



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Arquitectura foliar de improntas cretácicas de la
Formación Olmos, Coahuila, 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:

ITZEL GUZMÁN VÁZQUEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. LAURA CALVILLO CANADELL**

2015

CIUDAD UNIVERSITARIA, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado.

1. Datos de la alumna

Guzmán
Vázquez
Itzel
56905199
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307188014

2. Datos del tutor

Dra.
Laura
Calvillo
Canadell

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Sara Alicia
Quiroz
Barroso

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Rosa María
Fonseca
Juárez

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Miguel Ángel
Torres
Martínez

7. Datos de la tesis

Arquitectura foliar de improntas cretácicas de la Formación Olmos, Coahuila, México
75
2015

A mi familia

La ciencia, en su definición más fundamental, es una forma fructífera de indagación, no una lista de atractivas conclusiones.

Las conclusiones no son esencia, sino la consecuencia.

S. J. Gould

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin la dirección de la Dra. Laura Calvillo Canadell, el entusiasmo y la determinación que me transmitió durante este trayecto son los responsables de la culminación de esta tesis. Agradezco la orientación que me ha brindado, así como la confianza que me depositó al compartir conmigo sus ideas sobre diversos temas.

Hago una mención especial a todos los sinodales que revisaron mi escrito: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso, M. en C. Rosa María Fonseca Juárez y Dr. Miguel Ángel Torres Martínez, por el tiempo que invirtieron leyendo mi trabajo y por sus valiosos comentarios sobre el mismo.

Al personal del herbario MEXU y del Museo María del Carmen Perrilliat M., por permitirme y facilitar la consulta del material actual y fósil respectivamente.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por el trato, el tiempo y la minuciosa revisión que realizó de mi trabajo.

Al taller de "Sistemas vegetales en el tiempo..." como lo recuerdo con todos sus profesores: Dra. Laura Calvillo Canadell, Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, Dr. Enrique A. González Torres, Dra. Helga Ochoterena Booth, Dra. M. Hilda Flores Olvera, Dra. Ma. del Socorro Lozano García, Dra. Claudia Serrano Brañas, Dra. Uxue Villanueva Amadoz y Dra. Margarita Caballero Miranda. Por la formación y el conocimiento que nos compartieron, y por avivar esa curiosidad e inquietud sobre cuestiones referentes a la botánica, la paleobotánica y la geología.

Por supuesto a mis compañeros del taller (paleoamigos): Angy Buena, Angy Mala, Dianita, Gustavo, Xochilt, Cipatli, Aldo, Luis, Mar, Ixchel, Gris, Chabelita, Fabi, Marco y César. Por todos los ratos amenos que pasamos juntos y por todos esos nutritivos desayunos que muchas veces compartimos y otras se desperdiciaron.

A mis maestros de plantas: M. en C. F. Ernesto Velázquez Montes y M. en C. Rosa M. Fonseca Juárez, por enseñarme el maravilloso mundo de la botánica y permitir que siga fascinándome con su estudio.

A mis profesores de “Eventos principales...de la vida Fanerozoica”: Dr. J. Francisco Sánchez Beristain y Dr. Miguel Ángel Torres Martínez, ya que con sus clases despertaron en mi el interés por la paleobiología.

A todos mis amigos de la carrera que hicieron de la facultad un lugar tan agradable, por el tiempo que hemos pasado juntos y por el gusto a la biología que nos unió. En especial a Jair Josafath por su constancia.

Y sobre todo agradezco a mi familia por su apoyo y cariño incondicional. A mi madre por las palabras de aliento que me dedica y por la sonrisa con la que ilumina nuestro hogar. A mi padre por la paciencia y comprensión que me demuestra. Y a Daniel, mi hermano, por abrir mi mente con novedosas ideas, por todas las veces que me acompañó a la Facultad de Ciencias y por constantemente presionarme para que me concentrara en la dichosa tesis.

Contenidos

Resumen	8
Introducción	9
Antecedentes	12
<i>Un panorama del Cretácico</i>	12
<i>México en el Cretácico</i>	15
<i>La Región Carbonífera y la Formación del Carbón</i>	16
<i>Las misteriosas angiospermas cretácicas</i>	18
<i>La arquitectura foliar como una herramienta en el estudio de las hojas fósiles</i>	21
<i>¿Qué es la hoja?</i>	21
Justificación	23
Hipótesis	24
Objetivos	24
Objetivo general	24
Objetivos específicos	24
Material y Métodos	25
<i>Sitio de estudio: Formación Olmos</i>	25
<i>Selección y descripción del material fósil</i>	26
<i>Comparación del material fósil con taxones actuales</i>	26
Resultados	28
<i>Descripción del material fósil</i>	28
<i>Comparación de los fósiles con taxones actuales</i>	38
<i>Datos de distribución de taxones afines a los fósiles</i>	47
Discusión	49
<i>Sobre la arquitectura foliar</i>	49
<i>Sobre la muestra empleada</i>	50
<i>Afinidades con Menispermaceae y Dioscorea</i>	52
<i>Otros registros fósiles</i>	54
<i>La vegetación en sistemas acuáticos</i>	57
<i>Selvas cretácicas</i>	58
<i>Panorama actual</i>	60
Conclusiones	62
Referencias	63
Anexo I	72

Resumen

El Cretácico es un periodo interesante desde un punto de vista botánico, ya que atestigua el posible origen y la diversificación del linaje de plantas dominantes en el presente: las angiospermas. En México, una de las formaciones de ese periodo con mayor abundancia en restos de angiospermas es la Formación Olmos. Datada como perteneciente al Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano), esta formación encontrada en el estado de Coahuila contiene múltiples restos de una flora cretácica que encierra numerosas pistas sobre la vegetación actual de México. Uno de los fósiles más comunes en la formación, son las impresiones solitarias de hojas, por lo que la descripción y determinación de este material es necesario. Con base en los parámetros propuestos por el Leaf Architecture Working Group (1999, 2009), se describen cinco morfotipos de improntas pertenecientes a la Formación Olmos. Estos morfotipos se compararon con familias actuales distribuidas en el bosque tropical perennifolio, el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo, con el fin de encontrar similitudes entre las hojas fósiles y taxones actuales, que permitan un acercamiento taxonómico. De los diferentes morfotipos, uno es ubicado taxonómicamente como cercano al género *Dioscorea* L., y otros tres a la familia Menispermaceae, proponiendo la presencia de estos grupos en el norte de México desde el Cretácico Superior. En cuanto al morfotipo restante, queda pendiente su asignación taxonómica, abriendo la posibilidad de que se trate de un taxón no representado en la flora actual, al menos la del país. Se considera que estas determinaciones pueden aportar información significativa en la reconstrucción de la flora cretácica de Norteamérica y en el conocimiento de los posibles orígenes de la flora de México.

Introducción

El Eón Fanerozoico inició hace 540 millones de años aproximadamente y sigue vigente, se divide en tres eras (Paleozoico, Mesozoico y el actual Cenozoico) en las que tienen lugar múltiples eventos evolutivos como el surgimiento y extinción de numerosos grupos de animales, plantas, hongos, bacterias, algas y protistas. El nombre Fanerozoico, hace referencia a la presencia de vida, la cual caracteriza el transcurso del Eón. Todas las formas de vida que existieron durante algún lapso determinado de tiempo en la Tierra, se conocen debido a los fósiles, por lo que gracias a su estudio es posible tener un panorama del mundo de tiempos transcurridos hace millones de años, y así conocer una fracción de las formas de vida que han existido en la faz de la Tierra.

La disciplina encargada del estudio de la vida pasada es la Paleobiología. La importancia de esta rama científica no recae solamente en la reconstrucción de un mundo ya extinto, sino también en el entendimiento del mundo actual, permitiendo identificar los cambios y procesos que han desembocado en las diversas formas de vida y ecosistemas que conforman la Tierra en nuestros días. A su vez, la Paleobotánica es un campo que aporta información valiosa para la comprensión de los ecosistemas pasados al estudiar la flora de diferentes periodos de tiempo y así poder entender y explicar las características de la flora actual.

Uno de los periodos de vital importancia para la evolución de las plantas fue el Cretácico, ya que durante este periodo se ha postulado el origen y diversificación del linaje de plantas dominante en nuestros días: las angiospermas. Por lo que la flora cretácica es testigo de un evento evolutivo imprescindible si se quiere explicar la conformación de la flora actual. Se considera que a finales del Cretácico las angiospermas (o plantas con flor) ya se encontraban ampliamente diversificadas. El estudio de plantas fósiles de este tiempo permite saber, entre otras cosas, los grupos taxonómicos que ya se encontraban presentes y se estaban diversificando.

En México, especialmente en Coahuila, se han realizado varios estudios que permiten avanzar en la reconstrucción de la flora cretácica superior del norte de México. Predominan los fósiles de angiospermas frente al de otros grupos de plantas, representados principalmente por registros de maderas y conos de gimnospermas, y

algunas hojas de helechos acuáticos como *Salvinia coahuilensis* y *Dorfiella auriculata* (Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014). El registro de angiospermas se basa en distintas estructuras, algunas han sido determinadas a través de frutos, como *Operculifructus lopezii* y *O. latomatensis*, relacionados con el orden Alismatales; *Ceratophyllum lesii*, (Ceratophyllaceae); *Decodon tiffneyi* (Lythraceae) (Estrada-Ruiz *et al.*, 2009b); *Coahuilacarpon phytolaccoides*, similar a *Phytolacca* (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2008); *Striatornata sanantoniensis* y *Tricostatocarpon silvapinedae*, relacionados con el orden Zingiberales; *Eocaltha zoophila* (Ranunculaceae); y *Patocarpus coahuilensis* (Proteaceae) (Vázquez, 2015). Muchas otras hacen referencia a maderas fósiles como *Coahuiloxylon*, afín a las familias Anacardiaceae y Burseraceae; *Muzquizoxylon*, similar a Cornaceae; *Olmosoxylon*, parecida a Lauraceae; *Sabinoxylon* y *Quercinium centenoae*, semejantes a la familia Fagaceae; *Wheeleroxylon* (Malvaceae); *Palmoxylon* relacionada con la familia Arecaceae, y *Paraphyllanthoxylon* que presenta caracteres similares a las familias Lauraceae, Anacardiaceae y Burseraceae (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007; Méndez-Cárdenas *et al.*, 2013). En menor proporción las determinaciones se basan en flores encontradas, como *Manicaria*, inflorescencia asociada con Arecaceae, y *Coahuilanthus belindae* (Rhamnaceae) (Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2007). Finalmente, las impresiones de hojas sugieren afinidades con las familias Araceae, Arecaceae, Magnoliaceae, Lauraceae, Moraceae, Betulaceae y Rhamnaceae, entre otras (Weber, 1972; Estrada-Ruiz *et al.*, 2013; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014).

A pesar de todos estos trabajos, aún hay gran cantidad de material que carece de identificación. Con la finalidad de aportar información para realizar una reconstrucción paleoflorística, en esta tesis se analizan seis improntas cretácicas provenientes del estado de Coahuila, las cuales son descritas siguiendo principalmente los parámetros propuestos por el Leaf Architecture Working Group (1999, 2009). Además se proponen afinidades taxonómicas de las improntas con familias botánicas distribuidas actualmente en México, sugiriendo que algunos grupos florísticos actuales se desarrollaron hace 70 millones de años en el norte de México, presentando un origen probablemente boreal M.

En general, este trabajo busca describir algunos de los elementos que caracterizaron el Cretácico, especialmente en México. De esta forma se exponen las

principales diferencias climáticas y geográficas entre el Cretácico y el presente, describiendo algunas consecuencias de la elevada temperatura cretácica y al territorio nacional como una serie de penínsulas e islas que se inundaron y emergieron a lo largo del periodo. Este panorama es indispensable en la reconstrucción de los ecosistemas de ese periodo, aludiendo sobre todo a la flora cretácica que existió en una zona de Coahuila.

Antecedentes

Un panorama del Cretácico

El Cretácico es el último periodo de la Era Mesozoica, se estima que inició hace 145 millones de años (Ma) durando poco más de 80 Ma aproximadamente (International Commission on Stratigraphy, 2014) (Fig. 1).

Se trata de un periodo considerablemente distinto al actual. En primer lugar la disposición de los continentes no era la misma que presentan hoy en día. Estudios paleogeográficos sugieren que a inicios del periodo Cretácico, la disgregación del supercontinente Pangea ya había dado lugar a dos nuevos supercontinentes que se encontraban bien establecidos: Laurasia en el norte y Gondwana en el sur (Skelton, 2003b) (Fig. 2).

Durante el resto del Cretácico la tectónica de placas propició la apertura del océano Atlántico Norte y Sur, la variación en la configuración geográfica a su vez repercutió en las condiciones climáticas de la Tierra al cambiar el rumbo de las corrientes termohalinas, que cumplen con un papel termorregulador en continentes y océanos; a su vez el intenso vulcanismo

producto de la actividad tectónica provocó cambios en la composición atmosférica favoreciendo un calentamiento global. El hallazgo de restos de bosques fósiles en el

Periodo	Época	Edad	Ma
CRETÁCICO	Superior	Maastrichtiano	65.5 ± 0.3
		Campaniano	70.06 ± 0.6
		Santoniano	83.5 ± 0.7
		Coniaciano	85.8 ± 0.7
		Turoniano	89.3 ± 1.0
		Cenomaniano	93.5 ± 0.8
		Albiano	99.6 ± 0.9
	Inferior	Aptiano	112.0 ± 1.0
		Barremiano	125.0 ± 1.0
		Hauteriviano	130.0 ± 1.5
		Valanginiano	136.4 ± 2.0
		Berriasiano	140.2 ± 3.0
			145.5 ± 4.0

Fig. 1. Carta estratigráfica del Cretácico. Se enlistan las edades que componen al período con sus respectivas edades. Tomado de International Commission on Stratigraphy (2014).

Ártico, así como las grandes reservas de carbón encontradas en el mismo lugar, parecen indicar que el clima era más cálido pues permitía la presencia de bosques altamente productivos en latitudes en las que hoy se distribuye la tundra (Skelton, 2003a; Spicer, 2003). La alta temperatura global también favoreció un aumento en el nivel del mar, de aproximadamente 50 a 100 metros respecto al reciente, e impidiendo la formación de casquetes polares, de esta forma se propició la existencia de mares someros que cubrían buena parte de terrenos actualmente emergidos (Miller *et al.*, 2005).

Las condiciones en los océanos cretácicos fueron inconstantes, como prueba se tienen los múltiples eventos de anoxia registrados, en los que principalmente el ciclo del oxígeno y por lo tanto su concentración se vio perturbada. Estos eventos de anoxia se explican como consecuencia de fenómenos de eutroficación que se vieron favorecidos en el clima cálido característico del periodo (Monteiro *et al.*, 2012).

La vida en el cretácico también difería considerablemente con respecto al presente. En cuanto a la fauna cretácica, el grupo dominante de vertebrados fue el de los reptiles. Mientras que los mamíferos se encontraban reducidos, tanto en diversidad y abundancia como en talla, enormes reptiles se paseaban libremente por mar, tierra y aire. Gigantes como los mosasaurios, los plesiosaurios y los ictosaurios surcaban los mares, junto con enormes tortugas y tiburones, moluscos como los amonites y los belemnites también fueron grupos comunes en los océanos de ese tiempo. Los pterosaurios cruzaban los cielos, y en tierra los dinosaurios prevalecían, como los hadrosaurios, los ceratópsidos y los terópodos (Department of Paleobiology, Smithsonian Institution).

Respecto a las vegetación, durante el Cretácico ocurrió uno de los eventos más importantes en la determinación de la composición de la flora actual: el surgimiento de las angiospermas y su rápida diversificación, implicando a su vez el reemplazo o reducción de otros grupos de plantas dominantes hasta entonces como lo fueron los helechos con semilla (pteridospermas), las bennetiales y las cícadas (Chester, 1947).

El final del Cretácico significó la conclusión de una era. Para ese momento los continentes ya presentaban una disposición más parecida a la presente, aunque la actual América del Norte aún no se hallaba unida a América del Sur y la India permanecía como un continente errante separado de Asia (Fig. 3).

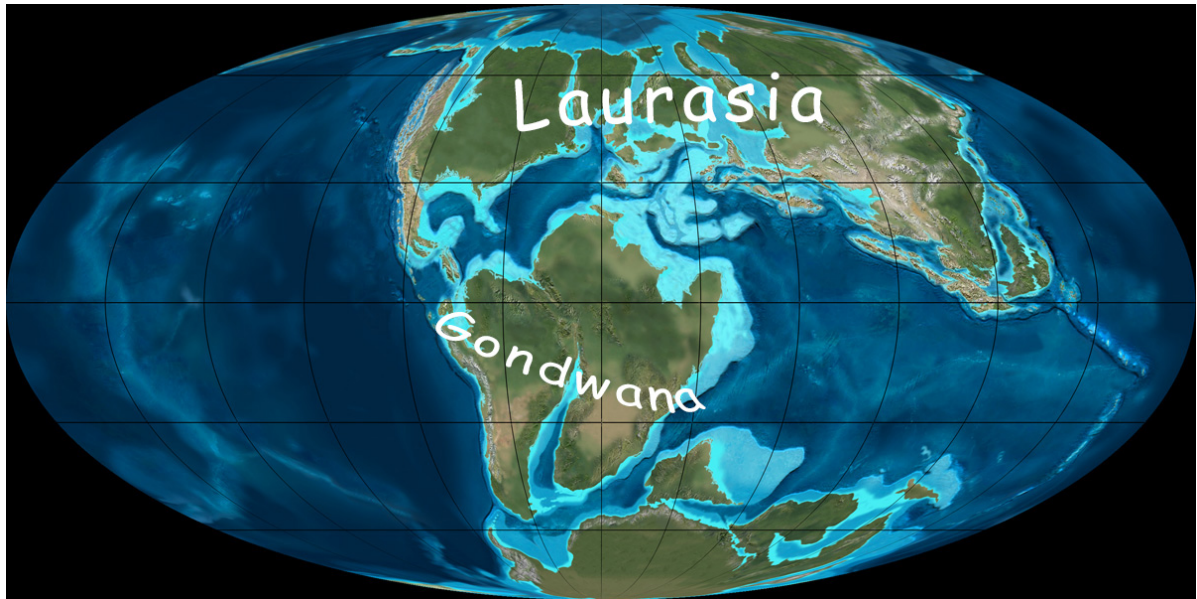


Fig. 2. Mapa paleogeográfico del Cretácico Temprano. Se aprecia el supercontinente Laurasia en el norte y Gondwana en la parte sur. Tomado de Blakey (2011).

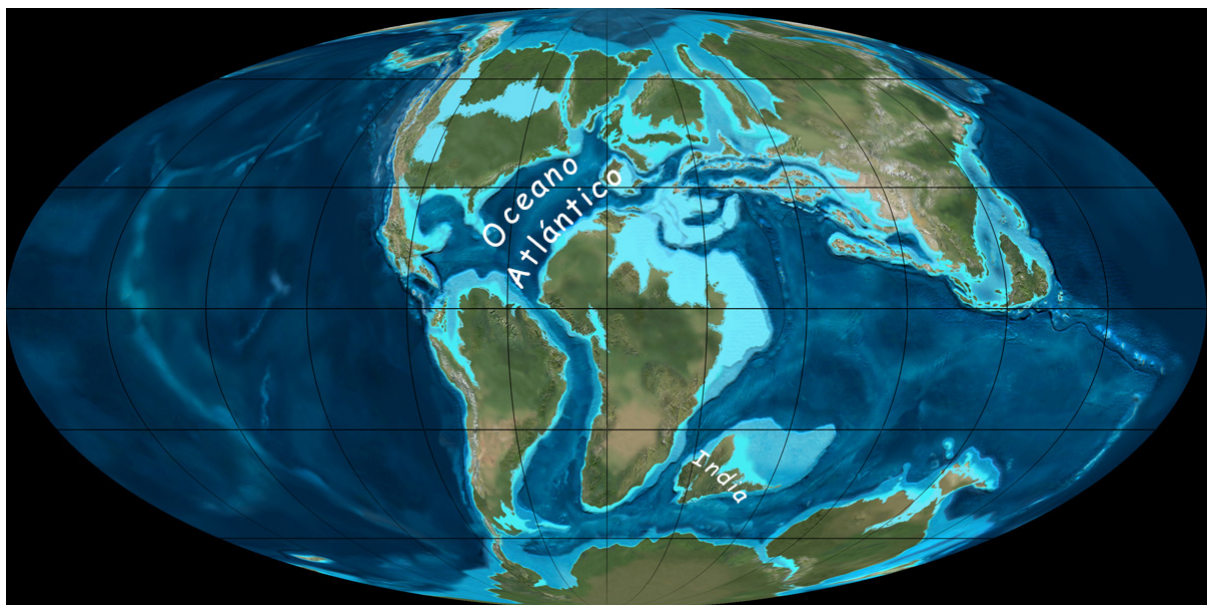


Fig. 3. Mapa paleogeográfico del Cretácico Tardío. Se observa un incipiente Océano Atlántico, y una India errante, además se aprecia la separación entre América del Norte y América del Sur. Tomado de Blakey (2011).

El final del Mesozoico, hace 65 millones de años aproximadamente, se asocia con una extinción masiva, que a su vez se explica como consecuencia de una serie de eventos catastróficos como lo fueron el impacto del meteorito gigante que originó el cráter de Chicxulub en la península de Yucatán y la activación de las Trampas del

Decán en la India (Schulte *et al.*, 2010). Se estima que esta extinción acabó con 60% de los géneros marinos de organismos que existían en ese tiempo, reduciendo considerablemente la diversidad de otras formas de vida; la desaparición de los dinosaurios es el hecho más reconocido de esta extinción, acontecimiento que probablemente impulsó la radiación de los mamíferos en la Tierra (Gilmour, 2003).

