



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“MODELADO PALEOAMBIENTAL DE SIMOJOVEL DE ALLENDE,
CHIAPAS, CON BASE EN REGISTROS FLORALES
PRESERVADOS EN ÁMBAR”**

Tesis que para obtener el título de:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biol. MARÍA DE JESÚS HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ

DIRECTOR: M. en C. CARLOS CASTAÑEDA POSADAS

ENERO, 2020





Asunto: Voto Aprobatorio

**Comité Académico del Posgrado
Maestría en Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
PRESENTE**

Como miembro del Comité revisor, después de haber dado lectura al manuscrito de la tesis titulada “**MODELADO PALEOAMBIENTAL DE SIMOJOVEL DE ALLENDE, CHIAPAS, CON BASE EN REGISTROS FLORALES PRESERVADOS EN ÁMBAR**” de la estudiante **Hernández Hernández María de Jesús** con número de matrícula **217470719**, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, considero que reúne los requisitos para su defensa. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO** y autorizo la réplica oral en el examen de grado.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

**Atentamente
Revisor de Tesis para Examen de Grado**

Dra. Dulce María Figueroa Castro
Facultad de Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla



Asunto: Voto Aprobatorio

**Comité Académico del Posgrado
Maestría en Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
PRESENTE**

Como miembro del Comité revisor, después de haber dado lectura al manuscrito de la tesis titulada **"MODELADO PALEOAMBIENTAL DE SIMOJOVEL DE ALLENDE, CHIAPAS, CON BASE EN REGISTROS FLORALES PRESERVADOS EN ÁMBAR"** de la estudiante **Hernández Hernández María de Jesús** con número de matrícula **217470719**, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, considero que reúne los requisitos para su defensa. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO** y autorizo la réplica oral en el examen de grado.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

**Atentamente
Revisor de Tesis para Examen de Grado**



Dr. José Alberto Cruz Silva
Laboratorio de Paleontología
Facultad de Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla





Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado
Maestría en Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
PRESENTE

Como miembro del Comité revisor, después de haber dado lectura al manuscrito de la tesis titulada _Modelado paleoambiental de Simojovel de Allende, Chiapas con base en registros florales preservados en ambar de la estudiante _Hernández Hernández María de Jesús. Con número de matrícula 217470719, aspirante al grado de Maestra en Ciencias Biológicas, considero que reúne los requisitos para su defensa. Por lo tanto, emito mi VOTO APROBATORIO y autorizo la réplica oral en el examen de grado.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente
Revisor de Tesis para Examen de Grado


Dra. María Patricia Velasco de León



Campus I: Av. Guelatao No. 66, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa C.P. 09230, Ciudad de México.
Campus II: Batalla 5 de mayo s/n esquina Fuerte de Loreto, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa C.P. 09230, Ciudad de México.
Campus III: Ex fábrica de San Manuel s/n, Col. San Manuel entre Corregidora y Camino a Zautla, San Miguel Contla, Santa Cruz Tlaxcala.


La Universidad
de la Nación

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD Y DE NO PLAGIO

Yo, **María de Jesús Hernández Hernández**, con matrícula **217470719**, alumna de posgrado de la **Maestría en Ciencias Biológicas** de la **Benemérita Universidad Autónoma de Puebla**, autor de la tesis titulada: **“Modelado paleoambiental de Simojovel de Allende, Chiapas, con base en registros florales preservados en ámbar”**

DECLARO QUE:

El presente trabajo de investigación, tema de tesis presentada para la obtención del grado de **Maestra en Ciencias Biológicas** es original, siendo resultado de mi trabajo personal, que no se ha copiado, que no se han utilizado ideas, formulaciones, citas completas “stricto sensu” e ilustraciones diversas, sacadas de cualquier tesis, obra, artículo, memoria, etc., (en versión digital o impresa), sin mencionar de forma clara y exacta su origen o autor, tanto en el cuerpo del texto, figuras, cuadros, tablas u otros que tengan derechos de autor.

Declaro que el trabajo de investigación que pongo en consideración para evaluación no ha sido presentado anteriormente para obtener algún grado académico o título, ni ha sido publicado en sitio alguno. En este sentido, soy consciente de que el derecho de no respetar los derechos de autor y hacer plagio, son objeto de sanciones universitarias y/o legales, por lo que asumo cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de las irregularidades en la tesis, así como de los derechos sobre la obra presentada. Asimismo, me hago responsable ante la universidad o terceros, de cualquier irregularidad o daño que pudiera ocasionar, por el incumplimiento de lo declarado.

H. Puebla de Zaragoza a 12 de noviembre de 2019

A handwritten signature in blue ink, consisting of a stylized 'M' and 'J' followed by a flourish, positioned above a horizontal line.

María de Jesús Hernández Hernández

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (CVU 849529/ Número de Becario 712274) para realizar mis estudios de posgrado.

Agradezco a la VIEP por el apoyo económico brindado durante mi estancia en la Maestría en Ciencias Biológicas, ya que sin este no hubiese sido posible continuar con mis estudios de posgrado.

Quiero agradecer a la Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) incluida en el PNPC (005671) por permitirme ser parte de este y por la formación recibida durante el curso de mis estudios de maestría.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al M. C. Carlos Castañeda Posadas por la dirección de este trabajo y por todo el apoyo brindado durante el desarrollo de este proyecto de investigación, así como también al apoyo y aprendizaje personal.

A los miembros del comité tutorial: Dra. Dulce María Figueroa Castro y Dra. María Patricia Velasco de León por la revisión minuciosa y detallada de este trabajo y al apoyo brindado durante su desarrollo.

Al Dr. José Alberto Cruz Silva por el apoyo académico y su aporte para la realización de este trabajo.

A mi familia por el apoyo que me brindaron para poder obtener una mejor preparación en el ámbito personal y profesional.

A mis compañeros del posgrado por el apoyo y sugerencias al proyecto de investigación, especialmente a María Concepción Puga y Colmenares León y a Luis Fernando Hidalgo Licona.

A mis amigos Miguel Ángel González Coronel, Mónica Xochimitl Pérez y Luis Xavier Chino Palomo por estar siempre presentes apoyándome y aconsejándome académica y personalmente.

A mis compañeros de laboratorio Kari, Nut, Ivan, Lety, Joce, Azarael y Mike por contar siempre con su apoyo incondicional y al aporte con sus observaciones del trabajo en el laboratorio.

Por último, quiero agradecer a todas esas personas que me apoyaron indirectamente durante mi formación académica y personal.

Índice

Índice de figuras	11
Índice de cuadros	13
RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1. Importancia de los caracteres florales en los fósiles de plantas	2
2. MARCO TEÓRICO	4
2.1. Determinación del paleoambiente por medio del registro fósil de plantas	5
2.2. Localidades paleobotánicas del Mioceno de México	6
2.3. Estudios paleobotánicos del Mioceno de Chiapas	7
2.4. Registros de flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas	9
2.5. Características de los tipos de vegetación en México.....	10
2.5.1. Selva alta perennifolia	10
2.5.2. Selva mediana-baja perennifolia	11
2.5.3. Manglar	11
2.5.4. Pastizales	11
2.5.5. Pinares	11
2.5.6. Encinares	12
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. OBJETIVOS	13
4.1. Objetivo general	13
4.2. Objetivos particulares	13
5. MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
5.1. Sitio de estudio	13
5.1.1. Geología de la zona de estudio	14
5.1.2. Condiciones ambientales actuales en el Municipio de Simojovel de Allende Chiapas.....	17

5.2. Procedencia del material fósil estudiado	17
5.3. Sistemática del material no identificado y modelado paleoambiental.....	18
5.3.1. Fase 1. Descripción e identificación taxonómica	19
5.3.1.1. Análisis del material fósil.....	19
5.3.1.2. Variables analizadas de las estructuras florales	19
5.3.1.3. Afinidad taxonómica	20
5.3.2. Fase 2. Modelado paleoambiental	20
5.3.2.1. Determinación de los taxa empleados en el modelo paleoambiental.....	20
5.3.2.2. Reconstrucción de la paleovegetación.....	22
5.3.2.3. Reconstrucción paleoclimática.....	22
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	26
6.1. Sistemática Paleontológica (Basada en APG IV).....	26
6.1.1. Morfotipo 1 <i>Aralia</i> sp.	26
6.1.1.1. Afinidad botánica de BUAPAL77	27
6.1.1.2. Registro fósil del género <i>Aralia</i>	32
6.1.2. Morfotipo 2 <i>Myrsine</i> sp.	33
6.1.2.1. Afinidad botánica de BUAPAL80	34
6.1.2.2. Registro fósil del género <i>Myrsine</i>	38
6.1.3. Morfotipo 3 Santalaceae	39
6.1.3.1. Afinidad botánica de BUAPAL81	41
6.1.3.2. El registro fósil de Santalaceae.....	42
6.1.4. Morfotipo 4 Arecaceae.....	42
6.1.4.1. Afinidad botánica de IGM 1353 y 1354.....	43
6.1.4.2. Registro fósil de Arecaceae	45
6.1.5. Morfotipo 5 Ericaceae	47
6.1.5.1. Afinidad botánica del morfotipo 5	48

6.1.5.2. Registro fósil de Ericaceae.....	52
6.2. Modelado Paleoambiental	54
6.2.1. Reconstrucción de la paleovegetación de Simojovel, Chiapas.....	54
6.2.2. Reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas	57
7. DISCUSIÓN GENERAL.....	61
7.1. Identificación taxonómica de flores fósiles.....	61
7.2. Reconstrucción paleoambiental de Simojovel, Chiapas.....	61
7.3. Modelo Paleoambiental vs. otras hipótesis de Simojovel, Chiapas	63
7.4. Las flores preservadas en ámbar como proxys	64
8. CONCLUSIONES	65
LITERATURA CITADA.....	66
Apéndices	83

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación de los sitios fósiles del Mioceno en México.

Figura 2. Ubicación del Municipio de Simojovel de Allende, Chiapas (Tomado de Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas, 2018).

Figura 3. Columna estratigráfica compuesta de la sección portadora de ámbar en el área de Simojovel (Tomado y modificado de Serrano-Sánchez *et al.*, 2015).

Figura 4. Uso de suelo y vegetación de Simojovel, Chiapas.

Figura 5. Familia Araliaceae. A) Flores pediceladas (p), actinomorfas y pentámeras, la flecha superior derecha con la letra C señala a la corola, la flecha inferior derecha con la letra P señala al pedicelo y la flecha con la letra S señala a los sépalos. B) Flor con perianto diferenciado en cáliz y corola, la flecha con la letra C señala a un pétalo de la corola. C) Flor bisexual, la flecha con la letra E señala a un estambre filamentoso con antera basifija. D) Flor con pérdida de los pétalos, la flecha con la letra G señala al gineceo, con ovario ínfero. Todas las escalas equivalen a 1 mm.

Figura 6. Familia Primulaceae. A) Flor actinomorfa y pentámera, la flecha superior derecha con la letra c señala la corola y la flecha inferior derecha con la letra e señala el estambre. B) Androceo con 5 estambres epipétalos, la flecha superior izquierda con la letra a señala la antera versátil, con dehiscencia longitudinal, la flecha inferior izquierda con la letra po señala el polen de tipo tricolporado.

Figura 7. Familia Santalaceae. A) Flor pedicelada, actinomorfa, perianto compuesto de 5 sépalos fusionados, la flecha con la letra p señala el pedicelo, la flecha con la letra s señala los sépalos y la flecha con la letra g el gineceo. B) Flor unisexual-femenina, ovario ínfero con estilo y estigma bifido, la flecha superior con la letra s señala un sépalo y la flecha con la letra g señala al estilo y estigma.

Figura 8. Familia Arecaceae. A) Flor actinomorfa y trímera. B) Perianto de tres tépalos libres, la flecha señala uno de los tépalos. C) Androceo compuesto por más de 30 estambres, lobulados-globosos, la flecha señala un estambre. D) Flor en vista lateral, en donde se observa el pedicelo y los tres tépalos, la flecha señala el pedicelo.

Figura 9. Familia Ericaceae. A) Vista lateral de las dos flores pediceladas, actinomorfas y pentámeras, la flecha inferior derecha con la letra p señala el pedicelo, la flecha con la letra s señala el sépalo y la flecha superior derecha con la letra c señala a la corola. B) Perianto diferenciado en cáliz y corola, la flecha inferior derecha con la letra s señala los sépalos con tricomas poco densos y la flecha con la letra c señala a los pétalos con escasos tricomas. C) Flor hermafrodita o unisexual-femenina, la flecha superior derecha con la letra e señala los filamentos o estaminodios y la flecha con la letra g señala el gineceo con ovario ínfero. Escalas igual a 1 mm.

Figura 10. Gráfica esquemática para determinar la altitud obtenida de los taxa más cercanamente relacionados a los fósiles examinados. El recuadro señala el rango mínimo en el cual se solapan la mayoría de las altitudes de los taxa.

Figura 11. Mapas de distribución potencial de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles obtenidos del modelo paleoclimático. a) Arecaceae. b) Ericaceae. c) Santalaceae. d) *Aralia*. e) *Myrsine*. f) *Colpothrinax aphanopetala*. g) *Colpothrinax cookii*. h) *Colpothrinax wrightii*. i) *Gouania lupuloides*. j) *Hymenaea courbaril*. k) *Hymenaea verrucosa*. l) *Lunania mexicana*. m) *Lunania parviflora*. n) *Socratea salazarii*. o) *Swietenia macrophylla*. p) *Swietenia humilis*. q) *Swietenia mahagoni*. r) *Staphylea bumalda*. s) *Staphylea forrestii*. t) *Tapirira mexicana* y u) *Tapirira guianensis*.

Figura 12. Zonas de solapamiento en la distribución potencial de los taxa empleados para el modelo paleoclimático. El área de solapamiento de las áreas de distribución potencial se encuentra representando de color negro en el mapa: Centro América, Sur de América, Madagascar, África, Australia y Asia. Los círculos señalan las áreas en donde se obtuvo el Intervalo Ecogeográfico Mutuo.

Figura 13. Localidades fósiles del Mioceno de Chiapas (Tomado y modificado de Castañeda-Posadas).

Índice de cuadros

Cuadro 1. Listado de los taxa utilizados para la obtención de parámetros ambientales y la reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas durante el Mioceno.

Cuadro 2. Taxa actuales utilizados para la reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas.

Cuadro 3. Variables bioclimáticas (WorldClim) empleadas en el modelado paleoclimático.

Cuadro 4. Listado comparativo de caracteres florales del morfotipo 1 en comparación con las familias Araliaceae, Apiaceae, Celastraceae e Hydrangeaceae.

Cuadro 5. Listado comparativo de los caracteres florales del fósil con los géneros de la Familia Araliaceae más relacionados con el espécimen.

Cuadro 6. Registro fósil del género *Aralia* (Araliaceae).

Cuadro 7. Comparación de los caracteres florales de BUAPAL80 con las familias más relacionadas resultado de la comparación en las claves electrónicas.

Cuadro 8. Comparación de los caracteres florales del ejemplar BUAPAL80 con los géneros Embelia, Myrsine, Stylogyne y Parathesis de la familia Primulaceae (Myrsinaceae).

Cuadro 9. Registro fósil del género *Myrsine*.

Cuadro 10. Comparación de los caracteres florales de BUAPAL81 con las familias Santalaceae, Juglandaceae y Myrtaceae.

Cuadro 11. Géneros con los que se comparó las flores fósiles IGM 1353 y 1354 de la Familia Arecaceae.

Cuadro 12. Registro fósil de la Familia Arecaceae.

Cuadro 13. Comparación de los caracteres florales del morfotipo 5 con las familias Celastraceae, Connaraceae, Ericaceae y Saxifragaceae.

Cuadro 14. Registro fósil de la Familia Ericaceae

Cuadro 15. Método de Ponderación de Hábitat usando la distribución actual de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas. Tipos de vegetación de la clasificación de Miranda y Hernández-X (1963): SAP (Selva alta perennifolia), SMBP (Selva mediana o baja perennifolia), SA-MSP (Selva alta mediana subperennifolia), SAMSC (Selva alta-mediana subcaducifolia), P (Palmar), S (Sabanas), Ma (Manglar), SBC (Selva baja caducifolia), M (Matorral), PA (Pastizal y zonas abiertas) PI (Pinares), E (Encinar), BC (Bosque caducifolio) y VPA (Vegetación de páramo de altura).

Cuadro 16. Modelado paleoclimático de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles de Simojovel, Chiapas. Valores de temperatura y precipitación media anual para el Mioceno Temprano.

Cuadro 17. Regiones y áreas del Intervalo Ecogeográfico Mutuo.

RESUMEN

La comprensión del paleoambiente se ha vuelto cada vez más necesaria para entender los cambios que ocurren en nuestro planeta y poder predecir los cambios climáticos del futuro. Para ello, se puede emplear el Método del Pariente Vivo más Cercano, el cual consiste en asignarle a los fósiles las tolerancias ambientales de los taxa actuales que se encuentran más cercanamente emparentados con ellos. Para este método se emplean proxys que se refieren a aquellas evidencias indirectas que permiten determinar el paleoambiente del pasado como las muestras geológicas o fósiles.

En el presente estudio se describieron e identificaron 9 flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas. Posteriormente de los taxa descritos en el presente trabajo más los registros de flores que ya están reportados en la literatura se realizó un modelo paleoambiental utilizando el Método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo y el Método de Ponderación de Hábitat siguiendo el principio del Pariente Vivo Más Cercano.

Las flores preservadas en ámbar se identificaron como pertenecientes a los géneros *Aralia* Tourn. (Araliaceae) y *Myrsine* L. (Primulaceae), y a las Familias Arecaceae, Ericaceae y Santalaceae. En cuanto a la reconstrucción del paleoambiente siguiendo la metodología del pariente vivo más cercano se estimó que la paleovegetación que se encontraba en el Mioceno posiblemente era una selva alta perennifolia con la presencia de elementos de selva mediana perennifolia y pastizales. En cuanto a la reconstrucción paleoclimática, se obtuvo que la temperatura promedio anual era de 24.19 °C y que la precipitación promedio era de 1745 mm al año. El rango de altitud de la localidad probablemente era de los 0 a los 1000 msnm. Estos resultados proporcionan una visión más amplia de las condiciones ambientales presentes en el Mioceno de Chiapas, elementos que anteriormente no habían sido determinadas a través de las metodologías empleadas tradicionalmente. Por último, el estudio de las flores en ámbar permite determinar el paleoambiente de manera más confiable, lo cual indica que sí pueden ser utilizadas como un proxy. Tanto así, que se puede plantear que, durante el Mioceno de Simojovel, Chiapas, el paleoambiente era una Selva mediana o baja perennifolia con Clima tropical húmedo.

Palabras clave: Reconstrucción paleoambiental, paleoclima, paleovegetación, selva alta perennifolia

1. INTRODUCCIÓN

La diversificación y radiación ecológica de las angiospermas, también conocidas como plantas con flor, como grupo dominante de la Tierra, se considera que comenzó durante el Cretácico Temprano (135 y 65 Ma.; Friis *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2019), lo cual provocó importantes cambios en la composición y evolución de los ecosistemas desde su aparición, ya que antes la vegetación terrestre estaba dominada por las gimnospermas, junto con los helechos y Bennettitales hasta que fueron desplazados por las angiospermas (Taylor *et al.*, 2009; Friis *et al.*, 2011). Actualmente, las angiospermas son el grupo vegetal dominante en la Tierra, con alrededor de 350,699 especies reconocidas (The Plant List, 2013). El grupo presenta una gran variedad de formas, tanto en sus estructuras vegetativas (raíces, tallos y hojas) como en las reproductivas (flor, fruto y semilla), lo que permite generar un sistema de clasificación fortalecido y que refleja rasgos filogenéticos (Takhtajan, 2009; Friis *et al.*, 2011).

