de las hojas no sólo se basa en caracteres cualitativos, sino también en los cuantitativos, como la relación largo/ancho de la lámina; los ángulos formados entre la vena primaria y las secundarias y los ángulos establecidos por la base y el ápice (Hickey et al., 1999). Esto porque los elementos de las hojas están organizados en modelos estructurales definidos capaces de ser descritos (Hickey, 1974); por ejemplo, la venación, la cual está claramente diferenciada en patrones determinados en la mayoría de las hojas. Las venas de una clase particular desarrollan un curso y un modelo propio distinto de los demás, lo que hace que el reconocimiento de órdenes de venación sea esencial al describir la arquitectura foliar (Hickey et al., 1999).

Igualmente, determinar el área foliar tiene gran importancia en los estudios relacionados con su crecimiento y desarrollo, dado que en las hojas se sintetizan los carbohidratos que van a repartirse en los diferentes órganos, permitiendo efectuar la estimación de la cobertura foliar y el índice de área foliar, que son parámetros básicos para estudios ecofisiológicos y de bioproductividad de las plantas (Larcher, 2003; Hay y Porter, 2006).

Además, existen caracteres que se correlacionan con el clima y la temperatura y uno de los más importantes es el margen debido a que es un carácter que se puede encontrar de distintas formas en los taxa que componen una flora local, por ello, se correlaciona con la temperatura media anual de cada región (Bailey y Sinnott, 1916; Wolfe, 1979). Por ejemplo, hojas con márgenes dentados son muy comunes en climas fríos, mientras que hojas con márgenes enteros son mucho más comunes en los trópicos, de la misma forma que las hojas largas, gruesas y compuestas (Bailey y Sinnott, 1916; Wolfe, 1993; Wilf,

1997). Dado esto, el análisis del margen de la hoja es un sustituto utilizado para reconstruir la paleotemperatura (Wolfe, 1979, 1993; Wilf, 1997).

Debido a que cada hoja presenta una combinación de caracteres específicos típicos de su especie, muchas plantas pueden ser identificadas simplemente por sus hojas. Por lo tanto, el estudiar la arquitectura foliar de las plantas fósiles, permite saber afinidades taxonómicas y qué tipos de condiciones imperaban en el periodo de tiempo en el que se desarrollaron, así como, conocer los efectos del ambiente en la morfología de las hojas, debido a que el cambio en los patrones morfológicos de éstas sugiere modificaciones en el ambiente que seleccionaron a las plantas que vivían en diferentes localidades (Cevallos-Ferriz et al., 2012).

Eventos geológicos y paleoclimáticos del Eoceno

El material estudiado en este trabajo data del Eoceno medio por lo que a continuación se describen los aspectos generales del clima en aquél tiempo.

El Eoceno fue la segunda de las cinco épocas del Cenozoico, comenzó hace aproximadamente 56 millones de años y terminó hace aproximadamente 33.9 millones de años (Walker et al., 2009). La disposición geográfica de las placas tectónicas del planeta era significativamente diferente y debido a que a partir de finales del Paleoceno, las temperaturas globales aumentaron gradualmente, se cree que el Eoceno temprano tuvo las temperaturas más altas medias anuales de toda la Era Cenozoica. Este fenómeno es conocido como el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (MTPE), definido como un aumento transitorio de la temperatura y de los niveles de CO₂, que duró aproximadamente 100,000 años. Comparándolo con el clima global del presente, éste es uno de los mejores análogos de la escala de los tiempos modernos del calentamiento global (Carrano et al., 2008).

Tras el pico de calor del final del Paleoceno, la temperatura se mantuvo alta durante toda la primera parte del Eoceno con temperaturas oscilantes a los 30°C y con alta

precipitación en un mundo que estaba básicamente libre de hielo, hasta hace unos 50 millones de años aproximadamente (Página en red: University of California Museum of Paleontology 2013; Uriarte 2010; Prothero y Berggren, 1992). Debido a esto, los casquetes polares eran más pequeños y el nivel del mar era más alto. Hubo una alta concentración de metano y de dióxido de carbono atmosférico (Pearson y Palmer, 2000; Storey, 2007; Zachos, 2008).

Fue un momento de cambios importantes en cuanto al reordenamiento de placas, en el que se cambiaron los patrones de expansión y fallas, lo que tuvo efectos significativos en la circulación y la temperatura oceánica y atmosférica. Existieron puentes de tierra que comunicaban todas las tierras del Hemisferio Norte. Existieron conexiones terrestres entre la Antártida y Australia, entre América del Norte y Europa a través de Groenlandia, y probablemente entre América del Norte y Asia a través del estrecho de Bering (Martínez, 2000; Página en red: University of California Museum of Paleontology, 2013).

Para el Eoceno medio, Antártica se separó de Australia moviéndose hacia el Norte colisionando con el Sureste de Asia (Martínez, 2000); esta separación ocasionó un paso de agua profunda entre los dos continentes, creando la Corriente circumpolar antártica. Esto cambió los patrones de circulación oceánica y el transporte de calor terrestre, lo que resultó en un evento de enfriamiento global observado al final del Eoceno (Página en red: University of California Museum of Paleontology, 2013).

Durante todo lo que restó del Eoceno, en casi toda Europa y Asia, el clima pasó a ser más frío y seco. Uno de los datos más significativos de esta tendencia al frío es el cambio en la temperatura del fondo del mar, que de unos 12°C hace 50 millones de años bajó a solamente 6°C al final del Eoceno, hace unos 35 millones de años. En la actualidad apenas supera los 2°C (Uriarte, 2003). La disminución global de la temperatura durante ese periodo produjo un evento de glaciación en el Oligoceno temprano (Uriarte, 2003; Prothero y Berggren, 1992), y en el Eoceno Tardío la nueva circulación de las corrientes marinas dio lugar a una temperatura anual media significativamente menor, con una mayor variabilidad y estacionalidad en todo el mundo (Página en red: University of California Museum of Paleontology, 2013).

En América, el Istmo de Panamá no se encontraba en la posición que actualmente tiene, por lo que no había conexión entre América del Norte y América del Sur, permitiendo el tránsito de aguas entre el Océano Atlántico y el Pacífico (Zachos, 2008).

En México, acontecían una serie de eventos que caracterizan al Cenozoico: comenzó una extensa actividad volcánica que amplió la Sierra Madre Occidental durante el Eoceno medio; la Sierra Madre Oriental estaba comenzando su levantamiento y se terminó de desarrollar tiempo después a causa de la Orogenia Laramide; asociada a la subducción de la placa Farallón; se dio la aparición de la península de Yucatán; el inicio del Arco Volcánico desencadenó la formación del Cinturón Volcánico Trans Mexicano seguido de la regresión del mar; y, el Bloque Chortis comenzó a desplazarse hacia el Sureste del país hacia finales de este periodo (Martínez, 2000; Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Específicamente, en el Norte de México, la tendencia global de enfriamiento que inició en el Eoceno medio, acentuó el desarrollo de zonas con regímenes anuales no constantes de humedad y temperatura por lo que se puede decir que la estacionalidad aparentemente se hace presente. Debido a que Nuevo León se encuentra localizado en la porción occidental de la Sierra Madre Oriental, éste ganó continentalidad cuando comenzó su levantamiento (figura 2). Además de alejarse del Golfo de México, la humedad en este lugar se vio restringida (Cevallos-Ferriz et al., 2012).

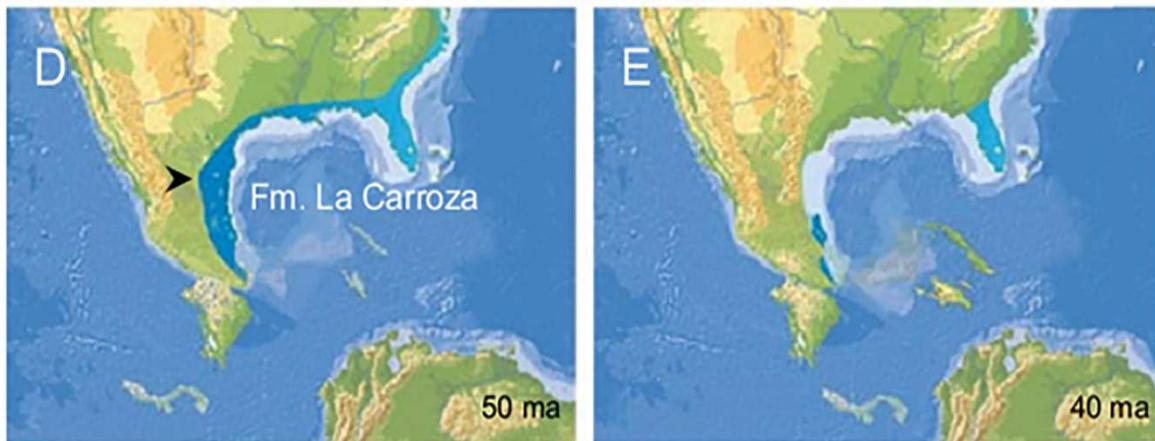


Figura 2. México durante el Eoceno. Tomado de Cevallos-Ferriz y González-Torres (2005).

Sin duda, la compleja evolución geológica de la Tierra ha determinado una fisiografía muy particular que ha contribuido a que en el mundo se reconozcan paisajes variados. En el caso de las plantas, la organización del relieve continental determina los principales modeladores de la selección a que son sometidas, por ejemplo el sustrato, condiciones ambientales, altitud, etc. (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000); por lo que la vegetación de un período de tiempo geológico es diferente en tamaño y forma, en nivel de complejidad y en abundancia con respecto a otros períodos de tiempo (Taylor, 2009), sin embargo, el estudio de las características morfoanatómicas, fenológicas, etc., de las plantas, que aparte son expresión de su adaptación, permiten caracterizar a las comunidades actuales y del pasado (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000).

Vegetación del Eoceno

Los sedimentos del Eoceno están distribuidos alrededor del mundo, pero, la vegetación de este periodo es mayormente conocida en localidades de Norteamérica donde se ha podido sugerir, a partir de estudios foliares morfoanatómicos, que desde el Eoceno temprano hasta el Eoceno medio, dominaba el clima tropical a subtropical (Utescher y Mosbrugger, 2006).

Por ejemplo, en Estados Unidos, en la Formación Claiborne del Eoceno medio se han encontrado hojas de Lauraceae, Podocarpaceae, Araliaceae, Juglandaceae, Araceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Theaceae, Oleaceae, Rutaceae, Eucommiaceae, entre otras (DeVore y Pigg 2007); y en Central Oregon, se han encontrado maderas fósiles de Aceraceae, Alangiaceae, Anacardiaceae, Annonaceae, Araliaceae, Betulaceae, Cercidiphylliaceae, Fagaceae, Platanaceae, Malvaceae, Rosaceae, Sabiaceae y Vitaceae, entre otras (Wheeler et al., 2006). Y en Canadá, en la localidad Okanogan Highlands Wolfe y Weher (1987), escribieron hojas de Burseraceae, Sapindaceae, Ulmaceae, Cornaceae, Tiliaceae y algunas cícadas.

De acuerdo a Utescher y Mosbrugger (2006), en la vegetación del Eoceno se pueden distinguir grupos principales de vegetación organizados por zonas. Una por ejemplo, es en las altas latitudes del norte donde la superficie estaba cubierta por bosque

caducifolio templado y vegetación caducifolia mixta. Otra, es la vegetación de las latitudes medias que se caracteriza por una gran diversidad de maderas de angiospermas de hoja perenne, especialmente en el área de Tetis. Y en algunas regiones hay evidencia de condiciones climáticas estacionalmente secas, pero no hay indicios de algún tipo de vegetación xerófila, aunque, floras del Eoceno del sur de Europa han sido previamente descritas como subxerófila o incluso como sabana.

Estudios previos en la localidad

La Formación Carroza de la localidad La Popa en Nuevo León, presenta una gran variedad de hojas fósiles y algunos frutos y su descripción e identificación va en aumento.

- En 2005, Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz realizaron un estudio en el cual se describen frutos de la familia Fabaceae, como son los de *Inga popensis* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, *Chamaecrista eocenica* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, y *Senna sousae* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz. De acuerdo con APG III, la familia Fabaceae actualmente es cosmopolita y habita en zonas frías, templadas, subtropicales y tropicales; mientras que los paleosuelos de esta localidad extrañamente documentan aridez, contraponiendo lo que el registro fósil sugiere; esta ambigüedad puede conciliarse postulando estacionalidad influyendo en la fenología de las plantas (Calvillo-Canadell, 2008).
- En 2009, Rodríguez-Reyes describió material foliar e identificó 10 tipos incluidos en diferentes familias y géneros: 2 spp. de *Myrcia*, 1 de *Lannea*, 2 de *Cyrtonium*, 1 de *Trichoscypha*, 1 de *Pentaspadon* y 1 de *Bursera*. Además, describió 20 tipos indicando posibles afinidades a diferentes familias: Malvaceae, Anacardiaceae, Fabaceae, Burseraceae, Lauraceae, Boraginaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae y un tipo afín a helechos. Los elementos paleoflorísticos y la información geológica, sugieren que el ambiente en La Popa durante el Eoceno es comparable con el del trópico seco (con largas temporadas de sequía y corto período de lluvias).
- En 2013, Pérez-Maussán describió hojas fósiles de ésta localidad aportando nuevos registros pertenecientes a las familias Malvaceae, Salicaceae, Lauraceae y reafirmó la

presencia de Anacardiaceae; apoyando así la propuesta de Rodríguez (2009) de la existencia del trópico seco en esta región durante el Eoceno; ya que los caracteres foliares sugieren condiciones extremas, pero las familias reportadas hablan de un clima cálido húmedo.

- En 2014, Calvillo-Canadell y colaboradores, describieron una hoja compuesta, *Inga eocenica*, basada en la presencia de raquis alado y folíolos opuestos de forma elíptica, ovados a lanceolada, con base asimétrica y ápice acuminado, con venación primaria pinnada y venación secundaria eucamptódroma. Esta hoja puede representar parte de las plantas que crecieron bajo condiciones secas.
- Actualmente, Xochilt González (com. pers.) reconstruye el paleoclima de la localidad, que ayudará a entender mejor el ambiente en que se desarrollaron las plantas descritas en éste y en estudios previos.

JUSTIFICACIÓN:

De acuerdo a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), actualmente México es un país megadiverso y ocupa la quinta posición en diversidad de plantas vasculares con respecto a otros países megadiversos, no obstante, poco se sabe sobre su origen y sobre la diversidad vegetal que existió en el pasado, a pesar de que existen localidades como “La Popa” donde hay una gran cantidad y diversidad de fósiles de plantas, donde sin embargo, los estudios paleobotánicos aún son escasos.

Este estudio junto con trabajos anteriores contribuirá al conocimiento de la paleodiversidad de la localidad fosilífera “La Popa”, Nuevo León y aportará información para la reconstrucción de la paleoflora del Eoceno de México, así como, para el conocimiento de la flora actual. Cabe mencionar que uno de los ejemplares de este estudio es poco común ya que presenta cinco folíolos en conexión orgánica, lo que arrojará mayor información taxonómica y morfológica.

OBJETIVO:

El objetivo de este trabajo es describir e identificar taxonómicamente, a través de la arquitectura foliar, una hoja compuesta y folíolos dispersos de la localidad eocénica “La Popa”, Nuevo León, México; y, ampliar el conocimiento de lo que crecía en el pasado de México.

HIPÓTESIS:

La combinación de caracteres como hoja compuesta y margen serrado, ayuda a delimitar taxonómicamente este nuevo material fósil, por lo que la selección de las familias de angiospermas actuales comparables con el fósil se restringe. Entre estas familias están: Chlorantaceae, Aceraceae, Geraniaceae, Cunoniaceae, Rosaceae, entre otras. Actualmente estas familias están distribuidas en zonas subtropicales/tropicales, templadas y en zonas frías de las regiones tropicales alrededor del mundo, lo que hace pensar en dos hipótesis, 1) que la identificación de los fósiles concuerde con alguna de estas familias y 2) que esta identificación nos indique la presencia de estacionalidad en la localidad y apoye a la hipótesis antes planteada por Calvillo-Canadell en 2005.

II. MATERIAL Y MÉTODO

Sitio de estudio

Ubicación

El sitio de estudio se ubica entre las coordenadas 26°00'00'' y 27°00'00'' N y los 100°30'00'' y 101°00'00'' W; en el municipio de Mina, cerca del poblado San José de La Popa, correspondiendo a las unidades estratigráficas de la cuenca La Popa (Vega Vera y Perrilliat, 1989) en la Formación Carroza del Grupo Difunta, de edad eocénica.