México en el Cretácico

México fue testigo de numerosas transgresiones y regresiones marinas durante el Cretácico. A inicios de este periodo, desde el Berriasiano hasta el Aptiano, gran parte del territorio nacional se encontraba cubierto por mares de distintas profundidades. Algunas zonas sobresalientes formaban grandes islas en el norte del país: parte de Baja California y Sonora, unidas en ese tiempo, además de una porción del oeste de Durango hasta el norte de Jalisco junto con la antigua Península de Coahuila, se encontraban rodeadas de mares principalmente someros. Mientras que en el sur del actual territorio nacional, de mares más profundos, emergieron grandes regiones como el Macizo de Chiapas, el de Oaxaca-Guerrero y parte del Bloque de Yucatán (López-Ramos, 1981; Cuevas, 1984; Padilla y Sánchez, 2007).

A mediados del Cretácico, del Albiano hasta el Cenomaniano, la continua subsidencia del Golfo de México causó una rápida elevación en el nivel del mar provocando la extensión de los límites marinos; sin embargo una porción noroccidental del territorio se mantuvo emergida, mientras que en el sur el Macizo de Chiapas y la Península de Oaxaca estuvieron cubiertas (López-Ramos, 1981; Aguayo & Trápaga, 1996; Padilla y Sánchez, 2007). En el noreste del territorio la transgresión marina cubrió los elementos de Coahuila y El Burro-Tamaulipas, zonas que habían permanecido emergidas en el Cretácico Temprano, la subsidencia de esta región continuó hasta el principio del Cretácico Tardío (Cuevas, 1984).

Ya en el Cretácico Tardío, del Turoniano al Maestrichtiano, empezó un ascenso de la corteza continental del territorio, especialmente de la parte occidental, provocando un aumento considerable en el aporte de sedimentos de la zona oeste al oriente, el depósito de sedimentos desarrolló largas cadenas de arrecifes de barrera sobre los bordes de los altos basamentos de las paleoislas de Coahuila, Valles-San Luis Potosí,

de la Plataforma de Tuxpan y de Córdoba (López-Ramos, 1981; Padilla y Sánchez, 2007). Casi a finales del periodo, las primeras pulsaciones de la Orogenia Laramide provocaron la formación de diversas cuencas asociadas a sistemas deltaicos como la Cuenca de Parras y la Cuenca de Sabinas en Coahuila (López-Ramos, 1981; Cuevas, 1984). La Orogenia Laramide fue un evento que marcó el territorio nacional al crear una serie de plegamientos y fallas que derivaron en la hoy conocida Sierra Madre Oriental, se considera que esta orogenia fue resultado de la subducción de la Placa Farallón debajo del margen occidental de Norteamérica (González-Sánchez *et al.*, 2007; Padilla y Sánchez, 2007; Valencia-Moreno & Ortega-Rivera, 2011) aunque también se ha postulado la importancia del papel de la Placa del Caribe como causa de la misma orogenia (Martini & Ferrari, 2011).

La Región Carbonífera y la Formación del Carbón

La Cuenca de Sabinas también es conocida como la Región Carbonífera de Coahuila por las reservas de carbón que se encuentran en la zona, las cuales aportan más del 90% de la producción nacional del mineral (Corona-Esquivel *et al.*, 2006). Geológicamente la Cuenca de Sabinas está constituida por ocho subcuencas con rocas que varían en edad del Jurásico Superior al Cuaternario.

Una de las formaciones de ubicadas dentro de la cuenca es la Formación Olmos, destacada por contener los principales mantos de carbón, razón por la que también es conocida como Formación del Carbón (Corona-Esquivel *et al.*, 2006). Estratigráficamente la Formación Olmos se encuentra subyacente a la Formación Escondido y suprayacente a la Formación San Miguel, en conjunto estas formaciones constituyen parte del Grupo Navarro.

El espesor de la Formación Olmos varía considerablemente desde unos pocos centímetros hasta cerca de 150 metros, principalmente se encuentra constituida por lutitas carbonosas y calcáreas, con algunas intercalaciones de margas, calizas, limolitas y carbones, además de areniscas finas a gruesas (Corona-Esquivel *et al.*, 2006; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014).

Se considera que la edad de la formación corresponde al Cretácico Superior, con base en la presencia de amonites, quistes de dinoflagelados y acritarcos se ha

propuesto una datación correspondiente al Maastrichtiano, mientras que por otro lado la presencia de otro tipo de amonites sugiere la pertenencia al Caampaniano (Corona-Esquivel *et al.*, 2006; González-Sánchez *et al.*, 2007; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014). Este desfase en las dataciones obliga a tratar la edad de la formación como Caampaniana-Maastrichtiana.

El origen de la Cuenca de Sabinas, y por lo tanto de la Fm. Olmos, se asocia a la apertura y desarrollo del Golfo de México junto con las primeras pulsaciones de la Orogenia Laramide, muy probablemente la Formación Olmos fue testigo de las regresiones marinas acontecidas en el norte del país durante el Cretácico Tardío (González-Sánchez *et al.*, 2007; Padilla y Sanchez, 2007; Martini & Ferrari, 2011; Valencia-Moreno & Ortega-Rivera, 2011).

El tipo de roca del lugar y en especial las grandes reservas de carbón presentes en la formación, han permitido relacionar la formación a un sistema deltaico con una vegetación exuberante que se desarrolló durante el Maastrichtiano-Campaniano (Cuevas, 1984; Corona-Esquivel *et al.*, 2006; González-Sánchez *et al.*, 2007).

En una reconstrucción de los ambientes de depósito de la Formación Olmos, Estrada-Ruiz (2009a) propone la presencia de cuatro sub-ambientes, los cuales interpreta como zonas pantanosas, planicies de inundación, ríos trezados y ríos meándricos. Con esta reconstrucción apoya la presencia de un sistemas deltáico que desembocaba en una bahía de un mar epicontinental (Fig. 4).

La Formación Olmos cuenta con una gran riqueza fosilífera de plantas evidenciado la abundancia vegetal que se desarrolló en la zona. El registro fósil del lugar fue ampliamente estudiado por Weber (1972) en una serie de trabajos, dónde reconoció 60 tipos de angiospermas con base en sus maderas, hojas, frutos y flores. Según Estrada-Ruiz *et al.* (2007, 2013) en la Fm. Olmos se pueden reconocer más de 100 tipos de plantas fósiles, principalmente por sus hojas, de las cuales el 70% presentan un margen entero y un ápice atenuado. Además de restos de plantas, en la formación también se ha registrado la presencia de fósiles de terópodos (Torres-Rodríguez *et al.*, 2010).

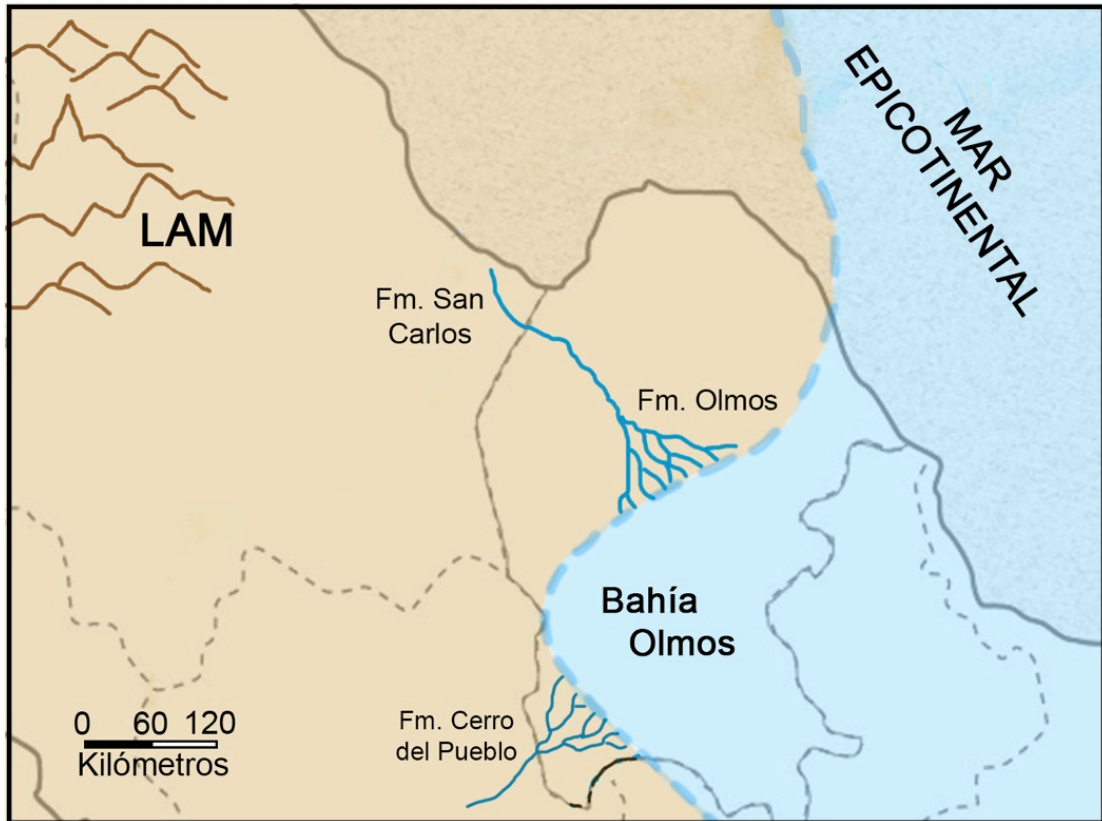


Fig. 4. Reconstrucción paleoambiental del NE mexicano con énfasis en Coahuila durante el Campaniano-Maastrichtiano. Se observan dos sistemas deltaicos que desembocan en la Bahía Olmos, correspondiendo a la Formación Cerro del Pueblo y a la Formación Olmos. De igual forma se representan las primeras pulsaciones de la Orogenia Laramide (**LAM**). Modificado de Estrada-Ruiz *et al.* (2009a).

Las misteriosas angiospermas cretácicas

El Cretácico es un periodo clave para descifrar el origen y la temprana diversificación de las angiospermas. A pesar de que se ha planteado un origen pre-cretácico para las plantas con flor (Wikström *et al.*, 2001; Bell *et al.*, 2010), los fósiles más antiguos reconocidos como angiospermas se restringen al Cretácico Temprano por lo que es en ese tiempo en el que suele fijarse el origen de las angiospermas (Friis *et al.*, 2003, 2005, 2006; McElwain *et al.*, 2003). Entender la historia evolutiva del grupo dominante de plantas actualmente, no solo se reduce a la búsqueda de su ancestro común, es decir, de la primer angiosperma, sino a la comprensión de la rápida diversificación que reflejan en el registro fósil, pues inmediatamente después de su

aparición es posible encontrar bien representados los grupos de las monocotiledóneas, del grado ANITA, del clado Magnoliidae y de las eudicotiledóneas tempranamente divergentes, además de numerosos grupos que no se encuentran representados actualmente (Friis *et al.*, 2005, 2006).

El Cretácico Tardío es testigo de una segunda radiación de angiospermas en la que se diversificó el llamado núcleo de las eudicotiledóneas (Friis *et al.*, 2005, 2006) por lo que a finales del Cretácico el grupo de las plantas con flor, con los linajes que se reconocen hoy en día, ya se encontraba bien representado.

Para el Cretácico Tardío de México se ha postulado la existencia de tres provincias fitogeográficas basadas en el registro palinológico: dos pertenecientes al norte del territorio nacional y otra al sur, lo cual sugiere la existencia de tres grandes tipos de vegetación en ese momento, cada una con componentes propios que las definían y diferenciaban (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2000; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

De igual forma se ha propuesto la existencia de 21 órdenes y 28 familias de angiospermas en el norte del país con base en las determinaciones realizadas a partir de restos fósiles de hojas, frutos, maderas y polen (Fig. 4) (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2000; Peralta, 2009; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014).

Los estudios paleobotánicos centrados en el Cretácico del norte de México plantean la existencia de una vegetación tropical, correspondiente al clima del periodo, que se extendía de forma continua hasta la parte sur de Estados Unidos (Estrada-Ruiz *et al.*, 2013). Esta distribución podría significar un origen boreal de los bosque tropicales actuales, por lo que se resalta la importancia de la flora cretácica como un factor clave para la comprensión del desarrollo de las vegetaciones tropicales actuales, así como la evolución y diversidad que hoy en día poseen los linajes de las angiospermas (Magallón & Castillo, 2009; Estrada-Ruiz *et al.*, 2013).

	Orden	Familia	Género/ Especie	Fm. T	Fm. CP	Fm. O	Fm. SC		
Magnoliídes	Chloranthales	Chloranthaceae	<i>Ascarina</i> <i>Hedyosmum</i>	●	●				
	Laurales	Lauraceae	<i>Lauraceophyllum</i> <i>cf. Sassafras</i> <i>Olmosoxylon</i> <i>Paraphyllanthoxylon?</i>		● ● ●				
	Magnoliales	Magnoliaceae	<i>Liriodendrophyllum</i>	●	● ●				
Monocotiledóneas	Alismatales				●				
	Liliales			●					
	Arecales	Arecaceae	<i>cf. Manicaria</i> <i>Palmoxylon</i> <i>Palmoxylon comune</i> <i>Palmoxylon fibrosum</i> <i>Palmoxylon longum</i> <i>Palmoxylon polymorphus</i> <i>Phoenixites</i> <i>Rhisopalmoxyton huepacience</i> <i>Physopalmoxyton teguachiense</i>	● ● ● ● ● ● ● ● ●	● ● ● ● ● ● ● ● ●	●	●		
			Zingiberales	Musaceae	<i>Striatornata sanantonensis</i>			●	
				Streliziceae	<i>Tricostatocarpum silviapinedae</i>			●	
			Ceratophyllales	Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum lesii</i>			●	
Ranunculales				Ranunculaceae	<i>Eocaltha zoophila</i>			●	
Proteales	Menispermaceae				●	●			
		Proteaceae	<i>Patocarpus coahuilensis</i>			●			
		Platanaceae	<i>Platanus</i>	●	●				
	Nelumbonaceae	<i>Exnelumbites callejasiae</i>		●					
Rosídes	Saxifragales	Haloragaceae	<i>Tarahumara sophiae</i> <i>Obispocaulis myriophylloides</i>	● ●					
	Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Manihot</i>		●				
	Rosales	Moraceae				●			
		Rhamnaceae	<i>Coahuilanthus belindae</i>			●			
	Fagales	Fagaceae	<i>Quercinium centenoae</i> <i>cf. Sabinoxylon pasac</i>		● ●	●			
		Betulaceae	<i>Alnus</i>	●	●	●			
	Myrtales	Lythraceae	<i>Decodon tiffneyi</i>			●			
		Myrtaceae		●					
		Melastomataceae				●			
	Sanpindales	Anacardiaceae/ Burseraceae	<i>Coahuiloxylon</i> <i>Paraphyllanthoxylon?</i>		●	●	●		
Malvales	Malvaceae	<i>Javelinoxylon deca</i> <i>Javelinoxylon weberi</i> <i>Wheeleroxylon</i>		● ● ●		●			
Asterídes	Caryophyllales	Phytolaccaceae	<i>Coahuilacarpum phytolaccoides</i>			●			
	Cornales	Cornaceae	<i>Muzquioxylon</i>		●				
	Boraginales	Boraginaceae	<i>Pistillopolenites</i>			●			
	Apiales	Araliaceae				●			

● = flor ● = fruto ● = hoja ● = madera ● = polen

Fig. 5. Registros de Angiospermas Cretácicas en el Norte de México. Se presentan los registros de cuatro formaciones del norte de México: la Formación Tarahumara (Fm. T) en Sonora, Formación Cerro del Pueblo (Fm. CP) en Coahuila, Formación Olmos (Fm. O) en Coahuila y Formación San Carlos (Fm. SC) en Chihuahua. En total se enlistan 21 órdenes y 28 familias de angiospermas. A su vez se señala si el registro corresponde a una flor, hoja madera o polen. Modificado de (Peralta Medina, 2009).

La arquitectura foliar como una herramienta en el estudio de las hojas fósiles

La anatomía y morfología comparada son dos disciplinas ampliamente utilizadas en el estudio del registro fósil, ya que permiten la comparación entre ejemplares fósiles y actuales, para encontrar afinidades o diferencias entre ambos (Meléndez, 1999), de esta forma, es posible establecer similitudes taxonómicas entre plantas del pasado y plantas del presente y así su posible asignación taxonómica.

Debido a que las impresiones de hojas son macrofósiles comunes en los yacimientos fosilíferos, el surgimiento de un campo estrictamente dedicado al estudio de los caracteres foliares que permita el avance en los conocimientos sobre el tema ha sido necesario. Como respuesta a esta demanda se cuenta con los trabajos realizados por el llamado Leaf Architecture Working Group (1999; 2009), grupo formado por un conjunto de autores que han desarrollado el concepto de arquitectura foliar como una especialización en la descripción y caracterización de la morfología y venación de las hojas, principalmente de dicotiledóneas (Hickey, 1973; Hickey & Wolfe, 1975; Hickey & Doyle, 1977; Johnson, 1992). Gracias a estos trabajos el estudio de las improntas se ha simplificado ligeramente, contándose con una serie de recursos electrónicos, tales como: 'Paleobotany Project' del Denver Museum of Nature & Science y 'Modern Cleared Leaf Database' del University of California Museum of Paleontology (UCMP); que basados en la arquitectura foliar han recabado bases de información que contienen caracteres tanto de hojas fósiles como actuales para su estudio.

¿Qué es la hoja?

La hoja es un órgano vegetativo típico de las plantas vasculares, su principal función suele ser la fotosintética aunque también puede cumplir un papel de protección, almacenamiento, flotación, soporte o incluso aportar nitrógeno (Mauseth, 1998). Esta variedad de funciones se ve reflejada en una diversidad de formas; regularmente la hoja se encuentra formada por una porción expandida conocida como lámina y otra similar al tallo que recibe el nombre de peciolo (Raven *et al.*, 1999), esta última estructura puede no siempre estar presente. Anatómicamente las hojas están

compuestas por tres tipos de tejidos principalmente: la epidermis, que además cuenta con un recubrimiento celular conocido como cutícula que sólo se interrumpe en aquellas zonas donde se sitúan los estomas; el mesófilo, que puede presentarse como un parénquima esponjoso, en empalizada o de ambas formas; y el tejido vascular, constituido por el xilema y el floema, cuya distribución y trayectoria son las responsables de los patrones de venación que muestran las hojas.

En algunas ocasiones la lámina puede estar dividida en secciones, tratándose entonces de una hoja compuesta, en caso contrario, a la hoja se le denomina simple. Debido a que la yema axilar es una estructura que se encuentra en la base de las hojas, su presencia es determinante en el establecimiento de hojas compuestas o simples. Esta distinción es especialmente problemática cuando se trabaja con material fósil, ya que la yema axilar no es una estructura que se conserve con mucha facilidad. La morfogénesis de la hoja es un proceso complejo que se atribuye a la participación de múltiples genes y proteínas (Sinha, 1999; Pien *et al.*, 2001). El desarrollo de los primordios foliares sucede en tres ejes: próximo-distal, dorsiventral o adaxial-abaxial y lateral (Reinhardt & Kuhlemeier, 2002). El resultado de este proceso resulta en arquitecturas foliares únicas, que por encontrarse genéticamente establecidos, pueden resultar de utilidad en la identificación de taxones. Tal es el caso de las angiospermas, cuyas hojas suelen desarrollar patrones de venación reticulada que las diferencia de los otros grupos de plantas, sin embargo hay algunas excepciones, tal es el caso de muchas monocotiledóneas que no desarrollan un patrón reticulado, sino paralelo con muchas venas primarias que recorren la lámina longitudinalmente, y de algunas plantas sin flor que sí presentan retículo como *Gnetum* o las pteridospermas (Spicer, 2003).

Justificación

La aparente similitud entre la flora cretácica del norte de México con la del sur de los Estados Unidos, sugiere un continuo en la vegetación distribuida en Norteamérica durante el Cretácico, la cual ha sido interpretada como tropical. Entender la naturaleza de esta paleoflora es indispensable si se quiere explicar el origen de la vegetación actual en México. Si esta paleoflora correspondiera a una vegetación de tipo tropical húmedo, constituirían un punto clave en el surgimiento de los ecosistemas tropicales húmedos actuales. La presencia de grupos taxonómicos hoy típicos de las selvas húmedas en el registro fósil del norte del país, durante un momento en que tanto Norteamérica como Sudamérica se encontraban aisladas una de la otra, apoyaría un origen o influencia boreal en la conformación de las selvas tropicales húmedas actuales, o al menos en la evolución de los grupos encontrados.

La reconstrucción de una paleoflora, en este caso la del Cretácico del norte de México y sur de los Estados Unidos, demanda numerosos estudios, entre los que se encuentra el acercamiento taxonómico de los fósiles hallados en dichas zonas. De esta manera podría corroborarse la presencia de grupos actuales desde el Cretácico y así conocer un poco más de su historia evolutiva y posibles cambios en su distribución.

Para lograr la determinación o el acercamiento taxonómico de las hojas fósiles solitarias, que además son macrofósiles comunes y abundantes en los yacimientos fosilíferos, se postula la arquitectura foliar como una herramienta bastante atractiva para su descripción y comparación. Sin embargo, la edad de los fósiles y el momento de diversificación que representa el Cretácico para el linaje de las angiospermas dificulta su estudio, debido a la preservación y a la posible falta de grupos actuales con los que comparar un material que podría corresponder a taxones ya extintos. Con esto en cuenta, la descripción y comparación de las improntas recolectadas en el norte del país, muchas de las cuales aún carecen de identificación, se torna una labor fundamental, pues constituyen pistas de la presencia, origen y diversificación de grupos de angiospermas actuales, y también permiten conocer aquellas plantas que no llegaron hasta nuestros días.