La diversidad de caracteres florales y los patrones bien establecidos que ayudan a diferenciar subgrupos dentro de las angiospermas permitió que estos caracteres pudieran ser empleados como una herramienta fundamental para el estudio y la clasificación de este grupo, ya sea en especímenes de plantas vivientes o fósiles (Simpson, 2010). La identidad taxonómica base (especie) que se emplea en este trabajo es la aplicada en el área de la paleontología, que considera como especie paleontológica al conjunto de organismos que comparten caracteres morfológicos y se encuentran coexistiendo en tiempo geológico y en espacio geográfico (Sivarajan, 1991; Contreras, 1997; García *et al.*, 2002).

1.1. Importancia de los caracteres florales en los fósiles de plantas

Al trabajar con organismos vegetales fósiles se debe considerar que en la mayoría de los casos solo se encuentran órganos aislados o fragmentos de los organismos debido a los procesos tafonómicos (Stewart y Rothwell, 1993), a diferencia de los taxa actuales, ya que se tiene acceso a todas sus estructuras. Sin embargo, como lo menciona Sivarajan (1991) “cada organismo tiene características observables y cuantificables según el especialista pueda reconocer, pero no todos son considerados para su clasificación; por lo tanto, se deben seleccionar aquellos que proporcionen más información y que sean diagnósticos para un grupo de plantas”. Al revisar la bibliografía o las bases de datos se observa que las clasificaciones tradicionales de las angiospermas se basan principalmente en los caracteres morfológicos de las flores; sin embargo, también se emplean caracteres morfológicos de

estructuras vegetales encontradas en los tallos y las hojas, los cuales pueden permitir identificar niveles jerárquicos como género o especie (Cronquist, 1981; Watson y Dallwitz, 1992; Leaf Architecture Working Group, 1999; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Friis *et al.*, 2011).

Los caracteres florales son considerados diagnósticos para determinar el grupo de plantas al que un organismo corresponde. Entre los más importantes se considera: el tipo y la posición de la inflorescencia; la simetría floral; la posición del ovario y el número, tamaño, forma y unión de las hojas florales en cada verticilo (sépalos, pétalos, estambres y carpelos). Además, las modificaciones de la flor y otras características como: los caracteres de brácteas, bractéolas y pedicelos; por mencionar algunos, ya que estos caracteres varían dependiendo del grupo que se estudie (Cronquist, 1981; Sivarajan, 1991; Takhtajan, 2009).

El estudio de los caracteres morfológicos florales actualmente es la principal herramienta en la clasificación taxonómica de las plantas a pesar de que las técnicas moleculares han tenido gran auge en los últimos años. Esto se debe a que el estudio de los caracteres morfológicos es muy práctico, sencillo, de bajo costo y confiable, a diferencia de otras técnicas como los análisis moleculares que resultan ser muy costosas y elaboradas (Sivarajan, 1991).

A partir de la identificación y clasificación de las flores fósiles, se puede obtener información sobre la historia de vida de los grupos de plantas, además de inferir aspectos ecológicos como la polinización y la dispersión (Friis *et al.*, 2011). Por lo tanto, el estudio de las estructuras florales fósiles es de suma importancia debido a la información ecológica, biogeográfica y taxonómica que pueden aportar. Por otro lado, se considera que la información para la identificación taxonómica que se obtiene de las estructuras florales es más confiable y certera porque los caracteres son más conservativos y constantes, a diferencia de la información derivada de las estructuras vegetativas como las hojas. Esto se debe a que las flores se encuentran sometidas a presiones evolutivas por un periodo corto de tiempo, por lo tanto, no es posible que se den cambios tan marcados en sus caracteres morfológicos (Sivarajan, 1991). Por el contrario, las hojas sí se encuentran sometidas constantemente a las presiones evolutivas y por eso presentan modificaciones en su morfología de acuerdo con el ambiente en el que se desarrollen. Algunos de estos cambios son: la forma y tamaño de la hoja, y el tipo de margen y ápice (Bailey y Sinnott, 1915, 1916; Wolfe, 1979; Sivarajan, 1991; Spicer, 2009).

Las flores de las angiospermas no se ven influidas por las condiciones ambientales en las que se desarrollen, y presentan características diagnosticas de los taxa. Por lo tanto, al conocer a que taxón pertenecen pueden ser empleadas para realizar una reconstrucción del paleoambiente. Por ello, en el presente trabajo se realizó la descripción e identificación de flores incluidas en ámbar; además de un modelado paleoambiental empleando el Método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo siguiendo el principio del Pariente Vivo más Cercano.

2. MARCO TEÓRICO

La paleobotánica es la rama de la paleontología que se encarga del estudio de las plantas fósiles, la cual permite conocer la diversidad vegetal y los distintos escenarios de la vida del pasado, así como obtener información sobre la biogeografía, ecología o la historia de vida de un grupo vegetal (Taylor *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014).

Dentro de los diferentes tipos de fosilización de las plantas se encuentra el encapsulamiento en ámbar. En México, este tipo de fosilización es realizado por una resina de origen vegetal (Riquelme, 2014). En Simojovel, Chiapas, se ha reportado que esta resina fósil fue producida por *Hymenaea mexicana* Poinar & Brown e *Hymenaea allendis* Calvillo-Canadell, Cevallos-Ferriz & Rico-Arce; y se encuentra depositada en estratos de la Formación La Quinta, Formación Mazantic Shale y Formación Balumtun Sandstone que tienen una edad estimada del Mioceno Temprano (23 Ma; Riquelme, 2014, 2014a, 2014b). Encapsulados en esta resina se han reportado organismos de origen animal y vegetal, siendo el grupo de los insectos el que se ha reportado con un mayor número de ejemplares, esto debido a las características y a la composición de su exoesqueleto que le permiten una mejor preservación (Avendaño-Gil, *et al.*, 2017). A través de este tipo de fosilización se ha observado la excelente preservación de los organismos, al grado que las flores pueden observarse en vista tridimensional (Riquelme, 2014). Esto permite visualizar estructuras y caracteres morfológicos que en impresiones carbonosas no podrían observarse, y que impide determinar la afinidad taxonómica de dicho fósil. En cuanto a las estructuras de origen vegetal como las flores preservadas en ámbar, están menos representadas y por lo tanto han sido menos estudiadas. Sin embargo, a pesar de esto, su estudio permite entender patrones biogeográficos, aspectos ecológicos y realizar reconstrucciones paleoambientales.

2.1. Determinación del paleoambiente por medio del registro fósil de plantas

La comprensión del clima del pasado se ha vuelto cada vez más relevante para entender los cambios que ocurren en nuestro planeta. La paleobotánica es necesaria para el estudio de datos básicos que permitan reconstruir los climas del pasado y la calibración de modelos paleoclimáticos (Taylor *et al.*, 2009; Hernández, 2014). Esta información se puede obtener por medio de un “proxy”; concepto que se refiere a aquellas evidencias indirectas que permiten determinar el paleoambiente del pasado (Hernández, 2012). Dentro de los diferentes proxys que se pueden emplear para determinar el paleoambiente, se encuentran las muestras geológicas como los núcleos de hielo y muestras de sedimentos. También se pueden emplear fósiles como diatomeas, foraminíferos, corales, polen, impresiones foliares y madera permineralizada, entre otros. Hasta la fecha, todos los trabajos que se han realizado para reconstruir el paleoclima o la paleovegetación en México se han realizado con registros de estructuras vegetales tales como hojas o maderas fósiles (Martínez-Cabrera, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Castañeda-Posadas, 2007; Velazco de León *et al.*, 2010; Hernández, 2012; Domínguez de la Torre, 2013).

La reconstrucción del paleoambiente se realiza por medio de dos métodos, los cuales se basan principalmente en el estudio de la morfología y anatomía de las plantas fósiles. El primer método se llama “Aproximación Morfológico Estructural” (AME), o también conocido como “Taxon Independent Approach”, el cual considera que las estructuras anatómicas o morfológicas (e.g. anillos de crecimiento, tamaño de vasos en madera, fisonomía foliar, etc.) responden a las presiones selectivas del ambiente en el que se desarrollen las especies (Martínez-Cabrera *et al.*, 2014). Una ventaja de este método es que no es necesario determinar taxonómicamente al fósil. Sin embargo, este método presenta la desventaja de que solo se puedan emplear estructuras relacionadas con el ambiente como las hojas o maderas permineralizadas (Taylor *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014).

El segundo método, llamado el Pariente Vivo más Cercano (PVC) se basa en identificar taxonómicamente a los organismos fósiles, y asignarles las tolerancias ambientales de sus parientes vivos más cercanos (Taylor *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014). Una de las dificultades al emplear este método es que no puede ser empleado en organismos muy antiguos, ya que al trabajar con fósiles del Cretácico y Paleógeno, las relaciones sistemáticas son más generales y los fósiles tienen menor similitud con los registros actuales. Por lo tanto, es recomendable trabajar con

organismos relativamente recientes, del Oligoceno al presente, ya que para estos sí es posible establecer similitudes morfológicas y ambientales fidedignas con las plantas actuales (Martínez-Cabrera *et al.*, 2014). Dentro de las ventajas que tiene trabajar con este método es que se pueden usar fósiles relativamente recientes y cualquier parte de una planta que sea posible identificar taxonómicamente (Martínez-Cabrera *et al.*, 2014).

En el presente trabajo se empleará el Principio del Pariente Vivo más Cercano debido a que como se mencionó anteriormente puede emplearse en fósiles relativamente recientes, como las flores incluidas en ámbar que se usarán en este estudio y que están datadas para el Mioceno. Además, este método es más preciso puesto que requiere la identificación taxonómica a niveles taxonómicos más específicos de los ejemplares, que en este estudio se realizará al usar las flores.

2.2. Localidades paleobotánicas del Mioceno de México

A lo largo de los últimos años se han estudiado diferentes localidades del Mioceno para el país (Fig. 1; Berry, 1936; Martínez-Cabrera, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Castañeda-Posadas, 2007; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007; Hernández-Damián, 2010; Zayas-Ocelotl 2010; Domínguez de la Torre, 2013; Zayas-Ocelotl *et al.*, 2014). Estos estudios han empleado registros palinológicos, de impresiones foliares, maderas permineralizadas y de estructuras florales preservadas en ámbar.

Dentro de las localidades paleobotánicas que han sido reportadas, se encuentra la descrita por Berry (1936), para la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Él estudió impresiones foliares e identificó a las siguientes familias: Anacardiaceae, Annonaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Connaraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Rubiaceae y Rutaceae. A partir de sus resultados, determinó que la vegetación de la localidad correspondía a lo que hoy llamamos bosque mesófilo de montaña.

Martínez-Cabrera (2004) y Martínez-Cabrera *et al.* (2006) estudiaron maderas permineralizadas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno) en Baja California Sur, determinando que el tipo de vegetación de la zona era un bosque caducifolio o semi-caducifolio con un ambiente relativamente húmedo. Esto lo determinaron a través de los caracteres anatómicos de las maderas fósiles que describieron para la Formación El Cien y de las familias reconocidas: Burseraceae, Euphorbiaceae, Leguminosae y Moraceae.

Dávalos-Álvarez *et al.* (2007) reportan en la localidad del conglomerado El Campanario del Valle de Tehuacán, con una edad del Oligoceno-Mioceno, que los géneros más abundantes para esta zona son *Liquidambar* L. (Altingiaceae), *Fraxinus* L. (Oleaceae), *Quercus* L. (Fagaceae), *Betula* L. (Betulaceae) y *Pinus* L. (Pinaceae); mencionando que el tipo de vegetación era una selva mediana.

Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz (2007) reportan maderas provenientes de la zona de Panotla, Tlaxcala, con una edad del Mioceno. Estos autores determinaron a los géneros *Terminalia* L. (Combretaceae) y *Cedrela* P. Browne (Meliaceae) y establecieron el posible paleoambiente de la zona como una selva tropical. También, para la región de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, Hernández-Damián (2010), Zayas-Ocelotl (2010) y Zayas-Ocelotl *et al.* (2014) reportaron hojas fósiles y frutos, encontrando especies y registros nuevos característicos de un bosque mesófilo de montaña. Domínguez de la Torre (2013) realizó la reconstrucción paleoclimática mediante un análisis de fisonomía foliar para esta misma zona, determinando que el tipo de vegetación era una selva tropical.

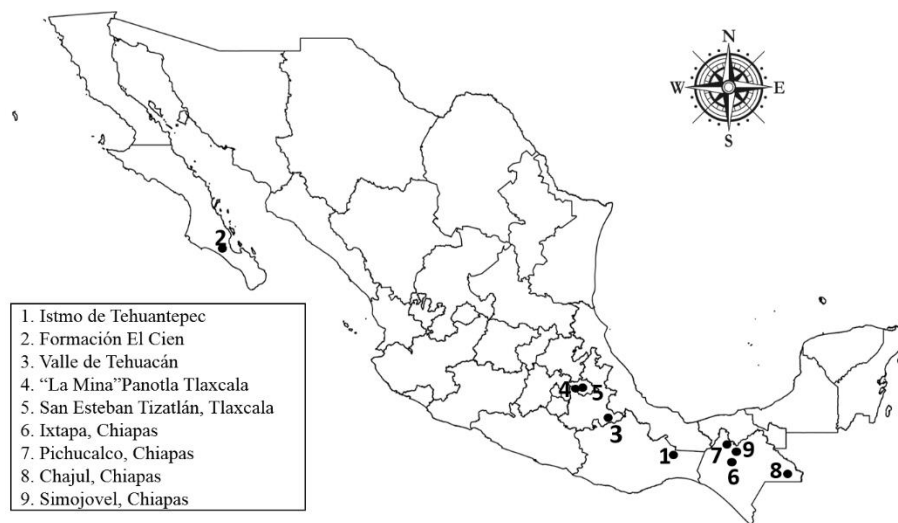


Figura 1. Ubicación de los sitios fósiles del Mioceno en México.

2.3. Estudios paleobotánicos del Mioceno de Chiapas

En cuanto a los trabajos para el Mioceno de Chiapas, se encuentran los registros de polen, maderas y hojas fósiles. Entre los trabajos palinológicos se encuentra el estudio de Martínez-Hernández (1992), quien determinó que la Formación Ixtapa de Chiapas se compone de una flora tropical bordeada por manglares muy bien desarrollados y diversificados. Al registrar principalmente a los géneros *Rhizophora* L. (Rhizophoraceae), *Pelliciera* Planch. y Triana y *Liliacidites* (Liliidae). Palacios Chavez y Rzedowski (1993) mencionan que durante el Mioceno Inferior-Medio en la zona

de Pichucalco, Chiapas, se encontraba un bosque de *Engelhardtia* Lesch. ex Blume y *Oreomunnea* Oerst. (Juglandaceae), lo que les permitió deducir que en el Mioceno Inferior y Medio en esa región montañosa costera prevalecía el bosque mesófilo de montaña muy húmedo.

Se ha tratado de determinar el paleoambiente por medio de estructuras vegetales como madera permineralizada e impresiones foliares. Castañeda-Posadas (2007) estudiando la anatomía de madera fósil para estratos miocénicos de la región de Chajul, Chiapas, menciona que esta localidad se desarrolló bajo las condiciones de una selva tropical.

Peralta (2009), propone que, en el Mioceno de la región de Ixtapa, Chiapas, con las impresiones foliares (hojas) propone que se desarrolló una vegetación de tipo tropical, con disponibilidad de agua y temperatura alta. También, Hernández (2012) determinó a través de los caracteres de hojas micrófilas, margen entero y ápice agudo, que la vegetación de la región de Ixtapa, Chiapas, se componía de un clima templado-húmedo a cálido-húmedo, desarrollando probablemente un bosque mesófilo de montaña.

Langenheim *et al.* (1967) encontraron que en Simojovel de Allende la vegetación característica era de tipo manglar, debido a que el grupo dominante era del género *Rhizophora*, grupo de plantas característico de un manglar. Por otro lado, Biaggi (1978) sugiere que la flora para la formación La Quinta de Simojovel estaba compuesta principalmente de organismos tropicales-subtropicales de tierras bajas con temperaturas más frías en las elevaciones más altas. Por otro lado, Tomasini-Ortiz y Martínez-Hernández (1984) analizaron muestras palinológicas del Eoceno-Oligoceno para las formaciones El Bosque, La Trinidad, Rancho Berlín y La Quinta, todas pertenecientes al Estado de Chiapas, concluyendo que la flora estaba representada por organismos de hábitats costeros de clima tropical y subtropical, en donde las zonas estuarinas estaban representadas por una vegetación de manglar, con dominancia de polen del género *Pelliceria* seguido del polen de *Rhizophora* (Rhizophoraceae). Por último, Graham (1999) mencionó que la vegetación que se encontraba durante el Oligoceno-Mioceno en Simojovel de Allende, Chiapas, pertenecía a zonas asociadas a manglar representadas por los géneros *Rhizophora* y *Pelliceria*, además de organismos asociados a bosques tropicales como *Selaginella* P. Beauv. (Selaginellaceae), *Antrophyum* Kaulf. (Pteridaceae), *Pteris* L. (Pteridaceae), *Aguiaria* Ducke (Malvaceae), *Crudia* Schreb. (Fabaceae), *Guarea* F. Allam. ex L. (Meliaceae), *Pachira* Aubl. (Bombacaceae) y el género *Cedrela* (Meliaceae).

De los trabajos realizados para el Mioceno de Chiapas a partir de polen, impresiones foliares y maderas permineralizadas se propone la hipótesis que el paleoambiente se componía de una selva tropical-subtropical con clima húmedo.

2.4. Registros de flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas

Los trabajos referidos a flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas, son pocos. Entre las Familias de plantas que se han reportado en estos trabajos se encuentran Anacardiaceae, Arecaceae, Fabaceae, Leguminosae (Caesalpinioideae), Meliaceae, Rhamnaceae, Salicaceae y Staphyleaceae (Miranda, 1963; Poinar, 2002; Poinar y Brown, 2002; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010; Chambers *et al.*, 2012; Hernández-Damián, *et al.*, 2016; Castañeda-Posadas *et al.*, 2018; Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas, 2018).

Miranda (1963) estudió dos flores, mismas que determinó como una especie nueva, a la que denominó *Tapirira durhamii* Miranda, perteneciente a la Familia Anacardiaceae. Después de 40 años, Poinar y Brown (2002) describieron flores de la Familia Leguminosae (Caesalpinioideae), reportando a la especie que se encargó de producir el ámbar de Chiapas, México, llamada *Hymenaea mexicana* Poinar y Brown. También Poinar (2002) describió dos flores preservadas en ámbar pertenecientes al género *Socratea* Karst. de la Familia Arecaceae y que denominó *Socratea brownii* Poinar. Por su parte, Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz (2007) describieron una nueva especie del género *Swietenia* perteneciente a la Familia Meliaceae, a la que denominaron *S. miocenica* Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz. Calvillo-Canadell *et al.* (2010) describieron una especie nueva para el género *Hymenaea*, el cual pertenece a la Familia Fabaceae (Caesalpinioideae). La especie fue denominada *H. allendis* Calvillo-Canadell, Cevallos-Ferriz y Rico-Arce. Dichos autores también describieron tres flores de la especie *H. mexicana*, plantas productoras de ámbar. Chambers *et al.* (2012) describieron una flor de la Familia Arecaceae como nueva especie del género *Colpothrinax* y que denominaron *C. chiapensis* Chambers, Poinar, y Brown. Hernández-Damián *et al.* (2016) describieron una flor de la Familia Salicaceae la cual fue descrita como una nueva especie y fue denominada *Lunania floresi* Hernández-Damián, Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz. Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas (2018) describieron seis flores de la Familia Rhamnaceae como una nueva especie del género *Gouania* a la que denominaron *G. miocenica* Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas. También, Castañeda-Posadas *et al.* (2018) describieron dos flores pertenecientes a la Familia Arecaceae, posiblemente

de una nueva especie para la familia. Hernández-Damián *et al.* (2018) describieron a una flor para la Familia Staphyleaceae la cual pertenece al género *Staphylea* y que denominaron *S. ochoterenae* Hernández-Damián, Cevallos-Ferriz & Huerta-Vergara. Por último, Hernández (2014) describió diez flores preservadas en ámbar de Simojovel de Allende, Chiapas, identificando las siguientes familias de plantas: Euphorbiaceae, Celastraceae, Salicaceae, Arecaceae, Rhamnaceae, Malpighiaceae y Anacardiaceae. Con base en los registros de flores preservadas en ámbar revisados por cada autor se sugiere que el tipo de vegetación que presentaba la zona de Simojovel durante el Mioceno era probablemente una selva tropical-subtropical.