Tipo de clima y vegetación actual

Presenta un tipo de clima BWhw, éste va de muy árido a semicálido, con temperatura entre 18°C y 22°C, lluvias de verano del 5% al 10.2% anual (CONABIO 2013 página en Red: http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_078.pdf).

De acuerdo a CONABIO (2013), los ecosistemas de esta región están constituidos básicamente por matorrales. Los principales tipos de vegetación y uso de suelo, así como su porcentaje de superficie son:

- Matorral desértico rosetófilo: Vegetación con predominio de arbustos espinosos con hojas en forma de roseta que crecen en suelos sedimentarios en el pie de monte. Generalmente hay una importante presencia de cactáceas.
- Matorral desértico micrófilo: Vegetación arbustiva de hojas pequeñas, generalmente en zonas aluviales.

Geología

La cuenca de La Popa se localiza en el antepaís de la Sierra Madre Oriental a 85 km al noroeste de la ciudad de Monterrey, Nuevo León, abarcando también parte del estado de Coahuila, ubicándose al noreste de la Cuenca de Parras y al Sur de la Cuenca de Sabinas (Figura 3; Tamez et al., 2011). Pertenece a la Formación Carroza, la más joven del Grupo Difunta, mide aproximadamente 805 metros de espesor y su posición estratigráfica indica que pertenece a la parte más joven del Eoceno medio. En el Grupo Difunta hay cinco

Formaciones en las que La Carroza sobreyace a las Formaciones Viento, Adjuntas, Potrerillos y El Muerto (Tamez et al., 2011; Lawton et al., 2001).

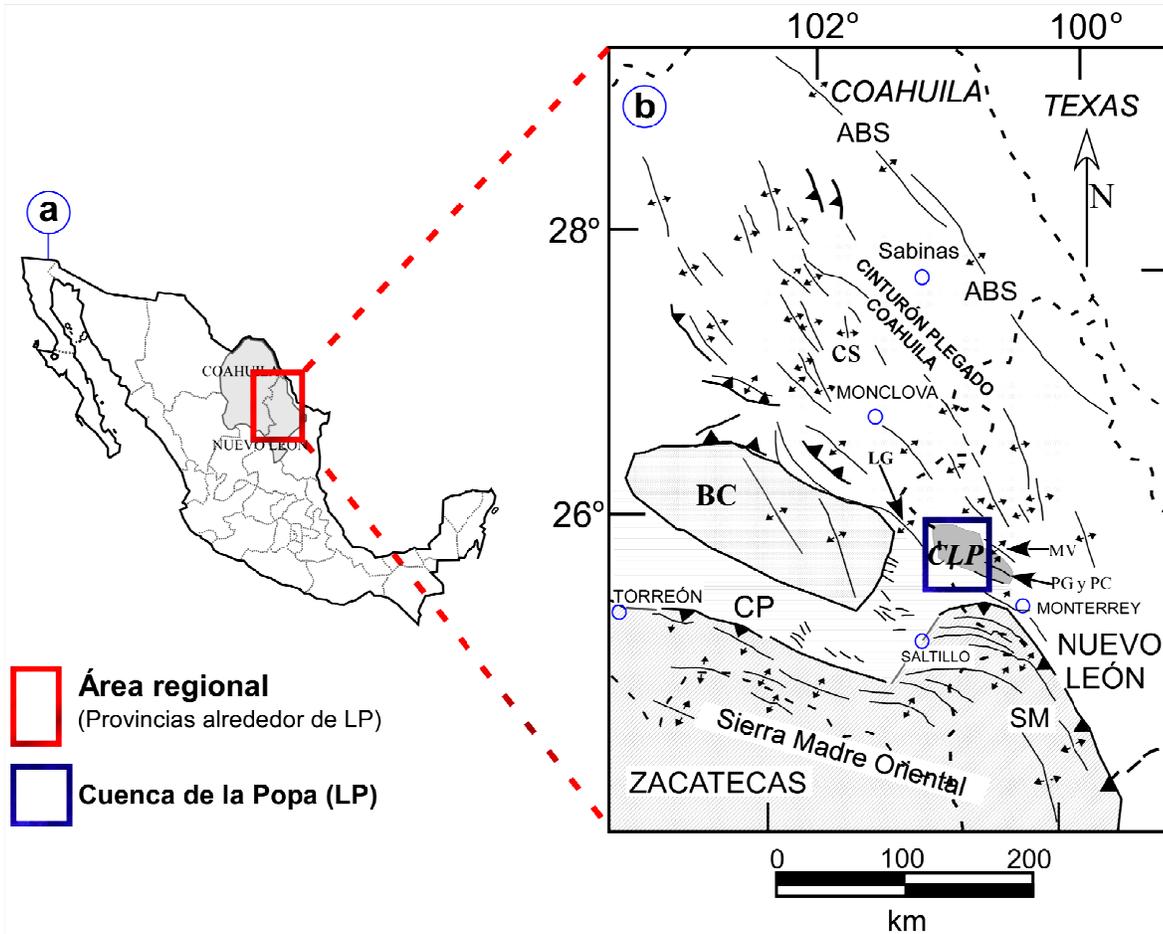


Figura 3. Ubicación de la Cuenca “La Popa”. Tomado de Tamez et al., 2011

En el área de estudio afloran principalmente rocas ígneas y sedimentarias del Mesozoico, del Cenozoico inferior y suelos cuaternarios. Las rocas sedimentarias son de origen marino y continental y las rocas ígneas son intrusivas y extrusivas (Tamez et al., 2011). La litología comprende más de 600 m de capas rojas, integradas por lodolita, lutita, y arenisca con escaso registro fósil (Figura 5), lo que ha dificultado su fechamiento; asignándose informalmente al Eoceno medio (Vega Vera et al., 1990).

Los paleosuelos y otras evidencias sedimentológicas como la presencia de carbonatos indican que la Formación Carroza se depositó en un ambiente árido o semiárido y con escasa vegetación (Glowiak et al., 2003).

En la Formación Carroza se han colectado hojas que han sido agrupadas de acuerdo a su tamaño; las hojas pequeñas aparecen en sedimentos más gruesos (areniscas) y las más grandes en sedimentos más finos (limos) y su textura y color es distinto a las de menor talla. Tanto las características de los sedimentos, como las de las hojas que contienen, sugieren que en esta localidad se acumularon plantas de dos regiones distintas, aunque geográficamente cercanas, en las que las condiciones ambientales locales permitieron el establecimiento de comunidades parcialmente diferentes, una más xerófila, con hojas pequeñas y dentadas (Figura 4), y otra más mesófila, con plantas con hojas de mayor tamaño y en su mayoría enteras (Soegaard et al., 2003; Rodríguez-Reyes, 2007; Cevallos-Ferriz et al., 2012). Esto invita a pensar que hubo un acarreo del material hasta la zona de depósito, mezclando dos tipos distintos de vegetación (Cevallos-Ferriz et al., 2012).

Recientemente en un estudio paleobotánico Pérez-Maussán (2013) sugiere que la evolución biológica y fisiográfica de la región seleccionó a la comunidad de origen para dar lugar a dos comunidades con elementos taxonómicos relacionados a un ancestro, pero con capacidades climato-ambientales distintas. Por un lado continuó el trópico húmedo con vegetación semejante a “selvas altas” o perennifolias/subperennifolias y por otro aparece el trópico seco.



Figura 4. *Grupo de hojas pequeñas y dentadas*

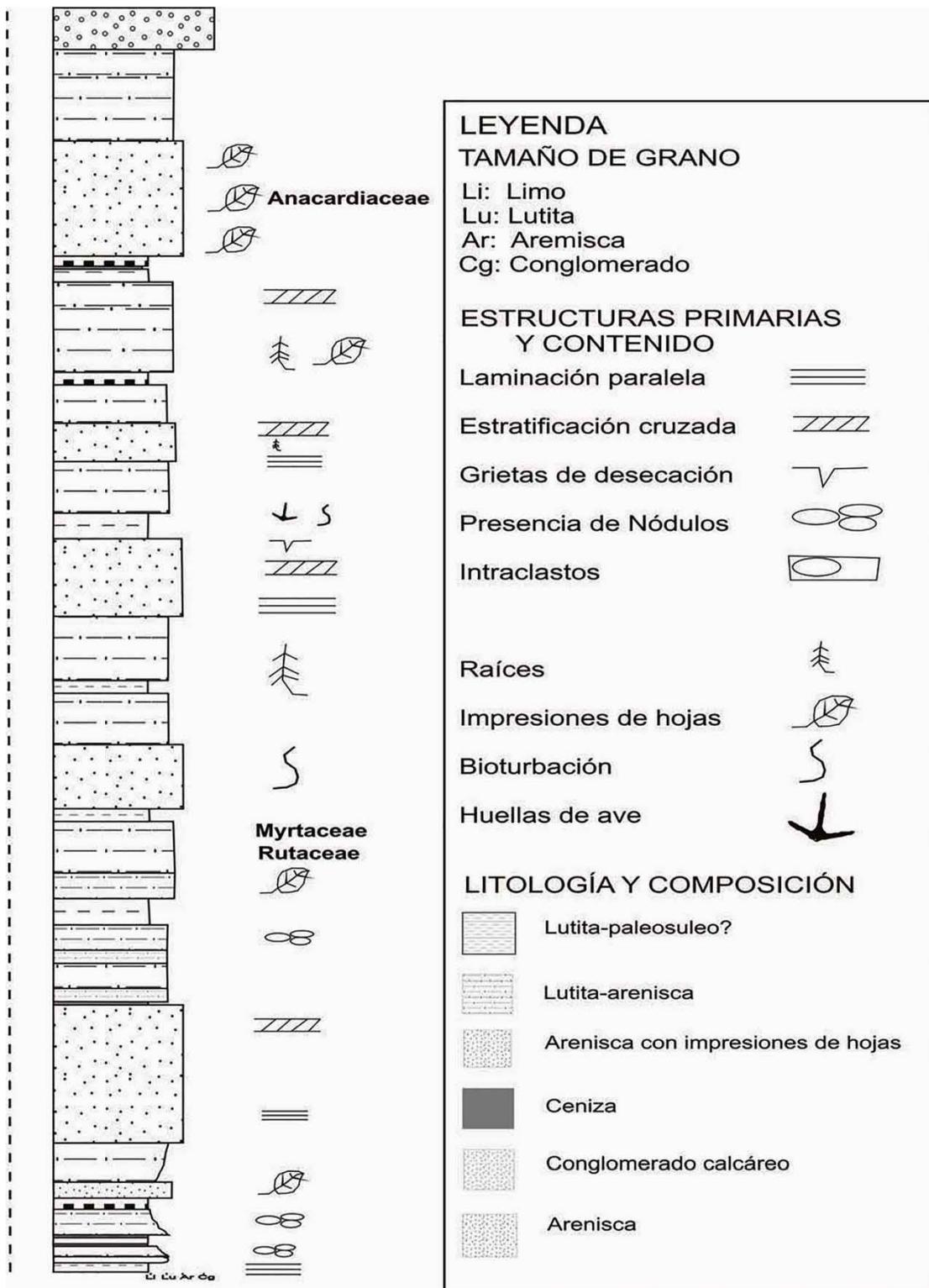


Figura 5. Columna estratigráfica de la localidad. Modificado de Rodríguez-Reyes (2009).

Material fósil y observación de caracteres foliares

En los últimos cinco años, a través de salidas al campo, se han recolectado alrededor de 1500 ejemplares fósiles por miembros del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM. El material limpio y separado se encuentra dentro de la colección del IG, UNAM. Los fósiles que se eligieron para este estudio tienen en común el margen serrado, estos fueron una impresión-compresión de una hoja compuesta, así como, doce folíolos sueltos de tamaño micrófilo (la proporción largo/ancho o área de la hoja que va de 225 – 2025 mm²).

Para lograr una acertada identificación fue necesario realizar previamente la descripción morfológica de los caracteres de la hoja como son la forma de la lámina, la forma de ápice y de la base, tipo de margen y patrones de venación. Para ello, se tomaron fotografías del fósil con una cámara Olympus SZ-30MR; posteriormente se observó el fósil bajo un microscopio estereoscópico (Olympus SZH), así como, un microscopio estereoscópico con luz ultravioleta con la finalidad de observar características que no se perciben con la luz blanca transmitida, además, se realizaron dibujos con una cámara lúcida. La descripción de los caracteres se basó en el manual de arquitectura foliar “Manual of Leaf Architecture” (Ellis et al., 2009) editado por el *Leaf Architecture Working Group*, 1999.

También se realizó la consulta bibliográfica sobre el tema.

Comparación del material fósil con plantas actuales

Una vez realizada la descripción morfológica, se procedió a la determinación taxonómica, ésta se hizo comparando el fósil con taxones actuales con base en bibliografía especializada, recursos electrónicos como *plantsystematics.org*, así como, con ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) y el herbario virtual de Kew.

Se tomaron muestras de hojas de los ejemplares actuales de MEXU que presentaron mayor similitud con el fósil de donde se extrajeron un total de 39 folíolos de los cuales fueron aclarados 20 para realizar una comparación más detallada.

La técnica de aclarado que consiste básicamente en decolorar la hoja y teñir las venas para observar con mayor claridad los patrones de venación, los cuales son un carácter taxonómico importante en la identificación. El procedimiento de ésta técnica es el siguiente:

- El material herborizado se debe hervir de tres a cinco minutos para lograr su rehidratación y flexibilidad.
- Hervir 100 ml de solución NaOH al 20%. Retirar del calor la solución y sumergir totalmente las hojas hasta que se enfríe.
- Las hojas se introducen en 1000 ml de cloro al 10% hasta que queden completamente transparentes.
- Colocar las hojas en 1000 ml de agua corriente y dejarlas de tres a seis horas dentro del agua.
- Posteriormente las hojas se introducen en alcohol al 50% durante algunas horas.
- Para teñir las hojas, se introducen en una solución de safranina de 10 minutos a una hora dependiendo del tamaño de la hoja.
- Después se pasan a una solución de alcohol al 50, 70 y 100%, un día en cada solución.
- Las hojas se colocan en xilol, aproximadamente por tres horas hasta que la hoja se torne transparente y la venación se haga más evidente, para así proceder a su posterior montaje en resina.
- Para el montaje, se pone una capa de resina epoxica, la hoja se coloca sobre la capa semiseca y se agrega una segunda capa de resina. Se deja secar sin mover.
- Se lija la muestra, comenzando con lijas de grano grueso hasta terminar lijando con el grano más fino.
- Finalmente se pule la pieza hasta que la resina quede totalmente transparente y se aprecien los detalles de la hoja.

Revisión bibliográfica del registro fósil

Se realizó una investigación bibliográfica sobre el registro fósil de las familias comparadas con los fósiles de este trabajo, sin embargo, ya que la familia Rosaceae presenta mayor

similitud con éstos, se realizó una revisión más detallada sobre su registro fósil, la cual se describe a continuación.

Debido a que el registro fósil de Rosaceae es muy extenso se realizó una recopilación del mismo para facilitar su estudio y para que éste sea de fácil acceso. Para ello, se realizó una investigación bibliográfica de lo que hasta el momento se ha publicado acerca del registro fósil de Rosaceae, con la finalidad de tener un panorama más amplio sobre su diversidad y distribución en el pasado. La búsqueda se realizó en numerosas revistas científicas y libros especializados en el tema.

III. RESULTADOS

Se revisaron un total de 13 ejemplares fósiles que tienen en común el margen serrado. Estos, fueron separados en 11 morfotipos, de los cuales uno se identificó y ubicó bajo el esquema de clasificación de la familia Rosaceae propuesto por Potter y colaboradores en 2007, con afinidad al género *Sorbus*.

Los otros 10 morfotipos, únicamente fueron descritos y se discute su posible afinidad taxonómica, ya que no fue posible identificarlos debido a su mala preservación y/o fragmentación, sin embargo, caracteres como el margen serrado, el tamaño micrófilo, la forma de la lámina y la presencia de herbivoría, nos permiten hacer inferencias sobre el posible ambiente de la localidad. Cabe señalar, que los fósiles presentan una gruesa capa carbonosa que en la mayoría de los casos imposibilita la observación de las venas de órdenes mayores y sólo se pueden observar venas primarias y secundarias.

Clasificación:

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Rosidae

Orden: Rosales

Familia: Rosaceae Juss.

Subfamilia: Maloideae

Tribu: Pyreae Baill.

Subtribu: Pyrinae Dumort.

Género: *Sorbus* L.

Especie: *Sorbus popensis* Guerrero-Márquez sp. nov.

Etimología: El epíteto específico se refiere al área geográfica en donde el fósil fue colectado.

Número de especímenes examinados: Un ejemplar de hoja compuesta con cinco folíolos en conexión orgánica, y dos folíolos sueltos.