Hipótesis

Con base en los patrones de arquitectura foliar de las improntas descritas, se espera lograr una identificación o un acercamiento taxonómico aceptable para seis improntas fósiles, el que corresponda o se encuentre estrechamente relacionado al de taxones actuales distribuidos en ambientes tropicales húmedos de América, especialmente de México. De esta forma se respaldaría la propuesta de un clima tropical húmedo presente durante el Cretácico Tardío de Coahuila, especialmente en la Formación Olmos, resaltando la importancia de una influencia boreal en el surgimiento de los elementos que actualmente componen la flora tropical húmeda del país.

Objetivos

Objetivo general

Descripción de seis hojas fósiles de angiospermas cretácicas de la Formación Olmos, con base en los criterios propuestos por el Leaf Architecture Working Group (1999, 2009).

Objetivos específicos

- Ubicación taxonómica de las improntas foliares mediante la comparación de su arquitectura foliar con taxones actuales.
- Inferir el tipo de vegetación en el que se desarrollaron los fósiles con base en el principio de actualismo biológico.

Material y Métodos

Sitio de estudio: Formación Olmos

El material fósil utilizado pertenece a la Fm. Olmos de Coahuila. Se obtuvo mediante una serie de recolectas encabezadas por el Dr. Reinhard Weber en los primeros dos años de la década de los setentas. A partir de entonces el material se encuentra almacenado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. El material utilizado en este trabajo procede de tres localidades correspondientes a la Formación Olmos (Fig. 6): Tajo Palaú (1065), Barroterán (1070) y Mina Nueva Rosita #6 (1074).

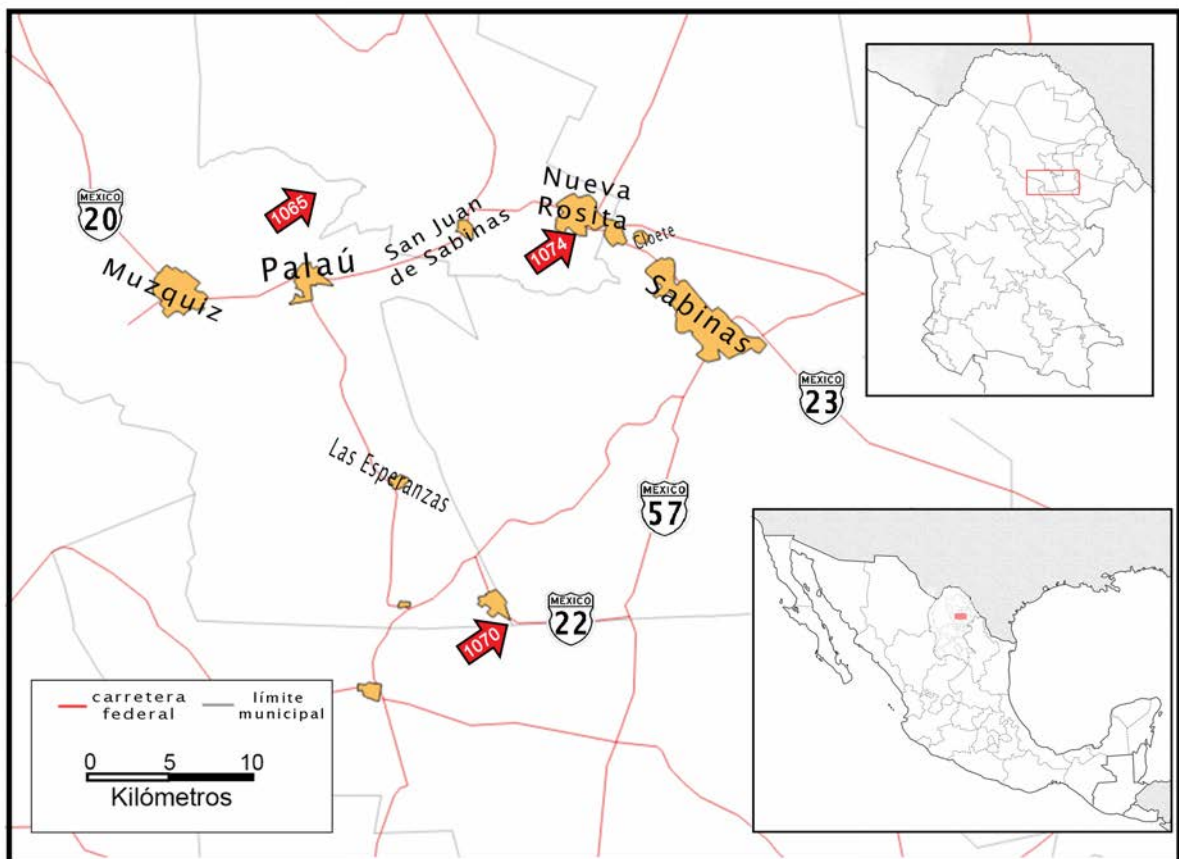


Fig. 6. Localidad 1065, Tajo Palaú, lat. $27^{\circ} 55' 40''$ long. $101^{\circ} 25' 50''$. Localidad 1070, Barroterán, Mina 3, lat. $27^{\circ} 38' 47''$ long. $101^{\circ} 17' 0''$. Localidad 1074, Mina Nueva Rosita #6, lat. $27^{\circ} 55' 42''$ long. $101^{\circ} 13' 54''$.

Selección y descripción del material fósil

Del material resguardado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM, se seleccionaron seis improntas cuya preservación permitiera distinguir los patrones de venación presentes.

Los fósiles seleccionados se observaron con un microscopio estereoscópico Olympus y se fotografiaron con una cámara digital Canon EOS 50D. Los esquemas se realizaron con ayuda de una cámara lúcida y se digitalizaron con ayuda del software Adobe Photoshop CS6.

Para facilitar el trabajo con las improntas se designaron morfotipos basados en la arquitectura foliar que presentaban. Cada morfotipo se describió tomando en cuenta los caracteres propuestos en el manual de arquitectura foliar del Leaf Architecture Working Group (1999; 2009) y se complementaron con términos del Glosario Botánico Ilustrado de Moreno (1984) de la sección Forma. En el Anexo I se definen algunos de los términos empleados en las descripciones.

Todas las mediciones realizadas, incluyendo el área de las improntas, los ángulos de venación y demás, se llevaron a cabo mediante el software Axio Vision 40 V 4.8.2.0.

Comparación del material fósil con taxones actuales

Las improntas descritas se compararon con taxones distribuidos en tres tipos de vegetación presentes en el país: bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Como una muestra representativa de cada tipo de vegetación se consideraron los listados florísticos de Lott (2002) sobre las plantas vasculares muestreadas en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, el listado de fanerógamas conocidas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, elaborado por Ibarra-Manríquez & Sinaca (1997), y el listado florístico de Villarreal (2001) para el estado de Coahuila. El primero representa la vegetación presente en un bosque tropical caducifolio, el segundo a un bosque tropical perennifolio y el tercero a un matorral xerófilo en parte.

Para la comparación se consultaron bases digitalizadas de algunos herbarios como: el Herbario de Muestras Neotropicales pertenecientes a The Field Museum, el herbario

virtual del Museum National D'Histoire Naturelle, el Kew Herbarium Catalogue, y The New York Botanical Garden. Se excluyeron aquellas familias con arquitecturas foliares notablemente distintas a la de los ejemplares fósiles, como es el caso de muchas suculentas y de la mayor parte de las monocotiledóneas por presentar venación paralela muy cerrada. La revisión también descartó taxones con hojas marcadamente lobadas o con venación pinnada.

De entre los tres listados, se consideraron similares en algunos caracteres de su arquitectura foliar a 51 géneros pertenecientes a 19 familias, los cuales se revisaron en las mismas bases digitales y en el herbario MEXU. El número de ejemplares consultados varió considerablemente dependiendo del taxón y su representación en el herbario. A partir de estos géneros, se designaron como taxones afines aquellos que presentaron más similitudes con los morfotipos fósiles. Se presenta la comparación de los morfotipos con taxones que presentaron la mayor similitud en sus caracteres foliares, las hojas presentadas corresponden a fotografías de ejemplares del herbario MEXU y a ejemplares digitalizados de los herbarios mencionados anteriormente. La clasificación de familias seguida corresponde a la propuesta en APG III (Stevens, 2012).

Se obtuvo la información de distribución para cada taxón aún, a partir de los datos de recolecta de las etiquetas de 335 ejemplares del herbario MEXU. Los tipos de vegetación se definieron según la clasificación de Rzedowski (1978).

Resultados

Descripción del material fósil

Todas las hojas descritas (6) presentaron un margen entero, con tres venas primarias surgiendo desde la base de la impronta, y siete venas primarias en un solo caso. La preservación de la lámina de las hojas fue incompleta en cinco de las seis muestras, impidiendo apreciar detalles del ápice, la base y la simetría en general.

Cada ejemplar fue tratado como un morfotipo distinto ya que presentaron ligeras diferencias en su arquitectura foliar. Solo dos muestras se agruparon dentro del mismo morfotipo por tratarse de la parte y contraparte de la misma impresión. Debido al patrón inconstante que presentaron las venas de tercer orden en las muestras con tres venas primarias, se optó por describirlos por secciones, las cuales se delimitaron tomando como referencia las venas primarias y las venas secundarias mayores. De esta forma se consideraron tres secciones: 1) las venas terciarias comprendidas entre las venas primarias sin cruzar con venas secundarias mayores; 2) las venas terciarias que se encuentran entre las venas secundarias y las venas primarias; y 3) las venas terciarias ubicadas a los costados de las venas primarias laterales (fig. 7). La venación cuaternaria y de órdenes superiores fueron caracteres poco preservados, por lo que no se enfatiza en su descripción.

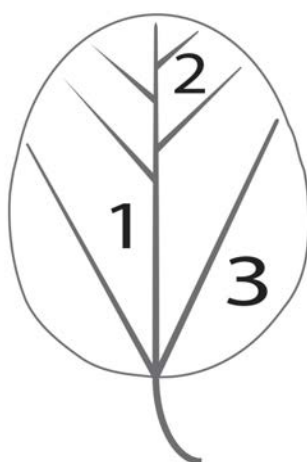


Fig. 7. Esquema de las tres secciones consideradas en los morfotipos con tres venas primarias para la descripción de las venas terciarias. (1) Zona comprendida entre las venas primarias antes del nacimiento de venas secundarias mayores, consiste principalmente de venas epimediales. (2) Zona que

abarca las venas terciarias que se encuentran entre las venas secundarias y la vena principal, consiste tanto de venas epimediales como intercostales. (3) Zona ubicada a un costado de las venas primarias laterales, consiste tanto de venas intercostales y epimediales.

A continuación se presentan las descripciones de los cinco morfotipos establecidos:

Morfotipo 1

Muestra: WG-70 800

Localidad: IGM-PB 1065. Tajo Palaú, Múzquiz, Coahuila. 27° 55' 40'' N, 101° 25' 50'' W

Formación: Olmos

Edad: Campaniano-Maastrichtiano

Hoja fósil incompleta; ápice, peciolo y un fragmento de la base no conservados. Área laminar mayor de 2030 mm², posible tamaño notófilo. Relación largo:ancho de 1.2:1 aproximadamente. Sin lóbulos ni dientes visibles, por lo que se considera un margen entero. Mayor ancho laminar en la parte proximal de la hoja, postulándose una forma ovada. Lámina simétrica. Base incompleta, obtusa, forma no apreciable.

Venación primaria basal acródroma o campilódroma con siete venas primarias que surgen de la base de la hoja y se dirigen al ápice. Venas terciarias o secundarias atraviesan entre las venas primarias con cursos percurentes sinuosos y curvos. Vena perimarginal no observable. Venas de cuarto orden en adelante no observables. Areolación y vénulas no visibles.

Tal como se observa en la Fig. 8, la muestra presenta siete venas que parecen surgir de la base y dirigirse al ápice, debido a que las venas muestran un grosor y trayectoria similar, son consideradas primarias. Este patrón de venación primaria puede describirse como acródromo o campilódromo, términos similares donde el segundo es más propio de monocotiledóneas. En cuanto a las venas de mayor orden, la escasez de las mismas impide su reconocimiento como venas terciarias o secundarias, por lo que en la descripción se consideran ambas opciones.

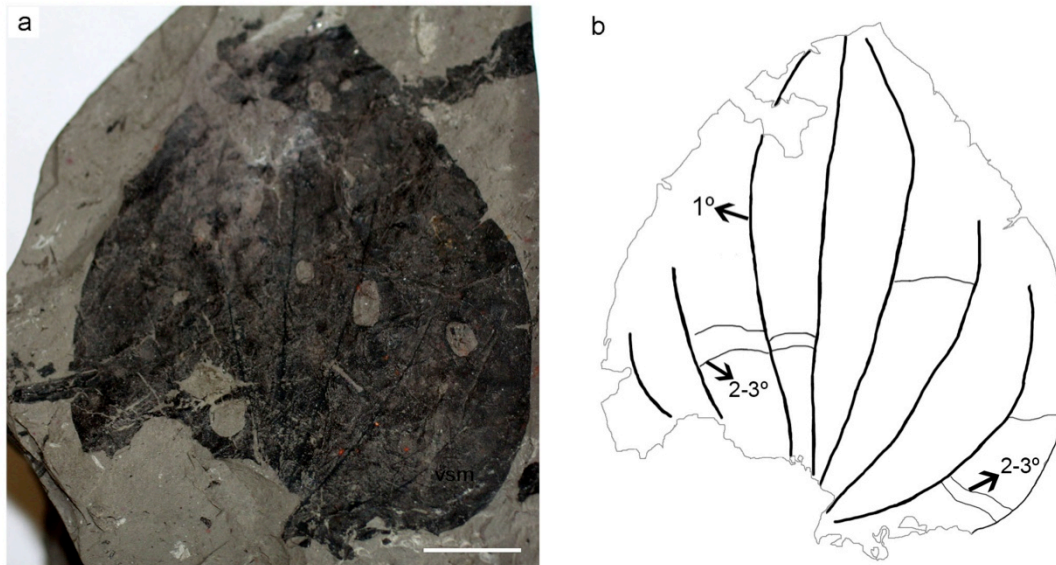


Fig. 8. Morfotipo 1. **Muestra:** IGM-PB 1065 WG-70 800 (a) Impronta incompleta, ápice y base no conservados. Se observan siete venas primarias que parecen surgir de la base (b) Reconstrucción. Cruzando entre las venas primarias (1°) se aprecian algunas venas secundarias o terciarias (2-3°). Escala=10mm.

Morfotipo 2

Muestra: WG-70 810

Localidad: IGM-PB 1065. Tajo Palaú, Múzquiz, Coahuila. 27° 55' 40'' N, 101° 25' 50'' W

Formación: Olmos

Edad: Campaniano-Maastrichtiano

Hoja fósil incompleta, sin peciolo visible, área de más de 4000 mm², probablemente tamaño mesófilo. Relación largo:ancho de 1.1:1 aproximadamente. Sin lóbulos ni dientes en las zonas de margen conservado por lo que se considera entero. Lámina posiblemente simétrica. Base incompleta, obtusa, forma no discernibles. Ápice no conservado.

Venación primaria basal actinódroma con tres venas primarias originándose cerca de la base. Venas secundarias mayores ausentes; tres venas secundarias menores aparentemente caspedódromas surgiendo de una de las venas primarias laterales. Venas secundarias interiores cruzando entre las venas primarias y las venas secundarias menores con un curso similar al de las venas terciarias. Venación terciaria epimedial percurrente, venas terciarias atraviesan la vena media perpendicularmente, en la parte distal de la lámina las venas terciarias mantienen este curso hacia el margen sin

desviarse ni curvarse, mientras que en la parte proximal las venas terciarias desvían su curso ligeramente hacia la base formando una curva; venas terciarias que cruzan entre las venas secundarias menores siguen el curso de las terciarias epimediales, los ángulos que forman respecto a la vena media son casi rectos en la parte distal de la hoja y se vuelven más obtusos mientras más se aproximan a la base de la lámina. Venación cuaternaria percurrente, atravesando perpendicularmente las venas terciarias y las secundarias interiores con cursos sinuosos y pocas veces paralelos entre sí. Venaciones de mayor orden no observables.

El morfotipo 2 (Fig. 9) se distingue fácilmente del resto por la falta de venas secundarias mayores y por la trayectoria de las venas terciarias y secundarias interiores en la parte distal de la lámina. Las venas terciarias y secundarias interiores presentan cursos percurrentes derechos perpendiculares que forman ángulos rectos respecto a la vena media y que no varían hasta alcanzar el margen de la hoja.

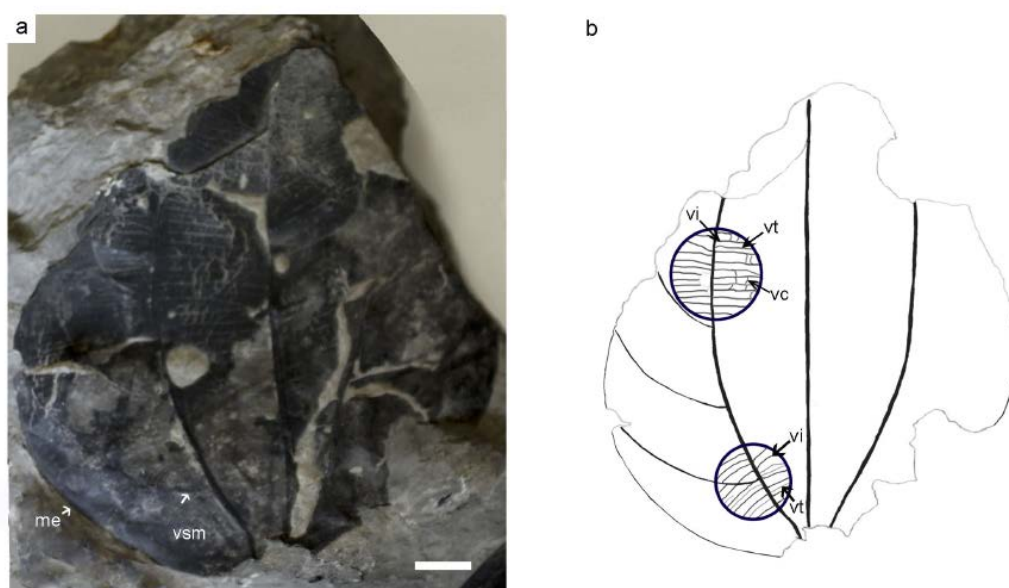


Fig. 9. Morfotipo 2. **Muestra: IGM-PB 1065 WG-70 810** (a) Impresión de hoja fósil incompleta, ápice e inserción peciolar no apreciables. Se señala el nacimiento de una vena secundaria menor (**vsm**), así como un fragmento del margen entero (**me**) conservado. (b) Reconstrucción con detalles de la venación, pueden observarse las venas secundarias interiores (**vi**) cruzando perpendicularmente las venas primarias en la parte distal junto con venas terciarias (**vt**) que mantienen el mismo curso, y venas cuaternarias (**vc**) atravesándolas perpendicularmente. En la parte proximal de la lámina, tanto las venas terciarias (**vt**) como las secundarias interiores (**vi**) se curvan al dirigirse hacia la base de la hoja. Escala=10 mm.

Morfotipo 3

Muestras: WG-70 704 y WG-70 705

Localidad: IGM-PB 1070. Barroterán, Múzquiz, Coahuila. 27°38'47"N, 101°17'0"W

Formación: Olmos

Edad: Campaniano-Maastrichtiano

Hoja fósil peciolada completa con contraparte incompleta, unión del peciolo a la lámina marginal. Área de 2900 mm² aproximadamente, tamaño notófilo, forma ovada-elíptica. Relación largo:ancho de 1.3:1. Margen entero, sin lóbulos ni dientes. Base simétrica, convexa, con un ángulo obtuso de 164°. Ápice obtuso con un ángulo de 134°, los márgenes de la parte distal de la lámina se acercan convexamente hacia la vena media cambiando su curso cerca de la misma, dando una apariencia apiculada.

Venación primaria basal actinódroma, con tres venas primarias originándose de la base, la vena primaria media termina en el ápice de la hoja y las venas primarias laterales se unen al margen de la parte distal de la lámina. Dos pares de venas secundarias mayores caspedodromas alternas, surgiendo de la vena media, con un espaciamiento que aumenta abruptamente hacia la base, ángulos respecto a la vena media inconsistentes, el par más proximal uniéndose decurrentemente a la vena media, el otro par se une de forma excurrente.

Vena perimarginal de tipo fimbrial presente. Venas secundarias cruzando las venas principales. Patrón de venación terciaria percurrente; venas terciarias cruzan las venas primarias con cursos similares a las venas secundarias interiores; venas terciarias que cruzan las venas secundarias mayores mantiene los cursos de las venas terciarias contiguas uniéndose perpendicularmente a la vena media; venas terciarias que cruzan las venas secundarias menores mantienen un comportamiento similar a lo largo de la lámina formando ángulos obtusos que varían entre los 114°-124° respecto a la vena media. Venación de cuarto orden formando polígonos irregulares en toda la lámina. Venación de órdenes mayores y vénulas no observables.