2.5. Características de los tipos de vegetación en México.

Debido a que diversos autores mencionan que el paleoambiente del Mioceno de Chiapas es de tipo tropical o subtropical, a continuación, se describen las características generales de algunos de los tipos de vegetación en México. La vegetación de México ha sido descrita y clasificada por diversos autores (Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 2006), de todos ellos, los sistemas de clasificación más utilizados y citados son el de Miranda y Hernández-X. (1963), quienes describen 32 comunidades vegetales, y el de Rzedowski (2006) con 10 tipos de vegetación principales. En el presente trabajo se decidió seguir la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), debido a que es más detallada y específica, de la que se describen a continuación algunos de los tipos de vegetación de México.

2.5.1. Selva alta perennifolia

Es una selva muy densa dominada por árboles de más de 30 m y que pueden alcanzar hasta los 75 m de alto, con abundantes bejucos y plantas epífitas, y que permanece verde todo el año, aunque en la fase de la floración algunos árboles pierden el follaje. Este tipo de selva se desarrolla en tierras calientes húmedas, con una temperatura media anual superior a 20 °C, precipitación media anual superior a 1500 mm y temporada seca nula o corta. Este tipo de vegetación se puede encontrar en las vertientes y planicies del Golfo: suroeste de Campeche, Tabasco, norte de Chiapas, Veracruz, norte de Oaxaca, y sobre la vertiente del Pacífico en la región del Soconusco hasta Pijijiapan. Los géneros de plantas más importantes en este tipo de selva son: *Terminalia* L. (Combretaceae), *Swietenia* Jacq. (Meliaceae), *Brosimum* Sw. (Moraceae), *Vochysia* Aubl. (Vochysiaceae), *Andira* Schreb., *Dialium* L. (Fabaceae), *Calatola* Standl. (Icacinaceae), *Talauma* Juss. (Magnoliaceae), y *Quercus* L. (Fagaceae).

2.5.2. Selva mediana-baja perennifolia

Esta es una selva muy densa, pero es menos alta, los árboles no exceden los 15 o 25 m de alto. Se encuentra en las regiones elevadas de la serranía, de los 1200 a los 1500 m, en declives abruptos del Golfo o del Pacífico. Este tipo de vegetación se desarrolla en un clima fresco con una temperatura media anual por debajo de 18 °C, muy húmedo con una precipitación anual media por encima de 1500 mm, de temporada seca corta o nula y con nieblas muy frecuentes. Los árboles más abundantes pertenecen a los géneros: *Billia* Peyr. (Sapindaceae), *Clusia* L. (Clusiaceae), *Engelhardia* (Juglandaceae), *Meliosma* Blume (Sabiaceae), *Oreopanax* Decne. y Planch. (Araliaceae), *Podocarpus* Labill. (Podocarpaceae), *Saurauia* Willd. (Actinidiaceae), *Styrax* L. (Styracaceae), *Symplocos* Jacq. (Symplocaceae) y *Weinmannia* L. (Cunoniaceae).

2.5.3. Manglar

Es un tipo de selva uniforme que puede alcanzar 25 m de altura, pero es casi siempre más baja. El manglar se presenta en las orillas bajas y fangosas de las costas y alcanza su mejor desarrollo en los esteros, así como en las orillas de los ríos con influencia de agua salobre. El árbol más frecuente en el manglar es el mangle rojo (*Rhizophora mangle* L., Rhizophoraceae). En los lugares fangosos del manglar predomina *Avicennia nitida* Jacq. (Acanthaceae); mientras que en lugares arenosos y con aguas casi dulces predomina *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae).

2.5.4. Pastizales

Estos se encuentran cubriendo vastas extensiones de terreno situadas entre las agrupaciones vegetales de zonas áridas y las de zonas templadas subhúmedas (encinares y pinares). Casi siempre sobre suelos a veces profundos. Algunas de las plantas que se pueden encontrar en los pastizales pertenecen a los géneros de la Familia Poaceae: *Bouteloua* Lag., *Muhlenbergia* Schreb., *Lycurus* Kunth, *Heteropogon* Pers. e *Hilaria* Kunth.

2.5.5. Pinares

Esta vegetación se puede encontrar en zonas cálidas, pero casi siempre se distribuye en zonas de clima templado o frío. Los pinares de zonas más húmedas están constituidos por especies de hojas por lo general más delgadas y flexibles (*Pinus*, Pinaceae). Los pinares de localidades secas están constituidos por especies de hojas cortas, gruesas y rígidas (*Pinus edulis* Engelm. y *Pinus cembroides* Zucc.).

2.5.6. Encinares

Asociaciones vegetales de clima templado o semifrío, semisecas o subhúmedas, con época seca más o menos pronunciada. También, se pueden encontrar en lugares de clima cálido asociados con sabanas. Son bosques más o menos densos de encinos (*Quercus*, Fagaceae), con hojas generalmente persistentes. La altura del encinar, lo mismo que su densidad está en función del clima.

3. JUSTIFICACIÓN

Los registros de estructuras florales fósiles son muy escasos en comparación con otros macrofósiles de plantas, debido a su difícil preservación por ser estructuras frágiles y delicadas. Este mismo escenario enfrentan los registros de flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas, en donde solamente se tiene el reporte de siete familias, representando un bajo porcentaje en comparación con lo que se ha descrito a partir de los registros palinomórficos con sesenta familias aproximadamente (Castañeda-Posadas *et al.*, 2018).

Diversos trabajos tanto de polen fósil como de estructuras florales preservadas en ámbar han sugerido el tipo de paleovegetación que se presenta en la región. Por ejemplo, en los trabajos basados en análisis palinológicos se ha sugerido que la vegetación era posiblemente una Selva tropical rodeada de un manglar. Por su parte, los trabajos basados en estructuras florales preservadas en ámbar sugieren que Simojovel era una Selva tropical-subtropical durante el Mioceno. Sin embargo, estas inferencias han sido realizadas con un solo taxón y por lo tanto es muy ambigua su interpretación. Por último, en los trabajos tanto palinológicos como de flores, solo se menciona de manera general la paleovegetación sin proporcionar valores climáticos que permitan inferir la paleovegetación del Mioceno.

Por lo tanto, el utilizar el pariente vivo más cercanamente emparentado a los registros de flores preservadas en ámbar, para realizar un modelado paleoambiental permitirá proporcionar valores climáticos de temperatura y precipitación, para conocer el tipo de paleoclima en la que se pudo haber desarrollado la vegetación que existió durante el Mioceno Temprano de Simojovel, Chiapas.

4. OBJETIVOS

4.1. *Objetivo general*

Modelar el paleoambiente del Mioceno Temprano de Simojovel, Chiapas, utilizando como un proxy la afinidad taxonómica de estructuras florales preservadas en ámbar.

4.2. *Objetivos particulares*

- Describir morfológicamente e identificar taxonómicamente flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas.
- Determinar los parientes vivos más cercanamente emparentados de las especies correspondientes a ocho flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas.
- Recopilar información de las condiciones ambientales actuales de los taxa más cercanamente emparentados a los ejemplares fósiles a partir de bases de datos.
- Obtener la distribución potencial de los taxa más cercanamente emparentados con los registros fósiles por medio de Modelos de Nicho Ecológico.
- Determinar las zonas en donde se traslapan las distribuciones potenciales de los taxa actuales (Método Intervalo Ecogeográfico Mutuo) para posteriormente extraer los valores climáticos y así inferir el paleoclima de la zona de estudio.
- Proponer un modelo paleoambiental utilizando el método del pariente vivo más cercano.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1. *Sitio de estudio*

El material fósil proviene del municipio de Simojovel de Allende, ubicado en el Estado de Chiapas, al Suroeste del país (Fig. 2), en los 17°08'19'' de latitud Norte y 92°43'00'' de longitud Oeste, a una altitud de 660 m.s.n.m (INEGI, 2010). El área colinda al Norte con los municipios de Huitiupán, Pueblo Nuevo Solistahuacán, Sabanilla y Tila; al Este con el municipio de Tila, Yajalón y Pantelhó; al Sur con los municipios de Pantheló, Chalchihuitán, el Bosque y Jitotol; al Oeste colinda con Jitotol, San Andrés Duraznal y Pueblo Nuevo Solistahuacán (INEGI, 2010).

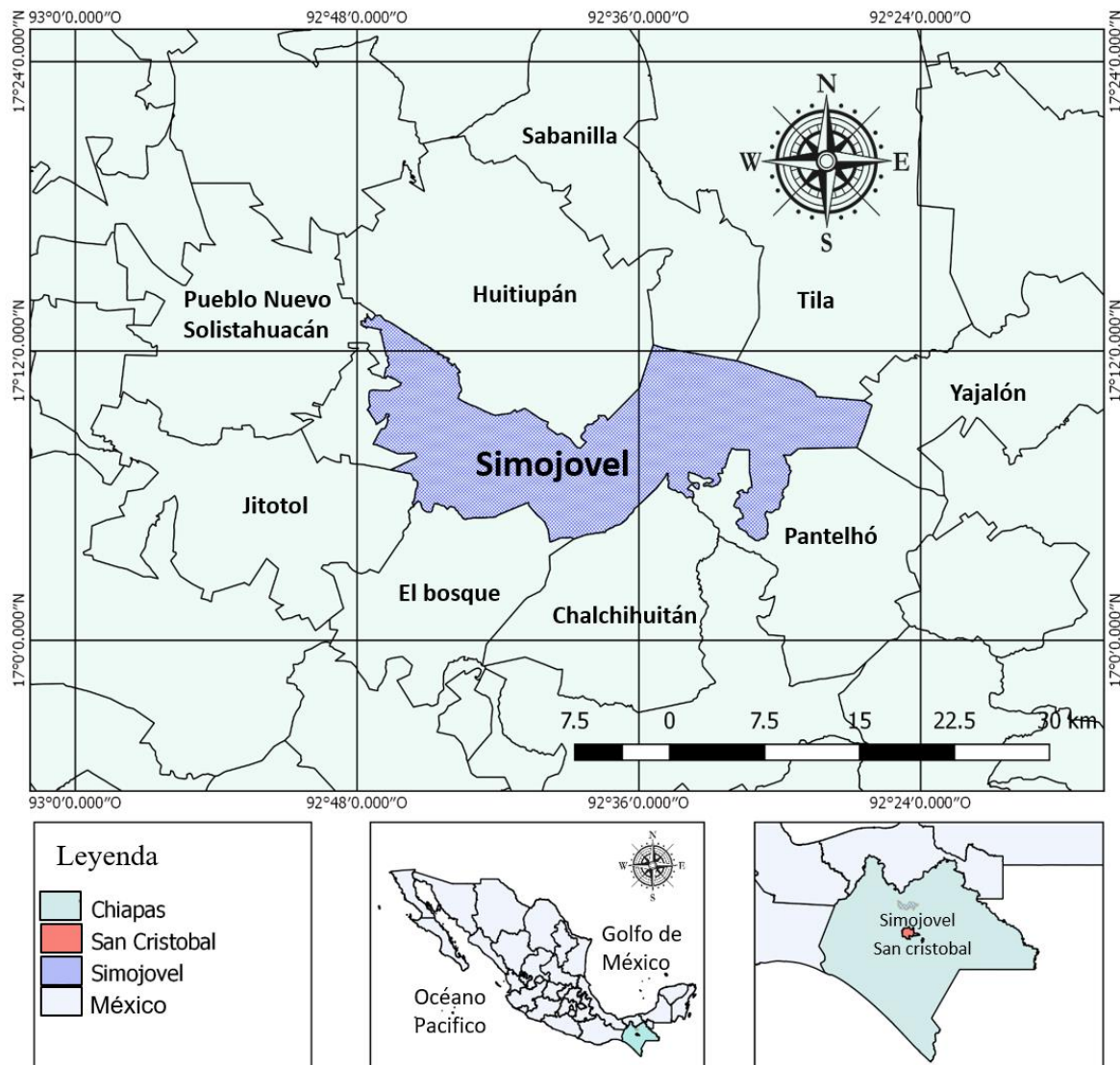


Figura 2. Ubicación del Municipio de Simojovel de Allende, Chiapas (Tomado de Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas, 2018).

5.1.1. Geología de la zona de estudio

El ámbar se extrae de estratos pertenecientes a tres unidades litoestratigráficas, conocidas como: Formación La Quinta, Mazantic Shale y Balumtum Sandstone (Fig. 3; Serrano-Sánchez *et al.*, 2015). Estas unidades se exponen en diferentes municipios de Chiapas como: Tecpatán (Malpaso), Soyalo, Ixtapa, Ostuacán, La Concordia, San Cristóbal, Palenque, Estrella de Belén, Totolapa y Simojovel; siendo esta última la localidad mejor estudiada (Solorzano, 2010).

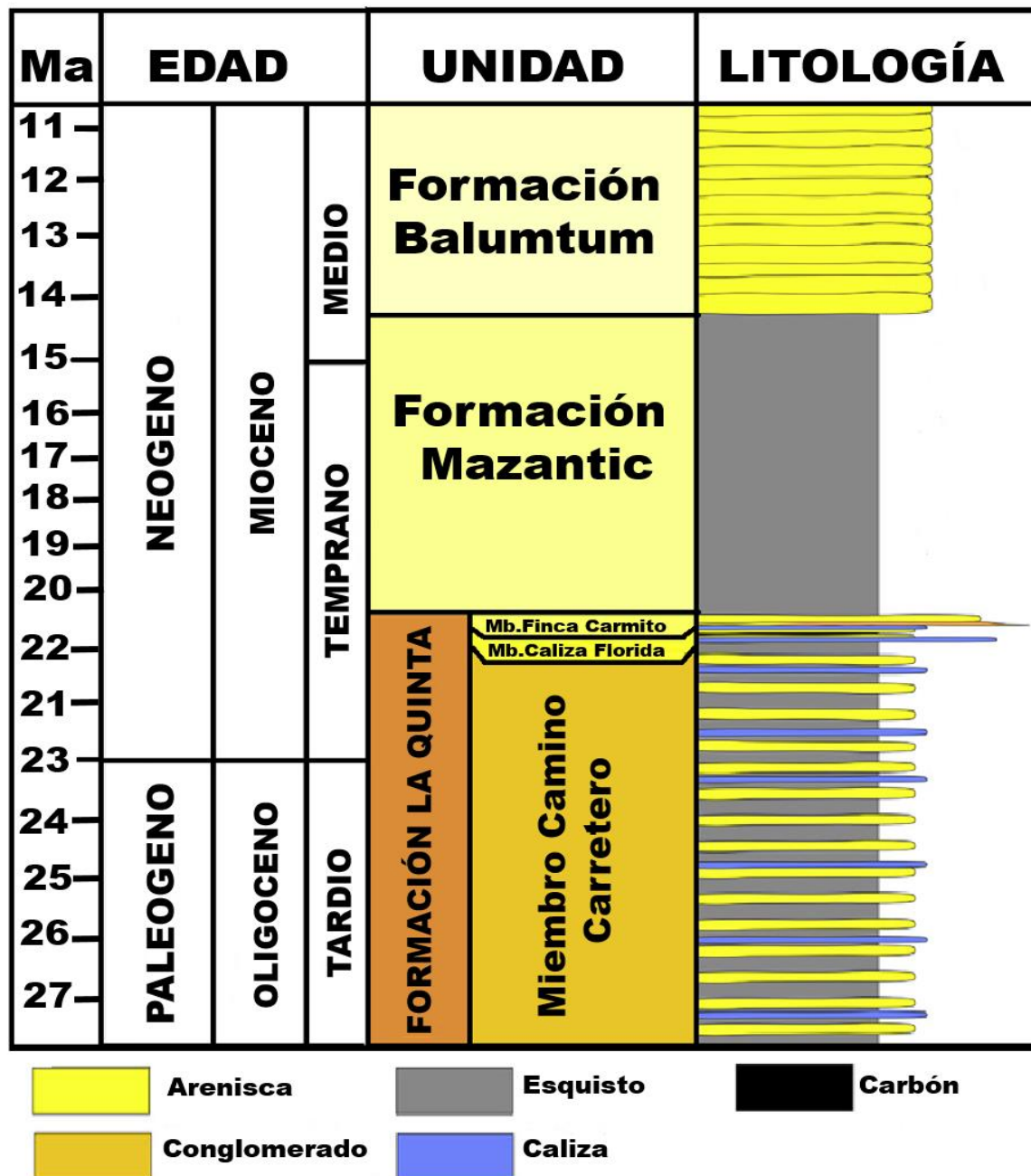


Figura 3. Columna estratigráfica compuesta de la sección portadora de ámbar en el área de Simojovel (Tomado y modificado de Serrano-Sánchez *et al.*, 2015).

El grupo Simojovel fue dividido por Frost y Langenheim (1974) como: Arenisca La Trinidad, Arenisca Rancho Berlín y Formación La Quinta, siendo esta última en donde se encuentra depositado el ámbar. A su vez, la Formación la Quinta está dividida en tres miembros: Camino Carretero, Caliza Florida y Finca Carmito (Frost y Langenheim, 1974). El miembro Camino

Carretero ubicado en la base del grupo Simojovel se reconoce por intercalaciones de arenisca calcárea, lutita y caliza; en este miembro se encuentran fósiles como foraminíferos, corales, moluscos y equinoideos (Tomasini-Ortiz & Martínez-Hernández, 1984).

El miembro intermedio denominado Caliza Florida se caracteriza por presentar una densa capa de caliza. En la base presenta alternancia de arenisca calcárea o arcillosa con limolita y lutita. También se observan delgadas capas de lignito. En este miembro se encuentran fósiles de equinoideos. El miembro superior del grupo Simojovel se compone de sedimento clástico fino, terrígeno y cuarzo, así como de estratos delgados de caliza, arenisca calcárea y arcilla. Los fósiles que se encuentran en este miembro son equinoides (Tomasini-Ortiz & Martínez-Hernández 1984).

El ámbar también se encuentra en los estratos de la Formación Mazantic Esquisto, siendo esta formación la que preserva la mayor cantidad del ámbar que se extrae de Chiapas, debido a que es más abundante y fácil de extraer (Serrano-Sánchez *et al.*, 2015). Esta formación se compone de arenisca masiva de gris oscuro a negro; en los estratos se pueden encontrar restos fósiles de plantas, moluscos y cangrejos (Vega *et al.*, 2009). La edad se ha obtenido mediante un análisis de datación isotópica con Rubidio (^{87}Rb) y Estroncio (^{87}Sr , ^{86}Sr) a partir de moluscos incrustados en ámbar de la especie *Turbinella maya* Perrilliat, obteniendo una edad absoluta de 23 M.a. (Vega *et al.*, 2009). Las piezas de ámbar con ostras incrustadas muestran que el ambiente de depósito era marino o estuarino (Vega *et al.*, 2009; Perrilliat *et al.*, 2010).

La Formación Balumtum Arenisca también contiene ámbar. La formación se compone de arenisca gris masiva. Los fósiles que se encuentran en esta formación son gasterópodos, bivalvos y crustáceos (Frost y Langenheim, 1974; Serrano-Sánchez *et al.*, 2015). Los registros de moluscos fósiles de los géneros *Turbinella* Lamarck y *Melongena* Schumacher, incluidos en ámbar, así como de otros géneros en la zona reportados en estos estratos, ubican a la zona de Simojovel para el Mioceno Temprano (Vega *et al.*, 2009; Perrilliat *et al.*, 2010).