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Edad: Eoceno

Estratigrafía: Formación La Carroza, Grupo Difunta

Holotipo: Morfotipo 1

Diagnosis: Hoja compuesta, pinnada, de tamaño mesófilo, con cinco folíolos unidos al raquis de forma semisésil, y dos dispersos. Los folíolos son asimétricos, de forma ovada y de tamaño micrófilo, con ápice y base agudos y de forma recta, tienen margen serrado, con dos órdenes de dientes: uno cóncavo-cóncavo y el otro cóncavo-recto, base asimétrica con margen entero, venación primaria pinnada y venación secundaria cladódroma.

Descripción: La hoja fósil compuesta es una impresión-compresión; es pinnada, y de tamaño mesófilo, mide 6.5 cm de largo y 4 cm de ancho. Consta de cinco folíolos semisésiles en conexión orgánica con el raquis, dos de ellos opuestos, cabe señalar que el raquis es delgado sin alguna característica en particular.

Los folíolos que están en conexión orgánica con el raquis y los dos folíolos sueltos, son de forma ovada, de tamaño micrófilo y miden en promedio de 2.7 a 3.5 cm de largo y 1.5 cm de ancho, siendo uno de los folíolos sueltos ligeramente más grande que los demás (figura 6, B, C, D y E). Cada folíolo tiene pecíolo de tipo marginal. La lámina es asimétrica y tanto el ápice como la base son agudos y de forma recta.

El margen es serrado, en él se encuentran de cinco a seis dientes por centímetro, no obstante, la base presenta margen entero en el tercio proximal.

Se distinguen dos formas de dientes diferentes: la primera es de flanco distal cóncavo y flanco proximal cóncavo y la segunda es de flanco distal cóncavo y flanco proximal recto, sin embargo, en el folíolo de mayor talla se observa una tercera forma en la que el flanco distal es retaflexo y el flanco proximal es cóncavo; en éste folíolo también podemos observar que los dientes se van haciendo más redondeados y grandes hacia la parte distal de la lámina, así como, perpendiculares respecto a la vena media (Figura 7, B-E).

Los dientes presentan un sinus angular y ápice agudo lo que indica que la vena llega al diente (Figura 6).

La venación primaria es pinnada y la venación secundaria es cladódroma. Las venas secundarias se bifurcan hacia el margen, están espaciadas regularmente entre sí y presentan variación uniforme en sus ángulos agudos con respecto a la vena media. En algunas partes de las láminas se alcanzan a distinguir retículos formados por órdenes de venación mayores, sin embargo, están pobremente preservados y no son lo suficientemente claros, así que no se puede apreciar algún arreglo o patrón específico (Figura 6). Cabe mencionar que dos de los folíolos de éste morfotipo presentan pequeñas marcas de herbivoría.

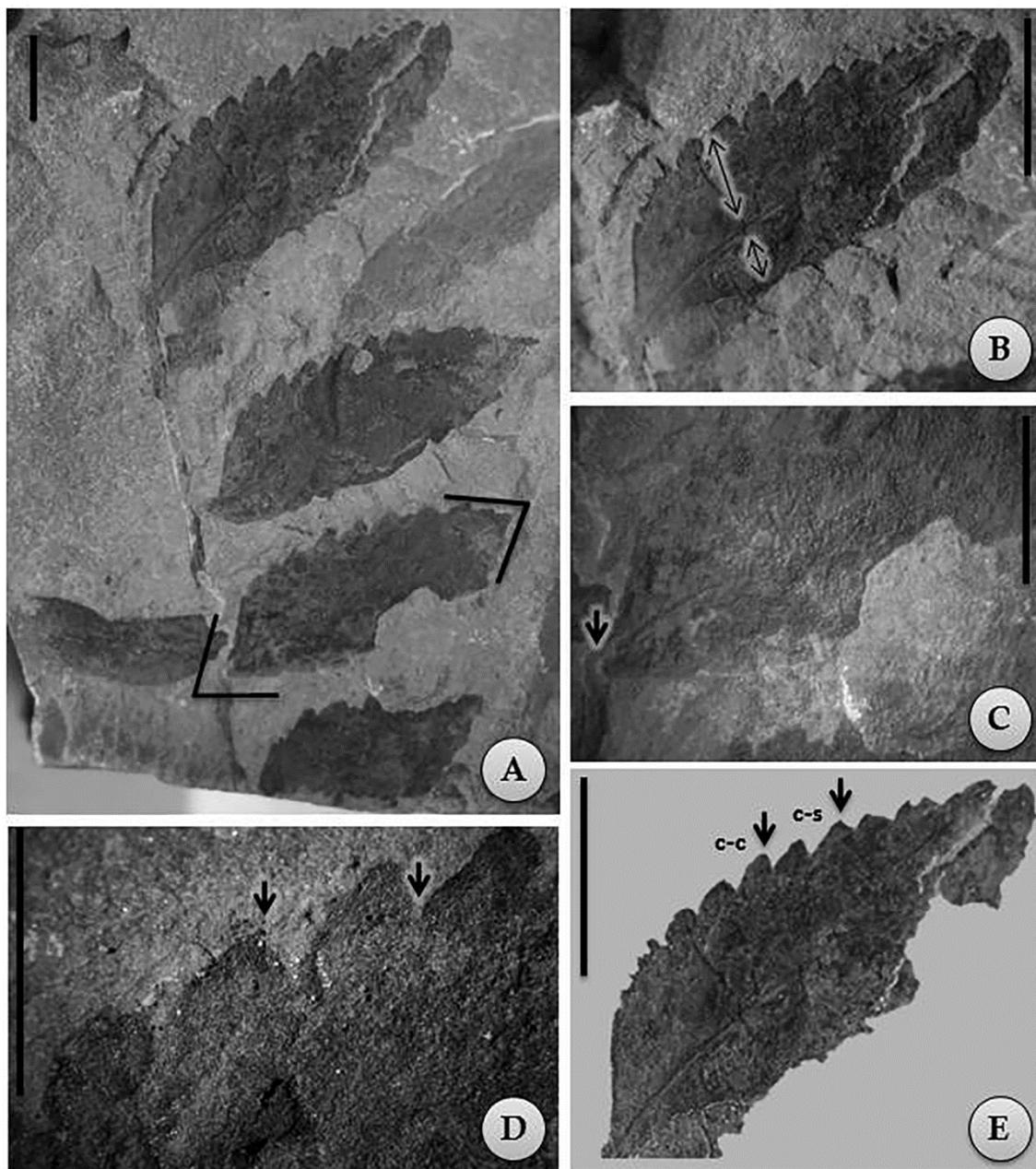


Figura 6. *Sorbus popensis*, Fósil 1. **A.** Hoja compuesta, folíolos con base y ápice agudos. **B.** Detalle de la asimetría del folíolo. **C.** Folíolo semisésil. **D.** Diente con sinus angular y ápice agudo. **E.** Dos formas de dientes, cóncavo-cóncavo y cóncavo-recto (Escala 0.5 cm).

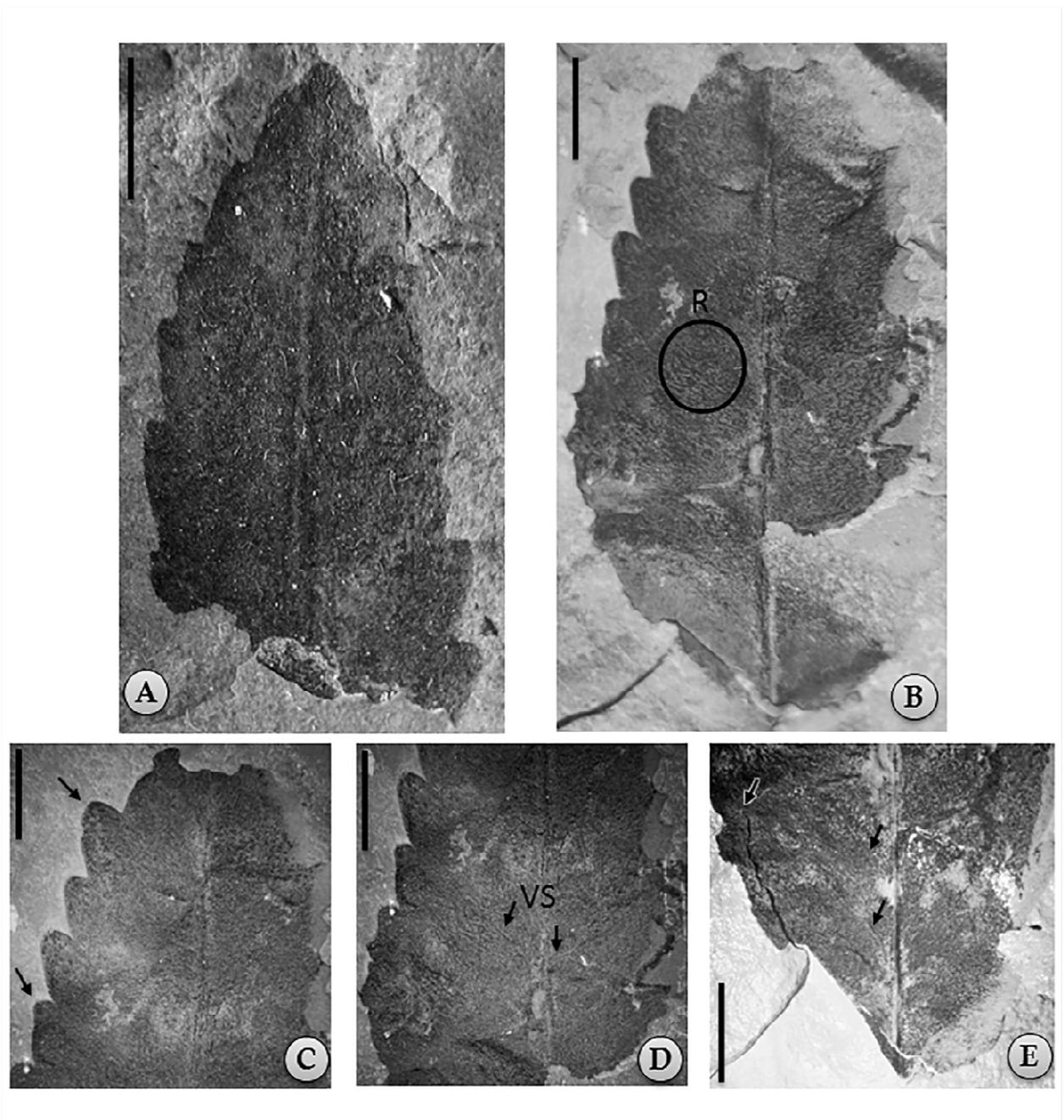


Figura 7. *Sorbus popensis*. **A.** Fósil 2. Se aprecia el margen serrado y vena primaria pinnada. **B.** Fósil 3, Foliolo. Se observa el margen dentado y vena primaria pinnada. **C.** Se muestran los dos tipos de dientes. **D, E.** Se pueden observar venas secundarias a la mitad y en la base del foliolo (Escala 0.5 cm).

Comparación con taxones actuales: El morfotipo 1 se comparó con algunas familias de plantas actuales por la presencia de margen serrado, carácter con valor taxonómico que lo define. Algunas de ellas son Aceraceae, Anacardiaceae, Araliaceae, Betulaceae, Cannabaceae, Chlorantaceae, Cunoniaceae, Geraniaceae, Juglandaceae, Malvaceae, Rosaceae, Salicaceae, Sapindaceae y Vitaceae. Sin embargo, la mayoría difiere con el fósil en cuanto a la estructura de sus hojas, ya que muchas de estas son enteras, pecioladas, bi o trilobadas y diferentes en cuanto a la forma de la lámina. Por ejemplo, Aceraceae, presenta hojas opuestas, simples o compuestas. Cuando son compuestas éstas son ternadas o pinnadas y pecioladas a diferencia del fósil que es pinnado. Anacardiaceae, tiene hojas generalmente alternas y rara vez opuestas, imparipinnadas o 2-3 folioladas; pecioladas o sésiles, estípulas inconspicuas; dentro de esta familia, el género que se parece más al fósil es *Schinus* que tiene margen serrado, no obstante, el raquis es alado, carácter que lo hace diferente del fósil. Araliaceae, al igual que Cannabaceae, se diferencia del fósil por tener hojas enteras principalmente. Chlorantaceae difiere del fósil ya que sus hojas opuestas son connadas en la base y presentan estípulas. En el caso de Geraniaceae, ésta difiere del fósil por presentar hojas enteras, pecioladas y con estípulas presentes. Juglandaceae, se distingue del fósil por tener hojas pecioladas y peltadas, con el raquis generalmente alado. Malvaceae a pesar de tener márgenes generalmente dentados o serrados, se diferencia del fósil por tener hojas simples, de forma triangular, ovada o palmatilobada, y base palmatinervada. Así mismo, Salicaceae se diferencia por tener hojas generalmente alternas, simples, estípulas conspicuas, frecuentemente deciduas, pecioladas y con glándulas en el ápice de los dientes. Sapindaceae tiene hojas generalmente alternas, rara vez opuestas, simples, estípulas conspicuas, pecioladas, margen generalmente dentado, ocasionalmente serrado, con glándulas en el ápice de los dientes. Vitaceae difiere del fósil por tener hojas alternas o rara vez opuestas y pecioladas (Hutchinson, 1973; Judd et al., 2002; <http://delta-intkey.com/>, 2013, Cuadro 1).

De acuerdo con Hickey y Wolfe (1975), la morfología del diente es una herramienta de gran importancia sistemática, ya que la variación de estas características es esencial para el entendimiento y análisis de las hojas, en términos de los sistemas de clasificación. Es por ello que se realizó una comparación de la forma de los dientes entre fósiles y actuales, por

ejemplo con Cunoniaceae que tiene gran similitud con este morfotipo debido a la forma cóncava-cóncava de sus dientes, a pesar de que en la familia es común encontrar raquis alados y láminas pecioladas. Los géneros que más se le parecen al fósil son *Ackama*, *Weinmannia* y *Lamanonia*. Sin embargo, *Weinmannia* se diferencia por tener hojas opuestas (decusadas), imparipinnadas o unifoliadas; de *Lamanonia* es diferente ya que sus hojas son trifoliadas o palmaticompuestas; *Ackama*, que es el género que tiene mayor similitud por tener hojas compuestas con folíolos semisésiles con margen serrado y base con margen entero a excepción de la base como en el fósil, tiene dientes de forma recta-recta y ápice acuminado lo que lo diferencia del fósil (Hutchinson, 1973; Judd et al., 2002; <http://delta-intkey.com/>, 2013).

Con base en lo anterior, se puede decir que el morfotipo 1 comparte con Cunoniaceae la forma cóncava-cóncava de sus dientes, sin embargo, difieren en cuanto al ápice glandular típico en dientes cunonioides el cual no se observa en el fósil. Al contrario, con Rosaceae comparte las dos formas de dientes, la forma cóncava - cóncava y cóncava – recta. No obstante, esa mezcla de caracteres permite inferir probables procesos de diferenciación entre ambas familias.

La familia que presenta mayor similitud con el fósil es Rosaceae, puesto que incluye géneros con hojas compuestas, pinnadas y sésiles, con venación primaria pinnada y margen serrado, entre otros caracteres como son el tipo de venación secundaria y otros que se discutirán más adelante.