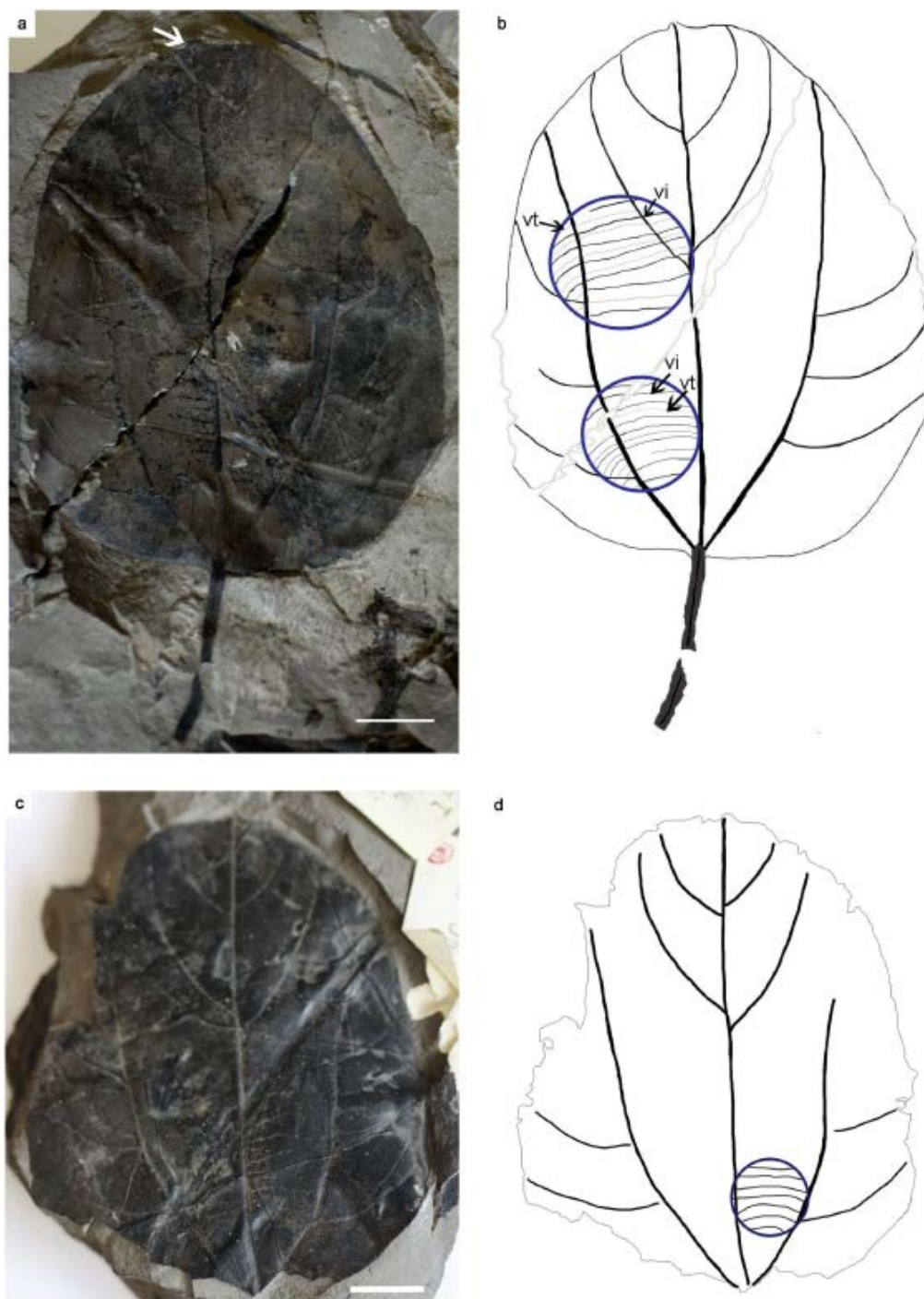


Fig. 10. Morfotipo 3. **(a) Muestra: WG-70 704.** Fósil de hoja completo. Se señala detalle del ápice apiculado. **(b)** Reconstrucción con detalles de la venación, se observan venas secundarias interiores (**vi**) y venas terciarias (**vt**) atravesando las venas primarias, las venas secundarias mayores y venas secundarias menores, comportándose de manera similar a lo largo de la lámina. **(c) Muestra: WG-70 705.** Contraparte incompleta. **(d)** Reconstrucción de la contraparte con detalles de la venación, se señalan lo que podrían ser venas secundarias interiores, venas terciarias o ambas. Escala=10 mm.

El morfotipo 3 es el único que cuenta con una impronta completa (Fig. 10). Sin embargo la preservación de venas de cuarto orden y superiores sólo permiten la apreciación de un retículo irregular y no más caracteres (Fig. 11). Principalmente se distingue de los morfotipos 4 y 5 por la forma de la lámina, la cual presenta el mayor ancho cerca de la mitad de la lámina, por lo que según el Manual of Leaf Architecture (1999, 2009) corresponde a una forma elíptica, sin embargo en la descripción se opta por emplear el término elíptico-ovado por la poco considerable diferencia del ancho de la tercera parte proximal de la lámina respecto al de la mitad.

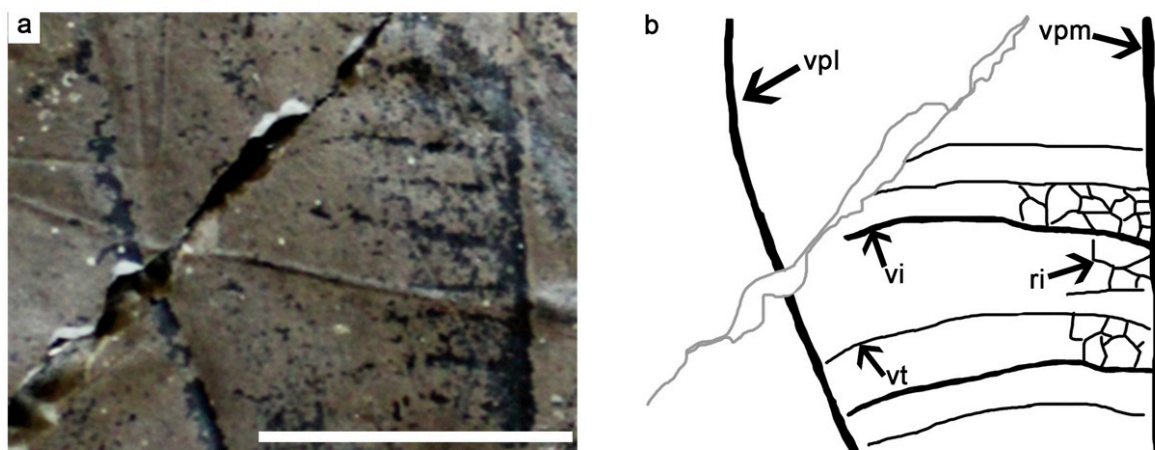


Fig. 11. Acercamiento del Morfotipo 3. (a) Se observa un segmento de la muestra WG-70 704 donde es posible apreciar un retículo irregular formado por venas de cuarto orden. (b) Reconstrucción dónde se muestra el retículo irregular (ri) se aprecia entre venas terciarias (vt) y venas secundarias interiores (vi), las venas más gruesas corresponden a la vena primaria media (vpm) y a una vena primaria lateral (vpl). Escala = 10 mm.

Morfotipo 4

Muestra: IGM-PB 1074 WG-71 148

Localidad: IGM-PB 1074. Mina Nueva Rosita #6, San Juan Sabinas, Coahuila. 27° 55' 42''N, 101° 13' 54''W

Formación: Olmos

Edad: Campaniano-Maastrichtiano

Hoja fósil peciolada incompleta, con un área laminar mayor a 5000 mm², unión del peciolo marginal. Relación aproximada largo:ancho de 1.3:1. Margen entero, sin dientes ni lóbulos apreciables. Lámina simétrica con forma ovada. Base convexa formando un ángulo obtuso de 161°, el nacimiento de la lámina en la inserción peciolar se observa ligeramente desfasada a cada lado del peciolo, con una separación de 1.4 mm entre ambos lados. Ápice no visible.

Venación primaria actinódroma con tres venas de grosor similar que surgen de la inserción peciolar. De la vena primaria central nacen dos pares de venas secundarias mayores caspedódromas, alternas entre sí, con un espaciamiento irregular que aumenta abruptamente hacia la parte proximal de la hoja, su unión a la vena media varía siendo decurrente en el primer par y excurrente en el otro par de venas mayores observables. Las venas primarias laterales parecen correr hacia el ápice de la hoja hasta 2/3 partes de la lámina dónde se evidencia su pérdida de grosor y se dirigen hacia el margen de la hoja; de estas venas primarias laterales se observa el surgimiento de cinco y cuatro venas secundarias menores o agrófitas respectivamente, con cursos caspedódromos. Cruzando entre las venas primarias laterales y la vena primaria central corren venas secundarias interiores con cursos aparentemente continuos a ambos lados de la vena primaria central e incluso con una continuidad aparente hacia las venas agrófitas, las cuales se diferencian en ciertos casos por el grosor de las venas. Vena perimarginal de tipo fimbrial presente. Venas terciarias ubicadas entre las venas primarias presentan cursos percurrentes siendo similares a las venas secundarias interiores; venas terciarias intercostales que cruzan las venas agrófitas muestran cursos percurrentes, ligeramente sinuosos y convexos, con ángulos obtusos de 115°-155° respecto a la vena media; venas terciarias epimediales que se encuentran entre las agrófitas surgen generalmente de forma perpendicular de la vena primaria lateral, con ángulos de 90°-122° respecto a la vena media, volviéndose distalmente paralelas a las venas terciarias intercostales de la misma zona. Venación de cuarto orden formando un retículo con formas variables. Venación de quinto orden reticulada irregular. Vénulas poco frecuentes, mayoritariamente sin ramificaciones.

La preservación de la muestra correspondiente al morfotipo 4 (Fig. 12), permitió la observación de un mayor número de caracteres por lo que se trata del morfotipo más detallado en su descripción. En cuanto a la ligera asimetría presente en la inserción peciolar, no es suficiente como para considerar la base de la impronta asimétrica

según las definiciones del Manual of Leaf Architecture (1999, 2009). El retículo irregular recuerda al observado en el morfotipo 3 (Fig. 11), pero el morfotipo 4 es distinto a los morfotipos 3 (Fig. 10 y 11) y 5 (Fig. 13) por presentar una lámina marcadamente ovada, cuyo ancho va disminuyendo continuamente hacia el ápice.



Fig. 12. Morfotipo 4. **Muestra: IGM-PB 1074 WG-71 148** (a) Impresión de hoja fósil con el ápice incompleto. Parte proximal de la lámina notablemente más ancha que la parte distal. (b) Reconstrucción con detalles de la venación, se señalan venas secundarias interiores (vi) y venas terciarias (vt) cruzando entre las venas primarias y cambiando su curso hacia la base entre las venas secundarias menores. (c) Detalle de la base, se aprecia un ligero desfase del nacimiento de la lámina a ambos lados del peciolo. (d) Detalle del retículo irregular (ri) presente entre las venas secundarias

menores (**vsm**), a su vez se observan las venas secundarias interiores (**vi**) y las venas terciarias (**vt**). Escala=10 mm.

Morfotipo 5

Muestra: IGM-PB 1074 WG-71 157

Localidad: IGM-PB 1074. Mina Nueva Rosita #6, San Juan Sabinas, Coahuila. 27° 55' 42"N, 101° 13' 54"W

Formación: Olmos

Edad: Campaniano-Maastrichtiano

Hoja fósil peciolada incompleta, con unión del peciolo a la lámina marginal. Área de la lámina mayor a 5500 mm², tamaño mesófilo. Relación largo:ancho de 1.1:1 aproximadamente. Margen sin dientes ni lóbulos visibles en las zonas conservadas, probablemente entero. Ancho de la lámina mayor en la parte proximal de la hoja sugiriendo una forma ovada. Base posiblemente simétrica, cordada, con un ángulo de 193°. Ápice no conservado.

Venación primaria actinódroma, con tres venas principales que surgen de la inserción del peciolo. Se observa un par de venas secundarias mayores surgiendo de la vena media de forma alterna alejadas de la zona proximal de la lámina, su unión a la vena media es decurrente; cinco venas secundarias menores eucamptódromas y caspedódromas naciendo de cada vena primaria lateral. Vena perimarginal de tipo fimbrial presente. Venas secundarias interiores cruzando entre las venas primarias. Venación terciaria ubicada entre las venas primarias es de tipo percurrente con cursos similares a las venas secundarias interiores; venas terciarias intercostales que cruzan entre las venas secundarias menores presentan cursos percurrentes con ángulos obtusos de 110° a 120°; venas terciarias epimediales paralelas a las venas terciarias intercostales de la misma zona. Venaciones de mayor orden y vénulas no observables.

La presencia de una base aparentemente cordada diferencia al morfotipo 5 (Fig. 13) de los morfotipos 3 (Fig. 10) y 4 (Fig. 12), además se distingue por el tipo de venas secundarias mayores, que proximalmente parecen eucamptódromas y distalmente caspedódromas. En cuanto a la aparente asimetría presente en la base de la hoja, no se considera significativa según los términos establecidos por el Manual of Leaf

Architecture (1999, 2009), además los márgenes irregularmente preservados de la impronta indican que su aparente asimetría podría deberse al proceso tafonómico.

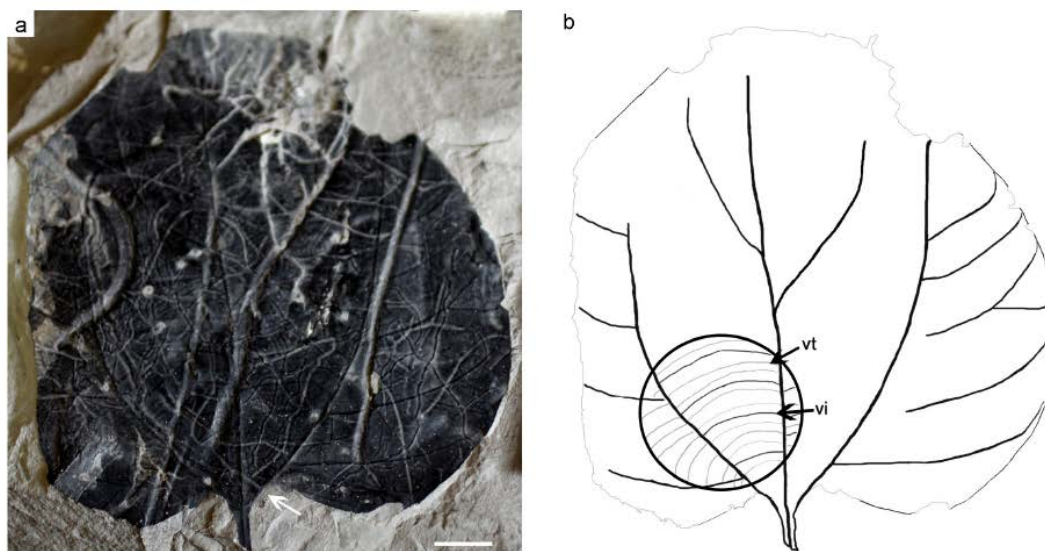


Fig. 13. Morfotipo 5. **Muestra:** IGM-PB 1074 WG-71 157 (a) Impronta incompleta. Se señala la base aparentemente cordada. (b) Reconstrucción de la venación. Se señalan las venas secundarias interiores (vi) y las venas terciarias (vt) cruzando entre las venas primarias y las venas secundarias menores con cursos percurrentes convexos. Escala=10 mm.

Comparación de los fósiles con taxones actuales

De los cinco morfotipos analizados, cuatro fueron ubicados en dos familias mediante la comparación de su arquitectura foliar. El conjunto de los caracteres descritos para el morfotipo 2 no se encontró en ninguno de los ejemplares revisados, por lo no se le asignó identidad taxonómica alguna. A continuación se presenta la comparación de los morfotipos:

Morfotipo 1

A diferencia del resto de los morfotipos, éste se caracteriza por la presencia de un patrón de venación primaria acródroma, la cual incluso podría describirse como paralela, con venas de mayor orden cruzando entre las venas primarias de forma sinuosa o formando ligeros arcos. Además en el fósil se aprecian partes de un margen

entero y un ápice, que a pesar de estar incompleto, aparenta formar un ángulo agudo. La elección de taxones en la comparación de este morfotipo se realizó considerando las características mencionadas, entre los géneros que se contemplaron se encuentran: *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae), *Bauhinia* L. (Fabaceae), *Piper* L. (Piperaceae) y *Plantago* L. (Plantaginaceae) (Figs. 14 y 15).

La lámina bilobada característica del género *Bauhinia* L., no concuerda con la forma atribuida al morfotipo fósil ni con el ápice propuesto, por lo que se descartó (Fig. 14f). De igual forma, la presencia de venas secundarias mayores ascendentes descartó a las especies del género *Piper* L. consideradas por tener venación primaria acródroma (Fig. 15a-d). Finalmente, la cercanía de las venas primarias en ejemplares con margen entero y la presencia de un margen irregular en ejemplares con lámina ovada descartaron al género *Plantago* L (Fig. 14e).

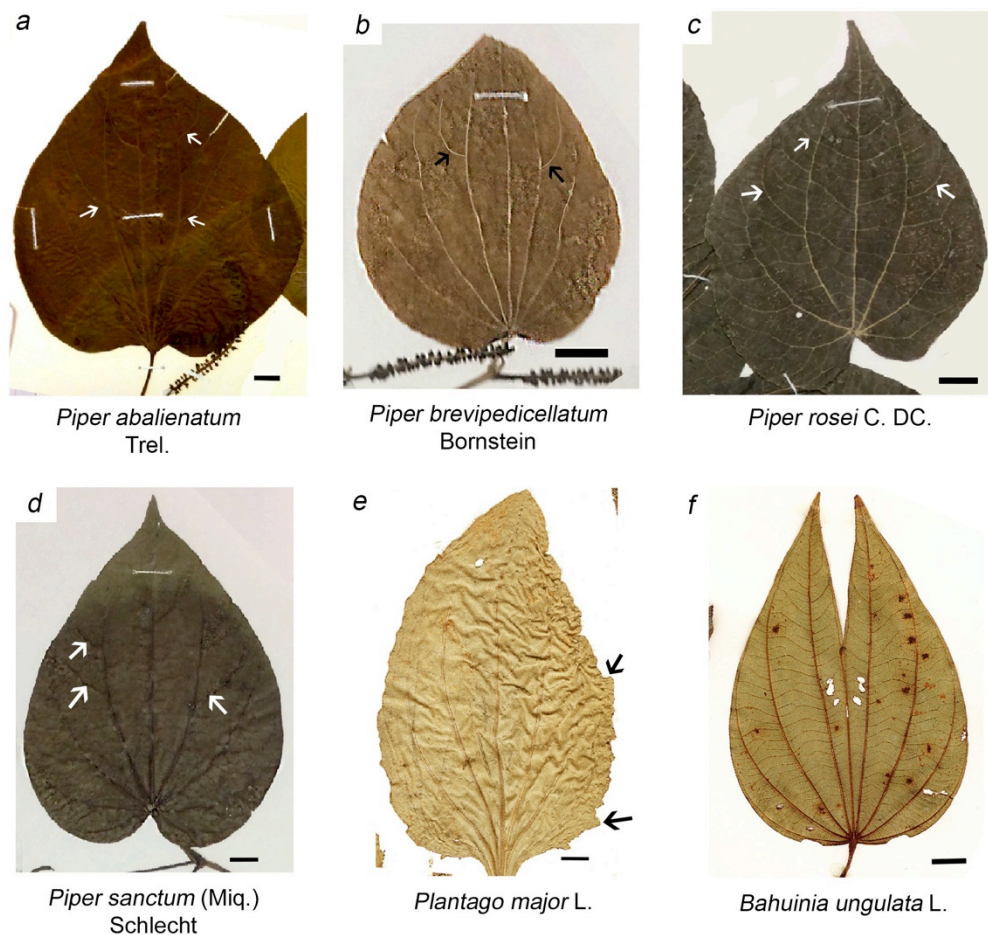


Fig. 14. Hojas de (a) *Piper abalienatum* Trel., (b) *Piper brevipedicellatum* Bornstein, (c) *Piper rosei* DC. y (d) *Piper sanctum* (Miq.) Schlecht, en las que se señalan venas secundarias mayores que surgen de las venas primarias laterales a la vena media. (e) Hoja de *Plantago major* L. en la que se señala el margen

irregular. (f) Hoja de *Bahuinia unguolata* L. en la que es posible apreciar la lámina bilobada. Escala=10 mm.

El género *Dioscorea* L., por su parte, concuerda en varios caracteres con el morfotipo. Sus componentes tienen margen entero, venación primaria acródroma y venas de mayor orden que cruzan entre las venas primarias de forma sinuosa o formando arcos. El parecido de la arquitectura foliar entre las especies del género, junto con la falta de caracteres observables en la impronta, imposibilitan refinar la determinación, por lo que se propone la afinidad taxonómica de este morfotipo con el género *Dioscorea* L. (Fig. 15).