5.1.2. Condiciones ambientales actuales en el Municipio de Simojovel de Allende Chiapas.

Actualmente, el clima en Simojovel es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano y cálido subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2010). El rango de temperatura en Simojovel es de 18 a 26°C y la precipitación de 1440 mm (INEGI, 2010). El tipo de vegetación de Simojovel es un bosque mesófilo de montaña; aunque también hay otros tipos de uso de suelo como pastizal y agricultura (Fig. 4; INEGI, 2010). En cuanto a la vegetación de este municipio se pueden encontrar árboles de *Abies* Mill. (Pinaceae), *Pinus* L. (Pinaceae), *Clethra* L. (Clethraceae), *Dendropanax* Decne. y Planch. (Araliaceae), *Miconia* Ruiz y Pav. (Melastomataceae), *Persea* Mill. (Lauraceae) y *Quercus* (Fagaceae; Miranda, 2015).

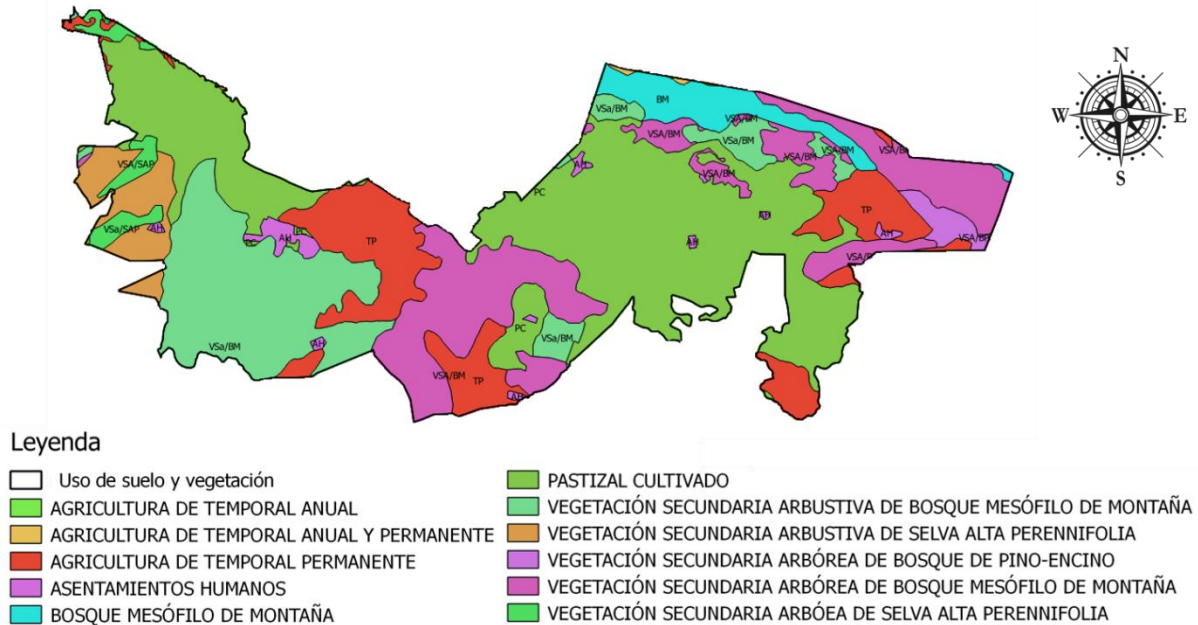


Figura 4. Uso de suelo y vegetación de Simojovel, Chiapas.

5.2. Procedencia del material fósil estudiado

Las flores que se describieron e identificaron en el presente trabajo se encuentran incluidas en varias piezas de ámbar pertenecientes a distintas colecciones científicas. Las piezas de ámbar que preservan a las flores designadas como morfotipo 1, 2 y 3 (BUAPAL77, BUAPAL78, BUAPAL79, BUAPAL80 Y BUAPAL81) pertenecen a la Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; la pieza de ámbar del morfotipo 4 pertenece a la Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrilliat” del Instituto de Geología de la

Universidad Nacional Autónoma de México y la pieza de ámbar del morfotipo 5 pertenece al Museo de ámbar Lilia Mijangos de Simojovel de Allende, Chiapas.

Las piezas de ámbar de las flores que se emplearon para el modelado paleoambiental se encuentran depositadas en las siguientes colecciones: Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrilliat” del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, el Museo de Paleontología de Tuxtla Gutiérrez, el Museo de ámbar Lilia Mijangos de Simojovel de Allende, Chiapas, la Colección de ámbar Poinar de la Universidad Estatal de Oregón y la Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (Cuadro 1).

Cuadro 1. Listado de los taxa utilizados para la obtención de parámetros ambientales y la reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas durante el Mioceno.

Cita	Número de catálogo	Familia	Género
Miranda (1963)	B -5103	Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>
Poinar (2002)	Sd-9-165	Arecaceae	<i>Socratea</i>
Poinar y Brown (2002)	Sd-9-71	Leguminosae: Caesalpinioideae	<i>Hymenaea</i>
Castañeda-Posadas et al. (2007)	MPEPA-6114	Meliaceae	<i>Swietenia</i>
Calvillo-Canadell et al. (2010)	MPEP-Chis	Fabaceae: Caesalpinioideae	<i>Hymenaea</i>
Chambers et al. (2012)	Sd-9-181A, Sd-9-181B y Sd-9-181C	Arecaceae	<i>Colpothrinax</i>
Hernández-Damian et al. (2016)	5963-IHNFG-2919	Salicaceae	<i>Lunania</i>
Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas (2018)	UNAM IGM-1352	Rhamnaceae	<i>Gouania</i>
Hernández-Damián et al. (2018)	IGMPB 1350	Staphyleaceae	<i>Staphylea</i>
Castañeda-Posadas et al. (2018)	IGMPB 1353 e IGMPB 1354	Arecaceae	-

5.3. Sistemática del material no identificado y modelado paleoambiental

El presente trabajo se realizó en dos fases: En la primera fase se realizó la paleontología sistemática, la cual consiste en la descripción de los caracteres florales y la identificación taxonómica de las

flores fósiles. La segunda fase consistió en realizar el modelado paleoambiental, en el cual se emplearon las flores descritas en este trabajo y las flores que ya se habían reportado por otros autores.

5.3.1. Fase 1. Descripción e identificación taxonómica

5.3.1.1. Análisis del material fósil

En esta etapa se describieron e identificaron ocho flores, las cuales inicialmente se asignaron como cinco morfotipos diferentes y posteriormente fueron identificadas taxonómicamente a nivel familia y género. Los caracteres morfológicos de cada una de las estructuras florales se observaron con un microscopio estereoscópico marca LEICA EZ4 ® y se fotografiaron con una cámara digital marca Motic® de 3.0 MP. La medición de las estructuras florales se realizó con el programa Motic Images Plus 2.0 y posteriormente fueron editadas con el programa Corel PaintShop Pro X8 para mejorar su visualización.

5.3.1.2. Variables analizadas de las estructuras florales

Los caracteres morfológicos descritos para cada estructura floral varían dependiendo de su estado de preservación y de la visibilidad de las flores en la pieza de ámbar, así que solo se consideraron aquellos que fueron posibles de observar en las flores de estudio, utilizando la terminología utilizada en el glosario de Moreno (1984). Los caracteres que fueron considerados para la identificación taxonómica de las estructuras florales fueron los siguientes: flor pedicelada o sésil, sexualidad floral (perfecta o imperfecta), simetría floral (actinomorfa o zigomorfa), diferenciación del perianto (cáliz-corola o tépalos) y la presencia o ausencia de éste. Para el androceo se determinó el tipo (estaminodio, laminar, filamentosos), la posición de los estambres respecto al perianto (antisépalo o antipétalo), el número de estambres presentes, la fijación de la antera con el filamento (basifija, dorsifija o versátil) y el tipo de dehiscencia de la antera (longitudinal, poricida, valvar y transversal). Por último, se determinó el tipo de gineceo (fusionado o libre), el número de carpelos y la posición del ovario respecto al perianto (súpero, ínfero y semi-ínfero). Aquellos caracteres que fueron difíciles de observar en las flores preservadas en ámbar no fueron considerados.

5.3.1.3. Afinidad taxonómica

Para determinar la familia a la que pertenecen las flores fósiles examinadas en el presente trabajo, se ingresaron los caracteres observados de cada morfotipo en las claves electrónicas: FAMEX (Murguía-Romero y Villaseñor-Ríos, 2015; <http://www.abatax.abacoac.org>) y DELTA inkey The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval (Watson y Dallwitz, 1992; <http://delta-intkey.com>). A partir de las familias obtenidas en ambas claves se realizó un consenso, en donde solo se consideró a las familias que se obtuvieron en ambas claves taxonómicas. Posteriormente, de las familias obtenidas en las claves electrónicas se realizó la revisión de cada una de las familias en literatura especializada como libros, monografías de cada familia y artículos de los géneros y especies (e.g. Cronquist, 1981; Judd *et al.*, 2008; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010). Para determinar el grupo taxonómico a nivel familia se realizó la comparación de los caracteres de las flores fósiles con los caracteres de los ejemplares actuales y se fue discriminando familia por familia de acuerdo con la similitud con base en el número de caracteres florales. Este mismo procedimiento se realizó para determinar el género y la especie al que pertenecen las flores fósiles.

Por último, se realizó la revisión de diversos ejemplares de herbario para comparar las flores fósiles con los taxa actuales; esto se realizó en herbarios digitales (<http://www.theplantlist.org/>; <http://www.tropicos.org/>; <https://www.kew.org/science/data-and-resources/plants>; <https://www.nybg.org/plant-research-and-conservation/>) y en el Herbario Nacional de México (MEXU).

5.3.2. Fase 2. Modelado paleoambiental

La determinación del paleoambiente se realizó mediante la obtención de información climática, los tipos de vegetación y la altitud en la que se desarrollan las especies actuales más cercanamente emparentadas con los fósiles, con base en el Principio del Pariente Vivo más Cercano.

5.3.2.1. Determinación de los taxa empleados en el modelo paleoambiental

Para realizar el modelado paleoambiental de Simojovel, Chiapas se utilizaron los fósiles de las flores incluidas en ámbar reportadas en la literatura por: Miranda (1963), Poinar (2002), Poinar y Brown (2002), Castañeda-Posadas *et al.* (2007), Calvillo-Canadell *et al.* (2010), Chambers *et al.* (2012), Hernández-Damian *et al.* (2016), Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas (2018) y

Hernández-Damián *et al.* (2018) (Cuadro 2). También se incluyeron las flores identificadas en el presente trabajo para incrementar el número de taxa empleados en el modelo.

Cuadro 2. Taxa actuales utilizados para la reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas.

Familia	Género	Especie (Fósil)	Taxa actual (PVC)	
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>	<i>T. durhamii</i>	<i>T. mexicana</i> y <i>T. guianensis</i>	Miranda (1963)
Arecaceae	<i>Socratea</i>	<i>S. brownii</i>	<i>S. salazarii</i>	Poinar (2002)
Leguminosae: Caesalpinioideae	<i>Hymenaea</i>	<i>H. mexicana</i>	<i>H. courbaril</i> y <i>H. verrucosa</i>	Poinar y Brown (2002)
Meliaceae	<i>Swietenia</i>	<i>S. miocenica</i>	<i>S. macrophylla</i> , <i>S. humilis</i> y <i>S. mahagoni</i>	Castañeda-Posadas <i>et al.</i> (2007)
Fabaceae: Caesalpinioideae	<i>Hymenaea</i>	<i>Hymenaea allendis</i>	<i>H. courbaril</i> e <i>H. verrucosa</i>	Calvillo-Canadell <i>et al.</i> (2010)
Arecaceae	<i>Colpothrinax</i>	<i>C. chiapensis</i>	<i>C. aphanopetala</i> , <i>C. cookii</i> y <i>C. wrightii</i>	Chambers <i>et al.</i> (2012)
Salicaceae	<i>Lunania</i>	<i>Lunania floresii</i>	<i>L. mexicana</i> y <i>L. parviflora</i>	Hernández-Damian <i>et al.</i> (2016)
Rhamnaceae	<i>Gouania</i>	<i>G. miocenica</i>	<i>G. lupuloides</i>	Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas (2018)
Staphyleaceae	<i>Staphylea</i>	<i>S. ochoterenae</i>	<i>S. bumalda</i> y <i>S. forrestii</i>	Hernández-Damián <i>et al.</i> (2018)
Araliaceae	<i>Aralia</i>	-	<i>Aralia</i>	Este trabajo
Primulaceae	<i>Myrsine</i>	-	<i>Myrsine</i>	Este trabajo
Arecaceae	-	-	Arecaceae	Este trabajo
Ericaceae	-	-	Ericaceae	Este trabajo
Santalaceae	-	-	Santalaceae	Este trabajo

A partir de los registros de las flores fósiles mencionadas anteriormente en la literatura y de las flores identificadas en este trabajo se procedió a determinar cuáles eran los taxa actuales más cercanamente relacionados con las flores fósiles para obtener la información climática de cada uno de ellos. El nivel taxonómico de los taxa que se emplearon para realizar el modelo fue a nivel familia, género y especie (Cuadro 2).

5.3.2.2. Reconstrucción de la paleovegetación

Para reconstruir la paleovegetación se utilizó el Método de Ponderación de Hábitat (Blain *et al.*, 2008). Este método consiste en establecer la distribución actual del tipo de vegetación de cada taxón que se encuentra más cercanamente relacionado con las flores preservadas en ámbar. Posteriormente a cada taxón se le asigna una puntuación de 1, este valor se divide entre cada tipo de vegetación en la cual se encuentra distribuido actualmente (Blain *et al.*, 2008). La reconstrucción del paleoambiente del Mioceno Temprano de Simojovel se determinó sumando las puntuaciones de cada tipo de vegetación para todos los taxa. El tipo de vegetación con la puntuación más alta se interpretó como el tipo de vegetación predominante, indicando que esa era la vegetación de la zona de estudio (Cruz *et al.*, 2016).

Los tipos de vegetación fueron considerados con base en la clasificación propuesta por Miranda y Hernández-X. (1963) para México. Para esto se consultó la altitud y los tipos de vegetación donde se distribuyen actualmente las especies o géneros que fueron incluidas en el modelado, a través de la revisión de literatura especializada (Pipoly, 1992; Pennigton y Sarukhán, 1998; Delucchi y Hurrell, 2008; Carranza, 2014). Además, se hizo una revisión similar en las páginas electrónicas <http://www.tropicos.org/Home.aspx>; <http://www.palmnutpages.com/> y <http://www.palmweb.org/>; <http://www.thecompositaehut.com/>.

5.3.2.3. Reconstrucción paleoclimática

A partir de los parientes vivos más cercanos, se obtuvo el área de distribución geográfica actual (coordenadas geográficas) para realizar el modelado de nicho. Esta información se obtuvo de la Red Mundial de Información sobre biodiversidad (REMIB) de la CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html>), de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org/>) y de la Integrated Digitized Biocollections (iDiGBio; <http://www.idigbio.org/portal/search>).

Con la información obtenida se creó una sola base de datos que integrara la información de las tres bases consultadas (REMIB, iDiGBio y GBIF). Posteriormente se eliminaron aquellas coordenadas que se repetían o que fueran puntos que no pertenecieran a ejemplares conservados en colecciones científicas (herbarios) y para los que no se pudiera asegurar la veracidad de esa información. Los datos editados se proyectaron en el programa Qgis 2.18 para verificar que las coordenadas coincidieran con el área de distribución natural consultada en las monografías, literatura especializada y el sitio web Plants of the world online (<http://powo.science.kew.org>) para cada especie, además de que se verificó que los puntos correspondieran con áreas terrestres y no se presentaran en áreas marítimas. Por último, se eliminaron los puntos con una distancia menor de un kilómetro entre ellos para evitar la sobrestimación de los registros de cada uno de los taxa empleados para el modelado de nicho ecológico.

Las variables bioclimáticas fueron obtenidas de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) versión 1.4. Las 19 variables fueron consideradas para la realización del modelado de nicho ecológico y con ello obtener la distribución potencial de los taxa (Cuadro 3).

El método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo (MEI) se utilizó para reconstruir el paleoclima del Mioceno Temprano de Simojovel, Chiapas. Este método consiste en calcular las condiciones paleoclimáticas potenciales identificando la región geográfica donde se sobrelapen las áreas de distribución actual de todos los representantes actuales o parientes vivos más cercanos de las especies fósiles encontradas en la localidad o en un nivel estratigráfico de estudio (Blain *et al.*, 2009). Las áreas superpuestas de la distribución actual de cada taxón que existía en la localidad contienen las condiciones climáticas que existieron en el pasado, debido a que es el área de simpatría de las condiciones climáticas donde pueden vivir todos los taxa estudiados (Cruz *et al.*, 2016).

El modelo de distribución potencial se realizó con el algoritmo Maxent versión 3.4.1 (Phillips *et al.* 2006, 2017). Para ello, se colocaron las 19 variables climáticas obtenidas de WorldClim y los taxa con los que se encuentran más relacionados los taxa de las flores preservadas en ámbar. El método de máxima entropía (Maxent) es utilizado porque es capaz de generar una mejor representación cuando sólo se utilizan puntos de presencia (Rodríguez-Cravedo *et al.*, 2017). El programa Maxent se ejecutó de la siguiente manera: se realizó una réplica para cada modelo, el

valor del multiplicador de regularización = 1, con 50,000 puntos de *background* (pseudoausencias) en el caso de los taxa con registros grandes y 10,000 puntos de *background* para los taxa con pocos registros y por último se utilizó el 30% de los registros de los taxa para la validación del modelo y el 70% restante para generar el modelo. En el caso de los taxa que tenían menos de once registros todos los puntos que estuvieran disponibles fueron usados para correr el modelo sin asignación de porcentaje para la validación.

Cuadro 3. Variables bioclimáticas (WorldClim) empleadas en el modelado paleoclimático.

BIO1= Temperatura media anual
BIO2= Rango medio diurno (promedio mensual (temperatura máxima-temperatura mínima))
BIO3= Isoterma (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO4= Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)
BIO5= Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6= Temperatura mínima del mes más frío
BIO7= Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6)
BIO8= Temperatura media del trimestre más húmedo
BIO9= Temperatura media del trimestre más seco
BIO10= Temperatura media del trimestre más caliente
BIO11= Temperatura media del trimestre más frío
BIO12= Precipitación anual
BIO13= Precipitación del mes más húmedo
BIO14= Precipitación del mes más seco
BIO15= Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16= Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17= Precipitación del trimestre más seco
BIO18= Precipitación del trimestre más caliente
BIO19= Precipitación del trimestre más frío

Se realizó la reclasificación de la distribución potencial de cada uno de los taxa como presencia y ausencia con el umbral *Balance Training Omission Predicted* debido a que responde mejor a los puntos de registro de los taxa y a la distribución potencial sin sobreestimar el área, como lo hace el umbral *Fixed 1* y el umbral presencia mínima de los puntos de entrenamiento (minimum training presence, MTP). Además, tampoco deja puntos de presencia fuera del área de distribución como lo hace el resto de los umbrales de corte (thresholds). El uso del umbral de *Balance Training Omission Predicted* es el más apropiado para alcanzar los objetivos planteados, ya que no se busca conocer la distribución más cercana a la realidad, sino, el intervalo climático donde pueden encontrarse los taxa (Freeman y Moisen, 2008).

Después de reclasificar se extrajo la distribución de cada uno de los taxa en el programa ArcGis 10.5. Posteriormente, se realizó la intersección de los mapas resultantes comenzando con el taxón con mayor número de registros al taxón con menor número de registros. Para ello, primero se realizó la intersección de las familias, después se incluyeron los géneros y por último las especies. Al realizar la intersección de la distribución potencial de todos los taxa, se obtuvo el intervalo ecogeográfico mutuo o el polígono de las áreas donde las condiciones climáticas eran las adecuadas para que se encontraran coexistiendo todas las especies que componían la vegetación durante el Mioceno de Simojovel, Chiapas. Del polígono donde se sobrelaparan todas las distribuciones potenciales se obtuvieron los valores de las variables climáticas: Bio1, temperatura media anual y Bio12, precipitación anual.