Cuadro 1. Familias de plantas con margen dentado que fueron comparadas con el fósil

Familia	Tipo de dientes	Características foliares
Aceraceae		Hojas opuestas, simples o palmadas, lobadas o compuestas, pinnadas.
Anacardiaceae		Hojas con tres o más folíolos de forma y bordes distintos.
Araliaceae		Hojas alternas o raramente opuestas, simples, pinnadas o palmadas; estípulas adnadas o apenas distinguibles de la base del pecíolo, o intrapeciolares.
Betulaceae		Hojas alternas, en espiral o pareadas, simples, serradas, venación primaria pinnada, venas secundarias que desembocan en el margen serrado, estípulas presentes.
Cannabaceae		Hojas alternas u opuestas, simples o palmeadas lobuladas; estípulas presentes.
Chloranthaceae	Clorantoide: con una vena media apoyada por dos laterales prominentes.	Hojas opuestas o simples, pecioladas, más o menos connadas a la base, pequeñas estípulas.
Cunoniaceae	Cunonioide: con un pequeño ápice glandular, vena principal ramificada en la base del diente.	Hojas trifolioladas o pinnadas, rara vez simples, rara vez opuestas o verticiladas; folíolos a menudo glandulares y serrados; estípulas a veces grandes y unidas de dos en dos en los pecíolos.
Geraniaceae		Hojas alternadas u opuestas, en su mayoría lobadas, enteras o compuestas, estípulas a menudo pareadas, margen entero o serrado, con venación palmeada.
Juglandaceae		Hojas alternas y en espiral, raramente opuestas, pinnadas; ocasionalmente unifoliadas, margen entero o serrado, venación pinnada.
Malvaceae	Malvoide: con vena que termina en el vértice del diente.	Hojas simples, a menudo palmeadas lobuladas, o palmaticompuestas, margen entero o serrado, venación pinnada.
Rosaceae	Rosoide: con una clara abertura apical glandular. Vena por lo general al centro del diente. Venas accesorias laterales.	Hojas simples o compuestas; cuando es compuesta son pinnadas o palmeadas. Venación pinnada (generalmente), o palmeada (por ejemplo <i>Alchemilla</i>); estípulas intrapeciolares (a menudo adnadas al pecíolo). Lámina con margen crenado o serrado o dentado, o entero (con poca frecuencia).
Salicaceae	Salicoide: la vena media llega al ápice del diente asociada con tricomas glandulares.	Hojas alternadas o en espiral; simple, usualmente serrada o dentada.
Sapindaceae		Hojas alternas y en espiral, u opuestas, pinnati o palmaticompuestas, tri o unifoliadas, folíolos serrados o enteros, con venación pinnada o palmeadas. Estípulas intrapeciolares a menudo de gran tamaño.
Vitaceae	Rosoide	Hojas alternas con estípulas peciolares o ausente. Palmaticompuestas o pinnadas, palmeadas con venación palmada.

Características de Rosaceae

Rosaceae está representada por árboles, arbustos y hierbas que suelen tener hojas alternas, simples o compuestas, caducas (por lo general), o siempre verdes, casi siempre pecioladas. Presenta tricomas simples o estrellados, y puede presentar aguijones. Tiene hojas generalmente compuestas sin glándulas, pinnadas o palmeadas; venación primaria pinnada (por lo general). Tiene estípulas intrapeciolares a menudo adnadas al pecíolo, margen crenado, serrado o dentado, o entero (con poca frecuencia), las yemas vegetativas son escamosas, hojas sin meristemo basal persistente. La familia es muy variada en cuanto a la morfología frutal y floral. Flores generalmente bisexuales y pentámeras o unisexuales con poca frecuencia (Judd et al., 2002; Cronquist, 1981).

Estudios moleculares y filogenéticos sugieren que la familia es monofilética y consta aproximadamente de 90 géneros y 3000 especies (Potter et al., 2007), de distribución cosmopolita, los miembros de Rosaceae han radiado en una amplia variedad de ambientes que van desde comunidades méxicas a xerófilas y son elementos de los ecosistemas boreales y de tundra (Cronquist, 1981), con una concentración de la diversidad de especies en las regiones templadas y subtropicales del Hemisferio Norte, y poco común en desiertos y bosques tropicales (Heywood, 1993; Judd et al., 2002; Cronquist, 1981).

Rosaceae se distingue principalmente por sus hojas compuestas y margen serrado, así como folíolos opuestos, presentes en los géneros como *Acaena*, *Agrimonia*, *Bencomia*, *Rubus*, *Rosa*, *Sorbaria* y *Sorbus* por lo que el morfotipo 1 se comparó con estos géneros.

Acaena se diferencia del fósil por presentar folíolos de forma obovada, generalmente pubescentes con base cuneada y ápice de forma redondeada, así como, dientes de forma cóncavo-recto (Marticorena y Cavieres, 2000). En *Agrimonia* los folíolos son ovados y en algunas ocasiones obovados, generalmente simétricos y con dientes de forma cóncavo-convexo. *Bencomia* tiene folíolos peciolados. *Rubus* tiene folíolos sésiles, pero ápice acuminado, margen serrado desde la base, dos a tres órdenes de dientes. Los folíolos de *Rosa* son oblongos, simétricos y margen serrado con dientes de forma cóncavo-flexuoso. *Sorbaria* tiene folíolos alargados y simétricos, así como base serrada. *Sorbus* es el género que comparte con el fósil caracteres como los folíolos ovados y semisésiles con

margen serrado excepto en la base y dos formas de dientes cóncavo-cóncavo y cóncavo-recto, ápice agudo y base asimétrica, e incluso, en la talla son muy parecidos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Comparación de géneros actuales de Rosaceae con el morfotipo 1.

	<i>Sorbus popensis</i>	<i>Acaena</i>	<i>Agrimonia</i>	<i>Bencomia</i>	<i>Rubus</i>	<i>Rosa</i>	<i>Sorbaria</i>	<i>Sorbus</i>
Lámina	Compuesta	Compuesta	Compuesta	Compuesta	Compuesta	Compuesta	Compuesta	Compuesta
Forma del folíolo	Ovada	Obovada	Ovada y obovada	Oblonga	Elíptica	Elíptica	Alargada	Ovada
Ápice	Agudo y de forma recta	Redondeado	Obtuso y convexo	Obtuso y convexo	Agudo y acuminado	Agudo y de forma recta	Obtuso	Agudo
Base	Aguda y de forma recta	Cuneada	Aguda y de forma recta	Obtusa y redondeada	Obtusa y convexa	Aguda y de forma recta	Asimétrica	Asimétrica
Margen	Serrado	Serrado	Serrado	Serrado	Serrado	Serrado	Serrado	Serrado
Forma de los dientes	Cóncavo-cóncavo y cóncavo-recto	Cóncavo-recto	Cóncavo-convexo	Cóncavo-recto	Recto-recto	Cóncavo-flexuoso	Cóncavo-cóncavo	Cóncavo-cóncavo y cóncavo-recto

Las especies con mayor parecido a la hoja fósil son *S. americana*, *S. angustifolia*, *S. sitchensis*, *S. decora* y *S. aucuparia* por tener lámina compuesta con folíolos semisésiles y opuestos, margen serrado y base asimétrica con margen entero (Figura 8). Así como *S. gracilis*, *S. boissieri*, *S. rehderiana*, *S. koehneana*, *S. dumosa*, *S. macranta* y *S. comixta* que no fueron sometidas a la técnica de aclarado de hojas porque no están en el MEXU, pero su revisión se realizó en herbarios digitales.

Existen ciertas diferencias entre el fósil y los ejemplares actuales de *Sorbus*; principalmente en cuanto al margen y la forma de los dientes, ya que *S. dumosa*, *S. gracilis* y *S. boissieri* entre otras, presentan margen serrado solo hasta la mitad distal de la hoja, mientras que en el fósil el margen serrado ocupa los dos tercios distales del folíolo.

En otras especies como *S. americana*, *S. rehderiana*, *S. koehneana*, *S. macranta* y *S. comixta* entre otras, la forma del folíolo es distinta ya que algunos son elípticos, obovados y otros oblongos, además cuentan con dientes de formas diferentes, lo que los hace distintos de este morfotipo.

Las especies que mostraron mayor similitud son *S. aucuparia* y *S. decora* (Figura 8 D, E), ya que presentan folíolos de forma ovada, con margen serrado las dos terceras partes distales de éstos, con dientes de forma cóncava-cóncava, cóncava-recta en ambas especies y una forma más en *S. decora*, recta-recta, ambas tienen de cuatro a cinco dientes por centímetro como el fósil, sin embargo, en la venación secundaria es en donde hay diferencias porque ambas tienen venación secundaria cladódroma, pero, los ángulos que se forman entre la vena primaria con la vena secundaria son más agudos en el fósil. Es una diferencia sutil que no permite dilucidar a cuál de estas dos especies se parece más porque la venación secundaria que se observa en el fósil no es lo suficientemente clara.

Estas diferencias entre la forma de los dientes y el patrón de venación secundaria puede deberse a que los caracteres varían de acuerdo a la edad de la planta e incluso de las hojas.

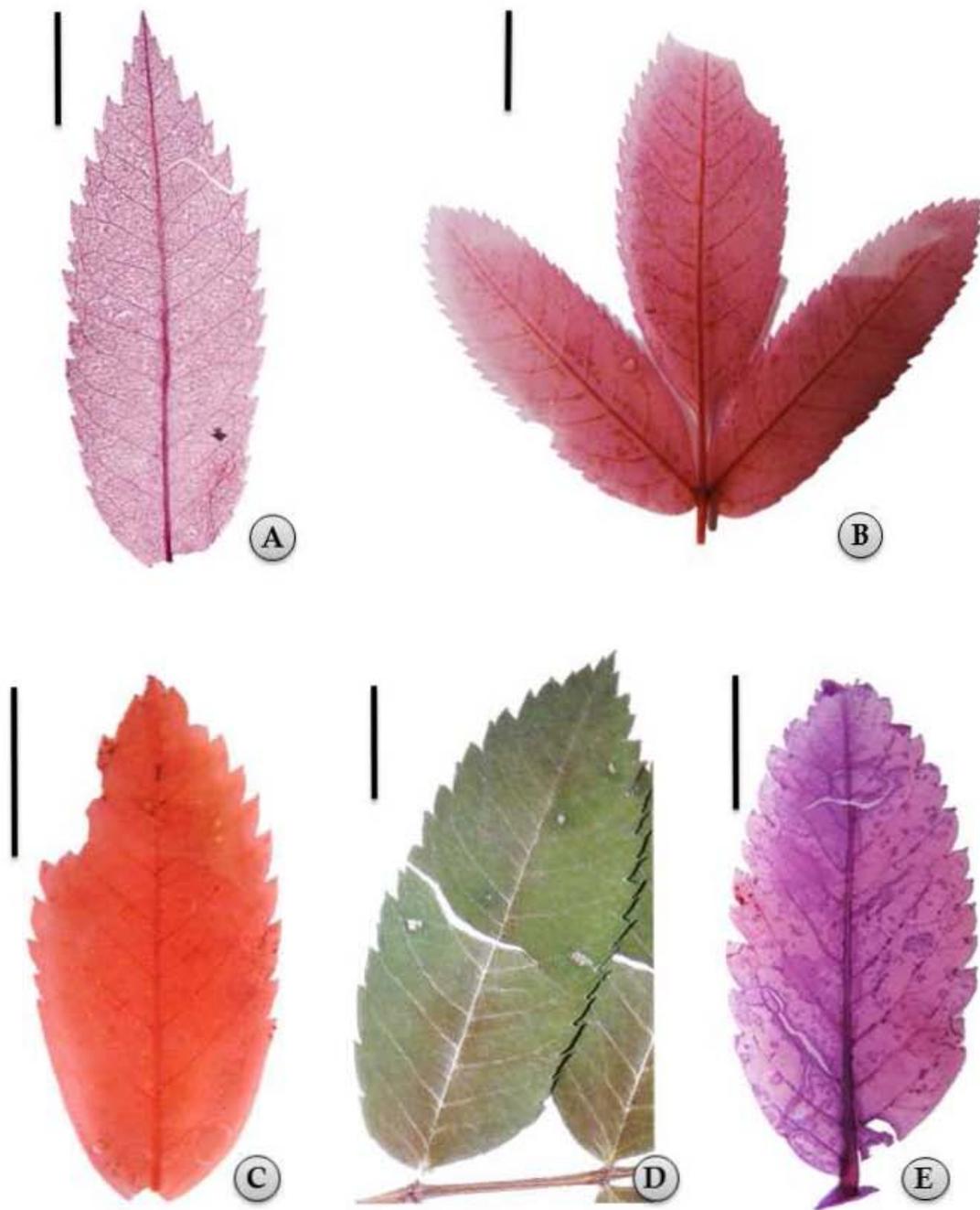


Figura 8. Especies actuales de *Sorbus*. **A.** *Sorbus americana*. **B.** *Sorbus angustifolia*, **C.** *Sorbus sitchensis*, **D.** *Sorbus decora*, **E.** *Sorbus aucuparia* (Escala 0.5 cm).

Registro fósil de Rosaceae y su ubicación paleogeográfica

No hay registro Cretácico inequívoco de las rosáceas. El registro fósil más antiguo de la familia es escaso y no arroja luz sobre su historia, ya que únicamente se tiene registro en Norte América, donde tan solo se ha descrito un complejo de hojas pinnadas del Albiano (Cretácico Temprano), que posiblemente pertenece a Rosidae, Rosaceae, aunque también presenta similitud con Cunoniaceae (Doyle y Hickey, 1976; Hickey y Wolfe, 1975) y una flor fósil del Cenomaniano Temprano (Cretácico Tardío) que se ha relacionado con Rosaceae y Sapindopsis (Basinger y Dilcher, 1984), y en la Península Balcánica, Europa, hay hojas del Cretácico Tardío se han comparado con el actual *Lyonothamnus*, pero es necesaria su reexaminación (Mai, 1995).

Las rosáceas son raras en floras del Paleoceno, para este periodo se describen miembros de *Amelanchier* y *Amelanchites* de Saskatchewan, Canadá al igual que un miembro de *Prunus* de Groenlandia (McIver y Basinger 1993; Mai, 1995).

Los registros fósiles de flores y frutos de esta familia, empiezan a ser más abundantes desde principios del Cenozoico (Dorofeev, 1963; Basinger 1976), por ejemplo *Photinia pageae*, una flor que representa el primer registro fósil para el género en el Eoceno medio de Estados Unidos (Wolfe y Wher, 1987). Por esto se dice que Rosaceae aparece en el Eoceno medio de Norte América (Cronquist, 1981).

En México se tiene registro de tres géneros de Rosaceae del Oligoceno; Velasco de León y Cevallos-Ferriz (2000) describieron una nueva especie de *Cercocarpus* (*Cercocarpus mixteca*) en la localidad de Los Ahuehuetes, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. La morfología de la hoja, en especial el que tenga un tamaño micrófilo y con margen serrado, sugiere que la planta posiblemente creció en un ambiente subhúmedo. Esto concuerda con las interpretaciones anteriores del ambiente de la localidad de Los Ahuehuetes. En esa misma localidad, Hidalgo-Morales (2007) describió dos hojas fósiles pertenecientes a los géneros *Holodiscus* (*H. ellipticum*) que actualmente crece en bosque méxico a chaparral y de hábito arbustivo y *Elepoldia* (*E. lobatum*) que es un género extinto y que probablemente tuvo hábito herbáceo.

En el Anexo 1 se muestra un listado de la mayoría del registro fósil de Rosaceae hasta ahora conocido. Se puede observar la paleodiversidad de la familia, su distribución tanto en el tiempo como en el espacio, así como su abundancia. Por ejemplo, se puede ver que las impresiones de hojas son el tipo de fósil más abundante, seguido de frutos y maderas permineralizadas y en menor cantidad polen y flores.

Se puede observar también que se tienen alrededor de 50 géneros documentados (la mayoría, presentes en la actualidad), siendo *Prunus* el más abundante en el registro fósil, y otros menos abundantes, entre los cuales se encuentran especies como *Photinia pageae*.

En cuanto al registro del género *Sorbus*, se tienen alrededor de seis registros, dos en el Eoceno y uno en el Oligoceno de Norteamérica, uno para el Mioceno/Plioceno de Europa, otro más en el Pleistoceno de Países Bajos y a través de la identificación del nuevo material presentado en este trabajo, se puede decir que también se encontraba en el Eoceno de México.

Actualmente el género *Sorbus* incluye más de 250 especies que están extendidas principalmente en las zonas templadas del Hemisferio Norte. Sin embargo, la distribución de algunas especies se extiende a las latitudes altas del norte, como en Groenlandia y Siberia, e incluso a las zonas tropicales de Asia (Phipps y Muniyamma, 1980).

Ubicando en mapas el registro fósil de la familia Rosaceae, se puede observar que durante el Eoceno, Rosaceae se encuentra ampliamente distribuida en el Hemisferio Norte, principalmente en lo que actualmente es América del Norte y Canadá, con algunos pocos registros hacia el Sur, en lo que hoy es China y México, ya que, a partir de este trabajo, la presencia del género *Sorbus* amplía la distribución de la familia durante este periodo, y se pueden extrapolar probables rutas biogeográficas.

Asimismo, se tiene una mayor cantidad y diversidad de registros para el Eoceno en comparación con otros periodos, lo que sugiere que a partir del surgimiento de la familia, en el Cretácico, ésta se diversificó y amplió su distribución en 56 Ma, o menos si suponemos su origen desde el Paleoceno, lo cuál sería un periodo de tiempo relativamente corto. Esto podría atribuirse a la presencia de agamospermia, de hibridación, de poliploidía

y a la reproducción vegetativa de la familia, ya que todos estos procesos contribuyen a generar nuevas combinaciones genéticas capaces de colonizar y persistir en nuevos hábitats abiertos, lo que ha favorecido que esta familia se haya convertido en un componente cada vez más importante de las floras fósiles durante el Neógeno y en la vegetación actual (DeVore y Pigg 2007; Potter et al., 2007).