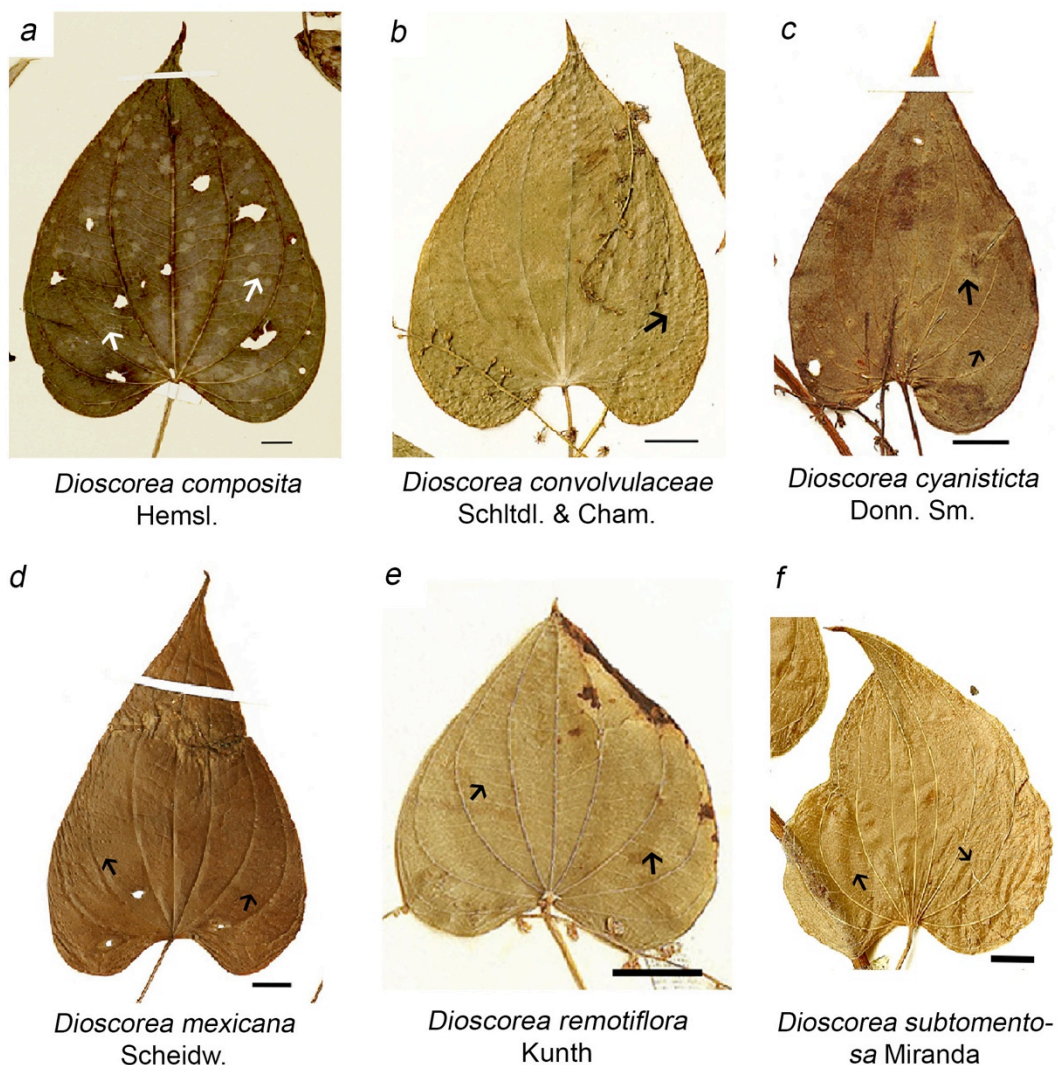


Fig. 15. Hojas de (a) *Dioscorea composita* Hemsl., (b) *Dioscorea convolvulaceae* Schltl. & Cham., (c) *Dioscorea cyanisticta* Donn. Sm., (d) *Dioscorea mexicana* Scheidw., (e) *Dioscorea remotiflora* Kunth y

(f) *Dioscorea subtomentosa* Miranda, con venación primaria acródroma. Se señalan las venas de órdenes mayores cruzando entre las venas primarias con cursos sinuosos y convexos. Escala=10 mm.

Morfotipo 2

La impronta descrita no presentó base ni ápice por lo que la apreciación de la forma laminar no se pudo realizar. El patrón de venación primario que muestra es actinódromo, con tres venas primarias, a su vez destaca la presencia de venas secundarias menores y los cursos percurrentes de las venas terciarias y de las secundarias interiores que forman ángulos rectos respecto a la vena media y se mantienen así después de atravesar las venas primarias laterales. Sin embargo, el conjunto de estos caracteres, y en especial el comportamiento de las venas terciarias y secundarias interiores, no se encontró en los ejemplares revisados por lo que no fue posible ubicar taxonómicamente este morfotipo.

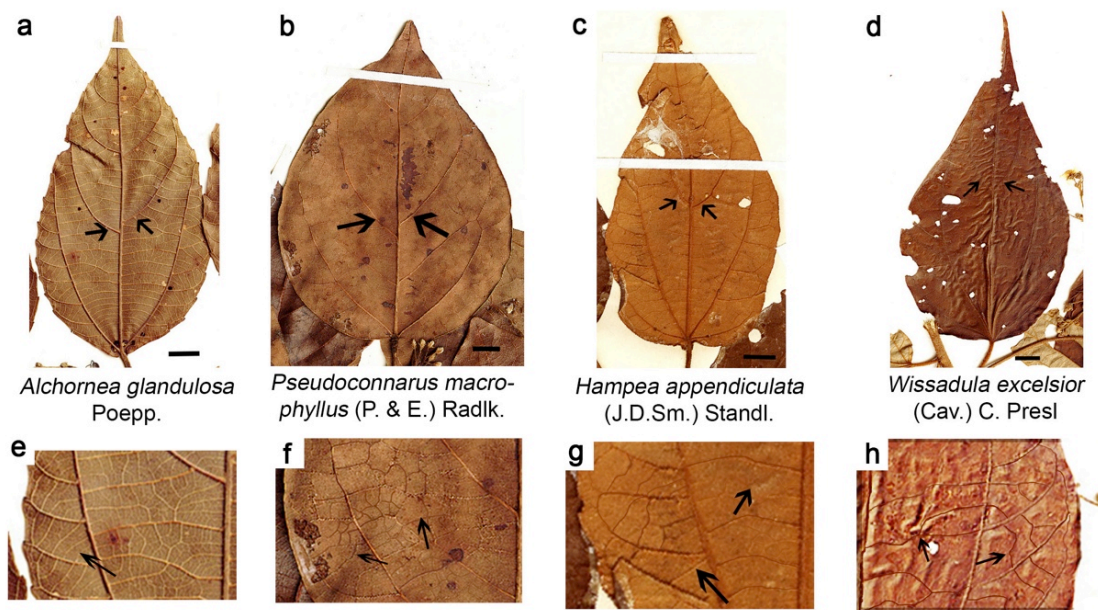


Fig. 16. (a) Hoja de *Alchornea glandulosa* Poepp., en dónde se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (e) se hace énfasis en la curvatura de la vena terciaria después de atravesar la vena lateral. (b) Hoja de *Pseudoconnarus macrophyllus* (P. & E.) Radlk., en dónde se señala un par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (f) se señala el curso sinuoso de una vena terciaria y la curvatura de otra vena similar después de atravesar la vena lateral. (c) Hoja de *Hampea appendiculata* (J.D.Sm.) Standl., se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (g) se observa el curso convexo de

las venas terciarias. (d) Hoja de *Wissadula excelsior* (Cav.) C. Presl, en donde se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (h) se enfatiza el curso sinuoso de las venas terciarias. Escala=10 mm.

Entre los géneros comparados se encuentran: *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae), *Sparattanthelium* Mart. (Hernandiaceae), *Pseudoconnarus* Radlk. (Connaraceae), *Hampea* Schltdl. (Malvaceae), *Wissadula* Medik. (Malvaceae), *Clidemia* D. Don (Melastomataceae), *Odontocarya* Miers (Menispermaceae), *Smilax* L. (Smilacaceae) y *Pouzolzia* Gaudich. (Urticaceae) (Figs. 16-18). La mayoría de estos géneros se descartaron por presentar venas secundarias mayores, además de que los cursos de las venas que atraviesan las venas primarias son convexos o sinuosos, discordando con los de la impronta (Fig. 16a-d, 17a-d, 18a,c). En el género *Smilax* L., además de lo anterior, no se desarrolla un retículo regular (fig. 18a), mientras que en *Clidemia* D. Don, a pesar de carecer de venas secundarias mayores, difiere el ángulo que forman las venas que atraviesan las venas primarias respecto a la vena media y no tiene venas secundarias menores (Fig. 18b).

Morfotipos 3, 4 y 5

Estos morfotipos presentaron un patrón de venación primario acródromo con venas secundarias menores igual que el morfotipo 2, por lo que muchos de los taxones contemplados con el morfotipo anterior se comparan también con estos tres.

Es importante resaltar que a pesar de que estos tres morfotipos difieren en cuanto a su forma laminar, los patrones de venación que presentan son similares. Todos tienen el mismo patrón de venación primaria, venas secundarias mayores con un espaciamiento que aumentan de forma abrupta hacia la base y venas terciarias y secundarias interiores atravesando entre las venas primarias con cursos mayoritariamente convexos, mismos que aparentan continuar una vez que cruzan las venas primarias laterales (Fig. 10-13). Debido a estas similitudes, se optó por tratar a estos tres morfotipos de manera conjunta, ya que incluso individualmente se usaron los mismos taxones en la comparación.

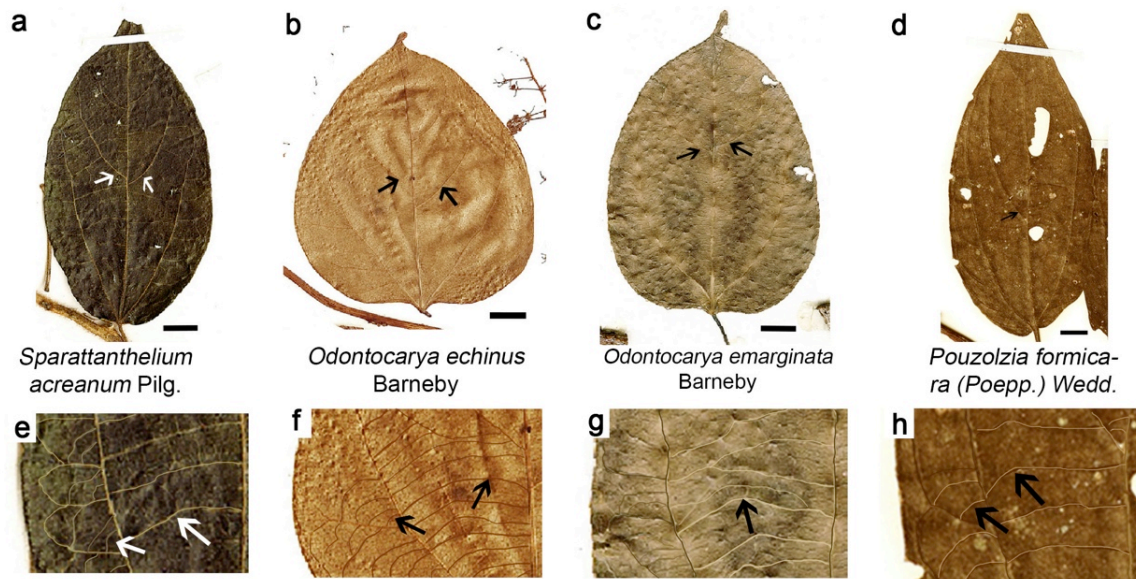


Fig. 17. (a) Hoja de *Sparattanthelium acreanum* Pilg., se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (e) se marca el curso conexo de las venas terciarias (b) Hoja de *Odontocarya echinus* Barneby, en dónde se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (f) se marca el curso convexo de las venas terciarias ante y después de cruzar la vena primaria lateral. (c) Hoja de *Odontocarya emarginata* Barneby, se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (g) se observa el curso convexo de las venas terciarias formando un pico. (d) Hoja de *Pouzolzia formicaria* (Poepp.) Wedd., en donde se señala el primer par de venas secundarias mayores, en el acercamiento de la misma hoja (h) se señala el curso convexo de las venas terciarias, que pueden formar un pico o no. Escala=10 mm.

Entre los géneros considerados en la revisión de estos morfotipos se encuentran: *Bixa* L. (Bixaceae), *Pseudoconnarus* Radlk. (Connaraceae), *Celtis* L. (Cannabaceae), *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae), *Plukenetia* L. (Euphorbiaceae), *Sparattanthelium* Mart. (Hernandiaceae), *Byttneria* Loefl. (Malvaceae), *Gossypium* L. (Malvaceae), *Hampea* Schltld. (Malvaceae), *Wissadula* Medik. (Malvaceae), *Abuta* Aubl. (Menispermaceae), *Odontocarya* Miers (Menispermaceae), *Ziziphus* Mill. (Rhamnaceae) y *Pouzolzia* Gaudich. (Urticaceae) (Figs. 19-22).

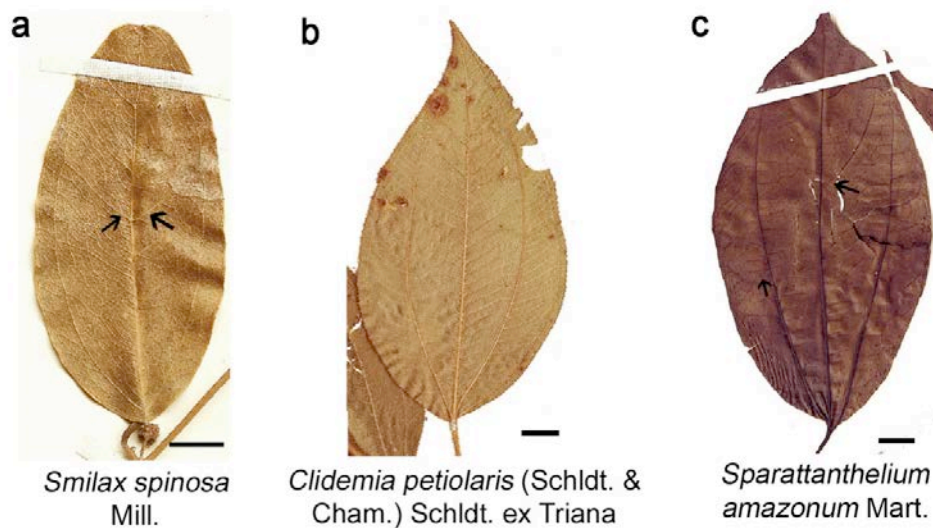


Fig. 18. a) Hoja de *Smilax spinosa* Mill. Dónde se señala un par de venas secundarias mayores, además es posible apreciar la falta de venas secundarias menores y de un retículo regular. (b) Hoja de *Clidemia petiolaris* (Schldt. & Cham.) Schldt. ex Triana, se aprecia la carencia de venas secundarias mayores y menores. (c) Hoja de *Sparattanthelium amazonum* Mart., la flecha superior señala una vena secundaria mayor y la otra el curso convexo de una vena terciaria. Escala=10 mm.

Muchas de las hojas consultadas se descartaron por presentar márgenes dentados, como en el caso de *Alchornea glandulosa* Poepp., y muchas otras Malvaceae (Fig. 18d). En casos como los de *Byttneria catalpaefolia* Jacq., *Gossypium aridum* (Pose & Standley) Skovsted, *Wissadula excelsior* (Cav.) C. Presl y *Hampea appendiculata* (J. D. Sm.) Standl., también se descartaron por presentar más de tres venas naciendo de la inserción peciolar, generalmente cinco, con grosores equiparables al de las venas secundarias mayores (Figs. 20c,d, 21a,b).

Hojas como las de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., *Sparattanthelium acreanu* Pilg., y *Pouzolzia formicaria* (Poepp.) Wedd., se desecharon como afines debido a la forma de la lámina, que difiere por su relación largo/ancho, pudiendo considerarse como lanceoladas (Fig. 19a, 21d). Por otro lado, la posición y forma de las venas intersecundarias en *Pseudoconnarus macrophyllus* (P. & E.) Radlk., y *Ziziphus amole* (Sessé & Moc.) M. C. Johnst., descartan ambos taxones (Fig. 19b, 21c).

En *Plukenetia volubilis* L., el espaciamento de las venas secundarias mayores no aumenta abruptamente de forma proximal, difiriendo con los fósiles (Fig. 20a). Sucede algo similar en *Bixa orellana* L., donde las venas secundarias tampoco

presentan un aumento abrupto proximal, además de que en esta especie, el grosor de las venas que surgen de la inserción peciolar las define como secundarias mayores, atribuyendo a la hoja una venación pinnada (Fig 19a).

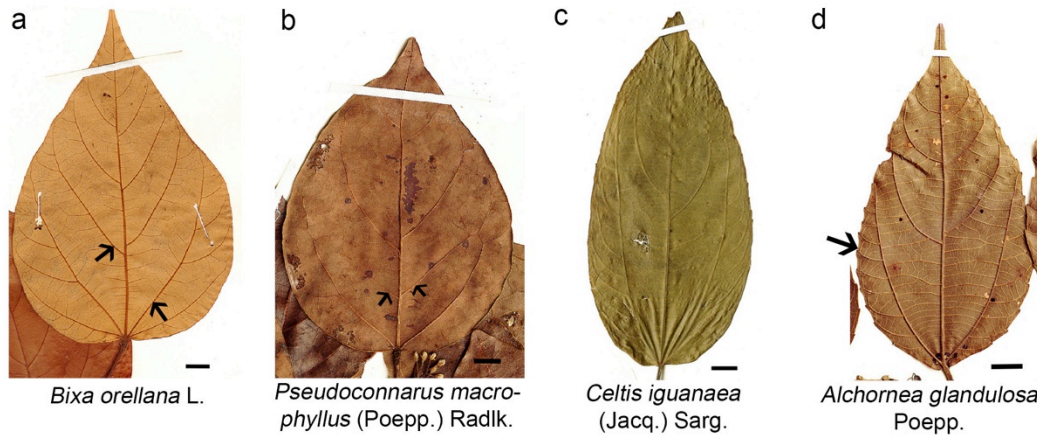


Fig. 19. ((a) Hoja de *Bixa orellana* L., se señalan dos venas secundarias mayores, el grosor de la vena inferior permite ubicarla como una vena secundaria mayor y no como una vena primaria. (b) Hoja de *Pseudoconnarus macrophyllus* (Poepp.) Radlk en la que se señalan un par de venas intersecundarias con cursos similares a los de las venas secundarias mayores. (c) Hoja de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., en la que resalta una forma lanceolada. (d) Hoja de *Alchornea glandulosa* Poepp., se enfatiza su margen dentado. Escala=10 mm.

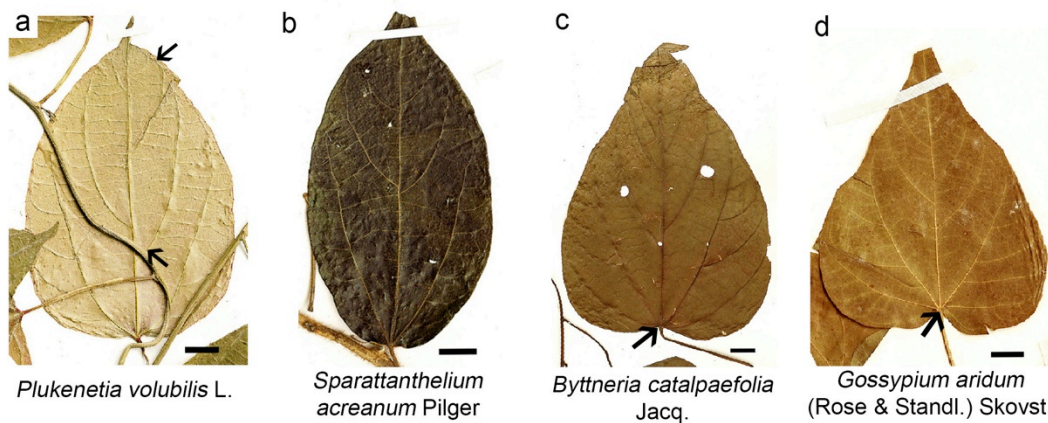


Fig. 20. (a) Hoja de *Plukenetia volubilis* L., donde se señala el curso de una vena secundaria mayor, desde su nacimiento en la mitad proximal de la hoja hasta la curvatura que realiza al dirigirse al ápice. (b) Hoja de *Sparattanthelium acreanum* Pilger, con una forma que podría definirse como elíptico-lanceolada. Hojas de (c) *Byttneria catalpaefolia* Jacq., y (d) *Gossypium aridum* (Rose & Standl.) Skovst., en ambas se señala el nacimiento de al menos cinco venas en la inserción peciolar. Escala=10 mm.