Obtenidos los valores ambientales de la temperatura y precipitación, se procedió a comparar si las condiciones climáticas han cambiado desde el Mioceno a la fecha, contrastando con los valores de la estación meteorológica de Simojovel de Allende, Chiapas. Los datos ambientales de Simojovel fueron obtenidos de la estación meteorológica del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1951 a 2010 (<http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica>) de Simojovel (00007198).

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1. Sistemática Paleontológica (Basada en APG IV)

Las ocho flores revisadas en este trabajo se identificaron como cinco morfotipos diferentes, los cuales fueron determinados en tres familias y dos géneros. El ejemplar fósil BUAPAL77, BUAPAL78 y BUAPAL79 (morfotipo 1), se reconoció como perteneciente a la Familia Araliaceae y dentro de ésta, al género *Aralia* Tourn. ex L. El ejemplar fósil BUAPAL80 (morfotipo 2), representado por una flor y un fragmento de corola y estambre, se determinó para la Familia Primulaceae (Myrsinaceae) y el género *Myrsine* L. El ejemplar fósil BUAPAL81 (morfotipo 3), compuesto por una sola flor tiene afinidad con la Familia Santalaceae. Las dos flores del morfotipo 4 pertenecen a la Familia Arecaceae Bercht. & J. Presl (Palmae). Este morfotipo solo se determinó a nivel Familia pues posiblemente se trate de un género nuevo. Del mismo modo, las dos flores del morfotipo 5 sólo se determinaron a ese nivel taxonómico, identificándose como pertenecientes a la Familia Ericaceae Juss.

6.1.1. Morfotipo 1 *Aralia* sp.

Orden: Apiales Nakai

Familia: Araliaceae Juss

Género: *Aralia* Tourn. ex L.

Holotipo: BUAPAL77 Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (Fig. 5A).

Paratipo: BUAPAL78 (Fig. 5B) y BUAPAL79 (Fig. 5D) Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Localidad: Simojovel, Chiapas, México

Edad: Mioceno Temprano-Medio

Diagnosis: Flor diminuta, pedicelada, actinomorfa, pentámera, bisexual (hermafrodita), perianto diferenciado en cáliz y corola, el cáliz de 5 sépalos libres y reducidos, corola de 5 pétalos libres, con 5 estambres filamentosos y gineceo con ovario ínfero.

Descripción: La pieza de ámbar mide 1.5 cm de largo por 1 cm de ancho. Dentro de esta se observaron tres flores pertenecientes al mismo morfotipo, de las cuales una se encuentra completa y las otras dos se observa que perdieron los pétalos. Las tres flores se caracterizan por: ser diminutas, con una longitud promedio de 1.96 (1.73-2.02) mm de largo, un diámetro promedio de 0.84 (0.81-0.87) mm y el pedicelo con un promedio de 0.97 (0.93-1.01) mm de largo. Las flores tienen simetría actinomorfa, son hermafroditas y pentámeras (Fig. 5A, B). El perianto está diferenciado en cáliz y corola; con una copa floral o hipanto obcónico con un promedio de 0.43 (0.35-0.49) mm; con sépalos, pétalos y estambres dispuestos al borde del hipanto. El cáliz está compuesto de 5 sépalos libres (polisépalos) y reducidos, con el limbo de los sépalos lobado (denticulado) de 0.16 (0.12-0.21) mm de largo. La corola se compone de 5 pétalos libres (polipétalos) ampliamente ovados con un promedio de 0.52 (0.50-0.55) mm de largo, imbricados y con el ápice obtuso (Fig. 5A, B). El androceo está compuesto de 5 estambres libres y alternipétalos (*i. e.* que se alternan con los pétalos); el filamento es de 0.21 mm de largo y se encuentra recurvado hacia los pétalos; la antera es diteca con fijación al filamento de tipo basifija (Fig. 5C). El gineceo es apocárpico y el ovario ínfero (Fig. 5D).

6.1.1.1. Afinidad botánica de BUAPAL77

Los caracteres que se ingresaron en las claves electrónicas para determinar la familia de las flores BUAPAL77, 78 y 79 fueron los siguientes. En el caso de FAMEX se emplearon los caracteres: flor hermafrodita, actinomórfica, perianto presente, con 5 sépalos, 5 pétalos y 5 estambres libres y ovario ínfero. En DELTA se usaron los caracteres: flor diminuta, hermafrodita, actinomórfica, pentámera, cíclica, perianto compuesto por cáliz y corola, el cáliz de 5 sépalos libres, la corola de 5 pétalos libres, 5 estambres filamentosos, alternipétalos y gineceo ínfero. Las familias obtenidas a partir del consenso de ambas claves fueron Araliaceae, Apiaceae, Celastraceae e Hydrangeaceae; a partir de las cuales se realizó la revisión en libros y literatura especializada para determinar la Familia (Cronquist, 1981; López, 1993; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Las flores fósiles BUAPAL77, 78 y 79 tienen semejanza con las flores de la Familia Apiaceae por su simetría actinomórfica, son pentámeras, hermafroditas, con sépalos dentados y estambres alternipétalos (Cuadro 4). Sin embargo, no se asignó a la Familia Apiaceae por presentar pétalos bilobados, con estivación valvada, la antera dorsifija y un estilopodio corto (Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

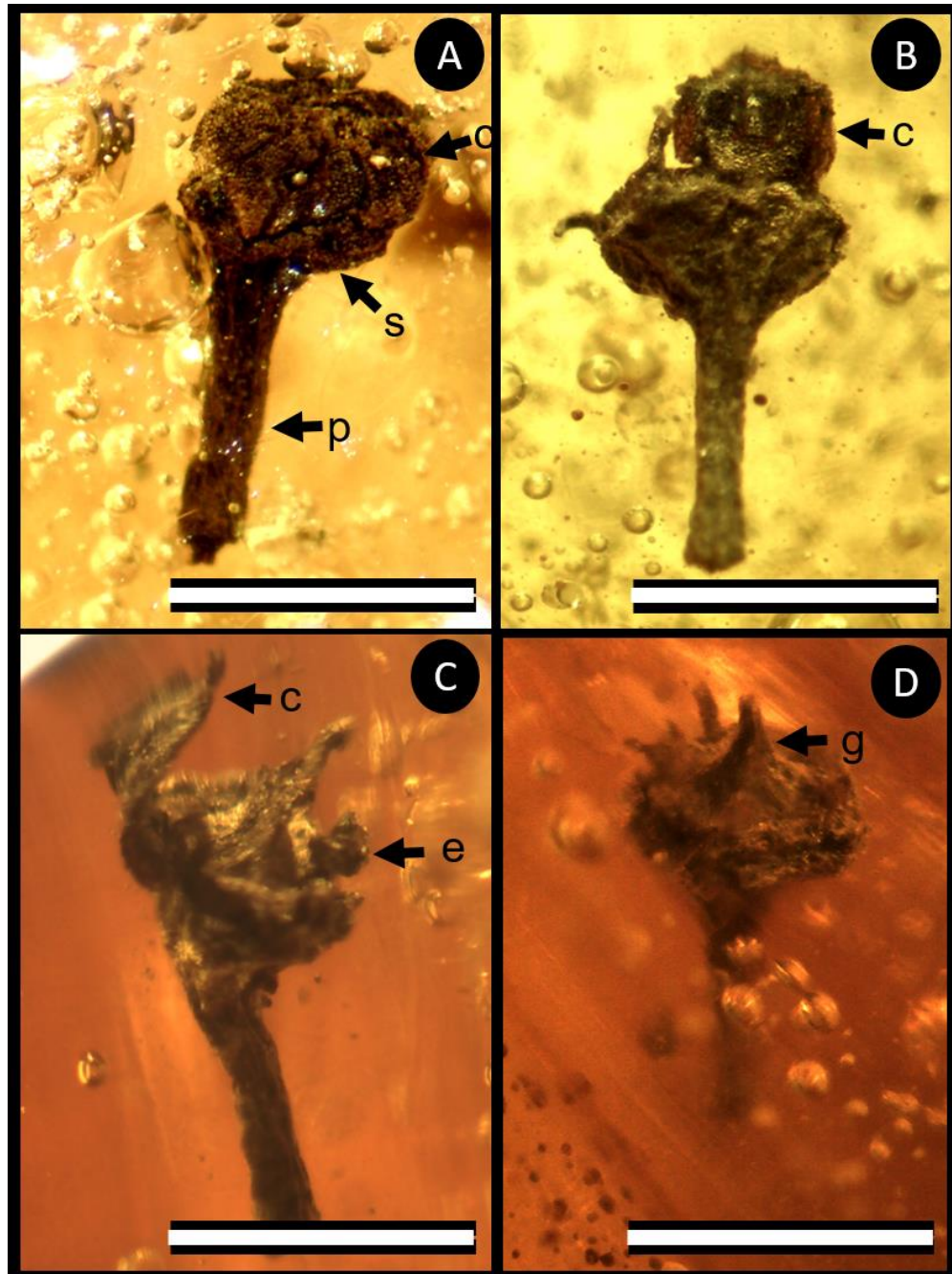


Figura 5. Familia Araliaceae. A) Flores pediceladas (p), actinomorfas y pentámeras; la flecha superior derecha con la letra c señala la corola; la flecha inferior derecha con la letra p señala al pedicelo y la flecha con la letra s señala a los sépalos. B) Flor con perianto diferenciado en cáliz y corola; la flecha con la letra c señala a un pétalo de la corola. C) Flor bisexual; la flecha con la letra e señala a un estambre filamentosos con antera basifija. D) Flor con pérdida de los pétalos; la flecha con la letra g señala al gineceo, con ovario ínfero. Todas las escalas equivalen a 1 mm.

La Familia Celastraceae se parece a las flores fósiles de BUAPAL77 en los caracteres: flor actinomorfa, hermafrodita, sépalos libres, pétalos libres e imbricados y estambres alternipétalos (Cuadro 4). Sin embargo, se diferencia de las flores fósiles por presentar flores tetrámeras o pentámeras, sépalos imbricados y ovario súpero (Cronquist, 1981; Simmons, 2004; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Molina-Paniagua, 2011).

Las flores de Hydrangeaceae comparten algunos caracteres con BUAPAL77 como son: flor hermafrodita, actinomorfa, pétalos imbricados y el ovario ínfero (Cuadro 3). Sin embargo, las flores se diferencian en los sépalos petaloides, usualmente con el doble de estambres que el número de pétalos (Cronquist, 1981; Hufford, 2004; Pérez-Calix, 2004; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Por último, la Familia Araliaceae es la que comparte mayor número de caracteres como son: flor actinomorfa, pentámera, sépalos libres, reducidos y dentados, estambres libres, alternando con los pétalos y el ovario ínfero (Cronquist, 1981; López, 1993; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Cuadro 4. Listado de caracteres florales del morfotipo 1 en comparación con las familias Araliaceae, Apiaceae, Celastraceae e Hydrangeaceae.

Familias/ carácter	Fósil	Araliaceae	Apiaceae	Celastraceae	Hydrangeaceae
Actinomorfa	Si	Si	Si	Si	Si
Pentamera	Si	Si	Si	Si o 4-mera	Si o 4-mera
Bisexual	Si	Si o Unisexual	Si o Unisexual	Si	Si
Pedicelo Articulado	No	No	Si	Si	Si
Sépalos Número	5	5	5	-	4 ó 5 (12)
Corola	Imbricada	Imbricada	Valvados	Imbricada	Valvado, imbricado
Número	5	5 (3-12)	5	4 o 5	4 ó 5 (12)
Libres	Si	Si o fusionados	Si	Si	Si
Estambres	5	5 (3 a 12)	5	4 ó 5	8 ó 10 (50-200)
Ovario ínfero	Si	Si	Si	Súpero	Si
# Caracteres	11	11	9	7	7

Por lo tanto, las flores BUAPAL77, 78 y 79 fueron asignadas a la Familia Araliaceae, debido a que las flores de esta se caracterizan por ser de talla diminuta o pequeña, actinomorfas, pentámeras y

hermafroditas. El perianto está compuesto por cáliz con 5 sépalos libres y reducidos y en algunos casos ausentes, la corola de 5 pétalos libres y deciduos, el androceo con 5 estambres filamentosos alternando con la corola y el ovario ínfero (Cuadro 4).

La Familia Aralicaeae actualmente está compuesta por 40 géneros y 1533 especies (The plant list, 2019). La Familia presenta una amplia distribución en regiones tropicales y en zonas templadas. En México están representados cinco géneros silvestres (*Aralia*, *Dendropanax*, *Didymopanax*, *Oreopanax* y *Sciadodendron*) y numerosos géneros cultivados (López, 1993). Las plantas de esta Familia son árboles, arbustos o hierbas; tienen hojas simples y con frecuencia lobuladas o palmatilobuladas; inflorescencias racemosas, umbeladas o capitadas; flores perfectas o unisexuales por lo regular pequeñas y verdosas, actinomorfas; cáliz pequeño, entero o dentado; de 3 a 12 pétalos, por lo general 5, libres o fusionados; 5 estambres libres, alternando con los pétalos, anteras dorsifijas, con dehiscencia longitudinal; disco en la parte superior del ovario; ovario ínfero y el fruto tipo baya o drupa (López, 1993).

Debido a que la Familia Araliaceae fue la que presentó mayor similitud con el ejemplar fósil BUAPAL77, 78 y 79, se revisaron de manera exhaustiva los caracteres de los géneros dentro de ésta, tomando en cuenta los siguientes caracteres: forma del pedicelo, forma y número del cáliz, estivación y número de la corola, número de estambres y forma del disco floral.

De la revisión de todos los géneros de Araliaceae, solo ocho coincidieron con los caracteres de las flores BUAPAL77, 78 y 79, los cuales son: *Aralia* Tourn. ex L., *Dendropanax* Decne. & Planch., *Hydrocotyle* A. Rich., *Polyscias* J.R. Forst. & G. Forst., *Schefflera* J.R. Forst. & G. Forst., *Brassaiopsis* Decne. & Planch., *Cheiropodendron* Nutt. ex Seem. y *Hedera* L (Cuadro 5; Apéndice 1). De estos, se realizó una revisión detallada con base en la literatura especializada para determinar el género al que pertenece el fósil (López, 1993; Shu, 2007).

El género *Hydrocotyle* se asemeja a las flores fósiles BUAPAL 77, 78 y 79 en que tienen un pedicelo corto y robusto, el cáliz es dentado y la corola libre. Sin embargo, se diferencia en algunos caracteres como: los pétalos valvados, el ángulo del ápice angosto y el estilo libre o basalmente conado. El género *Schefflera* comparte algunos caracteres con BUAPAL 77 como es el hipanto obcónico y los sépalos dentados. Sin embargo, se diferencian por presentar pétalos conados, valvados, el ángulo del ápice de la corola subagudo y el disco carnoso, plano a semiesférico.

También el género *Hedera* comparte algunos caracteres con el fósil BUAPAL 77 como es el pedicelo no articulado, el hipanto obcónico y los estilos conados. En cuanto a las diferencias que presentan, está el pedicelo largo y grueso, los sépalos triangulares, la corola valvada, deltoide o lanceolada, el ángulo del ápice subagudo y el disco convexo.

Cuadro 5. Listado comparativo de los caracteres florales del fósil con los géneros de la Familia Araliaceae más relacionados con el espécimen.

Géneros/ Carácter	Fósil	<i>Aralia</i>	<i>Dendropanax</i>	<i>Polyscias</i>	<i>Schefflera</i>	<i>Brassaiopsis</i>
Pedicelo	Corto y grueso	Corto o largo o ausente	Corto o largo	Largo-delgado, grueso-robusto	Delgado o robusto o ausente	Corto o largo, semi-grueso
Articulado	No	Si o No	No	Si o no	?	No
Hipanto	Obcónico	Obcónico a cupuliforme	Obcónico a cupuliforme	Anular	Obcónico o cupuliforme	Obcónico o cupuliforme
Sépalos	Lobulado-denticulado o	Lobulado o denticulado	Denticulado	Dentado, lobulado u ondulado	Denticulado	Denticulado
Número	5	5 a 10	5 a 8	4 a 9	5	5
Corola	Imbricada	Imbricada	Valvada	Valvada	Valvada	Valvada
Número	5	5 a 10	5 a 8	4 a 12	4 a 5 (7)	5
Forma	Ampliamente ovada	Oblongo, ovado	?	?	?	?
Angulo ápice	Obtuso	Obtuso	Subagudo y cuculado	Subagudo	Subagudos	Subagudo
Estambres	5	5	5 a 8	4 a 12	4 a 5 (7)	5
Disco	Cónico, Carnoso	Carnoso, pequeño	Carnoso, cónico, convexo, aplanado	Aplanado, cónico, hemisférico, carnoso	Carnoso, plano o semiesférico	Convexo
Estilo Conado	Si	Si o la Base	Si o libres	Base, Conado, ausente	Si o libres	Si
# Carácter	12	10	9	8	7	8

Otro de los géneros que presenta caracteres similares con BUAPAL 77 es *Cheirodendron*, el cual tiene el hipanto obcónico, el limbo del cáliz denticulado y el estilo cónico. Sin embargo, también presenta algunos caracteres que las diferencian, como el pedicelo delgado y articulado, la corola valvada, los pétalos triangulares y el ángulo del ápice subagudo. El género *Brassaiopsis* comparte

algunos caracteres con el fósil BUAPAL 77, como es el pedicelo no articulado, el hipanto obcónico y el cáliz denticulado; pero los caracteres que las diferencian son los pétalos valvados, el ápice de los pétalos subagudos y el disco convexo. También el género *Polyscias* presenta similitud con algunos caracteres de BUAPAL 77, como los sépalos lobulados y dentados, el disco cónico y los estilos conados; pero algunos de los caracteres que no comparten son el hipanto anular, los pétalos valvados y el ángulo del ápice subagudo. Otro género es *Dendropanax*, el cual se asemeja a la flor fósil BUAPAL 77 en el pedicelo corto, sin articular, el hipanto obcónico, el cáliz denticulado y el disco carnososo y cónico; sin embargo, algunos caracteres las diferencian como la corola valvada y el ángulo del ápice de los pétalos subagudo y cuculado (Cuadro 5).

Por último, el género *Aralia* es el que compartió mayor número de caracteres con los ejemplares fósiles BUAPAL 77, 78 y 79. Estos son: el pedicelo corto, no articulado, hipanto obcónico, sépalos lobulados o denticulados, corola imbricada y ángulo del ápice de los pétalos obtuso. Sin embargo, se diferencian en la forma oblonga-ovada de los pétalos y el disco carnososo y pequeño por lo que posiblemente se trate de una nueva especie para este género (Cuadro 5).

6.1.1.2. Registro fósil del género *Aralia*

Las flores fósiles reportadas en el presente trabajo para el del género *Aralia* (Araliaceae), representan el primer registro de flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas. Además, el género *Aralia* también es el primer registro para México ya que no se ha reportado anteriormente para el país. Sin embargo, el género *Aralia* tiene un excelente registro fósil ampliamente documentado del Cretácico al Pleistoceno en las áreas boreales del norte, frecuentemente en Europa y Asia, siendo este último en donde se encuentra registrada la mayor diversidad del género actualmente (Cuadro 6; Paleobiology database, 2019; Zhu *et al.*, 2015).

El género *Aralia* actualmente se encuentra distribuido en regiones templadas y tropicales, mostrando una disyunción intercontinental entre el Este de Asia y América. En América el registro fósil está reportado para el Cretácico y Eoceno, pero únicamente se restringe a Estados Unidos y Canadá, por lo tanto, las flores del género *Aralia* en este trabajo representan el registro más sureño y el primer registro del Mioceno del continente americano, ya que los registros que existen para el Mioceno solamente se encuentran en Europa y Asia. Al ser este el registro más sureño para América indica que durante el Mioceno este género ya estaba presente más al centro del continente americano (Wen, 2011).

Cuadro 6. Registro fósil del género *Aralia* (Araliaceae; Paleobiology database, 2019).