Resalta que para el Oligoceno se encuentran sobretodo hojas y algunas maderas, y que la distribución de la familia se amplía hacia Alemania, Francia, Rusia, Japón, China, México y el registro más hacia el Sur ubicado en África. Para el Mioceno se observa que la familia amplía su distribución a Francia, Alemania, Alaska y Japón (Figura 9).

Actualmente, Rosaceae tiene distribución cosmopolita. En estos mapas se observa que es probable que su distribución haya sido de Norte a Sur.

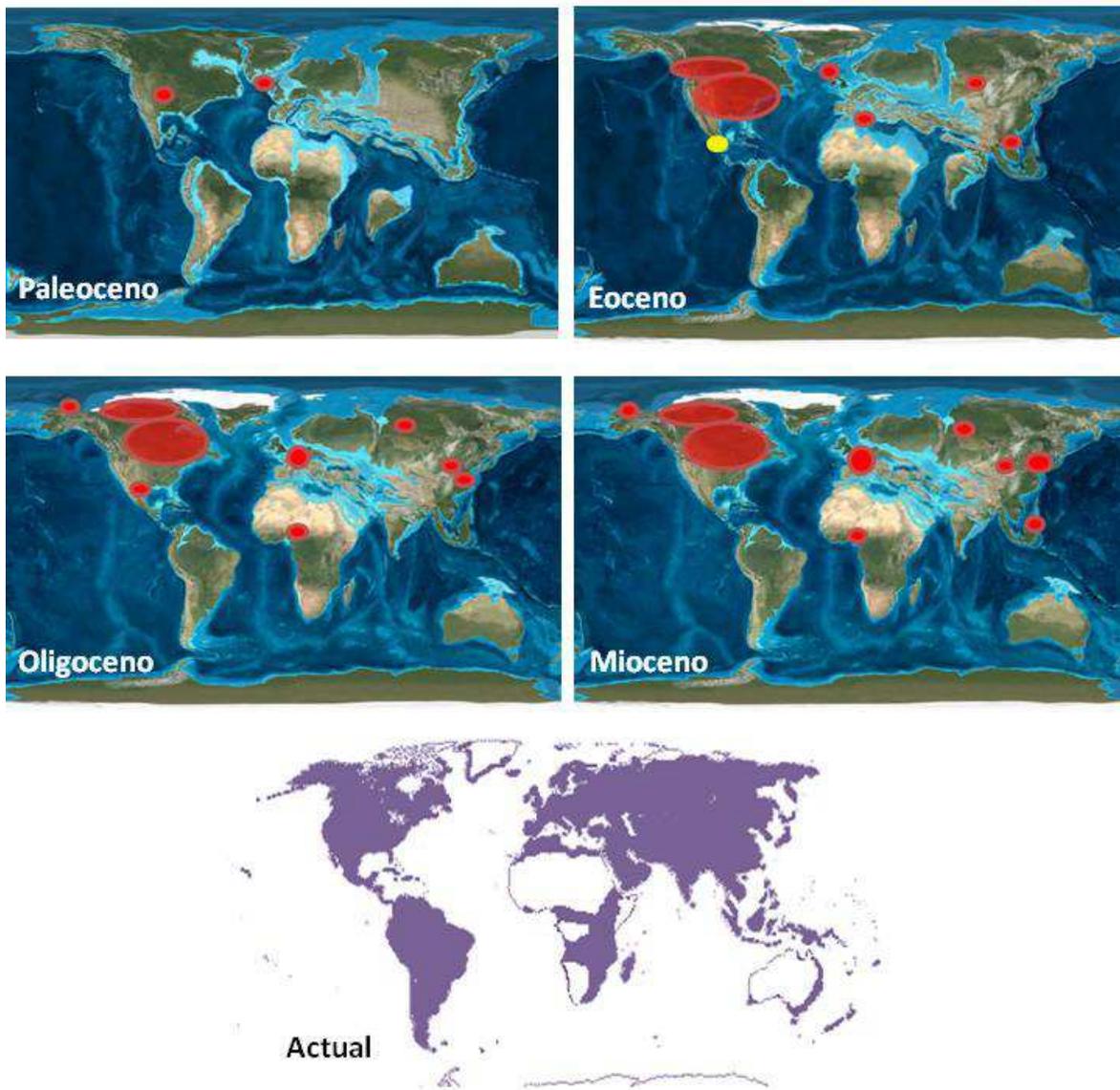


Figura 9. *Distribución de Rosaceae.* En rojo se muestra el lugar donde se ha encontrado el registro fósil de Rosaceae, el punto amarillo representa el lugar y época al cual pertenece *Sorbus popensis* y en morado la distribución actual de la familia Rosaceae. Mapas tomados de Library of Paleogeography, página en red: <http://cpgeosystems.com/paleomaps.html> 2013. Y APG III 2013.

Ejemplares fósiles no identificados

Todos los folíolos dispersos son de tamaño micrófilo (un área foliar que va de los 225 – 2025 mm²) y tienen margen serrado, la mayoría están incompletos, a algunos les falta la base, a otros el ápice o alguna parte lateral, unos tienen forma oblonga y otros forma elíptica. Los que los conservan, tienen ápice y base agudos y de forma recta. El margen es serrado con dientes de formas variadas (Cuadro 3), destaca la venación primaria pinnada aunque los órdenes de venación mayores no son visibles en su totalidad, por lo que no se pueden distinguir patrones específicos (Figura 10 y 11).

Tipo: Morfotipo 2

Afinidad probable: Burseraceae

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Hoja compuesta con raquis alado que mide 2.5 cm de largo, y un folíolo sésil en conexión orgánica con el raquis. El folíolo es de tamaño micrófilo con 0.8 cm de ancho y 2 cm de largo, es simétrico y de forma oblonga; tiene base obtusa, simétrica y ápice agudo y recto, la venación primaria es pinnada, sin embargo, los órdenes mayores de venación no son visibles; tiene margen serrado pero debido a que presenta rastros de herbivoría sólo se puede observar un diente en la tercera parte distal de la hoja, éste es de forma retaflexo -recto, es decir, un flanco es basalmente cóncavo y apicalmente convexo y el otro flanco es recto (Figura 10, A; Cuadro 3), hacia la parte apical del folíolo el margen se va haciendo sinuoso aunque probablemente esta apariencia sea la consecuencia de una mala preservación. Debido a la forma oblonga de la lámina al margen serrado y al raquis alado, este fósil ha sido comparado con familias como Anacardiaceae, Cunoniaceae y Burseraceae, siendo ésta última la que presenta mayor semejanza con el fósil, sin embargo, la comparación exhaustiva debe continuar.

Tipo: Morfotipo 3

Afinidad probable: Burseraceae y Anacardiaceae

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Hoja compuesta con dos folíolos sésiles alternados con una separación entre ellos de 1.5 cm, la hoja mide de largo 3.6 cm y de ancho 3.1 cm. Los folíolos son de tamaño micrófilo con 2.4 cm de largo y 1 cm de ancho, tienen forma elíptica y son simétricos; tienen base aguda y convexa (Cuadro 3), el ápice es agudo y recto; y a pesar de que el margen tiene rastros de herbivoría se pueden apreciar algunos dientes de forma cóncava-cóncava hacia la parte distal. La vena primaria es pinnada, el resto de la venación es poco visible y no se pueden distinguir patrones específicos. Debido a las características de la hoja y a la forma de sus folíolos, tiene afinidad con la familia Burseraceae y Anacardiaceae, en particular con el género *Rhus*, sin embargo la comparación debe continuar (Figura 10, B).

Tipo: Morfotipo 4

Afinidad probable: No establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina de tamaño micrófilo de 2.8 centímetros de largo y 1.8 cm de ancho, es asimétrica y de forma oblonga. Tiene ápice y base agudos y de forma recta. Tiene margen serrado con cuatro dientes por centímetro los cuales pueden ser de dos formas: cóncava-recta y recta-recta (Cuadro 3), aunque la base tiene margen entero hasta el primer tercio de la parte proximal. La venación primaria es pinnada, sin embargo los órdenes de venación mayor no son visibles, lo que imposibilita su identificación (Figura 10, C).

Tipo: Morfotipo 5

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina que tiene sólo la mitad proximal, ésta mide de largo 2.7 cm y de ancho 1.4, debido a que no está completa no se puede establecer su forma, la cual podría ser obovada, elíptica u oblonga. La venación primaria es pinnada y la venación secundaria que apenas se distingue es de tipo cladódroma, va hacia el margen. Tiene margen serrado, en el

que se distinguen dientes de forma recto-cóncavo (Cuadro 3). Sin embargo, la base que es de forma recta y aguda, tiene margen entero (Figura 10, D) al igual que el morfotipo 4. Debido a la similitud entre sus bases, estos dos fósiles se podrían agrupar en un mismo morfotipo, pero el no tener clara la forma de la lámina lo impide.

Tipo: Morfotipo 6

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina de forma elíptica, asimétrica y micrófila, de 1.4 cm de ancho y 3 cm de largo. El ápice y la base son agudos y de forma recta, el margen es serrado con cuatro dientes por centímetro, aunque, la base tiene margen entero hasta la mitad del tercio proximal de la lámina, y a pesar de la presencia de herbivoría en casi todo el margen, se pueden distinguir dientes de forma cóncavo-retaflexo (Cuadro 3). La venación primaria es pinnada y la secundaria no se puede distinguir debido a la mala preservación de la lámina (Figura 10, E).

Tipo: Morfotipo 7

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina de forma oblonga y asimétrica, de tamaño micrófilo con 2.6 cm de largo y 0.8 cm de ancho. Tiene ápice y base agudos y de forma recta. El margen es serrado con aproximadamente cuatro dientes por centímetro, sin embargo, la base presenta margen entero en la mitad del tercio proximal. La vena primaria es pinnada, pero la mala preservación del fósil impide observar con claridad los órdenes mayores de venación y la forma de los dientes (Figura 10, F).

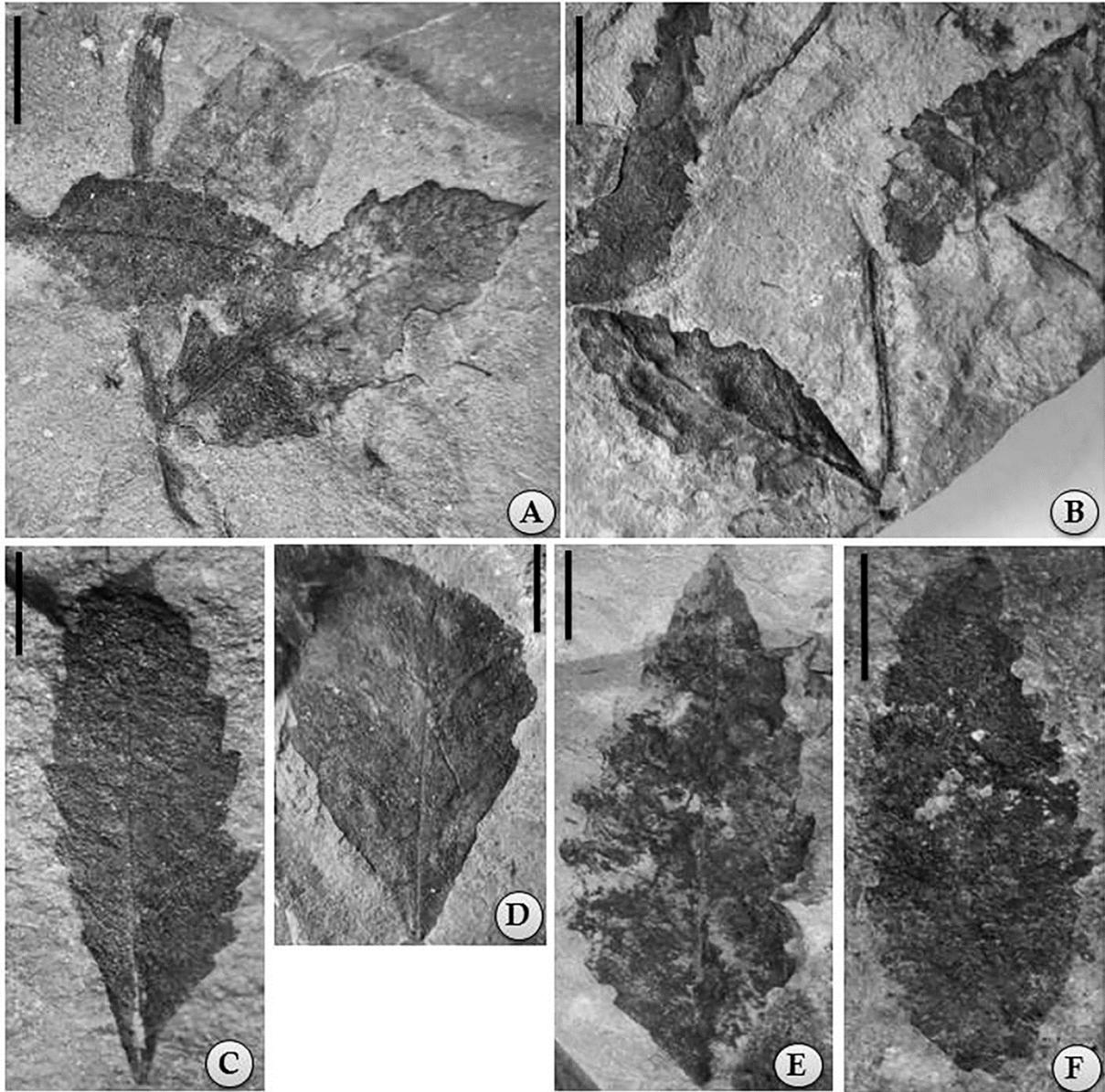


Figura 10. *Diversidad de folíolos con margen serrado.* A, morfotipo 2; B, morfotipo 3; C, el morfotipo 4; D, morfotipo 5; E, morfotipo 6; y F, morfotipo 7 (Escala 0.5 cm).

Tipo: Morfotipo 8

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina de tamaño micrófilo, mide 4.6 cm de largo y 1cm de ancho, a pesar de que carece de base, se puede apreciar que es de forma elíptica, tiene ápice agudo y de forma recta, presenta margen serrado con más o menos cinco dientes por centímetro y venación primaria pinnada. Debido a que el fósil está cubierto por sedimentos y en algunas partes está fragmentado o con herbivoría, no fue posible identificar la forma de los dientes y tampoco órdenes mayores de venación (Figura 11, G).

Tipo: Morfotipo 9

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Este fósil mide 1.7 cm de largo y 0.9 cm de ancho. La lámina está fragmentada por la parte distal y proximal careciendo de ápice y de base, a pesar de esto, se puede observar que la lámina es simétrica y con margen serrado con dos dientes por centímetro, éstos son forma cóncavo-recto/cóncavo (Cuadro 3). Este morfotipo tiene los dientes más grandes que los demás (Figura 11, H).

Tipo: Morfotipo 10

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Este fósil mide 2.3 cm de largo y 0.7 cm de ancho. Tiene sólo una parte de la lámina, de la vena media hacia el margen, por lo que no se distingue su simetría, ni la forma del ápice y la base. Sin embargo, se puede apreciar que el margen es serrado con dientes de forma cóncavo-retaflexo (Figura 11, I, Cuadro 3).

Tipo: Morfotipo 11

Afinidad probable: no establecida

Localidad: Formación La Carroza del Grupo Difunta, La Popa Nuevo León.

Ejemplares revisados: 1

Descripción: Lámina incompleta con sólo la mitad distal, debido a esto, no se puede establecer su forma, sin embargo, el ápice es de forma recta y agudo. Mide de largo 1.5 cm y de ancho 0.8 cm. El margen es serrado con más o menos cuatro dientes por centímetro, y debido que en su mayoría el margen está cubierto por sedimentos ya que no pudo ser limpiado por completo porque al intentarlo éste se fragmentaba, sólo se observan dientes de forma recto -cóncavo (Figura 11, J, Cuadro 3).