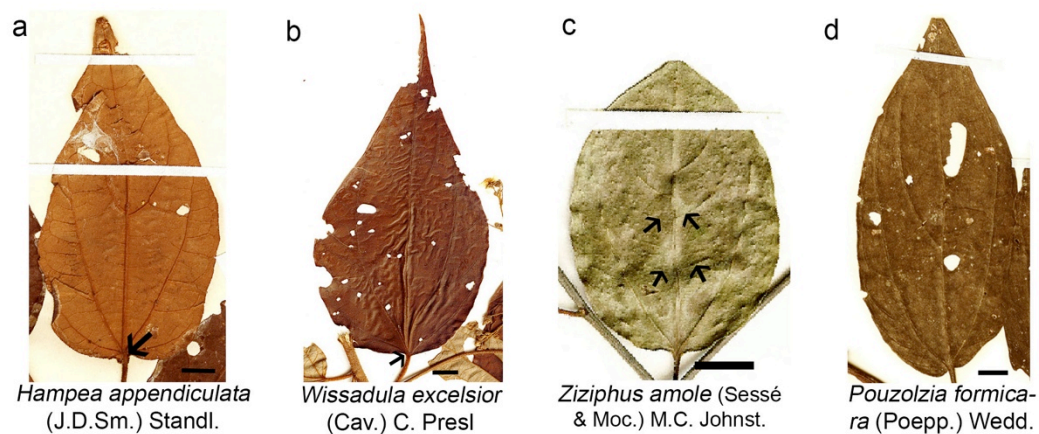


Fig. 21. Hojas de (a) *Hampea appendiculata* (J. D. Sm.) Standl., y (b) *Wissadula excelsior* (Cav.) C. Presl donde se señala el nacimiento de al menos cinco venas desde la inserción peciolar. (c) Hoja de *Ziziphus amole* (Sessé & Moc.) M. C. Johnst., en la que se señalan venas intersecundarias con cursos similares al de las venas secundarias mayores. (d) Hoja de *Pouzolzia formicaria* (Poepp.) Wedd., con una lámina lanceolada. Escala=10 mm

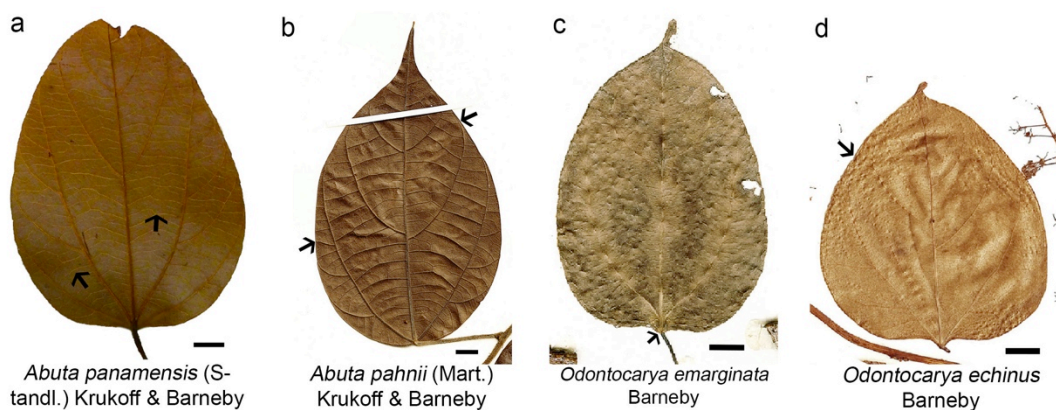


Fig. 22. (a) Hoja de *Abuta panamensis* (Standl.) Krukoff & Barneby, donde se enfatizan los cursos sinuosos y convexos de las venas secundarias interiores y terciarias. (b) Hoja de *Abuta pahinii* (Mart.) Krukoff & Barneby, la flecha inferior señala el curso caspedódromo de una vena secundaria menor, mientras que la flecha superior señala el curso caspedódromo de una de las venas secundarias mayores. (c) Hoja de *Odontocarya emarginata* Barneby, en la que se enfatiza la inserción peciolar, de la que surgen tres venas primarias y otras dos menos gruesas que podrían equipararse con venas secundarias menores o terciarias. (d) Hoja de *Odontocarya echinus* Barneby, en la que se señala el margen engrosado por la vena marginal de tipo fimbrial. Escala=10 mm.

Por otro lado, las hojas de los géneros *Odontocarya* Miers y *Abuta* Aubl., presentaron patrones de venación similares al de las improntas, tales como un patrón de venación primaria actinódroma con tres venas primarias, venas secundarias mayores y menores caspedódromas y en menor frecuencia eucamptódromas, presencia de venas secundarias interiores con cursos sinuoso y convexos que aparentan continuidad una vez atravesadas las venas laterales, y una vena fimbrial perimarginal (fig. 22). Ambos géneros coinciden en la plasticidad de su forma laminar, la cual varía entre especies e incluso en el mismo ejemplar, donde es posible encontrar distintas formas laminares que se equiparen con las de los morfotipos. Estas similitudes, sugieren la afinidad taxonómica de estos morfotipos con la familia Menispermaceae, y en particular con los géneros *Odontocarya* Miers y *Abuta* Aubl.

Datos de distribución de taxones afines a los fósiles

La Tabla 1 resume la información sobre la distribución de los taxones que se consideraron afines a los morfotipos fósiles en la sección anterior. Para cada especie se anota el tipo de vegetación reportado en el ejemplar, entre los que se incluyen: el bosque tropical perennifolio (BTP), el bosque tropical subcaducifolio (BTS) y el bosque tropical caducifolio (BTC). Además se agregaron las categorías de vegetación riparia (R) para aquellos ejemplares que eran reportados en cuerpos de agua, y de vegetación perturbada (P), para los ejemplares que fueron reportados en potreros, cafetales, huertos, campos agrícolas o acahuales.

El tipo de vegetación mayormente reportado fue el bosque tropical perennifolio, seguido por el bosque tropical subcaducifolio y la vegetación perturbada. Ninguno de los taxones enlistados se encontró registrado en el estado de Coahuila, ni reportados en matorrales xerófilos (MX).

Tabla 1. Distribución de las especies afines a los morfotipos fósiles. Se indica la familia (F) de cada especie (E), junto con su presencia (X) o ausencia en distintos tipos de vegetación. Los tipos de vegetación enlistados son: bosque tropical perennifolio (BTP), el bosque tropical subcaducifolio (BTS), el bosque tropical caducifolio (BTC), el matorral xerófilo (MX), vegetación riparia (R) y vegetación perturbada (P).

E	F	BTP	BTS	BTC	MX	R	P
Dioscorea composita Hemsl.	Dioscoreaceae	X	X	X		X	X
Dioscorea convolvulaceae Schlecht. & Cham.	Dioscoreaceae	X	X	X		X	X
Dioscorea cyanistica Donn. Sm.	Dioscoreaceae	X	X	X			X
Dioscorea mexicana Scheidw	Dioscoreaceae	X	X	X		X	X
Dioscorea remotiflora Kunth	Dioscoreaceae		X	X			X
Dioscorea subtomentosa Miranda	Dioscoreaceae		X	X		X	
<i>Abuta pahni</i> (Mart) Knuk. & Barn.	Menispermaceae	X					
<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	Menispermaceae	X	X				X
<i>Odontocarya emarginata</i> Barneby	Menispermaceae	X					
<i>Odontocarya diplobotrya</i> Diels.	Menispermaceae	X					
<i>Odontocarya echinus</i> Barneby	Menispermaceae	X					
<i>Odontocarya ulei</i> Diels	Menispermaceae	X					

Discusión

Sobre la arquitectura foliar

Al trabajar con fósiles, uno de los objetivos perseguidos mediante el uso de la arquitectura foliar es el acercamiento taxonómico de los ejemplares con algún grupo actual. Se parte del principio de que las especies vegetales poseen patrones foliares únicos que las distinguen, y por medio de los cuales pueden ser identificadas. Antes de continuar con este postulado vale la pena discutir algunos puntos relacionados con esta cuestión. Entre los primeros trabajos abocados al tema se encuentran los de Hickey (1973) y Hickey & Wolfe (1975), los cuales sugieren la posibilidad de apreciar ciertos patrones, mayoritariamente de venación, a nivel de clase e incluso orden, sin embargo los patrones establecidos suelen ser muy generales y comúnmente presentan excepciones, por la misma extensión y diversidad de los grupos tratados.

El establecimiento de patrones exigiría, por lo tanto, una descripción más detallada y el acotamiento a grupos más pequeños dentro de las mismas clases u órdenes, para que todos sus elementos sean definidos por el mismo patrón, esto sin mencionar que las clasificaciones utilizadas son anteriores a los numerosos cambios provocados por los análisis moleculares.

Al delimitar más cuidadosamente cada grupo se incrementaría el número de los mismos, y en muchos casos sería posible hallar un parecido no necesariamente correspondiente a un arreglo filogenético. Estas similitudes obligan a tratar la plasticidad del órgano en cuestión.

Con base en la experiencia obtenida de la revisión de ejemplares para este trabajo, resulta evidente la diversidad foliar intrafamiliar, intragenérica, y en algunos casos inclusive intraespecífica, lo que a su vez demuestra que la hoja por sí sola, no es la fuente de caracteres más apropiada para la formulación de hipótesis filogenéticas, sino que conviene usarse en conjunto con otros caracteres y cuidadosamente. A pesar de esto, dentro de su propia variación, cada especie posee una serie de características foliares que en conjunto es única, diferenciándola y distinguiéndola del resto. En esta situación, la arquitectura foliar resulta una

herramienta provechosa que facilita la comparación entre hojas y aumenta la exactitud al momento de identificar las improntas.

Sin embargo, sobre todo durante el trabajo con improntas, la falta de caracteres observables en las impresiones junto con la carencia de otros órganos, disminuye inevitablemente la confiabilidad de las determinaciones. Tal como sucede en este trabajo, después de comparar los morfotipos propuestos con distintos taxones, se encuentra similitud con grupos distantes filogenéticamente, pero similares en ciertos caracteres foliares, parecido que se favorece por la ausencia de más características que permitan cotejar ambas partes.

De esta forma, desentrañar la identidad de una hoja fósil se torna una tarea cuya dificultad va en aumento y que abre la puerta a la incertidumbre. En este trabajo las determinaciones finales se basaron más en aquellos caracteres no visibles en las improntas y por lo tanto probablemente ausentes, como fue la falta de venas secundarias mayores en el morfotipo 1 y la ausencia de dientes y de interiorsecundarias con cursos similares al de las venas secundarias mayores en los morfotipos 3, 4 y 5. Incuestionablemente, la falta de otros órganos y de caracteres visibles en las improntas que confirmen la ubicación taxonómica asignada, deja abierta la posibilidad de una determinación errada, pero aceptable hasta la aparición de nuevos hallazgos que la rechacen o reafirmen.

La arquitectura foliar resulta una herramienta sumamente útil que permite abordar el material fósil, principalmente cuando se tratan de impresiones de hojas solitarias, pues brinda una terminología unificada que facilita el ejercicio de comparación entre hojas, y enfatiza en aquellos caracteres que podrían ser de importancia taxonómica. El uso de este instrumento facilita la descripción de los ejemplares y ayuda al acercamiento taxonómico con grupos actuales, además de que su empleo dentro de la comunidad académica promete su refinamiento con la inclusión y unificación de nuevos caracteres.

Sobre la muestra empleada

Se estima que México contiene el 10% de la flora mundial, esta cifra ronda alrededor de las 22 mil especies de plantas vasculares, siendo en su mayoría angiospermas (Rzedowski, 1991; Villaseñor & Magaña, 2007). Si se parte de este

número podría argumentarse, y con mucha razón, que la muestra de angiospermas actuales empleadas para la comparación de los ejemplares fósiles, es muy reducida. Sin embargo, se trata solo de una muestra que brinda una idea sobre el tipo de vegetación desarrollada hace 70 Ma en el actual estado de Coahuila y sobre sus posibles afinidades taxonómicas, dejando abierta la posibilidad de nuevas sugerencias sobre los mismos temas en trabajos futuros.

Los listados florísticos revisados para este trabajo se escogieron por considerarse representativos de las zonas que abordan y sus respectivos tipos de vegetación: bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo principalmente. En cuanto a los listados de Chamela y Los Tuxtlas, aún cuando se trata de lugares en los que se realizan estudios continuamente, es importante recalcar que no dejan de ser listados preliminares que abarcan solo una fracción de la flora, por lo que por ningún motivo se deben suponer agotadas todas las opciones en la comparación de taxones pertenecientes a dichas zonas ni tipos de vegetación.

Con base en los tres listados empleados para la elección del material actual tratado, se evidenció una mayor afinidad con los bosques tropicales que con el matorral xerófilo. Entre los tipos de vegetación reportados para los taxones presentados como similares, el matorral xerófilo fue el menos frecuente, llegando a observarse una disminución del tamaño laminar en los ejemplares consultados que eran reportados en este tipo de vegetación. Esta disminución podría corresponder a una característica ecológica para evitar una pérdida excesiva de agua en ambientes más secos o con una incidencia solar más directa. Debido a que las improntas aquí presentadas, y en general aquellas reportadas en la Fm. Olmos, tienen tamaños laminares mayores a los que se observaron en los ejemplares distribuidos en matorrales xéricos, es muy probable que las hojas cretácicas no se desarrollaran bajo las condiciones propias de este tipo de ambiente, sino en ambientes más húmedos o con factores que propiciaran el surgimiento de tamaños laminares mayores.

Además, de los tres listados, el que presentó menor número de coincidencias respecto a la arquitectura foliar de sus componentes, fue el de Coahuila, lo que podría interpretarse como otro dato que descarta al matorral xerófilo como un tipo de vegetación similar al existente en ese lugar durante el Cretácico Tardío.

Vale la pena hacer otra aclaración, de la misma forma en que los listados florísticos se catalogan como preliminares, las distribuciones propuestas de las plantas consultadas en distintos tipos de vegetación, deben tomarse la misma manera, ya que se basan solamente en registros obtenidos en el herbario MEXU, sin considerar ningún otro factor. Obtener el patrón de distribución de una especie demanda la realización de un estudio completo que escapa de los objetivos de esta tesis, por lo que no se presenta.

Como último punto relacionado con la muestra empleada, se hace referencia al sesgo causado por la poca representación de ciertas especies en los herbarios consultados, ocasionando que la comparación con algunas especies se basara en un solo ejemplar, ignorando la posible variedad o plasticidad presente en la misma.

Afinidades con Menispermaceae y Dioscorea

En estudios anteriores sobre la flora presente en la Fm. Olmos, se ha sugerido la presencia de hojas de Menispermaceae (Weber, 1972; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2013). Esta tesis apoya la presencia de hojas de esta familia mediante la comparación de la arquitectura foliar, en al menos tres de los morfotipos propuestos.

La familia Menispermaceae, distribuida en regiones tropicales y subtropicales, está compuesta actualmente por plantas dioicas, comúnmente trepadoras, y menos frecuentemente árboles, el número de géneros que se le atribuye es de 70 aproximadamente, de los cuales solo 10 son reportados en la Flora de Mesoamérica, 5 en los Tuxtlas y 4 en Chamela (Pérez, 1995; Calderón, 1999; Carrillo-Reyes, 2009). La arquitectura de sus hojas puede variar considerablemente en forma y venación, dependiendo el género puede presentar hojas simples, con láminas ovadas, elípticas, oblongas, suborbiculares, cordiformes y peltadas en algunos casos; la venación puede ser actinódroma o pinnada. Revisando ejemplares de herbario pertenecientes a esta familia, fue común encontrar formas laminares distintas para la misma especie, abriendo la posibilidad de que los morfotipos podrían atribuirse tanto a taxones diferentes como al mismo. La falta de más caracteres que permita verificar alguno de estos planteamientos, valida a ambos por igual.

El patrón de venación primario fue la característica principal en la que se basó la selección de especies afines. Se eligieron aquellos taxones que presentaron formas

ovadas con margen entero, venación primaria actinódroma, venas secundarias interiores, vena perimarginal de tipo fimbrial y venación de ordenes mayores formando un retículo; mientras que la presencia de venación primaria pinnada rechazó a los géneros *Anomospermum* Miers, *Hyperbaena* Miers ex Benth., y *Orthomeme* Barneby & Krukoff. Por otro lado el surgimiento de cinco o más venas primarias junto con el desarrollo de una base peltada descartó a los géneros *Chondrodendron* Ruiz & Pavón, *Cissampelos* L., *Cocculus* D.C., *Disciphania* Eichler, y a numerosas especies de *Odontocarya* Miers.

Debido a rasgos similares en la arquitectura foliar de los dos géneros propuestos como afines, es difícil inclinarse por uno. Dentro de la familia, ambos géneros no presentan una estrecha relación filogenética ni morfológica (Ortiz *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2007), dificultando la elección y la propuesta de un intermediario entre ambos. También se abre la posibilidad de que otros géneros de la familia, que no se revisaron en este trabajo por falta de material, presenten una arquitectura foliar parecida, abriendo nuevamente la posibilidad de que se trate de un intermediario entre otros géneros.

Es interesante que a pesar de tratarse de una familia comúnmente distribuida en el territorio nacional, buena parte de las especies afines mencionadas son propias de otras zonas de Latinoamérica. Este hecho se debe en parte a la diversidad que la familia presenta en otros países, y al ineludible sesgo presente en las colecciones y bases de datos consultados. Como puede constatarse, la mayor parte de los taxones eliminados corresponde a aquellos distribuidos en México. Por otro lado, si la comparación no incluyó un mayor grupo de taxones se debió a la falta de disponibilidad de ejemplares para su examinación.

En cuanto al otro acercamiento taxonómico sugerido, la afinidad con el género *Dioscorea* L., propone el primer registro del género para la Fm. Olmos y, en general, el primer registro de la familia para el Cretácico Tardío del norte de México.

Las dioscóreas son plantas generalmente trepadoras y dioicas (Téllez, 1996; Sosa & Valdivieso, 2013). Según APG (Stevens, 2012) la familia consta de tres géneros, siendo *Dioscorea* L., el más ampliamente distribuido, principalmente en regiones tropicales y subtropicales del mundo. Sus hojas son enteras, a menudo cordadas y

con el ápice acuminado, el número de venas primarias que presenta es variable de 3 a 13, estas venas surgen de la base y se dirigen hacia el ápice formando arcos. Según los registros de recolecta del MEXU, el género *Dioscorea* L., se encuentra comúnmente cerca de cuerpos de agua o en ambientes perturbados. Es probable que en caso de tratarse de una dioscórea, esta pudiera presentarse en condiciones similares a las de sus representantes contemporáneos, ya fuera en el hábito como una trepadora o en cuanto al ambiente creciendo junto a cuerpos de agua.

Referente a la arquitectura foliar del género, ésta se caracteriza por ser similar entre las especies que lo componen, por lo que sin la presencia de más órganos de la planta, su determinación no se puede refinar.

Resulta satisfactorio que las determinaciones propuestas correspondan a taxones de distribución tropical que actualmente es posible encontrar en el territorio nacional. Mediante este acercamiento taxonómico, se sustenta la hipótesis propuesta al inicio de este trabajo, aportando pruebas que apoyan el establecimiento de ambas familias en el país desde finales del Cretácico. Además también se apoya la propuesta de una influencia boreal cretácica en el origen de las vegetaciones actuales, explicación en la que aún falta la inclusión de numerosos factores y elementos importantes del periodo, como la extinción masiva que define su final.

En tanto al morfotipo 2, es muy probable que la dificultad presentada en su asignación taxonómica se deba al tamaño de la muestra empleada y a la conservación del material. Sin embargo, no debe rechazarse la idea de que pertenezca a un taxón no representado actualmente, sobre todo por la alta diversificación de angiospermas característica del Cretácico, la cual desembocó en un sin fin de formas, muchas de las que probablemente no fueron exitosas para llegar a nuestros días.

Otros registros fósiles

Considerando el registro palinológico, la flora del Cretácico Tardío en el norte de México debe concebirse con dos tipos de vegetación bien diferenciadas en oriente y occidente (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2000; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Sin embargo, al momento de acudir al registro macrofósil reportado, no es sencillo hacer la misma distinción. En la fig. 4 se muestran los distintos registros de macrofósiles

determinados en cuatro formaciones cretácicas del norte del país. Tres de estas formaciones se encuentran geográficamente cercanas (Fig. 4), mientras que la cuarta (Fm. Tarahumara) es la más alejada, encontrándose en el estado de Sonora. Aludiendo a su acomodo geográfico, podría inferirse que la formación más alejada representa a un tipo de vegetación y las otras tres otro tipo, correspondiendo a las vegetaciones del occidente y oriente respectivamente. Dejando de lado esta división florística, se presenta una breve revisión sobre la distribución actual de las familias de los taxones reportados en las formaciones mencionadas.

Según el tipo de distribución propio de cada familia, se distinguen tres grupos; en el primero se incluyen familias de distribución típicamente tropical, el segundo incluye a familias con distribución tanto tropical como templada, y el tercer grupo reúne aquellas familias de distribución principalmente templada. Además, se suma un cuarto grupo, segregado por contener familias acuáticas.

Las familias de distribución tropical son la mayoría, entre éstas se encuentran: Chloranthaceae, con distribución pantropical (Calderón, 2006); Lauraceae, con distribución mayormente tropical y subtropical (van der Werff & Lorea, 1997; Lorea-Hernández & Jiménez-Pérez, 2010); Arecaceae, con distribución mundial pero principalmente en regiones intertropicales (Quero, 1994, 2004), Myrtaceae, distribuida principalmente en zonas tropicales y subtropicales del mundo (Sánchez-Vindas, 1990); Phytolaccaceae presente en Sudamérica, Norteamérica y en porciones tropicales y subtropicales de otros continentes (Rzedowski & Calderón, 2000); Anacardiaceae y Burseraceae, ambas con distribución pantropical (Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992; Medina-Lemos, 2008; Medina-Lemos & Fonseca, 2009); Moraceae y Melastomataceae, también con distribución predominantemente tropical (Almeda, 1993; Todzia, 1995; Ibarra-Manríquez & Sinaca, 1997; Carvajal, 2007; González-Castañeda & Ibarra-Manríquez, 2012), y Araliaceae, que a pesar de contar con representantes en zonas templadas, se distribuye ampliamente en regiones tropicales (López, 1993). La familia Proteaceae, por su parte, se puede encontrar distribuida en los trópicos del hemisferio sur (Stevens, 2012).

Siguen en número las familias reportadas tanto en zonas tropicales como templadas, tal es el caso de Magnoliaceae, distribuida en regiones tropicales y templadas de Asia y América (Hernández-Cerda, 1980); Platanaceae (Carranza,

1994); Rhamnaceae (Fernández, 1996); Malvaceae, principalmente en regiones tropicales y subtropicales pero con algunos géneros característicos de zonas templadas (Fryxell, 1992); Boraginaceae, en zonas tropicales y templadas de todo el mundo (Lira-Charco & Ochoterena, 2012).