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Cretácico	<i>A. wellingtoniana</i>	?	Canadá	Mellon <i>et al.</i> , 1963
Cretácico	<i>Aralia</i> sp.	?	Canadá	Bell, 1956
Cretácico	<i>A. ravniana</i> y <i>A. polymorpha</i>	Hoja	USA	Huang y Dilcher, 1994.
Cretácico	<i>A. newberryi</i> y <i>A. ravniana</i>	Hoja	USA	Berry, 1922
Cretácico	<i>A. dubia</i>	Hoja	USA	Fontaine, 1889
Cretácico	<i>A. veatchii</i>	?	USA	Berry, 1929.
Cretácico	<i>A. wellingtoniana</i> y <i>A. veatchii</i>	Hoja	USA	Crabtree, 1987
Cretácico	<i>A. cf parvidens</i>	?	Canadá	Bell, 1962
Paleoceno	<i>A. coloradensis</i>	?	Canadá	Sternberg, 1924
Eoceno	<i>Aralia</i>	Polen	Canadá	Dillhoff <i>et al.</i> , 2005
Oligoceno	<i>A. dorofeevii</i> y <i>A. lusatica</i>	?	Alemania	Mai, 1997
Oligoceno	<i>A. haselbachensis</i>	?	Alemania	Mai y Walther, 1978
Oligoceno	<i>A. ezoana</i>	Hoja	Japón	Tanai, 1970
Oligoceno-Mioceno	<i>A. pusilla</i> , <i>A. longisperma</i> , <i>A. tertiaria</i> , <i>A. rugosa</i> , <i>A. lucida</i> , <i>A. depressa</i> , <i>A. intermedia</i> , <i>A. crassa</i> y <i>A. chinensis</i>	?	Rusia	Dorofeev, 1963
Eoceno	<i>Aralia</i>	Hoja	USA	Knowlton, 1899
Mioceno	<i>A. miobippinata</i> , <i>A. yabei</i> , <i>A. celtisfolia</i>	Hoja	Japón	Tanai, 1961
Mioceno	<i>Aralia</i> sp.	?	Alemania	Gregor, 1978.
Mioceno	<i>A. tertiaria</i> , <i>A. longisperma</i> , <i>A. zaddachii</i> y <i>A. weissii</i>	?	Alemania	Mai, 2001
Mioceno	<i>A. pusilla</i> , <i>A. afn.</i> <i>Crassa</i> y <i>A. cf. Lucida</i>	Fruto	Australia	Kovar-Eder y Meller, 2001
Mioceno-Plioceno	<i>Aralia szaferi</i>	?	Francia	Geissert <i>et al.</i> , 1990
Plioceno	<i>Aralia n. sp. Szaferi</i>	?	Alemania	Mai y Walther, 1988.
Plioceno	<i>Aralia</i> sp.	Fruto	Italia	Martinetto <i>et al.</i> 1997
Plioceno	<i>Aralia stratosa</i>	Fruto	China	Zhu <i>et al.</i> , 2015

6.1.2. Morfotipo 2 *Myrsine* sp.

Orden: Ericales Bercht. y J. Presl

Familia: Primulaceae (Myrsinaceae) Batsch ex Borkh.

Género: *Myrsine* L.

Holotipo: BUAPAL80 Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (Fig. 6A).

Localidad: Simojovel, Chiapas, México

Edad: Mioceno Temprano

Diagnosis: Flor actinomorfa, pentámera, corola de 5 pétalos fusionados, androceo opuesto a los pétalos, 5 estambres filamentosos, epipétalos, antera diteca, dorsifija-versátil, dehiscencia longitudinal y polen tricolporado.

Descripción: La pieza de ámbar mide 3.1 cm de largo por 2.4 cm de ancho. Dentro de ésta, se encuentra preservado un fragmento (pétalo y antera) y una flor que pertenecen al mismo morfotipo; la flor se observa que está incompleta, ya que no presenta todos los verticilos florales; debido a que no se preservó el pedicelo, los sépalos, ni el gineceo. Sin embargo, a pesar de estar incompleta se pudo describir como una flor con simetría actinomórfica y pentámera. El perianto está compuesto de una corola rotada de 10 mm de diámetro, con estivación imbricada y de 5 pétalos ovados con un promedio de 7.94 (7.76-8.12) mm de largo y 5.03 (4.95-5.10) mm de ancho, fusionados en la base (gamopétala; Fig. 6A). El androceo está compuesto de 5 estambres de tipo filamentosos de 6.41 mm de largo, opuestos a los pétalos y unidos a estos (epipétalos). Los filamentos miden en promedio 4.42 (4.38-4.46) mm de largo, la antera mide 3.13 (3.06-3.21) mm de largo por 1.97 mm de ancho; la antera es diteca, la unión al filamento es versátil y con dehiscencia longitudinal (Fig. 6A, B). En esta pieza se pudo observar el polen de la flor cerca de las anteras y alrededor de toda la flor, el cual es de tipo tricolporado. El ovario posiblemente era de tipo ínfero debido a que en la mayoría de las flores que presentan este tipo de ovario se desprende la copa floral junto con los estambres, dejando unido el gineceo al resto de la flor.

6.1.2.1. Afinidad botánica de BUAPAL80

Los caracteres morfológicos que se consideraron para obtener las posibles Familias en FAMEX fueron: flores actinomórficas, pétalos fusionados, 5 estambres libres igual al número de pétalos, epipétalos, con antera dorsifija y dehiscencia longitudinal. Los caracteres ingresados en DELTA fueron: flor de talla pequeña, actinomorfa, pentámera, la corola con 5 pétalos fusionados, los

estambres filamentosos y libres, la antera dorsifija y versátil, con dehiscencia longitudinal y el polen tricolporado.

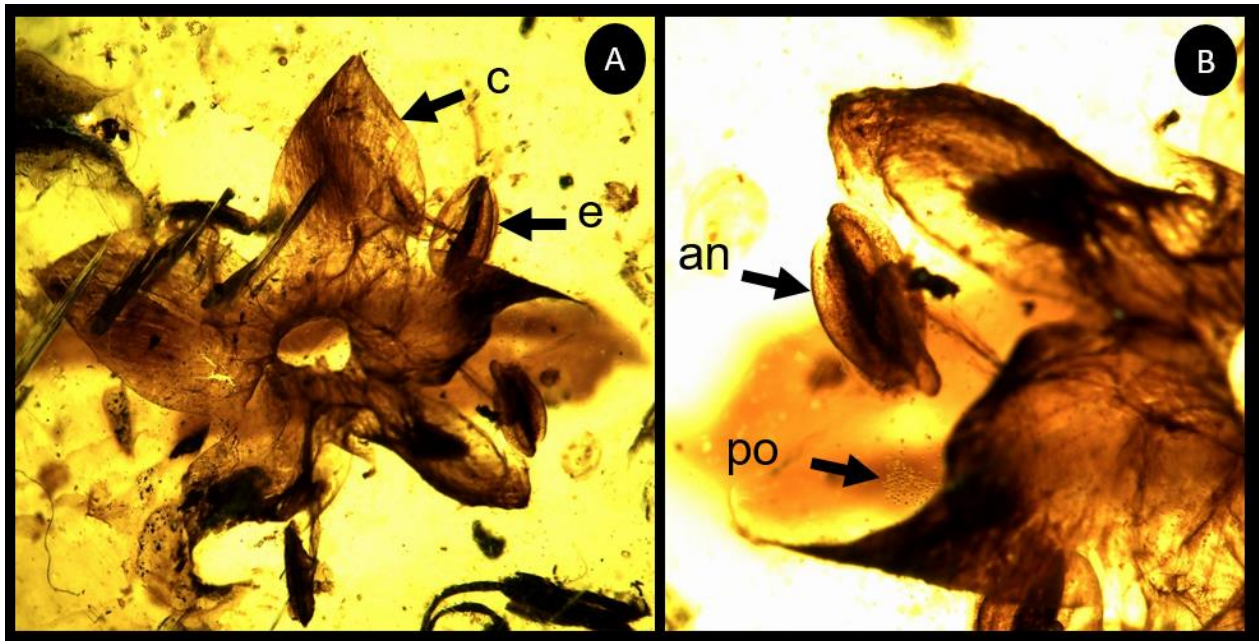


Figura 6. Familia Primulaceae. A) Flor actinomorfa y pentámera, la flecha superior derecha con la letra c señala la corola y la flecha inferior derecha con la letra e señala el estambre. B) Androceo con 5 estambres epipétalos, la flecha superior izquierda con la letra an señala la antera versátil, con dehiscencia longitudinal; la flecha inferior izquierda con la letra po señala el polen de tipo tricolporado.

Las familias obtenidas a partir del consenso de las claves electrónicas fueron: Convolvulaceae, Dichapetalaceae, Ebenaceae, Gentianaceae, Polygonaceae, Marcgraviaceae, Opiliaceae, Symplocaceae, Boraginaceae, Sapotaceae y Primulaceae (Myrsinaceae actualmente incluida en Primulaceae por APG IV). De cada una de estas familias se realizó la revisión en la literatura para determinar a cuál pertenece la flor BUAPAL80: Cronquist, 1981; Nash y Moreno, 1981; Ocampo, 2000; Anderberg, 2004; Carranza, 2004; Stahl y Anderberg, 2004; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010 y Weigend *et al.*, 2016. La flor fósil presentó mayor parecido en los caracteres: corola simpétala, estambres epipétalos y polen tricolporado, con las últimas cuatro familias enlistadas (Cuadro 7; apéndice 2).

La flor fósil se asemeja a las flores de la Familia Sapotaceae en la simetría actinomórfica, con corola rotada y fusionada, la dehiscencia longitudinal y el polen 3-4 colporado; sin embargo, ésta Familia también presenta algunos caracteres que la diferencian del fósil, como es el número de

pétalos que va de 4-18, los estambres que no son opuestos a los pétalos (antipétalos), tampoco son epipétalos y el número de estambres que es de 4 a 35 (Cuadro 7; Cronquist, 1981; Carranza, 2005; Pennington, 2005; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Cuadro 7. Comparación de los caracteres florales de BUAPAL80 con las familias más relacionadas resultado de la comparación en las claves electrónicas.

Familia/ carácter	BUAPAL80	Boraginaceae	Primulaceae	Sapotaceae
Actinomorfa	Si	Si	Si o zigomorfa	Si
Pentamera	Si	Si	Si o 4-mera	No
Corola rotada	Si	Si, infundibular, campanulada y tubular	Si, campanulada urceolada	Si, ciatiforme o tubular
Número	5	5	4 a 5	4 a 18
Fusión	Si	Si	Si	Si
Estambre Antepétalo	Si	Antisépalo	Si	No
Epipétalos	Si	Si	Si	No
Número	5	5	4 a 5 (8)	4 a 35
Unión al filamento	Versátil	Dorsifija	Dorsifija	?
Dehiscencia longitudinal	SI	Si	Si	Si
Polen	3 colporado	3-20 colporado, porado o colporado	3 (5) colpado o colporado	3 a 4 colporado, trinucleado
# caracteres	11	9	10	5

La flor BUAPAL80 tiene parecido a las flores de la Familia Boraginaceae por ser actinomórficas, pentámeras, con corola rotada, pétalos fusionados, estambres epipétalos y antera dorsifija con dehiscencia longitudinal. Sin embargo, se diferencia porque la corola está unida hasta formar un tubo, los estambres son opuestos a los sépalos (antisépalos), mientras que en la flor fósil la corola está fusionada muy cerca de la base de los pétalos (Cuadro 7; Cronquist, 1981; Nash y Moreno, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Lira-Charco y Ochoterena, 2012; Weigend *et al.*, 2016).

La flor fósil tiene mayor similitud con la Familia Primulaceae, la cual se caracteriza porque sus flores son pentámeras, la corola imbricada, simpétala, con 5 estambres epipétalos, antipétalos, la antera introsa con dehiscencia longitudinal, ovario súpero y el polen tricolporado. La flor fósil

presentó mayor semejanza con esta última familia, por lo tanto, se consideró que pertenece a la Familia Primulaceae (Cuadro 7; Woodson *et al.*, 1971; Cronquist, 1981; Anderberg, 2004; Stahl y Anderberg, 2004; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Carranza, 2014).

Al realizar la revisión de todos los géneros de la Familia Primulaceae, se obtuvieron 17 posibles de los cuales solo cuatro son los que presentan mayor similitud con los caracteres analizados de la flor fósil: *Embelia* Burm. f., *Myrsine* L., *Stylogyne* A. DC. y *Parathesis* Hook. f. De cada uno de estos géneros se realizó una revisión detallada en libros y literatura especializada para determinar el género al que pertenece la flor del morfotipo 2 (Cuadro 8; Freitas *et al.*, 2017).

La flor BUAPAL80 es similar al género *Stylogyne* en que ambos presentan los pétalos fusionados, los estambres insertos, epipétalos y con dehiscencia longitudinal. Sin embargo, las flores del género se diferencian del fósil porque la corola es campanulada, los pétalos son oblongo elípticos, la unión de la antera al filamento es dorsifija o basifija y la antera tiene una forma elongada-subsagitada (Cuadro 8; Pipoly, 1991; Carrijo y Freitas, 2008, 2009; Ricketson y Pipoly, 2009, 2010; Carrijo *et al.*, 2012).

Otro de los géneros con los que comparte algunos caracteres la flor fósil es *Embelia*, el cual presenta los pétalos fusionados, estivación imbricada, estambres epipétalos y dehiscencia longitudinal. Sin embargo, se diferencian en la forma elíptica de los pétalos, los estambres exsertos y la unión al filamento basifija (Cuadro 8; Halliday, 1978; Stone, 1989; Khan *et al.*, 2010; Dubéarnès *et al.*, 2015).

También el género *Parathesis* presenta algunos caracteres similares con el fósil, como es la corola rotada y los pétalos unidos, los estambres insertos y unidos, la unión de la antera al filamento versátil en algunas ocasiones y la antera de forma ovada-lanceolada. Entre los caracteres que diferencian al fósil del género están los pétalos lanceolados o lineares, valvados y la dehiscencia poricida (Cuadro 8; Pipoly, 1993; Ricketson y Pipoly, 1997, 2008; Ricketson, 2003).

Por último, la flor fósil BUAPAL80 presentó mayor parecido al género *Myrsine* por que ambos presentan la corola rotada, los pétalos ovados, la estivación imbricada, los estambres insertos y epipétalos, la dehiscencia longitudinal y antera ovada (Cuadro 8; Pipoly, 1991, 1992; Tie Zai Shu, 1996). Por lo tanto, la flor BUAPAL80 se determinó que pertenece al género *Myrsine* y se revisaron

las especies dentro de éste. Sin embargo, no fue posible asignarlo a alguna especie, por lo que posiblemente se esté hablando de una especie nueva del género *Myrsine*.

Cuadro 8. Comparación de los caracteres florales del ejemplar BUAPAL80 con los géneros *Embelia*, *Myrsine*, *Stylogyne* y *Parathesis* de la familia Primulaceae (Myrsinaceae).

Género/ carácter	BUAPAL80	<i>Embelia</i>	<i>Myrsine</i>	<i>Stylogyne</i>	<i>Parathesis</i>
Sexualidad	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual	Bisexual
Corola rotada	Si	?	Si o campanulada	Campanulada	Si
Pétalos unidos	Si	Si o libres	Casi libres o unidos ½	Si (cortamente)	Si
Forma	Ovada	Elíptica	Ovado, lanceolar, elíptico, oblongo	Oblongo-elíptico	Lanceolados o lineares
Imbricado	Si	Si	Si o valvados	?	Valvados
Tamaño	Insertos	Excertos	Insertos	Insertos	Insertos
Epipétalos	Si	Si o libres	Si	Si	Si
Filamento libre	Si	Si	Si o tubo estaminal	Si	Si o tubo estaminal
Unión al filamento	Versátil	Dorsifija	?	Dorsifija o basifija	Versátil, dorsifija y basifija
D. longitudinal	Si	Si	Si	Si	Poricida
Antera forma	Ovada	Ovada-oblonga	Ovada o reniforme, elíptica u oblonga	Elongada subsagitada	Ovada-lanceolada
# caracteres	11	7	9	6	8

6.1.2.2. Registro fósil del género *Myrsine*

El registro fósil del género *Myrsine* es muy escaso, solamente existen registros desde el Eoceno al Pleistoceno (Cuadro 9; Paleobiology database, 2019). El registro fósil de *Myrsine* no es tan amplio ya que solamente se tienen reportado fósiles de hojas y polen del Eoceno al Pleistoceno, principalmente para el Sur del continente americano, África, Asia y Oceanía. Las flores identificadas en este trabajo del género *Myrsine* (Primulaceae) representan el primer registro del

género para Simojovel, Chiapas de flores preservadas en ámbar. Además, *Myrsine* es el primer registro del género *Myrsine* para México, ya que no se ha reportado anteriormente para el país. Sin embargo, la Familia ya se ha reportado para el Mioceno de México en muestras palinológicas (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000). Así mismo, a través del registro fósil se conoce que el género ya presentaba una amplia distribución durante el Mioceno.

Cuadro 9. Registro fósil del género *Myrsine* (Paleobiology database, 2019).

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Eoceno	<i>Myrsine chaneyi</i>	?	Japón (Yamaguchi)	Huzioka y Takahasi, 1970
Mioceno	<i>Myrsine n. sp. Ciliatafolia</i>	?	Brasil	Hollick y Berry, 1924
Mioceno	<i>Myrsine</i>	Hoja	Nueva Zelanda	Pole y Moore, 2011
Plioceno	<i>Myrsine braziliana</i>	Hoja	Brasil	Berry, 1935
Plioceno	<i>Myrsine</i>	Polen	Colombia	Wijninga, 1996
Pleistoceno	<i>Myrsine sp.</i>	Polen	Australia	Kershaw et al. 2007
Pleistoceno	<i>Myrsine sp.</i>	Polen	Australia	Sniderman, 2011
Pleistoceno	<i>Myrsine sp.</i>	Polen	África	Scott, 1982

6.1.3. Morfotipo 3 Santalaceae

Orden: Santalales R. Br.

Familia: Santalaceae R. Br.

Holotipo: BUAPAL81 Colección de Paleontología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (Fig. 7A).

Localidad: Simojovel, Chiapas, México

Edad: Mioceno Temprano

Diagnosis: Flor pedicelada, actinomorfa, pentámera, unisexual-femenina, perianto compuesto de 5 sépalos libres adheridos al margen del hipanto y gineceo con ovario ínfero.

Descripción: La pieza de ámbar mide 1.1 cm de largo por 1.3 cm de ancho. En esta pieza se encuentra preservada una sola flor, la cual fue denominada como el morfotipo 3 y que se describió con los siguientes caracteres: flor de talla pequeña de 10.97 mm de largo, pedicelo de 6.31 mm de largo, simetría actinomorfa, pentámera y flor unisexual femenina (Fig. 7A). La flor presenta hipanto de 1.91 mm de largo, a partir del cual se derivan los sépalos. El perianto se compone por un cáliz de 5 sépalos de 2.65 mm de largo, con estivación valvar (Fig. 7A, B). El androceo no se observó, ni la cicatriz en donde pudiesen estar adheridos, por lo tanto, se considera como una flor unisexual femenina. El gineceo presenta un ovario ínfero con el estilo-estigma bifido (Fig. 7B).