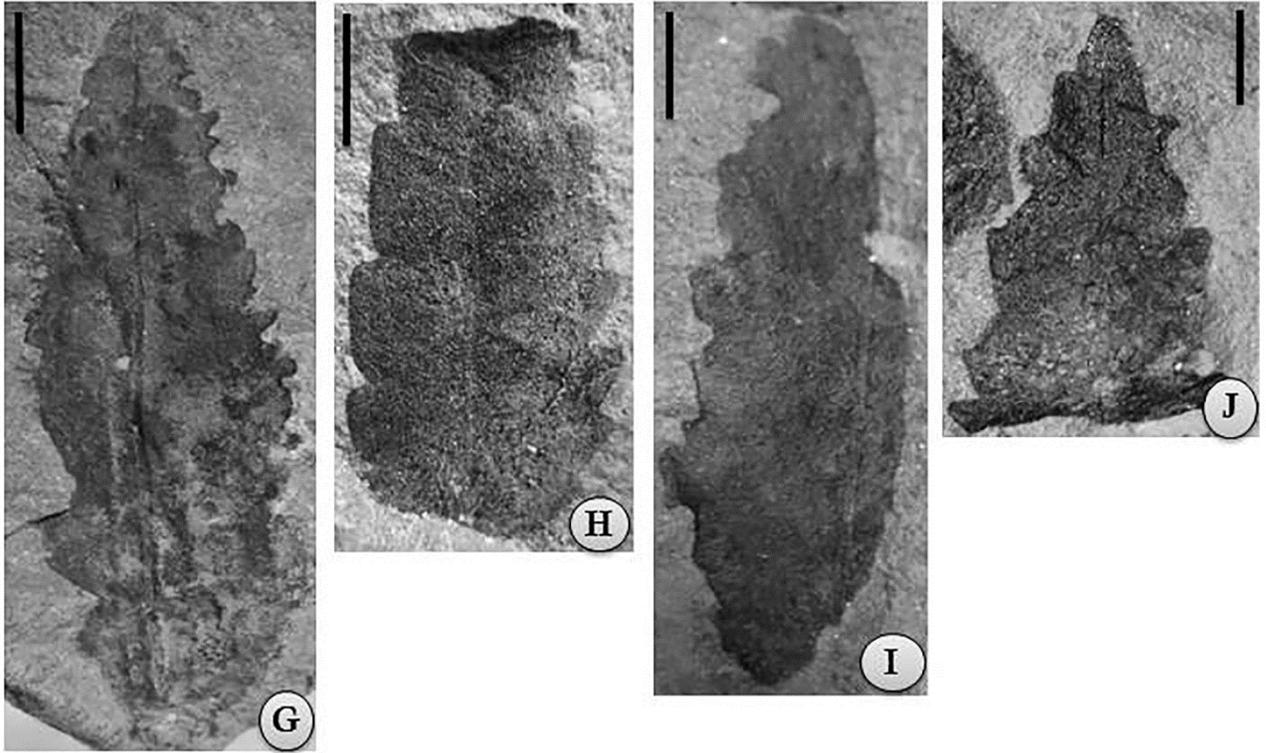


Figura 11. *Diversidad de hojas con margen serrado.* G, morfotipo 8; H, morfotipo 9; I, morfotipo 10; y J, morfotipo 11 (Escala 0.5 cm).

Cuadro 3. Formas de dientes presentes en cada morfotipo de los folíolos dispersos

Morfotipo	Forma de los dientes	Flanco Proximal	Flanco distal
2	1	• Retaflexo	• Recto
3	1	• Cóncavo	• Cóncavo
4	2	• Cóncavo • Recto	• Recto • Recto
5	1	• Recto	• Cóncavo
6	1	• Cóncavo	• Retaflexo
7	No visible	-	-
8	No visible	• -	• -
9	1	• Cóncavo	• Recto/Cóncavo
10	1	• Cóncavo	• Retaflexo
11	1	• Recto	• Cóncavo

Presencia de herbivoría en folíolos fósiles

Además de la arquitectura foliar como herramienta taxonómica, en el estudio de hojas fósiles se puede obtener otro tipo de información, que aunado a lo anterior, complementa la comprensión de diversos procesos que suceden en la actualidad y que hablan de la biología de la planta, como lo es en este caso la herbivoría.

El estudio de las impresiones dio por resultado la identificación de lesiones en las hojas producidas por actividad de insectos. Los daños causados por herbivoría, son reconocidos en las hojas fósiles ya que la planta en vida, produce un tejido necrótico

alrededor del daño, el cual se puede notar en los fósiles por un reborde más grueso y oscuro alrededor de la marca foliar (Labandeira et al., 2007).

Los daños por herbivoría, en este caso marcas mandibulares, están presentes en ocho fósiles de siete morfotipos. En todos los casos se observa que el margen de la lámina ha sido consumido por algún tipo de insecto, además estas lesiones tienen forma semicircular y la profundidad de la escisión es baja, ya que no llega a la vena media excepto en los morfotipos 2 y 3 donde sí se aproxima a ella.

Se pueden observar claramente las escisiones en las láminas. Por ejemplo, en el morfotipo 1 (*Sorbus*), se puede ver en dos folíolos, más de tres marcas mandibulares de 3 mm de largo por 6 mm de profundidad, cada una en el margen lateral (Figura 12, A y B); el morfotipo 2, tiene dos marcas mandibulares limitadas por un reborde más grueso y oscuro, una de ellas de apenas 1 mm de largo por 1 mm de profundidad y otra de 5 mm de largo por 3 mm de profundidad, la más grande de todas (Figura 12, C). El morfotipo 3 presenta cinco marcas, la más pequeña mide 1 mm de largo por 1 mm de profundidad, tres miden 2 mm de largo por 2 mm de profundidad y la más grande mide 2 mm de largo por 3 mm de profundidad (Figura 12, D). El morfotipo 5 tiene una marca muy pequeña, de casi 1mm de largo por 1mm de profundidad (Figura 12, E). El morfotipo 8 tiene una marca de 1 mm de largo y 1 mm de profundidad (Figura 12F). El morfotipo 9 tiene alrededor de 6 marcas mandibulares a lo largo de todo el margen, estas miden en promedio 1mm de largo por 1 o 2 mm de profundidad (Figura 12, G). Por último, el morfotipo 11 tiene dos marcas mandibulares que miden 3 mm de largo por 2 mm de profundidad, ambas limitadas por un reborde más grueso y oscuro (Figura 12, H).

Es importante mencionar que, la mayoría de los grupos de insectos actuales que se alimentan de follaje externo son estados inmaduros o adultos de casi todas las especies de Ortóptera, fasmatóptera, Lepidóptera, y un porcentaje menor de Coleóptera e Himenóptera (Labandeira, 2002).

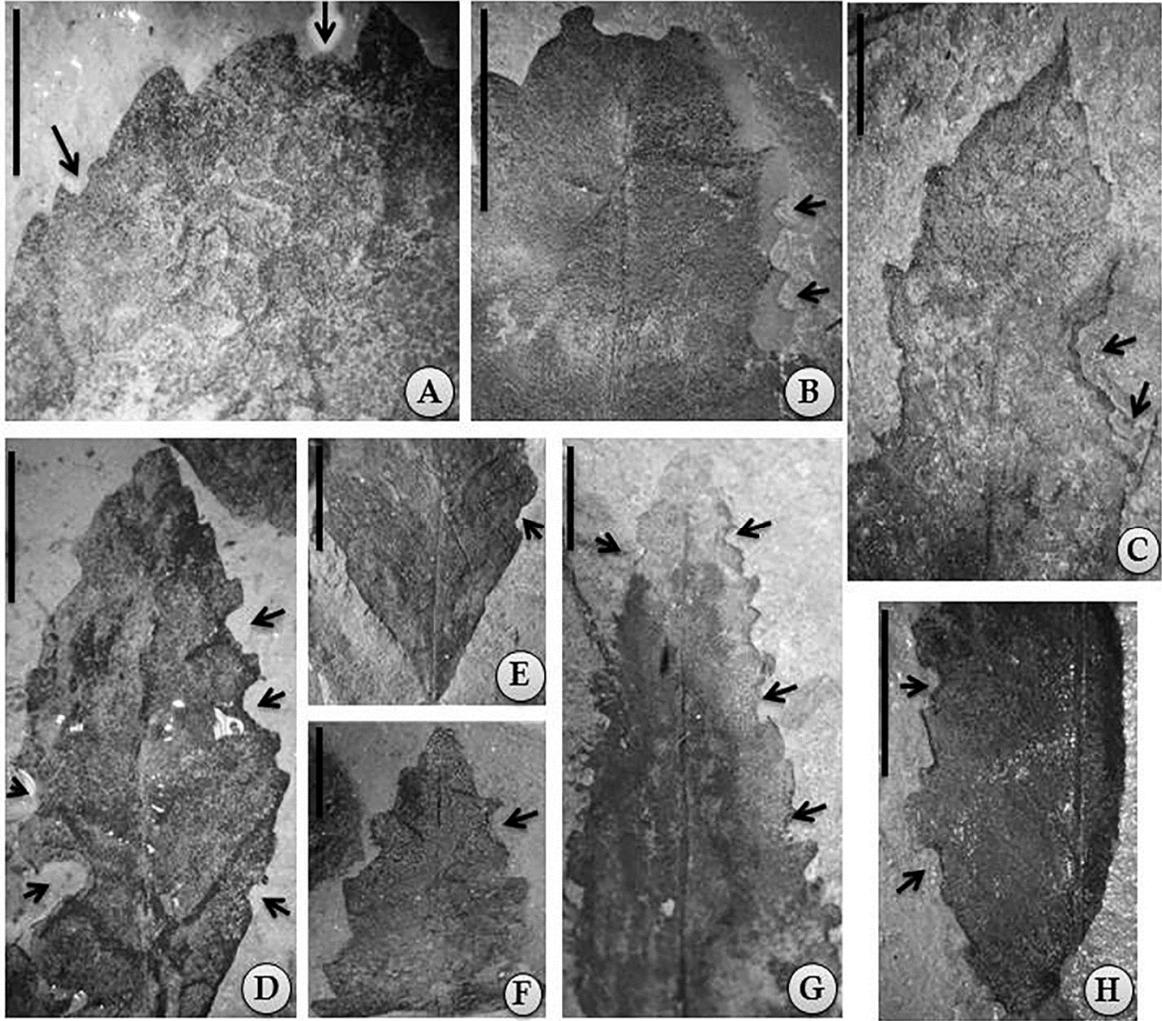


Figura 12. *Herbivoría.* En **A** y **B** se muestran los rastros de herbivoría en folíolos del morfotipo 1. En **C** los rastros de herbivoría del morfotipo 2; en **D** el morfotipo 3; en **E**, el morfotipo 5; en **F**, el morfotipo 8, en **G**, el morfotipo 9; y en **H**, el morfotipo 11 (Escala: 5 mm).

IV. DISCUSIÓN

Fueron descritos y comparados con taxa actuales con base en su arquitectura foliar once morfotipos de la localidad eocénica La Popa, Nuevo León. Los ejemplares son folíolos de tamaño micrófilo con margen serrado, venación primaria pinnada, simétricos y ligeramente asimétricos, con ápices y bases generalmente agudos y rectos, y en todos los folíolos la inserción del pecíolo es marginal.

La descripción detallada de caracteres foliares es de gran ayuda en trabajos taxonómicos de plantas actuales y fósiles; por lo que el material fósil de La Popa no es la excepción. Sin embargo, a pesar de que en contextos de tiempo geológico son relativamente recientes, éstas muestran un buen número de caracteres foliares que no caben en las descripciones de taxa actuales. No obstante, de 11 morfotipos, se pudo reconocer un morfotipo con afinidad al género *Sorbus*, de la familia Rosaceae. Otros 2 morfotipos fósiles (el morfotipo 2 y el morfotipo 3) fueron relacionados con la familia Burseraceae ya que ambos son hojas compuestas, y en el caso específico del morfotipo 2, sus folíolos son de forma oblonga con ápice y base agudos y rectos. Y el morfotipo 3 es similar a Burseraceae y Anacardiaceae con afinidad al género *Rhus*, ya que tiene raquis alado, pero, es necesario que sean estudiados con más profundidad y seguir con la comparación exhaustiva entre los géneros de esta familia y con otras familias que comparten caracteres con los fósiles, sin embargo, se decidió realizar la descripción y presentar la comparación para dejarlo como antecedente, que pueda guiar y facilitar su estudio posterior. Es importante señalar que durante la comparación de los morfotipos con taxa actuales muchas familias fueron descartadas, algunas de ellas son Aceraceae, Anacardiaceae, Araliaceae, Betulaceae, Salicaceae, Sapindaceae, Cunoniaceae, Malvaceae y Burseraceae. Los ocho morfotipos restantes no pudieron ser relacionados con especies actuales ya que algunos están incompletos y en otros no es visible el patrón de venación secundaria y órdenes mayores, caracteres de gran importancia taxonómica.

Debido a que evaluar la arquitectura foliar permite identificar también mecanismos funcionales que vinculan la expresión foliar a factores ambientales, como la temperatura y aspectos ecológicos, los fósiles, representan una fuente de información importante en

aspectos ambientales y ecológicos de la localidad. Por ejemplo, en este caso, la observación detallada permitió detectar rastros de herbivoría en 8 fósiles pertenecientes a 7 morfotipos en los que se observan lesiones de forma semicircular en el margen de los folíolos, lesiones que no llegan a la vena media pero se aproximan a ella. Esto habla de que en el Eoceno de La Popa existía una relación insecto-planta a nivel foliar, lo cual no se había descrito en estudios paleobotánicos anteriores de esta localidad.

Los registros paleontológicos alrededor del mundo, demuestran que las interacciones insecto-planta se establecieron tempranamente en el registro geológico como parte de los primeros habitantes terrestres, sufriendo transformaciones adaptativas que derivaron en muchos casos en evolución conjunta. Estas relaciones se establecieron por la necesidad de nutrición, refugio y reproducción tanto de plantas como de los insectos. Se estima que actualmente la mitad de las especies de insectos presenta algún grado de dependencia con las plantas, siendo la alimentación (herbivoría) o procesos relacionados a ella, una de las principales relaciones conocidas, dado que los vegetales representan una fuente segura y accesible de alimento (Horn et al., 2011).

Es común encontrar herbivoría en hojas del Eoceno, por ejemplo, en un estudio en la cuenca del Bighorn de finales del Paleoceno y principios del Eoceno de Estados Unidos, se demuestra una correlación entre la cantidad y diversidad del daño que provocan los insectos en las hojas de angiospermas, con el aumento y la caída de temperatura; esto es, que a mayor temperatura hay mayor daño por herbivoría en las hojas, y éste disminuye cuando la temperatura comienza a bajar. Incluso, en ese estudio se sugiere que probablemente el aumento de la herbivoría de insectos, sea un efecto neto a largo plazo relacionado también con el aumento de CO₂ (Currano et al., 2008).

El análisis de las interacciones insecto-planta fósiles es un campo poco explorado a nivel mundial, debido a que es un tema relativamente nuevo en la Paleontología, que recién comenzó a recibir más atención de parte de la comunidad científica en las últimas décadas del siglo pasado (Horn et al., 2011). Además, se están empezando a utilizar hojas de angiospermas del Paleoceno-Eoceno que muestran daño por alimentación de insectos en investigaciones sobre los efectos netos del aumento de la temperatura y CO₂ en cadenas tróficas completas de planta-insecto, en largas escalas de tiempo. Siguiendo ese camino, el

material foliar de la localidad La Popa bien podría someterse a ese tipo de estudios, por lo que, en situaciones futuras analizar la interacción insecto-planta en esta localidad arrojará luz acerca de aspectos ecológicos durante el Eoceno de México y posiblemente aportará información que contribuya al entendimiento de las comunidades vegetales con capacidades climato-ambientales diferentes, presentes en esta localidad, representadas por los dos grupos de hojas fósiles antes mencionadas, la mesófila y la xérica.

La evidencia paleobotánica de La Popa abre un debate, ya que en estudios previos se han descrito hojas que por su tamaño (micrófilo) sugieren condiciones secas, pero, su afinidad taxonómica refiere a un clima más cálido y húmedo. Esto lo constata la presencia de familias como Fabaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Burseraceae, Lauraceae, Boraginaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae y Salicaceae a las que ahora se suma la presencia de Rosaceae, *Sorbus popensis*.

De hecho, el margen serrado que tiene en común *Sorbus popensis*, y los 11 morfotipos descritos en este estudio, tienen un tamaño que no corresponde a hojas de climas muy húmedos, inclusive, el género *Sorbus* puede distribuirse actualmente en zonas templadas a frías. Esto, sumado a la presencia de Anacardiaceae, Burseraceae, Sapindaceae y Leguminosae, y a la presencia de ca. 200 paleosuelos que sugieren condiciones xéricas (Soegaard et al., 2003), apoya la propuesta de que estas plantas forman parte de la vegetación seca desarrollada bajo marcada estacionalidad, donde se estaban experimentando cambios en la temperatura y en la concentración de humedad (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005, 2012; Rodríguez-Reyes, 2009); lo que apoya la hipótesis de la presencia del trópico seco en La Popa.