El grupo compuesto por familias típicas de zonas templadas, pero que siguen presentándose en los trópicos, es el de menor tamaño, se compone por la familia Betulaceae, distribuida principalmente en regiones templadas septentrionales y menos frecuentemente en zonas montañosas tropicales (Nee, 1981; Carranza & Madrigal, 1995); y la familia Cornaceae distribuida principalmente en regiones templadas del norte y unas cuantas en los trópicos (Sosa, 1978).

Recordando que el Cretácico es un periodo en el que imperan altas temperaturas, no es de extrañar que la mayoría de las familias reportadas sean típicas de los trópicos. Estos registros a su vez, son un indicativo de la existencia de un ambiente tropical. Sin embargo, el número total de registros aquí presentados, su propuesta taxonómica y la generalidad de la distribución atribuida a cada familia, obligan a tomar esta argumentación de manera cuidadosa.

El registro de plantas acuáticas es otro hecho interesante, pues podría tratarse de una pista fundamental en la reconstrucción paleoflorística de la zona, la cual obliga a recordar la postulación de un sistema deltaico como el tipo de ambiente desarrollado en la Fm. Olmos. Entre las familias que forman el grupo de plantas acuáticas se encuentran: Ceratophyllaceae, Nelumbonaceae y Halograceae.

Entre los componentes del registro fósil de la Formación Olmos (fig. 4), resaltan dos familias cuya distribución no es típica de México, se trata de la familia Musaceae, cuya distribución original se estima en África, el sureste asiático, las Filipinas y el norte de Australia (Stevens, 2012) y de la familia Strelitziaceae, nativa de Sudamérica, el sur de África y Madagascar (Stevens, 2012). Ambos registros obligan a considerar las relaciones paleogeográficas y filogenéticas de las dos familias, recalando sobre todo la influencia florística de otras partes del mundo en el surgimiento de la flora de México tal como la conocemos hoy en día.

También es importante resaltar que todos los registros que se reportan para la Formación Olmos, constituyen valiosas aportaciones al trabajo comenzado por el Dr.

Reinhard Weber, quien además de haber registrado varias angiospermas en la formación, reportó la presencia de coníferas, helechos acuáticos y helechos terrestres.

La vegetación en sistemas acuáticos

El tipo de sedimentos presentes en la Fm. Olmos señala la existencia de un ambiente de transición que ha sido interpretado como un sistema deltaico con zonas pantanosas y planicies de inundación, que a su vez favorecieron la fosilización de distintos organismos y la formación de los yacimientos carboníferos que caracterizan la zona actualmente (Cuevas, 1984; Corona-Esquivel *et al.*, 2006; González-Sánchez *et al.*, 2007; Estrada-Ruiz *et al.*, 2013).

La vegetación desarrollada en sistemas deltaicos puede ser muy diversa. En general, todas las comunidades vegetales que crecen ligadas a los ambientes acuáticos se manifiestan de forma variada, además, se trata de comunidades poco estudiadas que han sido difíciles de definir por encontrarse dispersas y ocupar superficies limitadas (Rzedowski, 1978; Ocaña & Lot, 1996).

Alrededor de un ambiente acuático es común encontrar distintos tipos de comunidades, compuestas principalmente por monocotiledóneas, manglares, plantas flotantes, herbáceas anfibias o subacuáticas y plantas leñosas (Huerta M., 1978). De esta forma, en un ambiente de transición como podría serlo un sistema deltaico con planicies de inundación, se establece un conjunto complejo de comunidades que coexisten en un ambiente fluctuante dónde el nivel del agua varía continuamente provocando un cambio en las condiciones ambientales que favorece la mezcla entre elementos de distintas comunidades.

Partiendo del principio de actualismo biológico, se plantea que hace 70-80 Ma los ambientes acuáticos también presentaban distintas comunidades vegetales coexistiendo unas con otras. Siguiendo esta misma línea, los registros encontrados para las formaciones mencionadas anteriormente podrían corresponder a distintos tipos de comunidades desarrolladas en los alrededores de un sistema deltaico. Estas comunidades pudieron desarrollarse independientemente y bien diferenciadas unas de otras, o de forma mezclada. Este último punto es difícil de aclarar, ya que al tratarse de la desembocadura de un río con numerosos brazos cambiantes que arrastran sedimento a su paso, el transporte de los restos orgánicos fue muy probable.

Por lo tanto, el registro florístico de la Fm. Olmos podría corresponder a una muestra de distintas comunidades vegetales desarrolladas junto a un sistema deltaico. Las maderas halladas en la Fm. Olmos atribuidas a la familia Arecaceae, junto con las de la Fm. Cerro de Pueblo, también interpretada como un ambiente deltaico (Estrada-Ruiz *et al.*, 2013) podrían provenir de algún tipo de palmar inundable o comunidades similares; y de la misma manera el resto de los registros, sobre todo el de plantas acuáticas en la Fm. Cerro del Pueblo (Estrada-Ruiz *et al.*, 2009b), apoyan la existencia de vegetación aledaña a cuerpos de agua.

Selvas cretácicas

La carencia de anillos de crecimiento como características común entre las maderas fósiles presentes en las formaciones cretácicas del norte del país (Estrada-Ruiz *et al.*, 2013), apoya la existencia de un clima tropical sin estacionalidad marcada, por esta razón la vegetación también ha sido interpretada como la de una selva tropical húmeda, que bien podría ser análoga al bosque tropical perennifolio o incluso al bosque tropical subcaducifolio.

Es interesante señalar que la distribución actual de ambos bosques tropicales se restringe prácticamente al sur y sureste de México, extendiéndose por Centroamérica y Sudamérica, mientras que, actualmente en el estado de Coahuila, predomina el matorral xerófilo y en las zonas altas se encuentran bosques de pino y encino. Suponer la existencia de un bosque tropical húmedo en el norte del territorio durante el Cretácico, contrasta notoriamente con el tipo de vegetación actual, incluso anima a considerar un origen boreal de las selvas tropicales húmedas coetáneas, al menos en el país (Lavin & Luckow, 1993). Sin embargo se trata de un periodo de tiempo en el que Norteamérica y Sudamérica estaban separados, y una buena porción del territorio nacional junto con Centroamérica estaban cubiertos por mares. Además de que no se toma en cuenta la vegetación cretácica que se desarrollaba al mismo tiempo en la porción emergida del sur de México, en dónde también se han reportado numerosos hallazgos de angiospermas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Por lo que en lugar de sostener un origen boreal, se hablaría de una influencia boreal, comprobable gracias

a la presencia de taxones en el registro fósil que siguen siendo comunes en los bosques tropicales actuales.

Esta influencia boreal se refiere a que en norte del continente, en las selvas cretácicas, hubo varios procesos de diversificación de familias tropicales que poco a poco fueron expandiéndose hacia el sur conforme el resto del continente fue emergiendo (Lavin & Luckow, 1993). Con el paso del tiempo, decenas de millones de años, en el norte del país se produjo un proceso de desertificación que pasó por un gradiente desde un ecosistema húmedo a otro más seco. Mientras tanto la vegetación proveniente del norte del continente se mezcló con la que se desarrollaba en el sur del país, prevaleciendo los elementos florísticos típicos de las selvas tropicales húmedas, que actualmente están restringidas en la parte sur del territorio nacional. Por lo tanto, se considera que la flora tropical húmeda actual contiene elementos cretácicos que derivan también del norte de México, no solo del sur, enfatizando de esta manera una influencia boreal durante el origen de las selvas tropicales húmedas actuales.

La generalidad del planteamiento anterior obliga a considerar varios aspectos geológicos, climáticos y temporales que aún faltan por estudiar. Por ejemplo, no se considera la influencia que pudo representar el surgimiento de las diferentes cadenas montañosas que moldearon el territorio nacional, ni los cambios climáticos acontecidos durante el Cenozoico. Por otro lado, la presencia de restos de plantas cuya distribución no es típica de México plantea otras incógnitas, y a la vez pistas sobre la procedencia y edad de ciertos linajes. Se evidencia la conexión entre ciertos elementos de la flora cretácica del norte del territorio con la de otros continentes, dejando abierto un debate sobre posibles centros de origen y extinciones posteriores que culminaran en una distribución redictual (Lavin & Luckow, 1993).

Con base en el principio de actualismo biológico se sostiene que el clima pudo haber sido similar al que se presenta en un bosque tropical perennifolio, propiciando una vegetación siempre verde. Es importante aclarar que a pesar de que se trata de comparar el tipo de vegetación que existió con el de las selvas tropicales húmedas actuales, las selvas cretácicas del norte de México fueron ecosistemas únicos con elementos propios que las definían, muchos de los cuales probablemente se

encuentren extintos hoy en día pero desempeñaban papeles ecológicos análogos al de las especies actuales desarrolladas en estos hábitats.

Uno de los puntos cruciales en el conocimiento y entendimiento de esta vegetación cretácica es su cercanía temporal con la extinción masiva sucedida a finales del Mesozoico, conocida también como el límite K/T (Cretácico/Terciario) o K/Pg (Cretácico/Paleógeno). Esta extinción pudo significar un punto crucial en la historia botánica al favorecer el dominio de las angiospermas en la flora mundial, pues como ha sido reportado (Johnson & Hickey, 1990; Wing *et al.*, 1993), antes del límite K/T otros grupos de plantas son los dominantes en la composición florística, proporción que va cambiando a favor de las angiospermas conforme se acerca el límite.

Como toda extinción, la de finales del Cretácico implicó un cuello de botella. Para las plantas esto favoreció la radiación de un grupo: el de las angiospermas. Mientras que los otros grupos de plantas, hasta entonces dominantes, se extinguieron o se vieron notoriamente disminuidos, las angiospermas se vieron favorecidas ya que se diversificaron y conquistaron números ambientes desplazando a otras especies. Esta radiación ya era inminente en el Cretácico (Friis *et al.*, 2005, 2006), por lo que todos los registros que han sido reportados para el Cretácico Tardío de México también deben verse como parte de un proceso de radiación que desembocó en todas las plantas que hoy pueblan el mundo.

Panorama actual

La exuberancia que distingue al bosque tropical perennifolio, lo vuelve el mejor candidato en la comparación con las selvas cretácicas. Para entender y brindar explicaciones sobre las selvas pasadas es indispensable conocer las selvas presentes, pues solo al entender sus aspectos ecológicos, biogeográficos y florísticos, las selvas modernas nos permitirán dar un vistazo a la vegetación de otro tiempo.

El bosque tropical perennifolio es un ecosistema complejo formado por distintas asociaciones vegetales, a menudo se describe como una vegetación con presencia permanente de agua, cuya temperatura promedio mensual no desciende de los 18 °C, y dónde el estrato arbóreo mayor supera los 30 o hasta 40 m. La complejidad del ecosistema ha llevado a varios investigadores a subdividirlo, por lo que el término

puede abarcar o considerarse equivalente al de selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia o selva alta subperennifolia propuestos por Pennington & Sarukhán (1998), entre otras equivalencias que considera y presenta Rzedowski (1978) en su síntesis de la vegetación de México.

Otra característica de estos bosques es la riqueza de especies que contiene, volviéndolo un ecosistema muy importante desde el punto de vista biológico, ecológico e inclusive económico, por los recursos naturales que provee, los servicios ecosistémicos que brinda y toda la vida que alberga. Además de que debido a su diversidad, se consideran ecosistemas altamente productivos con una gran capacidad para fijar carbón (Escobar & Maass, 2008), característica que corresponde con los actuales yacimientos de carbón ubicados y datados en la misma zona y tiempo en el que se plantea el desarrollo de las selvas cretácicas.

Rzedowski (1978) estima que este tipo de flora ocupa actualmente el 11% del territorio, mientras que Challenger & Soberón (2008) la ubican en alrededor del 9.1% del país, porcentaje que va en descenso. Como constan las cifras, se trata de un tipo de vegetación poco representado en México, cuya área total de distribución se encuentra amenazada principalmente por la tala excesiva y el cambio de uso de suelo con fines agrícolas o ganaderos. Este dato nos obliga a prestar mayor atención a estos ecosistemas, de los cuales aún falta mucho por entender, y a emprender acciones de restauración y fomento para la conservación de los mismos, pues además de su importancia actual por la diversidad que poseen, los recursos naturales que proveen y los servicios ecológicos que brindan, este tipo de ecosistemas son una ventana al pasado.

Conclusiones

La arquitectura foliar es una herramienta útil para el trabajo paleobotánico, pues unifica y propone una serie de caracteres que facilitan la descripción de las hojas fósiles, acercándonos a una posible determinación.

Este trabajo, dedicado a los fósiles de la Formación Olmos constituye una aportación al estudio iniciado por el Dr. Reinhard Weber en la década de los setentas. Las afinidades propuestas en este trabajo confirman la presencia de hojas de la familia Menispermaceae en la Fm. Olmos, sugerida con anterioridad (Weber, 1972; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2013). En especial se resalta la similitud con los géneros *Abuta* Aubl. y *Odontocarya* Miers. Se considera que aún es necesaria la revisión de otros géneros de la misma familia para refinar la determinación. Por otro lado, el género *Dioscorea* L. propone el primer registro de la familia Dioscoreaceae en el Cretácico Tardío del norte de México. Es probable que ambas familias se encontraran representadas como elementos florísticos comunes en el territorio nacional desde el Cretácico Tardío, por lo que es en este periodo en el que se designa el tiempo mínimo de presencia de ambas familias. Los registros reportados apoyan una hipótesis de influencia boreal en el origen de las selvas tropicales húmedas actuales. Se contempla que los datos referentes a la ubicación taxonómica de las hojas fósiles se incluirán en una próxima publicación.

En cuanto al resto de los registros referidos para el Cretácico Tardío del norte del país, la mayoría tiene representantes modernos distribuidos en el territorio, solo las familias Musaceae y Strelitziaceae se distribuyen comúnmente fuera de México, resaltando la relación con la flora de otros puntos del mundo.

Referencias

Bibliografía citada

- AGUAYO, J. E., & TRÁPAGA, R. 1996. Geodinámica de México y minerales del mar. México: FCE.
- ALMEDA, F. 1993. Melastomataceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 36. Instituto de Ecología, A. C.
- BELL, C.D., SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97: 1296–1303.
- BLAKEY, R. 2011. Colorado Plateau Geosystems. Consultado el 20 de Marzo de 2014 desde <http://cpgeosystems.com/paleomaps.html>
- CALDERÓN, G. 1999. Menispermaceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 13. Instituto de Ecología, A. C.
- CALDERÓN, G. 2006. Chloranthaceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 7. Instituto de Ecología, A. C.
- CALVILLO-CANADELL, L., & CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S.. 2007. Reproductive Structures of Rhamnaceae From the Cerro Del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, México. *American journal of botany* 94: 1658–1669.
- CARVAJAL, S. 2007. Moraceae. *In* J. Rzedowski, and G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 59. Instituto de Ecología, A. C.
- CARRANZA G., E. 1994. Platanaceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 7. Instituto de Ecología, A. C.
- CARRANZA G., E., & MADRIGAL S., X. 1995. Betulaceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 22. Instituto de Ecología, A. C.
- CARRILLO-REYES, P. 2009. Menispermaceae. *In* R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 10. Instituto de Biología. UNAM.
- CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S., ESTRADA-RUIZ, E. & PÉREZ-HERNÁNDEZ, B.R. 2008. Phytolaccaceae Inflorescence From Cerro Del Pueblo Formation, Upper Cretaceous (Late Campanian), Coahuila, México. *American journal of botany* 95: 77–83.

CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S., GONZÁLEZ-TORRES, E.A. & CALVILLO-CANADELL, L. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana* 100: 317–350.

CHALLENGER, A., & SOBERÓN, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. *In Capital natural*. Vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*, pp. 87-108. México: CONABIO.

CHESTER, A. 1947. An introduction to paleobotany. E. U.: McGraw-Hill Book Company. Pp. 433.

CORONA-ESQUIVEL, R., TRITLLA, J., BENAVIDES-MUÑOZ, M.E., PIEDAD-SÁNCHEZ, N. & FERRUSQUA-VILLAFRANCA, I. 2006. Geología, estructura y composición de los principales yacimientos de carbón mineral en México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 57: 141–160.

CUEVAS L., A. 1984. Análisis de subsidencia e historia térmica en la Cuenca de Sabinas, noreste de México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*. 36: 56–100.

ESCOBAR, E., & MAASS, M. 2008. Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas. *In Capital natural de México*. Vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*, pp. 161-189. México: CONABIO.

ESTRADA-RUIZ, E. 2009a. Reconstrucción de los ambientes de depósito y paleoclima de la región de Sabinas-Salttillo, Coahuila, on base en plantas fósiles del Cretácico Superior. Tesis de Maestría. UNAM. Pp. 261.

ESTRADA-RUIZ, E., CALVILLO-CANADELL, L. & CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. 2009b. Upper Cretaceous aquatic plants from Northern Mexico. *Aquatic Botany* 90: 282–288.

ESTRADA-RUIZ, E., MARTÍNEZ-CABRERA, I., CALLEJAS-MORENO, H. J. & UPCHURCH, G.R. JR 2013. Floras Tropicales Cretácicas del Norte de México y su relación con floras del centro-sur de América del Norte. *Polibotánica* 36: 41–61.

ESTRADA-RUIZ, E., MARTÍNEZ-CABRERA, H.I. & CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. 2007. Fossil woods from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145: 123–133.

FERNÁNDEZ, R. 1996. Rhamnaceae. *In* J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 68. Instituto de Ecología, A. C.

FRIIS, E.M., DOYLE, J. A., ENDRESS, P.K. & LENG, Q. 2003. Archaeofructus--angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends In Plant Science* 8: 369–73.

FRIIS, E.M., PEDERSEN, K.R. & CRANE, P.R. 2005. When Earth started blooming: insights from the fossil record. *Current opinion in Plant Biology* 8: 5–12.

- FRIIS, E.M., PEDERSEN, K.R. & CRANE, P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 251–293.
- FRYXELL, P.A. 1992. Malvaceae. In V. Sosa [ed.], *Flora de Veracruz*, 255. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- GILMOUR, I. 2003. The end of an era. In P. Skelton, R. A. Spicer, S. P. Kelley, I. Gilmour, & P. Skelton (Ed.), *The cretaceous world*. pp. 283-310. New York, USA: The Open University.
- GONZÁLEZ-CASTAÑEDA, N. & IBARRA-MANRÍQUEZ, G. 2012. Moraceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 40. Instituto de Biología. UNAM, México.
- GONZÁLEZ-SÁNCHEZ, F., PUENTE-SOLÍS, R., GÓNZALEZ-PARTIDA, E. & CAMPRUBÍ, A. 2007. Estratigrafía del noreste de México y su relacion con los yacimientos estratoligados de fluorita, barita, celestina y Zn-Pb. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIX: 43–62.
- HERNÁNDEZ-CERDA, M. E. 1980. Magnoliaceae. In A. Gómez-Pompa, & V. Sosa [eds.], *Flora de Veracruz*, 17. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- HICKEY, L. J. 1973. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *American Journal of Botany* 60: 17.
- HICKEY, L.J. & DOYLE, J. A. 1977. Early cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *The Botanical Review* 43: 1–105.
- HICKEY, L.J. & WOLFE, J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 538–589.
- HUERTA M. L. 1978. Vegetación marina litoral. In J. Rzedowsky, *Vegetación de México*. pp. 328-348. México: Limusa.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & SINACA C., S. 1997. Fanerógamas. In E. González Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia natural de los Tuxtlas*. pp. 162-174. México: Instituto de Biología. UNAM.
- JOHNSON, K. R. 1992. Leaf-fossil evidence for extensive floral extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary, North Dakota, USA. *Cretaceous Research* 13: 91–117.
- JOHNSON, K. R. & HICKEY, L.J. 1990. Megafloal change across the Cretaceous/Tertiary boundary in the northern Great Plains and Rocky Mountains , U. S. A. *Geological Society of America* 247: 433–444.

LAVIN, M., AND M. LUCKOW. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* .80: 1–14.

LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 1999. Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington: Smithsonian Institution. Pp. 67.

LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York: Cornell University. Pp. 190.

LIRA-CHARCO, E.M. & OCHOTERENA, H. 2012. Boraginaceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 105. Instituto de Biología. UNAM.

LÓPEZ F., A.R. 1993. Araliaceae. In J. Rzedowski, and G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 16. Instituto de Ecología, A. C.

LÓPEZ-RAMOS, E. 1981. Paleogeografía y tectónica del Mesozoico en México. *Revista del Instituto de Geología*, UNAM 5: 158–177.

LOREA-HERNÁNDEZ, F. G. & JIMÉNEZ-PÉREZ, N. 2010. Lauraceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 21. Instituto de Biología. UNAM.

LOTT, E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. In F. Noguera, J. Vega Rivera, A. García Aldrete, & M. Quesada Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela*. pp. 99-136. México: Instituto de Biología. UNAM.

MAGALLÓN, S. & CASTILLO, A. 2009. Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany* 96: 349–65.

MARTINI, M., & FERRARI, L. 2011. Style and chronology of the Late Cretaceous shortening in the Zihuatanejo area (southwestern Mexico): Implications for the timing of the Mexican Laramide deformation. *Geosphere* 7: 1469–1479.

MAUSETH, J. D. 1998. *Botany. An introduction to plant biology*. Jones and Bartlett Publishers. Massachusetts. USA. Pp. 794.

MCELWAIN, J.C., WILLIS, K.J. & LUPIA, R. 2003. Cretaceous CO₂ decline and the radiation and diversification of angiosperms. *A History of Atmospheric CO₂ and its Effects on Plants, Animals and Ecosystems*. Pp. 133–165.