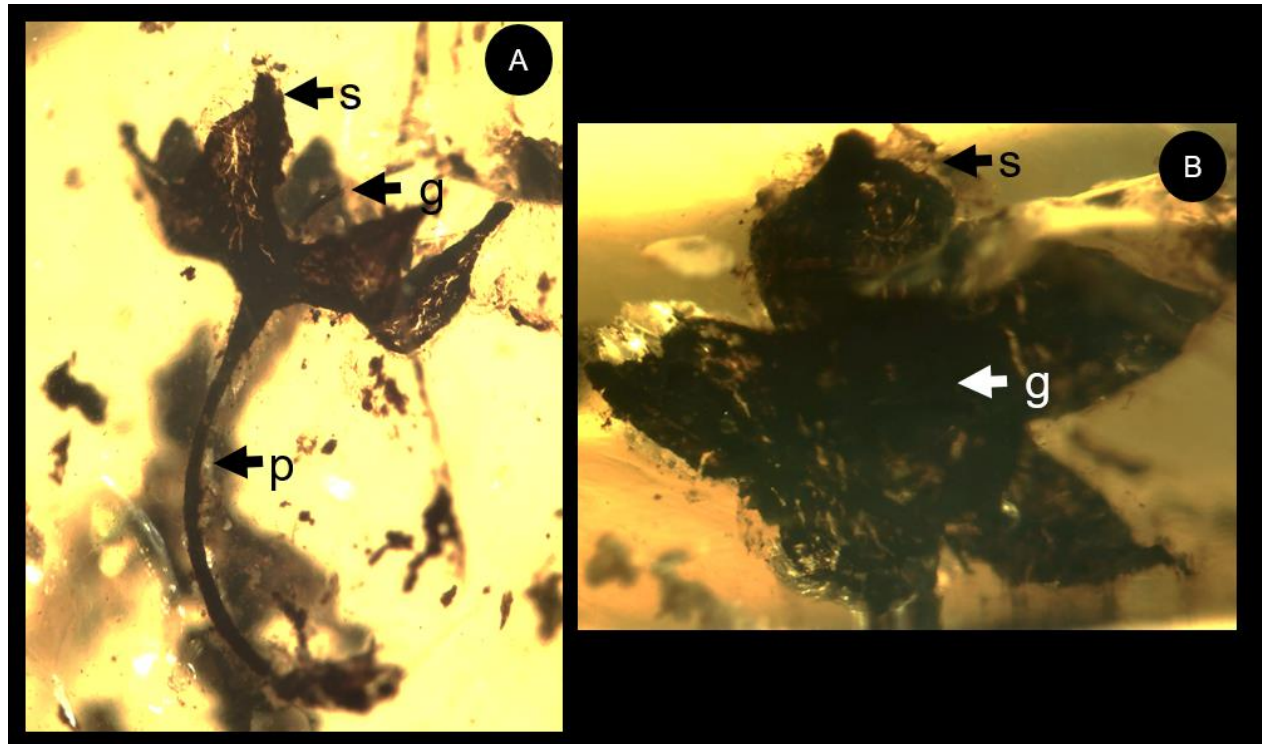


Figura 7. Familia Santalaceae. A) Flor pedicelada, actinomorfa, perianto compuesto de 5 sépalos fusionados; la flecha con la letra p señala el pedicelo, la flecha con la letra s señala los sépalos y la flecha con la letra g el gineceo. B) Flor unisexual-femenina, ovario ínfero con estilo y estigma bifido; la flecha superior con la letra s señala un sépalo y la flecha con la letra g señala al estilo y estigma.

6.1.3.1. Afinidad botánica de BUAPAL81

La familia para esta flor fue obtenida en FAMEX con los siguientes caracteres: flores actinomorfas o perfectas, unisexuales, perianto ausente o cáliz y corola indiferenciada, los sépalos o tépalos sepaloideos libres, gineceo sincárpico y ovario ínfero. En DELTA los caracteres que se consideraron fueron: flores de talla pequeña, unisexual-femenina, actinomorfa, pentámera, el perianto de 1 verticilo, cáliz con 5 sépalos libres y gineceo con ovario ínfero. Al usar estos caracteres, las posibles familias que se obtuvieron son: Juglandaceae, Myrtaceae y Santalaceae. También se obtuvo a Eremolepidaceae, actualmente incluida en Santalaceae por APG IV. Estas familias fueron revisadas a detalle para determinar la familia a la que pertenece el morfotipo 3 (Cronquist, 1981; Fryxell, 1992; Endress, 1993; López, 1993; Stone, 1993; Pérez-Calix, 2001; Bayer y Kubitzki, 2003; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Wilson, 2011; Kuijt y Hansen, 2015).

La flor BUAPAL81 tiene parecido con las flores de Juglandaceae por presentar flores pequeñas, unisexuales y un perianto compuesto por sépalos. Sin embargo, se diferencian por que las flores de Juglandaceae son tetrámeras y las flores unisexuales-pistiladas tienen la copa floral compuesta de varios segmentos fusionados, presenta 3 brácteas lobadas y el perianto de 4 sépalos (Cuadro 10; Cronquist, 1981; Stone, 1993; Pérez-Calix, 2001; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Cuadro 10. Comparación de los caracteres florales de **BUAPAL81** con las familias Santalaceae, Juglandaceae y Myrtaceae.

Familia/carácter	BUAPAL81	Santalaceae	Juglandaceae	Myrtaceae
Actinomorfa	Si	Si	Si	Si
Pentamera	Si	Si o 4-mera	4-mera	Si o 4-mera
Sexualidad	Unisexual femenina	Unisexual o bisexual	Unisexual	Bisexual o unisexual
Perianto	Cáliz	Cáliz	Cáliz	Cáliz y corola
Cáliz	5	(3-)4-5(-8)	4 (-5)	(3-) 4 o 5 (-8)
Fusionado	Si	Si o libre	Si	Si o libre
Ovario ínfero	Si	Si	Si	Si o semi-ínfero
# Caracteres	7	7	6	6

La Familia Myrtaceae comparte algunos caracteres con la flor fósil como son la simetría actinomorfa, pentámera, unisexuales y el ovario ínfero. Sin embargo, esta Familia tiene algunos caracteres que la diferencian del fósil como son: perianto compuesto por cáliz y corola y estambres

numerosos y multiseriados (Cuadro 10; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Wilson, 2011).

Por último, la flor BUAPAL81 tiene mayor parecido con las flores de la Familia Santalaceae, debido a que estas son actinomorfas, pentámeras, unisexuales, perianto compuesto por un verticilo, cáliz compuesto de 5 sépalos libres y flores femeninas con ovario ínfero (Cuadro 10; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

6.1.3.2. El registro fósil de Santalaceae

La Familia Santalaceae presenta una distribución actual cosmopolita, se encuentra principalmente en regiones tropicales y subtropicales. En cuanto al registro fósil de la Familia Santalaceae se conoce poco, ya que solamente se cuenta con el reporte de una flor similar al género *Thesium* y dos flores estaminadas del género *Osyris* en depósitos del Mar Báltico el cual tiene una edad del Eoceno-Oligoceno (Kuijt y Hansen, 2015). Por lo tanto, este sería el primer registro de flores preservadas en ámbar para Simojovel, Chiapas, así como el primer registro de Santalaceae para México ya que no se cuenta con registro fósil a través de otras estructuras fósiles. Otro aspecto importante, es que a través de este registro fósil es posible conocer el centro de origen del grupo y la dispersión del grupo.

6.1.4. Morfotipo 4 Arecaceae

Orden: Arecales Bromhead

Familia: Arecaceae Bercht. & J. Presl

Holotipo: IGM 1353, Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrilliat”, Instituto de Geología, UNAM, México (Fig. 8A).

Paratipo: IGM 1354, Colección Nacional de Paleontología “María del Carmen Perrilliat”, Instituto de Geología, UNAM, México (Fig. 8B).

Localidad: Simojovel, Chiapas, México

Edad: Mioceno Temprano

Diagnosis: Flor unisexual, estaminada (masculina), de tamaño pequeño, actinomorfa, pedicelada, perianto trímero, con tres tépalos, androceo de 36-60 estambres aproximadamente, antera de forma lobulada, sagitada en la base y emarginada en el ápice y dehiscencia longitudinal.

Descripción: La pieza de ámbar mide 3.4 cm de largo por 2 cm de ancho, en la cual se pueden observar dos flores. Las flores son de tamaño pequeño, de 3.49 mm de longitud y 2.16 mm de ancho, con presencia de un pedicelo de 1.96 mm de longitud (Fig. 8A), en el que se pueden observar pequeñas espinas. La flor presenta simetría actinomorfa y es trímera (Fig. 8A). El perianto tiene un verticilo que se compone por tres tépalos libres de 1.55 mm de longitud (Fig. 8B). La flor se describió como masculina (estaminada), los estambres son filamentosos y se distribuyen de tal manera que le dan una apariencia globosa a la flor. Los estambres son numerosos, usualmente más de 36 y hasta posiblemente 60. La antera es basalmente sagitada y apicalmente emarginada, con dehiscencia longitudinal (Fig. 8B). En estas flores no se logró observar el gineceo o la remanencia de éste, por lo cual se concluyó que es una flor unisexual masculina.

6.1.4.1. Afinidad botánica de IGM 1353 y 1354

Las flores IGM 1353 y 1354 ya fueron descritas por Castañeda-Posadas *et al.* (2018). Dichos autores determinaron que la flor pertenece a la Familia Arecaceae por presentar flores de tamaño pequeño, imperfecta, actinomorfa, perianto compuesto de tépalos en algunos casos, con más de 30 estambres aproximadamente, antera con dehiscencia longitudinal y fijación basifija. Además, las flores de esta Familia suelen ser trímeras, y pueden ser pediceladas o sésiles. Por lo tanto, se realizó la revisión de los géneros de esta Familia con ayuda de libros y páginas electrónicas en línea (Apéndice 3; Cronquist, 1981; Quero, 1994; Dransfield y Uhl, 1998; Quero, 2004; Simpson, 2010).

Al realizar la revisión de los géneros de la Familia Arecaceae (Palmae) se obtuvieron 41 posibles géneros considerando el número de estambres y la sexualidad de la flor. De estos, solo 28 tuvieron mayor similitud con la flor fósil en cuanto al número y la forma de los estambres, así como la ausencia del gineceo. Estos géneros son: *Actinokentia* Dammer, *Adonidia* Becc., *Allagoptera* Nees, *Areca* L., *Attalea* Kunth, *Balaka* Becc., *Calyptrocalyx* Blume, *Carpentaria* Becc., *Chambeyronia* Vieill. *Drymophloeus* Zipp., *Eugeissona* Griff., *Howea* Becc., *Kentiopsis* Brongn., *Lemurophoenix* J. Dransf., *Manicaria* Gaertn., *Nephrosperma* Balf.f., *Normanbya* F. Muell. ex Becc., *Phytelephas* Ruiz & Pav., *Pinanga* Blume, *Ptychosperma* Labill., *Reinhardtia* Liebm., *Sclerosperma* G. Mann

y H. Wendl., *Socratea* H. Karst., *Solfia* Rech., *Wallaceodoxa* Heatubun & W. J. Baker, *Welfia* H. Wendl., *Wodyetia* A. K. Irvine, *Heterospathe* Scheff (Cuadro 11). Enseguida, se realizó una revisión detallada en la literatura especializada para determinar el género al que pertenecen las flores IGM 1353 y 1354.

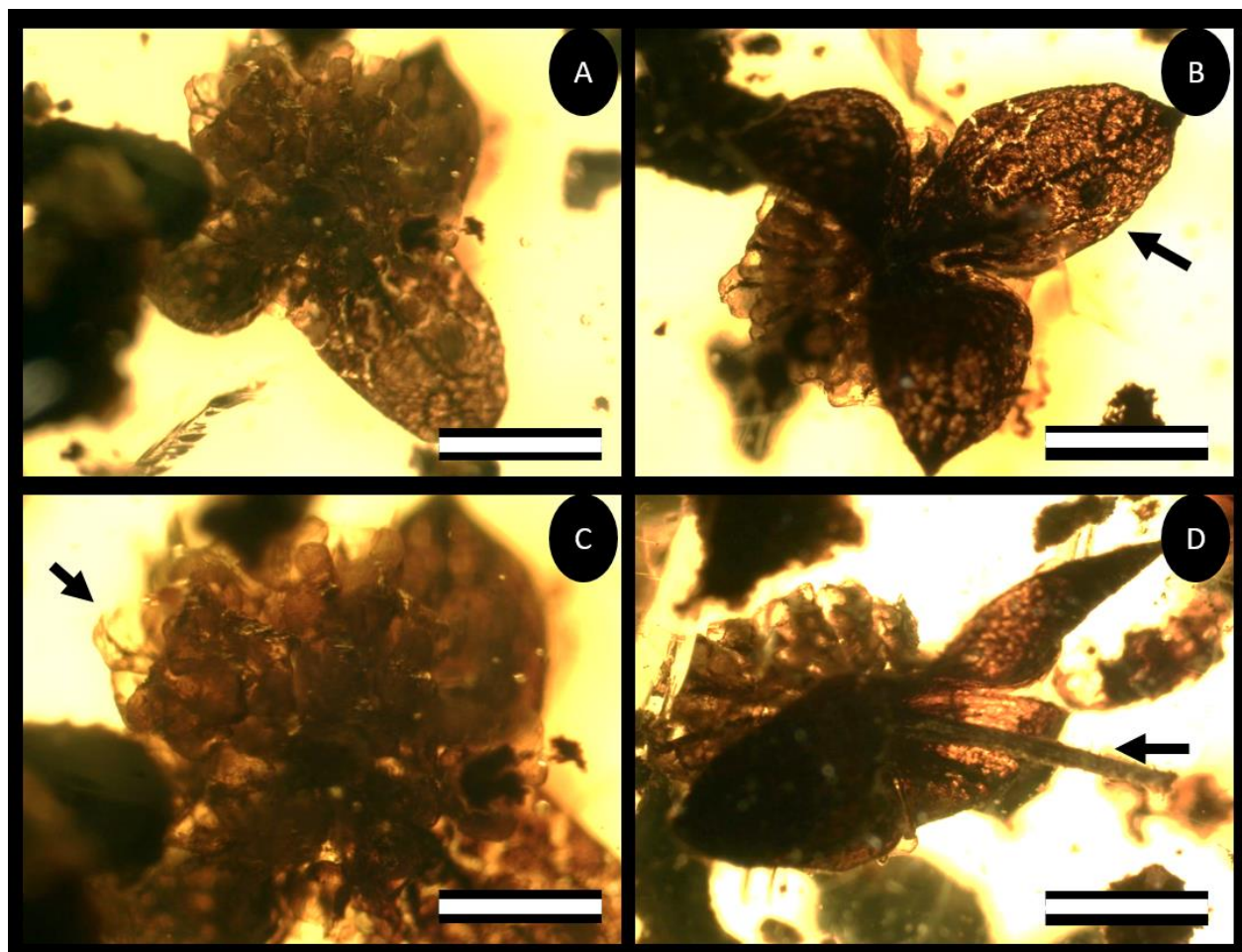


Figura 8. Familia Arecaceae. A) Flor actinomorfa y trímera. B) Perianto de tres tépalos libres; la flecha señala uno de los tépalos. C) Androceo compuesto por más de 30 estambres, lobulados-globosos; la flecha señala un estambre. D) Flor en vista lateral, en donde se observa el pedicelo y los tres tépalos; la flecha señala el pedicelo.

Al realizar la revisión de los caracteres de cada uno de los géneros mencionados, ninguno de ellos coincidió con las flores IGM 1353 y 1354 debido a que estas presentan un pedicelo largo, mientras que los géneros actuales presentan un pedicelo corto, reducido o hasta en algunos casos ausente. También se diferencian en el perianto compuesto por 3 tépalos contra 3 sépalos y 3 pétalos. Con estos caracteres es posible sugerir que posiblemente se trate de un género nuevo, pero para ello es

necesario realizar una revisión detallada de los ejemplares de herbario y descripciones de todas las especies.

Cuadro 11. Géneros con los que se compararon las flores fósiles IGM 1353 y 1354 de la Familia Arecaceae.

Carácter	IGM 1353 y 1354	Géneros de Arecaceae
Sexualidad	Unisexual (estaminada)	Unisexual o bisexual
Perianto	3 tépalos libres	Sépalos y pétalos
# estambres	> de 30	6-∞
Géneros		<i>Actinokentia, Adonidia, Allagoptera, Areca, Attalea, Balaka, Calyptrocalyx, Carpentaria, Chambeyronia, Drymophloeus, Eugeissona, Heterospathe, Howea, Kentiopsis, Lemurophoenix, Manicaria, Nephrosperma, Normanbya, Phytelephas, Pinanga, Ptychosperma, Reinhardtia, Sclerosperma, Socratea, Solfia, Wallaceodoxa, Welfia y Wodyetia.</i>

6.1.4.2. Registro fósil de Arecaceae

La Familia Arecaceae actualmente se distribuye en regiones tropicales y templado-cálidas del mundo (Palmweb, 2015; Tropicos, 2019). El registro fósil de esta Familia es muy amplio y data del Cretácico. Los fósiles que hay de esta Familia incluyen polen, hojas, maderas y flores (Cuadro 12; Paleobiology database, 2019). En trabajos como el de Poinar (2002) y Chambers *et al.* (2012), ya se habían reportado flores de Arecaceae preservadas en el ámbar de Simojovel, Chiapas. Al igual que en muestras de polen, la Familia ya había sido reportada anteriormente para esta localidad (Palacios Chavez y Rzedowski, 1993). Por lo tanto, este registro corrobora la presencia del grupo durante el Mioceno de Simojovel, Chiapas y sumado a los demás registros se puede observar que durante el Mioceno el grupo ya estaba ampliamente representado.

Cuadro 12. Registro fósil de la Familia Arecaceae (Paleobiology database, 2019).

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Cretácico	Arecaceae indet.	¿?	Mongolia	Suzuki y Watabe, 2000
Cretácico	Arecaceae indet.	¿?	Japón	Matsukawa y Obata, 1994
Cretácico	Grimsdalea magnaclavata, Mauritiidites lehmanii, M. crassibaculatus, M. crassiexinus, Racemonocolpites racematus, Echidiporites barbeitoensis	Polen	Sudan	Cole et al. 2017
Cretácico	Racemonocolpites sp.	¿?	Argentina	Vallati, 2013
Cretácico	Palmoxylon cheyennense		USA	Wieland, 1903
Cretácico	Arecaceae indet.		México	Estrada-Ruiz et al. 2009
Cretácico	Arecaceae indet.		USA	Rowe et al. 1981
Cretácico	Arecaceae indet.		España	Pol et al. 1992
Cretácico	Arecaceae indet.	¿?	Canadá	Stockey y Rothwell, 1997
Paleoceno	Palmoxylon indet. Palmoxylon sp. Palmoxylon sp., P. patagonicum		Argentina	Petriella, 1972
Paleoceno	Arecaceae indet. Palmoxylon patagonicum		Argentina	Brea et al. 2007 Romero, 1968
Paleoceno	Mauritiidites franciscoi	¿	Venezuela	Rull, 1999
Paleoceno-Eoceno	Luminidites colombianensis, Mauritiidites franciscoi, Racemonocolpites racematus, R. facilis	Polen	Colombia	Jaramillo y Dilcher, 2001
Paleoceno	Arecaceae	Hojas	Colombia	Wing et al. 2009
Paleoceno-Eoceno	Racemonocolpites facilis, R. romanus, Mauritiidites franciscoi		Colombia	González-Guzmán, 1967
Eoceno	Arecaceae indet.	Polen	Francia	Nel et al. 1999
Eoceno-Pleistoceno	Arecaceae indet, Iriartites restinensis, I. boliviensis	Hoja	Mexico, Trinidad y Tobago Peru, Cuba, y Bolivia	Berry, 1922, 1923, 1925, 1929, 1939
Eoceno	Arecaceae indet. Nypa australis, Nypa sp.	Polen, hojas y frutos	Australia	Hill y Pole, 1994

Cuadro 12. Continuación.