Es importante mencionar que, en tiempos anteriores, al final del Cretácico hubo una extinción que provocó cambios en los escenarios durante la transición Cretácico/Cenozoico, provocando que se modificaron las condiciones ecológicas sobre el continente, lo que abrió numerosos nichos ecológicos que fueron ocupados por una gran diversidad de seres vivos extendiéndose hacia el Cenozoico. El gran cambio que afectó a la vida en el Cretácico y su transición al Cenozoico, fue producido por el impacto del

meteorito Chicxulub (Urrutia-Fucugauchi, 2011). Este alteró de manera abrupta las condiciones ambientales y jugó un papel importante en someter y poner a prueba las capacidades biológicas de las especies de ese tiempo a las exigencias drásticas y momentáneas que generó (Cevallos-Ferriz, et al., 2012).

Estas modificaciones del entorno abiótico seguramente fueron importantes en procesos de especiación y en la selección de especies que formaron parte de las comunidades que fueron ocupando los nuevos escenarios que se iban integrando. Tales procesos suceden en un corto tiempo. La interacción entre los cambios en los escenarios y las respuestas biológicas, han sido continuas desde el Cretácico, siendo la acumulación de las respuestas exitosas a las persistentes pruebas del medio promovidas por los cambios constantes, lo que ha hecho que se acumule la diversidad, a esto añadimos, que el cambio en los patrones morfológicos de las hojas sugiere modificaciones en el ambiente que obviamente seleccionaron a las plantas que vivían en distintas localidades (Cevallos-Ferriz, et al., 2012).

Aunado a esto, los procesos de levantamiento del Noreste del país por la orogenia Laramide durante el Eoceno provocaron un distanciamiento de La Popa con el Golfo de México, restringiendo así la humedad en este lugar, cambios que seguramente influyeron en la diversidad y fisionomía vegetal de la localidad.

Dado que en las hojas encontradas predominan las de tamaño pequeño y de afinidades tropicales, la localidad de “La Popa” puede entonces contener la primera evidencia de una flora tropical seca en México, de la cual, diferentes tipos de vegetación seca se extienden hacia el Sur, como lo sugiere su distribución en el centro de México durante el Oligoceno y el Mioceno de Tlaxcala (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1993) Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2004; Calvillo-Canadell 2005; Sainz-Reséndiz, 2011).

No obstante, debemos tomar en cuenta que es probable que no toda la vegetación encontrada en esta zona se autóctona.

V. CONCLUSIÓN

La descripción detallada de la arquitectura foliar, es de gran ayuda en estudios paleobotánicos ya que permite la comparación con taxa actuales, así como identificar mecanismos funcionales que vinculan la expresión foliar a factores ambientales y aspectos ecológicos.

Este estudio contribuye a la descripción de la paleodiversidad de la zona con la identificación del género *Sorbus*, *Sorbus poppensis*, el cual es el registro más antiguo en México de Rosaceae hasta ahora y el único para la zona. La morfología de este fósil puede representar una respuesta a las nuevas condiciones que se produjeron durante el Eoceno y por lo tanto puede ser relacionado con el cambio climático. Así mismo, la presencia de Rosaceae en esta localidad permite plantear futuras hipótesis biogeográficas para explicar posibles rutas de dispersión y procesos de vicarianza así como procesos ecológicos locales. Además, aporta nuevos caracteres para posibles análisis filogenéticos. También, atestigua la expansión de las floras del Norte hacia las bajas latitudes de América, ayudando a comprender el origen de la vegetación de México y a sustentar su importancia como un área activa en la diversificación y radiación de algunos taxa desde hace mucho tiempo. Sin embargo, sería interesante saber qué factores influyeron en el desplazamiento de la familia.

Los folíolos que no fueron identificados taxonómicamente arrojaron información paleoclimática y paleoecológica como lo es la herbivoría, siendo una nueva evidencia en la localidad. Cabe mencionar que en futuros estudios, estos fósiles podrían ser tratados para obtener su cutícula, debido a la capa carbonosa que presentan, y a través de ella obtener más caracteres taxonómicos que permitan acercarlos a familias actuales.

Los caracteres foliares de los folíolos descritos en este trabajo apoyan la teoría de que la flora de la Formación Carroza ejemplifica, como para el Eoceno, las plantas con hojas simples, márgenes enteros y talla grande comunes en el Cretácico son sustituidas por otras en las que las hojas pinnadas con márgenes serrados, dentados o crenados y de menor talla se volvieron más comunes (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005).

En el afloramiento del Eoceno de La Formación Carroza, Nuevo León, México, se encuentran plantas con diverso origen biogeográfico y dos diferentes biomas tropicales: cálido y húmedo seco.

LITERATURA CITADA

- Bailey I. y Sinnott E. 1916. The climatic distribution of certain types of Angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3(1): 24 -39
- Basinger J. F. 1976. *Paleorosa similkameenensis* gen. et sp. nov., permineralized flowers (Rosaceae) from the Eocene of British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 54(20):2293–2305
- Basinger J. F. y Dilcher D. L., 1984. Ancient bisexual flowers. *Science*, 224(4648):511-513
- Bold H., Alexopolus C. y Delevoryas T. 1987. Morphology of plants and fungi. Ed. Harpercollins College Div. 5ª edición Estados Unidos. 912 pp
- Calvillo-Canadell L. 2008. Ejemplos de diversificación de plantas y Vegetación durante el cenozoico en México. *Geos*, 28(2):185-187
- Calvillo-Canadell L. y Cevallos-Ferríz S. R. S. 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 González-Torres E. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology. Ed. Springer. 24: 1- 15 pp
- Cevallos-Ferriz S. R. S., González-Torres E. A. y Calvillo-Canadell L. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botanica Mexicana*. 100:317-350
- Cevallos-Ferriz S. R. S. y Stockey R. A. 1991. Fruits and seeds from the Princeton Chert (Middle Eocene) of British Columbia: Rosaceae (Prunoideae). *Botanical Gazette*. 152:369–379
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2013. Página en red: <http://www.biodiversidad.gob.mx/>
- Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Ed. Columbia University Press. 1062 pp
- Currano E. D., Wilf, P., Wing S. L., Labandeira C., Lovelock E. C. y Royer D. L. 2008. Sharply Increased Insect Herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *The National Academy of Sciences*, 105(6):1960-1964

- DeVore M. L., Moore S. M., Pigg K. B. y Wehr W. C. 2004. Fossil *Neviusia* leaves (Rosaceae: Kerriae) from the lower-middle Eocene of southern British Columbia. *Rhodora* 106(927):197–209
- DeVore, M. L. y Pigg, K. B. 2007. A brief review of the fossil history of the family Rosaceae with a focus on the Eocene Okanogan Highlands of eastern Washington State, USA, and British Columbia, Canada. *Plant Systematics and Evolution*, 266: 45–57
- Dorofeev, P.I. 1963. Tretichnye flory zapadoni Sibiri. *Doklady Akademii nauk SSSR*, Moskva. Leningrad.
- Doyle, J. A. y Hickey, L. J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. En: C. B. Beck (Ed.), *Origin and Evolution of Angiosperms: 139-206*. New York, London: Columbia University Press.
- Ellis B. D., Daly L. J., Hickey L. D., Mitchell K. R., Johnson P. y Wing S. L. 2009. Manual of leaf architectur. Te New York Botanical Gardin Press. Nueva York. 190 pp.
- Evans R. C. y Campbell C. S. 2002. The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *American journal of botany* 89(9):1478-1484
- Glowiak E. M., Buck B. J., Lawton T. F., Waidmann B. R. y Hanson Andrew D. 2003. Paleosols in the Eocene Carroza Formation, La Popa Basin, México; indicators of Diapric Tectonicas and Depositional Environments. *Annual Meeting Expanded Abstracts - American Association of Petroleum Geologists* No. 90013: 63 pp
- Greenwood D. R., Archibald S. B., Mathewes R. W. y Moss P. T. 2005. Fossil biotas from the Okanogan Highlands, southern British Columbia and northeastern Washington State: climates and ecosystems across an Eocene landscape. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42(2):167-185
- Hay, R. y Porter, J. 2006. *The physiology of crop yield* 2da ed. Oxford: Blackwell Publishing. 313 pp
- Heywood V. H. 1993. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, New York. 335 pp

- Hickey L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 26(12): 1-26
- Hickey L. J. y Wolfe, J. A. 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 538-589
- Hickey L. J., Ash J., Ellis B., Jonson K., Wilf P. y Wing S. 1999. Manual of leaf architecture morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Leaf Architecture Working Group. Smithsonian Institution. Washington, Estados Unidos. 65 pp
- Hidalgo-Morales Y. 2007. Una muestra, con base en hojas, de la paleoflora de Los Ahuehuetes Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 66 pp
- Horn M.Y., Adami-Rodríguez K. y Anzótegui L.M. 2011. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de la Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 14(1): 87-90
- Hutchinson J. 1973. The families of flowering plants. Arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3ª ed. Oxford University Press. Estados Unidos. 968 pp
- Instituto de Botánica de la Academia de Ciencias de China. 2013. Página en red: <http://delta-intkey.com/>
- Judd W. S., Campbell C. S., Kellogg E. A. y Teven P. P. 2002. Plant Systematics: A phylogenetic approach. 2ª ed. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. Estados Unidos. 739 pp
- Labandeira C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: Herrera, C.M. y O. Pellmyr (Eds.) Plant-animal interactions: An evolutionary approach, Blackwell Science. Sevilla, España. p. 248-261
- Labandeira C., Wilf P., Johnson K. y Finnegan M. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 25 pp
- Larcher W. 2003. Physiology plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups 4ª ed. Ed. Springer. Berlin . 513 pp

- Lawton T. F., Vega F. J., Giles K. A. y Rosales-Domínguez C. 2001. Stratigraphy and origin of the La Popa Basin, Nuevo Leon and Coahuila, Mexico. En Bartolini C., Buffle, R.T. y Cantú-Chapa A. (Eds.). The western Gulf of Mexico basin - tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems: *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 75: 219-240
- Library of Paleogeography. 2013. Página en red: <http://cpgeosystems.com/paleomaps.html>
- Magallón-Puebla S., y Cevallos-Ferriz S.R.S. 1993. A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the Late Cenozoic of Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* 80:1162-1167
- Mai D. H. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas : Methoden und Ergebnisse. Ed. Spektrum Akademischer Verlag. New York. 691 pp
- Manchester S. R. y Hermsen E. J. 2000. Flowers, fruits, seeds, and pollen of *Landeenia* gen. nov., an extinct sapindalean genus from the Eocene of Wyoming. *American Journal of Botany*. 87:1909–191
- Marticorena A. E. y Cavieres L. A. 2000. *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl (Rosaceae). *Gayana Botánica*, 57(1):107-113
- Martínez-Millán M. 2000. Biogeografía histórica (Terciario y cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 72 pp
- Pearson P. y Palmer M. 2000. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years, *Nature*, 406, 695-699
- Pérez-Maussán A. I. 2013. Descripción de improntas foliares Eocénicas de la Formación La Carroza, “La Popa”, Nuevo León, México, y su comparación con taxa actuales. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 114 pp
- Phipps J. B. y Muniyamma M. 1980. A taxonomic revision on *Crataegus* (Rosaceae) in Ontario. *Canadian Journal of Botany* 58: 1621-1699
- Potter D., Eriksson T., Evans R. C., Oh S., Smedmark J. E. E., Morgan D. R., Kerr M., Robertson K. R., Arsenault M., Dickinson T. A. y Campbell C. S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 266(1):5-43

- Prothero D. R. y Berggren W. A. 1992. Eocene– Oligocene climatic and biotic evolution. Geology and Paleontology Series. Princeton University Press, Princeton. 588 pp
- Pujana R. R. 2009. Fossil woods from the Oligocene of southwestern Patagonia (Río Leona Formation): Rosaceae and Nothofagaceae. *Ameghiniana* . 46(4):621-636
- Ramírez J. L. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. *GEOS*, 20(4):433-444
- Rodríguez-Reyes O. J. 2009. Material foliar del Eoceno de la Formación Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Orientación Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 82 pp
- Sainz-Reséndiz B. A. 2011. Descripción e identificación de maderas del Paleógeno de San Juan Atzingo, Puebla, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 63 pp
- Schorn H. E. 1998. *Holodiscus lisii* (Rosaceae): a new species of ocean spray from the late Eocene Florissant Formation, Colorado, Estados Unidos. *PaleoBios* 18: 21–24.
- Soegaard K., Ye H., Halik N., Daniels A., Arney J. y Garrick S. 2003. Stratigraphic evolution of 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. En: Bartolini C., Buffler R.T. y Blickwede J. (Eds.). The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics, *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 79, 364-394
- Solomon P., Berg L. y Martin D. 2008. Biología. 8ª Edición. Ed. McGraw-Hill. México D.F.
- Stewart W. N. y Rothwell W. G. 1999. Paleobotany and the evolution of plants. 2. ed. University of Cambridge. Estados Unidos. 521 pp
- Storey M. 2007. Paleocene-Eocene thermal maximum and the opening of the Northeast Atlantic, *Science*, 316: 587-589
- Tamez-Ponce A., V. Yutzis, K. Krivosheya, E. R. Hernández, A. A. Bulychev y Tamez-Vargas A. 2011. Rasgos tectónicos de la cuenca de La Popa y de las estructuras que

- la rodean en el noreste de México derivados de campos geofísicos potenciales.
Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 63(2): 271:284
- Tanai T., Suzuki N. 1963. Tertiary floras of Japan-Miocene floras of southwest Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 15(1-2): 281-359
- Taylor T. N. y Taylor E. L. 1993. The biology and evolution of fossil plants. Ed. Prentice Hall. Estados Unidos.
- Taylor T. N., Taylor E. L. y Krings M. Paleobotany. 2009. The biology and evolution of fossil plants. 2da ed. Elsevier Inc. Estados Unidos 1252 pp
- University of California Museum of Paleontology. 2013. Página en red:
<http://www.ucmp.berkeley.edu/help/timeform.php>
- Uriarte A. 2010. Historia del clima de la Tierra, 2ª ed. Ed. Gobierno Vasco. 306 pp.
- Urrutia-Fucugauchi, J. 2011. The Chicxulub multi-ring impact crater, Yucatan carbonate platform, Gulf of Mexico. *Geofísica Internacional*, . 50(1): 99-127.
- Utescher T. y Mosbrugger V. 2006. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity—A global perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 247(3–4): 243–271
- Vega Vera F. J., Mitre-Salazar L. M. y Martínez-Hernández E. 1990. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico superior-Terciario) en el Noroeste de México. Universidad Nacional Autónoma de México. *Revista Instituto de Geología*, 8(2): 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 Universidad Nacional Autónoma de México. *Revista Instituto de Geología*, 8(1): 67-70.
- Velasco de León P. y Cevallos-Ferriz SRS. 2000. Leaves of *Cercocarpus mixteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Paleobotany and Palynology*, 111, 3:285-294
- Walker J.D., Geissman J.W., Bowring S.A. y Babcock L.E. 2013. The Geological Society of America Geologic Time Scale. *Geological Society of America Bulletin*, 3-4(125): 259-272
- Wheeler E. A., Manchester S. R., y Wiemann M. 2006. Eocene woods of central Oregon. *PaleoBios*, 26(3):1–6

- Wheeler E., Scott R. A. y Barghoorn E. S. 1978. Fossil dicotyledonous woods from Yellowstone National Park, part II. *Journal of the Arnold Arboretum*, 58: 280–306.
- Wilf P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis. *Paleobiology*, 23: 373–390
- Wolfe J. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and their relation to forests of other areas of the Northern Hemisphere and Australasia. U.S. *Geological Professional Paper*, 1106: 1–37
- Wolfe J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. *Geological Survey Bulletin*, 2040:1–71
- Wolfe J. A. y Schorn H. E. 1989. Paleoecologic, paleoclimatic and evolutionary significance of the Oligocene Creede flora, Colorado. *Paleobiology*, 15: 180–198
- Wolfe J. A. y Wehr W. 1987. Middle Eocene dicotyledonous plants from Republic, northeastern Washington. U.S. *Geological Survey Bulletin*, 1597:1- 25.
- Wolfe J. A. y Wehr W. 1988. Rosaceous *Chamaebatiaria*- like foliage from the Paleogene of western North America. *Aliso*, 12: 177–200
- Zachos J.C. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451(7176): 279-283