- MEDINA-LEMONS, R. 2008. Burseraceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 82. Instituto de Biología. UNAM.
- MEDINA-LEMONS, R. & FONSECA, R.M. 2009. Anacardiaceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 71. Instituto de Biología. UNAM.
- MELÉNDEZ, B. 1999. *Tratado de paleontología*. Tomo 1. España: Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Pp. 461.
- MÉNDEZ-CÁRDENAS, J.P., CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. & CALVILLO-CANADELL, L. 2013. Importancia de *Paraphyllanthoxylon* en el reconocimiento de plantas en el Cretácico de Coahuila, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 135–149.
- Miller, K.G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, J.D., Mountain, G.S., Katz M.E., Sugarman, P.J., *Et Al.* 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science* (New York, N.Y.) 310: 1293–8.
- MONTEIRO, F.M., PANCOST, R.D., RIDGWELL, A. & DONNADIEU, Y. 2012. Nutrients as the dominant control on the spread of anoxia and euxinia across the Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event (OAE2): Model-data comparison. *Paleoceanography* 27: 1-17.
- MORENO, N. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Xalapa, Veracruz, México: Compañía Editorial Continental. Pp. 300.
- NEE, M. 1981. Betulaceae. In A. Gómez-Pompa, & V. Sosa [eds.], *Flora de Veracruz*, 23. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- OCAÑA, D. & LOT, A. 1996. Estudio de la vegetación acuática vascular del sistema fluvio-lagunar-deltaico del Río Palizada en Campeche, México. *Anales Instituto de Biología, UNAM* 67: 303–327.
- ORTIZ, R.D.C., KELLOGG, E. A. & VAN DER WERFF, H. 2007. Molecular phylogeny of the moonseed family (Menispermaceae): Implications for morphological diversification. *American Journal of Botany* 94: 1425–1438.
- PADILLA Y SÁNCHEZ, R.J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* LIX: 19–42.
- PENNINGTON, T. D. & SARUKHÁN, J. 1998. *Árboles tropicales de México*. México: Fondo de Cultura Económica. UNAM.

PERALTA M., E. 2009. Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. UNAM. Pp. 77.

PÉREZ C., E. 1995. Menispermaceae. In V. Sosa [ed.], *Flora de Veracruz*, 44. Instituto de Ecología, Xalapa.

PIEN, S., WYRZYKOWSKA, J., MCQUEEN-MASON, S., SMART, C. & FLEMING, A. 2001. Local expression of expansin induces the entire process of leaf development and modifies leaf shape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 11812–11817.

QUERO, H.J. 1994. Arecaceae. In R. Lemos-Medina [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 10. Instituto de Biología. UNAM.

QUERO, H.J. 2004. Palmae. In J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 29. Instituto de Ecología, A. C.

RAMÍREZ, J.L. & CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. *GEOS, Unión Geofísica Mexicana* 433–444.

RAVEN, P. H., EVERT, R. F., & EICHHORN, S. E. 1999. *Biology of plants*. W. H. Freeman and Company Worth Publishers. New York. USA. Pp. 944.

REINHARDT, D. & KUHLEMEIER, C. 2002. Plant architecture. *EMBO reports* 3: 846–851.

RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. Pp. 505

RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3–21.

RZEDOWSKI, J. & GUEVARA-FÉFER, F. 1992. Burseraceae. In J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 46. Instituto de Ecología, A. C.

RZEDOWSKI, J., & CALDERÓN, G. 2000. Phytolaccaceae. In J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 31. Instituto de Ecología, A. C.

SÁNCHEZ-VINDAS, P.E. 1990. Myrtaceae. In A. Gómez-Pompa, & V. Sosa [eds.], *Flora de Veracruz*, 49. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.

SCHULTE, P., ALEGRET, L., ARENILLAS, I., ARZ, J. A., BARTON, P.J., BOWN, P. R., BRALOWER, T. J., CHRISTESON, G.L., CLAEYS, P., COCKELL, C.S., COLLINS, G.S., DEUTSCH, A., GOLDIN, T.J., GOTO, K., GRAJALES-NISHIMURA, J.M., GRIEVE, R.A.F., GULICK, S., JOHNSON, K.R., KIESSLING, W., KOEBERL, C., KRING, D.A., MACLEOD, K.G.,

MATSUI, T., MELOSH, J., MONTANARI, A., MORGAN, J.V., NEAL, C.R., NICHOLS, D.J., NORRIS, R.D., PIERAZZO, E., RAVIZZA, G., REBOLLEDO-VIEYRA, M., REIMOLD, W., ROBIN, E. SALGE, T., SPEIJER, R.P., SWEET, A.R., URRUTIA-FUCUGAUCHI, J., VAJDA, V., WHALEN, M.T. & WILLUMSEN S. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* (New York, N.Y.) 327: 1214–1218.

SINHA, N. 1999. Leaf Development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 419–446.

SKELTON, P. 2003a. Introducing to the cretaceous. In P. Skelton, R. A. Spicer, S. P. Kelley, I. Gilmour, & P. Skelton (Ed.), *The cretaceous world*. Cambridge University Press. New York. USA. pp. 9-41.

SKELTON, P. 2003b. The mobile paleogeographical framework. In P. Skelton, R. A. Spicer, S. P. Kelley, I. Gilmour, & P. Skelton (Ed.), *The cretaceous world*. Cambridge University Press. New York. USA. pp. 43-63.

SOSA, V. 1978. Cornaceae. In A. Gómez-Pompa, & V. Sosa [eds.], *Flora de Veracruz*, 14. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.

SOSA, V. & VALDIVIESO, I.G. 2013. Familia Dioscoreaceae. In J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 38. Instituto de Ecología, A. C.

SPICER, B. 2003. Changing climate and biota. In P. Skelton, R. A. Spicer, S. P. Kelley, I. Gilmour, & P. Skelton (Ed.), *The cretaceous world*. Cambridge University Press. New York. USA. pp. 85-162.

STEVENS, P. F. 2012. Consultado de marzo a junio de 2014 desde Angiosperm Phylogeny Website: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

TÉLLEZ, O. 1996. Dioscoreaceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 13. Instituto de Biología. UNAM, México.

TODZIA, C.A. 1995. Melastomataceae. In R. Medina-Lemos [ed.], *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, 12. Instituto de Biología. UNAM.

TORRES-RODRÍGUEZ, E., MONTELLANO-BALLESTEROS, M., HERNÁNDEZ-RIVERA, R. & BENAMMI, M. 2010. Dientes de terópodos del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 72–83.

VALENCIA-MORENO, M. & ORTEGA-RIVERA, A. 2011. Cretácico tardío-Eoceno medio en el noroeste de México: Evolución del arco magmático continental y su contexto geodinámico (Orogenia Laramide). In T. Calmus [ed.], *Panorama de la geología de Sonora, México*, 1–26. UNAM, Instituto de Geología.

VAN DER WERFF, H. & F. LOREA. 1997. Lauraceae. In J. Rzedowski, & G. Calderón [eds.], *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, 58. Instituto de Ecología, A. C.

VÁZQUEZ R., M. A. 2015. Infrutescencia permineralizada de la Formación Cerro del Pueblo del Cretácico Superior, Coahuila, México: Proteales. Tesis de licenciatura. UNAM.

VILLANUEVA-AMADOZ, U., CALVILLO-CANADELL, L. & CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S. 2014. Síntesis de los trabajos paleobotánicos del Cretácico en México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66: 97–121.

VILLARREAL Q., J.Á. 2001. Flora de Coahuila. In *Listados Florísticos de México*. México. D. F. Pp. 139.

VILLASEÑOR, J. & MAGAÑA, P. 2007. *La diversidad de plantas vasculares en México*. Revista Ciencia y Desarrollo , 33 (203), 6-11.

WANG, W., WANG, H.C. & CHEN, Z. D. 2007. Phylogeny and morphological evolution of tribe Menispermeae (Menispermaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 141–154.

WEBER, R. 1972. La vegetación Maastrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 33: 5–19.

WIKSTRÖM, N., SAVOLAINEN, V. & CHASE, M. W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 268: 2211–2220.

WING, S.L., HICKEY, L. J. & SWISHER, C. C. 1993. Implications of an exceptional fossil flora for Late Cretaceous vegetation. *Letters to Nature* 363: 342–344.

Otros recursos electrónicos

DEPARTMENT OF PALEOBIOLOGY. SMITHSONIAN INSTITUTION. GEOLOGIC TIME. THE STORY OF A CHANGING EARTH. (<http://paleobiology.si.edu/geotime/main/htmlversion/cretaceous1.html>). Consultada en enero de 2015.

INTERNATIONAL COMMISSION ON STRATIGRAPHY. INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART. (<http://www.stratigraphy.org>). Actualizada en 2014. Consultada en marzo de 2014.

KEW HERBARIUM CATALOGUE. KEW ROYAL BOTANICAL GARDEN. (<http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do>) Consultada de enero a marzo de 2014.

MODERN CLEARED LEAF PHOTOS DATABASE. UNIVERSITY OF CALIFORNIA MUSEUM OF PALEONTOLOGY. (http://ucmpdb.berkeley.edu/photos/cleared_leaf.html). Actualizada en 2014. Consultada en enero de 2014.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. BASES DE DONNÉES DE COLLECTIONS. (<http://coldb.mnhn.fr/colweb/form.do?model=SONNERAT.wwwsonnerat.wwwsonnerat.wwwsonnerat>). CONSULTADA DE ENERO A JUNIO DE 2014.

PALEOBOTANY PROJECT. DENVER MUSEUM OF NATURE & SCIENCE. <http://www.paleobotanyproject.org/default.aspx>. Actualizado en 2011. Consultada en enero de 2014

THE FIELD MUSEUM. NEOTROPICAL HERBARIUM SPECIMENS. (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/index.php?PHPSESSID=4412ac9924c96373ebd270998c139133>) Actualizada en 2015. Consultada de enero a mayo de 2014.

THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN. THE C. V. STARR VIRTUAL HERBARIUM. (<http://sciweb.nybg.org/science2/vii2.asp>) Consultada de enero a marzo de 2014.

Anexo I

Términos de arquitectura foliar

Se presentan algunos términos de arquitectura foliar utilizados en esta tesis. Para facilitar su búsqueda se presentan en dos secciones, una de caracteres relacionados con la forma y el tamaño de la lámina, y la otra con la venación.

I. Lámina

Forma: Depende principalmente de la posición de la zona más ancha de la lámina, salvo algunas excepciones*.

Elíptica: La parte más ancha de la lámina está situada en la mitad de la misma, lo que corresponde a la quinta parte media de la lámina.

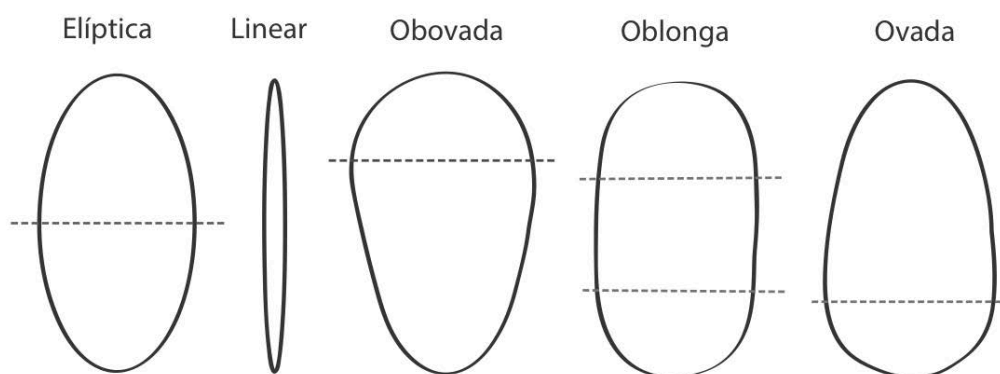
Especial*: Se aplica a formas laminares diferentes en las que no se puede aplicar este criterio, como las hojas trampa de *Nepenthes*.

Linear*: La lámina es al menos 10 veces más larga que ancha, independientemente de dónde se sitúe la parte laminar más ancha.

Oblonga: Los márgenes laterales de la lámina son paralelos en al menos una tercera parte de la lámina.

Obovada: La parte más ancha de la lámina se sitúa en las dos quintas partes distales de la lámina.

Ovada: La parte más ancha de la lámina se sitúa en la parte inferior de la lámina, correspondiendo a las dos quintas partes proximales.



Tamaño

Leptófila <25 mm²

Nanófila 25-225 mm²

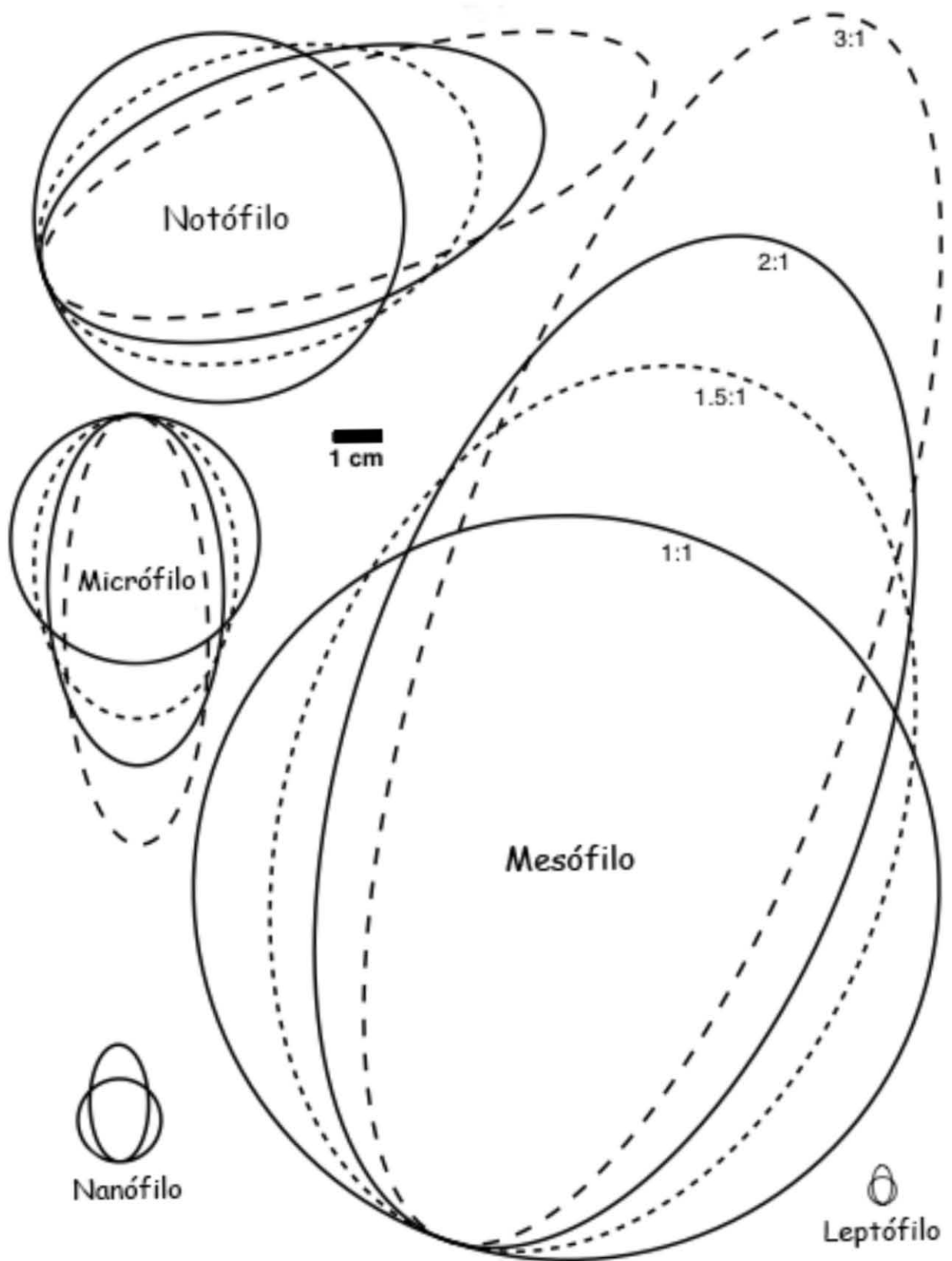
Micrófila 225-2025 mm²

Notófila 2025-4500 mm²

Mesófila 4500-18225 mm²

Macrófila 18225-164025 mm²

Megáfila >164025 mm²



Tomado de Manual of Leaf Architecture (1999, 2009).

II. Venas

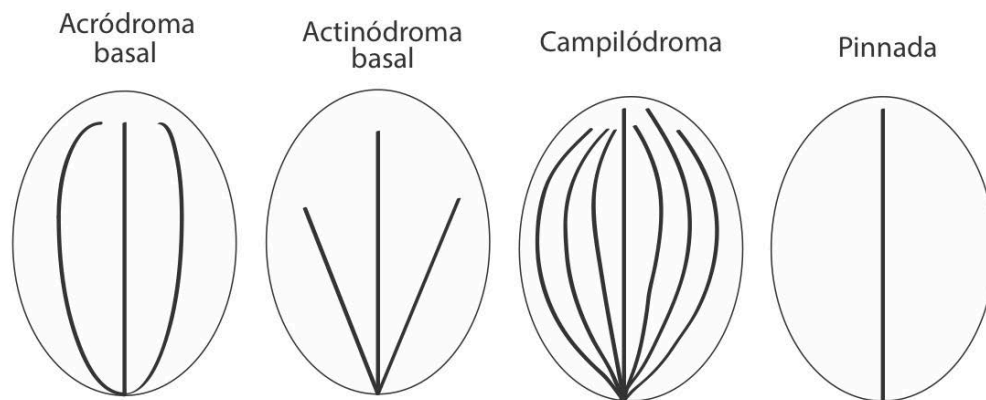
Patrones de venación primaria

Acródroma: La lámina presenta tres o más venas primarias surgiendo de un mismo punto y que además se dirigen hacia el ápice de la lámina. Puede ser basal, cuando surgen desde el punto de inserción peciolar, o suprabasal cuando surgen más adelante.

Actinódroma: La lámina presenta tres o más venas primarias surgiendo de un mismo punto. Puede ser basal, cuando surgen desde el punto de inserción peciolar, o suprabasal cuando surgen más adelante.

Campilódroma: Varias venas primarias se originan de un mismo punto y se dirigen hacia el ápice formando arcos.

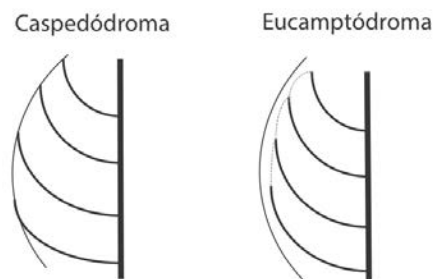
Pinnada: La lámina solo tiene una vena primaria.



Patrones de venación secundaria

Caspedódromo: Las venas secundarias mayores terminan en el margen

Eucamptódromo: Las venas secundarias mayores no alcanzan el margen, generalmente adelgazan distalmente y por medio de las venas terciarias pueden unirse a las secundarias superiores sin formar arcos de segundo orden.



Tipos de venas secundarias

Venas intersecundarias: Aquellas venas con grosores ligeramente menores al de las venas secundarias mayores y con un curso similares a éstas pero que no alcanzan el margen.

Venas secundarias interiores: Estas venas cruzan entre venas primarias, por lo que suelen encontrarse solo en la parte central de la lámina. Pueden distinguirse de las venas terciarias por su grosor.

Venas secundarias mayores: Venas secundarias derivadas de las venas primarias y generalmente se dirigen al margen. Son aquellas venas que siguen en grosor a las venas primarias.

Venas secundarias menores o agrófitas: Venas que se originan de venas primarias o secundarias laterales, con cursos paralelos entre sí que se dirigen al margen. Suelen presentar un grosor similar o menor al de las venas secundarias mayores, pero mayor que el de las venas terciarias.

Tipos de venas terciarias

Epimediales: Aquellas venas terciarias que intersectan venas primarias

Intercostales: Aquellas venas terciarias que intersectan solo venas secundarias

Vena perimarginal de tipo fimbrial: Vena de tercer orden que forma parte del margen laminar.

Cursos de venas de ordenes mayores

Percurrentes convexos: Cursos paralelos en forma de arcos

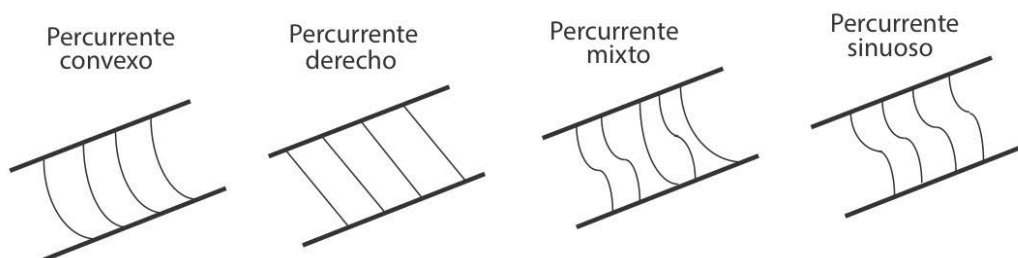
Percurrentes derechos: Cursos paralelos que no se ramifican ni cambian.

Percurrentes mixtos: Que presenta al menos dos de los tipos de cursos percurrentes (derechos, convexos o sinuosos).

Percurrentes sinuosos: Cursos paralelos que continuamente cambian la dirección de su curvatura.

Reticulado irregular: Las venas se unen formando un retículo de polígonos irregulares o en el que no se distinguen polígonos.

Reticulado regular: Las venas se unen formando un retículo de polígonos regulares.



Otros tipos de venas

Venas basales desnudas: Venas situadas en la base, primarias o secundarias, que forman parte del margen de la hoja.

Vénulas: Venas muy delgadas que pueden estar ramificadas o no.