ANEXO 1. Registro fósil de la familia Rosaceae

Descrito por	Taxon	Localidad	Edad	Tipo de fósil
Mclver y Basinger, 1993	<i>Amelanchier</i>	Ravenscrag, Saskatchewan, Canadá	Paleoceno	
Mclver y Basinger, 1993	<i>Amalanchites</i>	Ravenscrag, Saskatchewan, Canadá	Paleoceno	
Heer	<i>Prunus scotti</i>	Groenlandia	Paleoceno	
Ya Li. et al., 2011	<i>Prunus wutuensis</i>	Shandong, China.	Eoceno temprano	Fruto
DeVore y Pigg, 2011	<i>Prunus cathybrownae</i>	Republic, Washington EUA	Eoceno temprano	Flores, polen y frutos
DeVore y Pigg, 2012	<i>Oemleria janhartfordae</i>	Republic, Washington EUA	Eoceno temprano	Flor
Berry, 1916, 1930	<i>Prunus nabortensis</i>	Wilcox, EUA	Eoceno temprano	Fruto
Berry, 1916, 1931	<i>Antholithes pruniformis</i>	Wilcox, EUA	Eoceno temprano	Flor
Basinger, 1976, Cevallos-Ferriz et al., 1993	<i>Paleorosa similkameenensis</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio	Flor permineralizada
Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991	<i>Prunus sp. (type 1)</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio	Fruto
Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991	<i>Prunus sp. (type 2)</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio	Fruto
Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991	<i>Prunus sp. (type 3)</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio	Fruto
Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991	<i>Prunus</i>	Princeton Chert, formación Allenby	Eoceno medio	Fruto
Cevallos-Ferriz y Stockey, 1991	<i>Prunus allenbyensis</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio	Madera
Wolfe y Wher, 1988	<i>Chamaebatiaria</i>	Princeton Chert, British Columbia, Canadá	Eoceno medio y Oligoceno	Hojas
	<i>Physocarpus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Spirea</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Sibiraea</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Stonebergia</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	

	<i>Photinia</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>aff. Sorbus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>aff. Crataegus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Crataegus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>aff. Malus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Amelanchier</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>aff. Kerria</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Rubus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>aff. Prunus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
	<i>Prunus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno medio	
Wolfe y Wher, 1987	<i>Photinia pageae</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	Hoja
	<i>Crataegus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Crataegus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Crataegus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Potentilla sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Prunus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Prunus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Prunus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Sorbus sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
	<i>Spirea sp.</i>	Republic, Washington, EUA	Eoceno medio	
Manchester	<i>Quintacava</i>	Formación Clarno, Oregon, EUA	Eoceno medio	Estructura reproductiva
	<i>Prunus</i>	Formación Clarno, Oregon, EUA	Eoceno medio	Madera
Manchester, 1994	<i>Prunus weinsteinii</i>	Oregon, EUA	Eoceno medio	Fruto
Manchester, 1994	<i>Prunus olsonii</i>	Oregon, EUA	Eoceno medio	Fruto
Manchester, 1994	<i>Prunus avium</i>	Oregon, EUA	Eoceno medio	Fruto
Mai, 1984	<i>Prunus moselensis</i>	Zwickau, Alemania	Eoceno medio	Fruto
Brown, 1935	<i>Chamaebatia prefoliosa</i>	Salmon, Idaho, EUA	Eoceno medio	Hoja

Wolfe y Wehr, 1988	<i>Salmonensea prefoliosa</i>	Salmon, Idaho, EUA		Hoja
Wolfe y Wher, 1988	<i>Chamaebatiaria</i>	Princeton Chert, Columbia Británica	Eoceno medio y Oligoceno	Hojas
Wolfe y Wehr, 1988	<i>Stonebergia columbiana</i>	One Mile Creek, Columbia Británica	Eoceno medio	Hojas
Leopold y Clay Poole, 2001	<i>Malus/Pyrus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	Polen
	<i>Rubus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Malus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Prunus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Vauquelinia</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Cercocarpus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Crataegus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Holodiscus</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Rosa</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	
	<i>Lomatia</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	Hojas
MacGinite, 1953	<i>Amelanchier sacudderi</i>	Formación Florissant, Colorado, EUA	Eoceno tardío	Hoja
	<i>Sorbaria</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
	<i>Holodiscus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
	<i>Hesteromeles</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
	<i>Sorbus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
	<i>Rosa</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
	<i>Cercocarpus</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	

	<i>aff. Duchesnea</i>	Pacífico, Canadá	Eoceno tardío	
Tanai, 1987	<i>Sorbaria</i>	Hokkaido	Eoceno tardío	Hojas
Wolfe y Wehr 1998	<i>Stockeya montana</i>	Becker's Ruby, Montana, EUA	Paleoceno-Mioceno	
Becker, 1961	<i>Chamaebatia prefoliosa</i>	Ruby flora, sudoeste de Montana	Eoceno-Oligoceno	Hoja
Platan	<i>Prunus gummosa</i>	Wyoming, EUA	Eoceno	
Wher y Hopkins, 1994	<i>Malus/Pyrus</i>	Orchards at Republic	Eoceno	Hojas
DeVore et al., 2004	<i>Neviusia dunthornei</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
Wehr y Hopkins 1994	<i>Prunus</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
	<i>Rubus</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
	<i>Crataegus</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
	<i>Sorbus</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
	<i>Sorbaria</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
	<i>Pyracantha</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	Hojas
Wher, 2001	<i>Amelanchier</i>	Okanogan Highlands, EUA	Eoceno	
Manchester y Hermsen	<i>Landeenia</i>	Norte América	Eoceno	Polen
Wolfe y Wher 1988	<i>Stonebergia</i>		Eoceno	
Borsuk, 1956	<i>Sorbaria</i>	Sakhalin, Rusia	Eoceno	
Platen, 1908	<i>Pruninium gummosum</i>	Yellowstone National Park	Eoceno	Madera
Wheeler, Scott y Barghoorn, 1978	<i>Prunus gummosa</i>	Yellowstone National Park	Eoceno	Madera
Schom y Gooch, 1994	<i>Amelanchier</i>	floras of western North América	Eoceno y Mioceno	
Heer, 1989	<i>Rosa lignitum</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Folíolos
Kvacek y Walther, 2004; Akhmetiev et al., 2009	<i>Rosa milossi</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Frutos
Mai y Whalter, 1978	<i>Pyracantha kraeuselii</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Hojas
Knobloch, 1961; Akhmetiev et al, 2009	<i>Crataegus pirskenbergensis</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Hojas
	<i>Cotoneaster</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Hojas

Walther y Kvaček, 2007	<i>Dicotylophyllum ungeri</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	Hojas
Kvacek et al., 2004	<i>Rubus</i>	Bohemia del Norte, República Checa	Eoceno tardío - Oligoceno temprano	
Meyer y Manchester, 1997		Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rosa</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hojas y frutos
Meyer y Manchester, 1997; Chaney y Axelrod 1959	<i>Amelanchier covea</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997; Chaney 1927	<i>Amelanchier grayi</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997; Knowlton	<i>Crataegus merriamii</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Malus o Pyrus</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Pyracantha</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rosa hilliae</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rosa sp.</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Fruto
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rubus ameyeri</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rubus fremdii</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Hoja
Meyer y Manchester, 1997	<i>Rubus sp.</i>	Bridge Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno temprano	Fruto
Mai, 1984	<i>Prunus nerchauensis</i>	Alemania	Oligoceno medio	Fruto
Wolfe y Wehr, 1998	<i>Stockeya creedensis</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn 1989, 1990	<i>Eleiosina praeconcinna</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn 1989, 1990	<i>Holodiscus stevenii</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn 1989, 1990	<i>Eleopoldia lipmanii</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn 1989, 1990	<i>Stockeya</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987	<i>Crataegus creedensis</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1988	<i>Sorbus potentilloides</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe and Schorn 1989,	<i>Potentilla creedensis</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas

1990				
Wolfe y Schorn, 1989, 1990	<i>Cercocarpus henricksonii</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Wolfe y Schorn, 1989, 1991	<i>Cercocarpus nanophyllus</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1987; Wolfe y Schorn 1989, 1990	<i>Osmaronia? stewartiae</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Axelrod, 1988	<i>Prunus creedensis</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
	<i>Prunus sp.</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Brown, 1937	<i>Chamaebatiaria creedensis</i>	Creede flora, Colorado, EUA	Oligoceno tardío	Hojas
Muller, 1981	<i>Parastemon</i>	Cameroon	Oligoceno-Mioceno inferior	Polen
Mai, 1984; Gregor, 1978	<i>Prunus scharfii</i>	Alemania	Oligoceno - Mioceno	Fruto
Axelrod, 1944	<i>Amelanchieralvordensis</i>	Alvord Creek Flora, Oregon, EUA	Oligoceno - Mioceno	Hoja
Wolfe y Wehr 1988	<i>Sorbaria wahrhaftigii</i>	Creek flora, Oregon, EUA	Oligoceno - Mioceno	Hojas
Reid y Reid, 1915; Dorofeev, 1963	<i>Prunus stipitata</i>	Rusia	Oligoceno - Plioceno	Fruto
Suzuki, 1984	<i>Prunus palaeozippeliana</i>	Tsuyazaki, Fukuoka, Japón	Oligoceno	Madera
Suzuki, 1984	<i>Prunus ascendentiporolosa</i>	Tsuyazaki, Fukuoka, Japón	Oligoceno	Madera
Suzuki, 1984	<i>Prunus uvipolorosa</i>	Tsuyazaki, Fukuoka, Japón	Oligoceno	Madera
Suzuki, 1984	<i>Prunus polyporulosa</i>	Tsuyazaki, Fukuoka, Japón	Oligoceno	Madera
Leo Lesquerueux, 1883	<i>Rosa hilliae</i>	Colorado, EUA	Oligoceno	
Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000	<i>Cercocarpus mixteca</i>	Tepexi de Rodríguez, Puebla, México	Oligoceno	Hoja
Mai, 1984	<i>Prunus praecommunis</i>	Czech Republic	Oligoceno	Fruto
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Dryas</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Crataegus</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Fragaria</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Physocarpus</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Potentilla</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Prunus</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	

Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Rubus</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Rosa</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1990	<i>Sorbus</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Matthewes y Ovendon, 1989	<i>Geum</i>	Norte América ártica y subártica	Mioceno temprano	
Takahashi y Suzuki, 1988	<i>Prunus iwatense</i>	Nesori, Japón	Mioceno temprano	Madera
Takahashi y Suzuki, 1994	<i>Prunus iwatense</i>	Formación Nawamata, Nigoriike, Japón	Mioceno temprano	Madera
Axelrod, 1939	<i>Chamaebatiaria creedensis</i>	Tehachapi flora, California	Mioceno temprano	
Muller, 1982	<i>Parastemon</i>	Borneo, África	Mioceno superior	Polen
Wheeler y Matten, 1977	<i>Maloidoxylon coloradoense</i>	Noreste de Colorado, EUA	Mioceno superior	Madera
Wheeler y Matten, 1978	<i>Maloidoxylon galbreathii</i>	Noreste de Colorado, EUA	Mioceno superior	Madera
Tanai y Onoe, 1961	<i>Prunus protossiori</i>	Japón	Mioceno tardío	Fruto
	<i>Rosa alvordensis</i>		Mioceno-Plioceno	
	<i>Rosa akashiensis</i>		Mioceno-Plioceno	
	<i>Rosa shannvageis</i>		Mioceno-Plioceno	
Geisert et al., 1990	<i>Rubus</i>	Saugbagger flora, Alsace, Francia	Mioceno-Plioceno	Frutos
Geisert et al., 1990	<i>Crataegus</i>	Saugbagger flora, Alsace, Francia	Mioceno-Plioceno	Frutos
Geisert et al., 1990	<i>Mesopilus</i>	Saugbagger flora, Alsace, Francia	Mioceno-Plioceno	Frutos
Geisert et al., 1990	<i>Sorbus</i>	Saugbagger flora, Alsace, Francia	Mioceno-Plioceno	Frutos
Geisert et al., 1990	<i>Prunus</i>	Saugbagger flora, Alsace, Francia	Mioceno-Plioceno	Frutos
Mai, 1973, 1984; Kirchheimer, 1936;	<i>Prunus crassa</i>	Polonia, Alemania	Mioceno-Plioceno	Fruto
Grambast-Fessard, 1966	<i>Maloidoxylon castellanense</i>	Castellane, Basses-Alpes, Francia	Mioceno y Plioceno	Madera
Süss and Müller-Stoll, 1982	<i>Pruninium kraeuselii</i>	Lauterbach, Alemania	Mioceno	Madera
Platen, 1908	<i>Pruninium gumosum</i>	Yellowstone National Park	Mioceno	Madera
Wolfe y Tanai, 1980	<i>Crataegus chamisonii</i>	Seldovia, Grupo Kenai, Alaska	Mioceno	Hojas
Wolfe y Tanai, 1980	<i>Sorbaria hopkinsii</i>	Seldovia, Grupo Kenai, Alaska	Mioceno	Hoja
Wolfe y Tanai, 1980	<i>Prunus kenaica</i>	Seldovia, Grupo Kenai, Alaska	Mioceno	Hojas

	<i>Prunus aff. Prunus padus</i>	Seldovia, Grupo Kenai, Alaska	Mioceno	Hoja
Hofmann, 1944, 1952; Van der Burgh 1978	<i>Pomoxylon</i>	Prambacchkirchen, Alemania	Mioceno	Madera
Axelrod, 1944	<i>Chamaebatia prefoliosa</i>	Mulholland flora, California, EUA	Mioceno	Hoja
Beck, 1945	<i>Malus</i>	Vantage Forest, Washington EUA	Mioceno	Madera
Beck, 1945	<i>Prunus</i>	Vantage Forest, Washington EUA	Mioceno	Madera
Reid y Reid, 1920	<i>Prunus</i>	Países Bajos	Plioceno	
	<i>Filipendula</i>	Países Bajos	Plioceno	Polen
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	Países Bajos	Plioceno	Polen
Mädler, 1939; Mai, 1984	<i>Prunus insititia</i> var. <i>Pliocaenica</i>	Francia	Plioceno	Fruto
Mädler, 1939	<i>Prunus aviiformis</i>	Alemania	Plioceno	Fruto
Kirchheimer, 1949; Geissert, 1972; Szafer, 1954	<i>Prunus girardii</i>	Francia	Plioceno	Fruto
Reid y Reid, 1910, 1915; Mai, 1984	<i>Prunus tenerirugosa</i>	France	Plioceno	Fruto
Reid y Reid, 1910, 1915; Mai, 1985	<i>Prunus tenerirugosa</i>	Polonia, Alemania	Plioceno	Fruto
Reid y Reid, 1910, 1915; Mai, 1986	<i>Prunus tenerirugosa</i>	Países Bajos	Plioceno	Fruto
Miki, 1936	<i>Prunus cf. sibirica</i>	Hyōgo, Japón	Plioceno	Fruto
Miki, 1936	<i>Prunus cf. triloba</i>	Hyōgo, Japón	Plioceno	Fruto
Miki, 1938	<i>Prunus haussknechti</i>	Hyōgo, Japón	Plioceno	Fruto
Miki, 1938	<i>Prunus cf. serrulata</i>	Hyōgo, Japón	Plioceno	Fruto
Page, 1964	<i>Lyonothamnoxylon nevadensis</i>	Esmeralda, Nevada, EUA	Plioceno	Madera
Heusser, 1978	<i>Adenostoma</i>	Santa Barbara Basin, Argentina	Pleistoceno tardío	Polen
Stock 1992	<i>Adenostoma?</i>	La Brea Tar Pits	Pleistoceno tardío	Polen
Van der Burgh, 1974	<i>Prunus sp.</i>	Tegelen, Países Bajos	Pleistoceno	Madera
Van der Burgh, 1974	<i>Sorbus</i>	Tegelen, Países Bajos	Pleistoceno	Madera
Van der Burgh, 1974	<i>Crataegus</i>	Tegelen, Países Bajos	Pleistoceno	Madera

Szafer, 1914	<i>Prunus spp.</i>	Polonia	Pleistoceno	Madera
Pfeiffer y Van Heuren, 1928	<i>Parinarioxylon itersonii</i>	Java (Boland)	Terciario	Madera
Awasthi, 1968	<i>Parinarioxylon cuddaloreense</i>	Sur de India	Terciario	Madera
Grambast, 1966	<i>Maloidoxylon castellanense</i>	Castellane, Francia	Terciario	Madera
Nishida et al. (1990)	<i>Chilechicoxylon microporosum</i>	Chile	Terciario	Madera
Tiffney	<i>Prunus</i>	Kenya	Neogeno	Frutos
Süss y Müller-Stoll, 1982; Shilkina 1958	<i>Rosaceoxylon spiraeoides</i>	Rusia		Madera
Wheeler y Matten, 1977	<i>Maloidoxylon galbreathii</i>	Colorado, EUA		Madera
Wheeler y Matten, 1978	<i>Maloidoxylon coloradense</i>	Colorado, EUA		Madera
Dupéron 1976	<i>Prunoidoxylon multiporosum</i>	Agenais, Francia		Madera
Süss y Müller-Stoll 1980	<i>Pruninium gumosum</i>			
Burgh 1974,1978	<i>Prunus spp.</i>			