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Eoceno	Arecaceae indet. <i>Nypa australis</i> , <i>Nypa</i> sp.	Polen, hojas y frutos	Australia	Carpenter et al. 2007; Pole y Macphail, 1996
Eoceno	Arecaceae indet.	Polen	Alemania	Wilde y Frankenhauser, 1998
Eoceno	Mauritiidites sp.	Polen	Jamaica	Graham, 1993
Eoceno	Arecipites sp.	Polen	Antarctica	Truswell y Macphail, 2009
Oligoceno	Arecaceae indet.	¿?	Alemania	Mayr, 2000
Mioceno	Mauritiidites franciscoi	Polen	Brazil	Hoorn, 1993
Mioceno	Palmoxyton quenstedti, Palmoxyton cellulsum	Madera	USA	Knowlton, 1888
Mioceno	Arecaceae indet.	Fruto	Venezuela	Sanchez- Villagra et al. 2000.
Mioceno	Erythea californica	¿?	USA	Quinn, 1987
Mioceno	Palmoxyton sp. Palmoxyton bacillare		Alemania	Mai, 2001
Mioceno- Plioceno	Arecipites sp.	Polen	South Atlantic	Macphail y Cantrill, 2006
Mioceno	Palmoxyton sp.	Madera	Panama	MacFadden et al. 2017
Pleistoceno	<i>A. dicolpate</i>	¿?	Australia	Sniderman, 2011
Pleistoceno- Holoceno	Archontophoenix spp. y Oraniopsis sp.	Polen	Australia	Kershaw et al. 2007
Holoceno	Arecaceae indet.	Polen	Bahamas	Steadman et al. 2007

6.1.5. Morfotipo 5 Ericaceae

Orden: Ericales Bercht. & J. Presl

Familia: Ericaceae Juss.

Holotipo: Será asignado por el Museo de ámbar Lilia Mijangos de San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México (Fig. 9A).

Paratipo: Será asignado por el Museo de ámbar Lilia Mijangos de San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México (Fig. 9A).

Edad: Mioceno Temprano

Diagnosis: Flor pedicelada, actinomorfa, pentámera, perianto hipógino, diferenciado en cáliz y corola, el cáliz compuesto de cinco sépalos libres, la corola de 5 pétalos libres y el ovario súpero.

Descripción: La pieza de ámbar con el morfotipo 5 mide 6.9 cm de largo por 3.8 cm de ancho; dentro de esta pieza se identificaron dos flores completas con las siguientes características. Flores de talla pequeña de 10.65 mm de largo por 2.40 mm de ancho. La flor presenta un pedicelo de 5.2 mm de largo, con simetría actinomorfa y pentámera (Fig. 9A). El perianto es hipógino, diferenciado en cáliz y corola, la copa floral es urceolada; el cáliz está compuesto de 5 sépalos libres (dialisépala) de 3.17 mm de largo, estivación valvada, pubescente, con tricomas poco densos. La corola está compuesta por 5 pétalos libres (dialipétala) de 6.41 mm de largo, estivación imbricada, recurvados en floración (Fig. 9A, B). El gineceo tiene ovario súpero y el estigma es de tipo linear (Fig. 9C).

6.1.5.1. Afinidad botánica del morfotipo 5

Los caracteres empleados en las claves electrónicas para obtener la familia fueron los siguientes. En FAMEX se consideró como una flor actinomorfa, perianto diferenciado en cáliz y corola, sépalos libres, pétalos libres y ovario súpero. Mientras que para DELTA se ingresaron los caracteres de flor pequeña, regular, pentámera, perianto compuesto por dos verticilos, el cáliz y la corola, el cáliz con 5 sépalos, la corola con 5 pétalos alternando con el cáliz, corola con estivación imbricada, ovario súpero y estigma globoso.

Al realizar el consenso de las claves electrónicas se obtuvieron las siguientes familias: Celastraceae, Connaraceae, Ericaceae, Erythroxylaceae, Malvaceae, Myrsinaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae, Simaroubaceae y Zygophyllaceae (Cuadro 13). Para determinar la familia de esta flor se realizó la revisión de las descripciones de cada una en la literatura especializada (Cronquist, 1981; Fryxell, 1992, 1993; Brandbyge, 1993; Tamura, 1993; Calderón, 1996; Durán-Espinosa, 2000; Bayer y Kubitzki, 2003; Lemmens, *et al.*, 2004; Simmons, 2004; Stevens *et al.*, 2004; Soltis, 2007; Castillejos y Solano, 2008; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Molina-Paniagua y Lorea-Hernández, 2011; Bittrich, 2014; Carranza, 2014; González y González, 2014; Martínez, 2015).



Figura 9. Familia Ericaceae. A) Vista lateral de las dos flores pediceladas, actinomorfas y pentámeras; la flecha inferior derecha con la letra p señala el pedicelo, la flecha con la letra s señala el sépalo y la flecha superior derecha con la letra c señala a la corola. B) Perianto diferenciado en cáliz y corola; la flecha inferior derecha con la letra s señala los sépalos con tricomas poco densos y la flecha con la letra c señala a los pétalos con escasos tricomas. C) Flor hermafrodita o unisexual-femenina; la flecha superior derecha con la letra e señala los filamentos o estaminodios y la flecha con la letra g señala el gineceo con ovario ínfero. Escalas igual a 1 mm.

Las flores del morfotipo 5 tienen semejanza con las flores de la Familia Celastraceae por ser actinomorfas, pentámeras, con sépalos y pétalos libres y ovario ínfero. Sin embargo, se diferencian por presentar hipanto corto, sépalos imbricados, pétalos arqueados y el estilo corto (Cuadro 13; Simmons, 2004; Clevinger y Clevinger, 2010; Molina-Paniagua y Lorea-Hernández, 2011).

Cuadro 13. Comparación de los caracteres florales del morfotipo 5 con las familias Celastraceae, Connaraceae, Ericaceae y Saxifragaceae.

Familia/carácter	Fósil	Celastraceae	Connaraceae	Ericaceae	Saxifragaceae
Actinomorfa	Si	Si o zigomorfa	Si	Si	Si o zigomorfa
Pentamera	Si	Si o 4-mera	Si o 4-mera	Si o 4-mera	Si
Sexualidad	?	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual	Bisexual o unisexual
Cáliz Número	5	(3) 4-5 (6)	5	(2) 4-5 (7)	(3) 5 (10)
Sépalos libres	Si	Si o raramente unidos	Si	Si o Fusionados en la base	Si
Pétalos Número	5	(3) 4-5 (6)	5	(2) 4-5 (7)	(4) 5 (6)
Pétalos libres	Si	Si o raramente unidos	Si	Si o Fusionados	Si
Ovario súpero	Si	Si	Si	Si o ínfero	Si o ínfero
# Carácter	7	7	7	7	7

La Familia Connaraceae comparte algunos caracteres con el fósil como es la simetría actinomorfa, las flores pentámeras y los sépalos y pétalos libres. Sin embargo, se diferencian por que las flores de esta Familia son heterostilias y presentan estambres en dos verticilos (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Calderón, 1996).

La Familia Erythroxylaceae tiene parecido con las flores del morfotipo 5 porque estas son pequeñas, con sépalos valvados, pétalos imbricados y ovario súpero. Sin embargo, se diferencia por presentar 10 estambres biseriados y los filamentos conados (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

Las flores del morfotipo 5 tienen parecido con las de la Familia Malvaceae en la simetría actinomorfa, pentámeras y el ovario súpero. Sin embargo, se diferencian por que las flores de Malvaceae presentan un epicáliz, androginoforo y estambres numerosos y fusionados formando un tubo estaminal (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Fryxell, 1992, 1993; Bayer y Kubitzki, 2003; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

La Familia Myrsinaceae tiene parecido a las flores fósiles en que son pentámeras, actinomorfas y con ovario súpero. Sin embargo, se diferencian porque presentan el cáliz y la corola rotada o campanulada, los estambres fértiles opuestos a los pétalos y los filamentos fusionados formando un tubo (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Stahl y Anderberg, 2004; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Carranza, 2014).

La Familia Ranunculaceae presenta similitud con la flor fósil en la simetría actinomorfa, pentámera y ovario súpero. Sin embargo, se diferencian porque la Familia Ranunculaceae presenta flores largas y estambres de varios a numerosos (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Tamura, 1993; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Martínez, 2015).

Las flores del fósil comparten caracteres con la Familia Saxifragaceae como es la simetría actinomorfa, pentámera y ovario súpero. Sin embargo, se diferencian por que las flores presentan hipantio y 10 estambres dispuestos en dos verticilos (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Durán-Espinosa, 2000; Soltis, 2007; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010).

La Familia Simaroubaceae es similar con las flores del morfotipo 5 en los caracteres de flor pentámera, actinomorfa y ovario súpero. Sin embargo, se diferencian porque las flores de esta Familia presentan brácteas y los sépalos están conados (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Clayton, 2011).

Las flores del morfotipo 5 tienen semejanza con las de la Familia Zygophyllaceae en que estas son pentámeras, actinomorfas, con sépalos y pétalos libres, y sépalos valvados. Sin embargo, se diferencian por que la Familia presenta (5) 8-12 estambres y su disposición respecto al perianto es obdiplostemonia (Cuadro 13; Cronquist, 1981; Takhtajan, 2009; Simpson, 2010; Sheahan, 2011).

Por último, la Familia Ericaceae es la que presentó mayor parecido con la flor fósil debido a que esta presenta flores actinomorfas, pentámeras, perianto diferenciado en cáliz y corola, sépalos y

pétalos libres (aunque la mayoría de los géneros los presenta fusionados), estambres libres y alternando con los pétalos y ovario súpero (Cuadro 13; Luteyn, 1995; Stevens *et al.*, 2004; Pedraza, 2009; González y González, 2014). Por lo tanto, se determinó que las flores fósiles del morfotipo 5 pertenecen a esta Familia.

6.1.5.2. Registro fósil de Ericaceae

La Familia Ericaceae actualmente presenta una distribución cosmopolita, se puede encontrar en regiones templadas y tropicales de todos los continentes, excepto la Antártida; su mayor diversidad genérica ocurre en los Andes montanos del Neotrópico (Tropicos, 2019). El registro fósil de esta Familia va desde el Cretácico hasta el Mioceno y se compone principalmente de impresiones de hojas, frutos y semillas (Cuadro 14; Paleobiology database, 2019; Jordan *et al.*, 2010). El registro fósil de esta Familia esta reportada para Norte y Sur de América, Europa, Asia y Australia (Stevens *et al.*, 2004). Este es sería el primer registro de la Familia en flores preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas. Sin embargo, la Familia ya había sido reportada anteriormente para México en análisis palinológicos. A través del registro fósil se puede ver que la Familia ya estaba ampliamente representada durante el Mioceno.

Cuadro 14. Registro fósil de la Familia Ericaceae (Paleobiology database, 2019).

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Cretácico	Andromeda spatula	?	Canadá	Bell, 1962
Cretácico	Ericaceae indet.	Polen	China	Van Itterbeeck et al. 2007
Paleoceno	Kalmia elliptica	Hojas	USA	Brown, 1962
Paleoceno-Eoceno	Ericaceae	Fruto	Bélgica	Fairon-Demaret y Smith, 2002
Eoceno	Leucopogon quadrilocularis	Fruto	Reino Unido	Chandler, 1961
Eoceno	Rhododendron sp.	Polen	Canadá	Dillhoff, et al. 2005
Eoceno	Kalmia elliptica	Hojas	USA	Hickey, 1977
Eoceno	Ericaceae y Leucopogon	?	Reino Unido	Chandler, 1963
Oligoceno	Rhododendron chaneyi	?	USA	Axelrod, 1998
Oligoceno	Arctostaphylos sp.	?	USA	Becker, 1973
Oligoceno-Mioceno	Brachyloma sp.	Polen	Australia	Blackburn y Sluiter, 1994
Oligoceno-Mioceno	Arctostaphylos cuneata	?	USA	Becker, 1969

Cuadro 14. Continuación.

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Oligoceno	Ericaceae indet.	?	Rusia	Gladenkov et al. 1988
Oligoceno-Mioceno	Ericaceae, <i>R. waimumuensis</i> y <i>C. novaezelandiae</i>	Hoja	Nueva Zelanda	Lee et al. 2007
Mioceno	Ericaceae indet.	Polen	Azerbaijan	Popov et al. 2008
Mioceno	<i>Andromeda brunnea</i> , <i>A. brunnea</i> y <i>A. nigra</i>	?	Rusia	Dorofeev, 1963
Mioceno	Ericaceae indet.	?	Rusia	Gladenkov et al. 1988
Mioceno	Ericaceae indet.	?	Nueva Zelanda	Mildenhall et al. 2014.
Mioceno	Ericaceae indet.	Polen	Costa Rica	Graham, 1987
Mioceno-Plioceno	<i>Lyonia</i> sp., <i>Rhododendron</i> y <i>R. hokiense</i>	?	Japón	Ozaki, 1991
Mioceno-Plioceno	Ericaceae indet.	Polen	África	Scott, 1995
Mioceno-Plioceno	Ericaceae indet.	Polen	Bolivia	Graham et al. 2001
Mioceno	<i>Arbutus prexalapensis</i> , <i>A. matthesii</i> y <i>A. idahoensis</i>	?	USA	Axelrod, 1956; 1991; 1992; 1985; 1995
Mioceno	<i>Arctostaphylos mohavensis</i> , <i>Arbutus mohavensis</i> y <i>A. prexalapensis</i>	?	USA	Quinn, 1987
Mioceno	Ericaceae indet.	?	USA	Weems et al. 2017
Mioceno	Ericaceae indet.	?	Dinamarca	Friis, 1979
Mioceno	<i>Andromeda protogaea</i>	?	Polonia	Szafer, 1961.
Mioceno	<i>Arbutus matthesii</i>	?	USA	Renney, 1972.
Mioceno	<i>Andromeda polifolia</i> , <i>Kalmia minutula</i> y <i>Lyonia danica</i>	?	Alemania	Mai, 2001
Mioceno	Ericaceae indet.	Polen	Turquía	Ruckert-Ulkumen y Yigitbas, 2007
Mioceno	Ericaceae. sp.	Fruto	Alemania	Van Der Burgh, 1987
Mioceno	<i>Andromeda brunnea</i>	?	Rusia	Dorofeev, 1963
Mioceno-Plioceno	<i>R. protodilatatum</i> , <i>R. hokiense</i> y <i>Pieris</i>	?	Japón	Ozaki, 1991
Mioceno	<i>Arbutus matthesii</i>	?	USA	Axelrod, 1980
Mioceno-Pleistoceno	<i>Lyonia</i> sp.	Hoja	USA	Farlow et al. 2001

Cuadro 14. Continuación.

Edad	Taxa	Órgano	Lugar	Referencia
Plioceno	Ericaceae indet.	Polen	Panamá	Graham et al. 1985
Plioceno	Arbutus menziesii, Rhododendron	Hojas	USA	Axelrod 1958; 1962
Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	Portugal	Antunes et al. 1986
Plioceno	R. germanicum	?	Alemania	Mai y Walther, 1988
Plioceno - Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	Tanzania	Hay, 1976
Plioceno	Ericaceae indet.	?	Japón	Okazaki y Yoshida, 1977
Plioceno	Ericaceae indet.	?	USA	Emslie, 1995
Plioceno	Kalmia minutula	?	Alemania	Mai y Walther, 1988
Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	Canadá	Fyles et al. 1998
Pleistoceno	Ericaceae indet.	Polen	Japón	Nasu y Seto, 1976.
Pleistoceno	Cosmelieae, Epacriphyllum y Leucopogon	Hojas y polen	Australia	Jordan et al. 2007 Sniderman et al. 2013 Sniderman, 2011
Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	USA	Whitmore, 1987
Pleistoceno	Monotoca, Richea, Trochocarpa, Epacris y Cyathodes juniperina	?	Australia	Jordan et al. 1995
Pleistoceno	Monotoca sp.	Polen	Australia	Kershaw et al. 2007
Pleistoceno	Ericaceae indet.	Polen	Portugal	Antunes et al. 1986
Pleistoceno	Ericaceae indet.	Polen	Congo	Brook et al. 1990
Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	Panamá	Graham et al. 1985
Pleistoceno	Ericaceae indet.	?	Tanzania	Tobias, 1991
Pleistoceno- Holoceno	Ericaceae indet.	Polen	Congo	Brook et al. 1990
Pleistoceno	Ericaceae indet.	Polen	Canadá	Harrington et al. 2004
Pleistoceno	Arctostaphylos uvaursi	Polen	USA	Petersen et al. 1983
Pleistoceno	Arctostaphylos sp.	?	USA	Hoffmann et al. 1927

6.2. Modelado Paleoambiental

6.2.1. Reconstrucción de la paleovegetación de Simojovel, Chiapas

Los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles fueron considerados para determinar la paleovegetación (tipo de vegetación y altitud) que existió en el Mioceno Temprano de Simojovel (Cuadro 2). Después de revisar, el tipo de vegetación en que se distribuye cada uno de los taxa, se encontró que la mayoría habita en selvas altas perennifolias. Este tipo de hábitat obtuvo el valor más alto del Método de ponderación de hábitat con un valor de 3.24 (Cuadro 15), sugiriendo que este tipo de vegetación se encontraba en Simojovel durante el Mioceno Temprano.

Cuadro 15. Método de Ponderación de Hábitat usando la distribución actual de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles preservadas en ámbar de Simojovel, Chiapas. Tipos de vegetación de la clasificación de Miranda y Hernández-X (1963): SAP (Selva alta perennifolia), SMBP (Selva mediana o baja perennifolia), SA-MSP (Selva alta mediana subperennifolia), SAMSC (Selva alta-mediana subcaducifolia), P (Palmar), S (Sabanas), Ma (Manglar), SBC (Selva baja caducifolia), M (Matorral), PA (Pastizal y zonas abiertas) PI (Pinares), E (Encinar), BC (Bosque caducifolio) y VPA (Vegetación de páramo de altura).

Taxa (PVC)	SA P	SM BP	SA MSP	SA MSC	P	S	Ma	SBC	M	PA	PI	E	BC	VP
Arecaceae	0.12	0.12	0.12		0.12	0.12	0.12		0.12	0.12				
Ericaceae		0.25									0.25	0.25	0.25	
Santalaceae	0.2	0.2							0.2				0.2	0.2
Aralia		0.2		0.2				0.2	0.2			0.2		
Myrsine	0.12		0.12	0.12			0.12		0.12	0.12	0.12	0.12		
Colpothrinax aphanopetala	0.25	0.25						0.25					0.25	
C. cookii	0.33	0.33											0.33	
C.wrightii					0.25	0.25				0.25	0.25			
Gouania lupuloides	0.16			0.16				0.16	0.16		0.16	0.16		
Hymenaea courbaril	0.12	0.12	0.12	0.12				0.12			0.12	0.12	0.12	
H. verrucosa	0.2		0.2	0.2					0.2				0.2	
Lunania mexicana	0.33	0.33											0.33	
L. parviflora	0.33		0.33			0.33								
Swietenia macrophylla	0.14	0.14	0.14	0.14				0.14				0.14	0.14	
S. humilis				0.25		0.25		0.25		0.25				
S. mahagoni	0.33		0.33					0.33						
Socratea salazarii	0.14		0.14					0.14		0.14	0.14	0.14		0.14
Staphylea bumalda										0.5	0.5			
Staphylea forrestii										1				
Tapirira mexicana	0.33	0.33	0.33											
T. guianensis	0.14	0.14	0.14					0.14			0.14	0.14	0.14	
Total	3.24	2.41	1.97	1.19	0.37	0.95	0.24	1.73	1	2.38	1.68	1.27	1.96	0.34

Sin embargo, también se obtuvieron otros dos tipos de vegetación con el Método de ponderación de hábitat, la selva mediana baja perennifolia con un valor de 2.41 y el pastizal con un valor de

2.38. Esto quiere decir que la paleovegetación principal de la zona era una selva alta perennifolia con elementos de una selva mediana baja perennifolia y pastizales.

La mayoría de los taxa actuales habita la selva alta perennifolia, a excepción de Ericaceae que habita en selvas medianas bajas perennifolias, pinares, encinares y bosques caducifolios. El género *Aralia* habita en selvas medianas bajas perennifolias, selva alta mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, matorral y encinar. La especie *Colpothrinax wrightii* que habita en palmares, pastizales y pinares; *Swietenia humilis* habita en selvas altas medianas subcaducifolias, sabanas, selvas bajas caducifolias y pastizales; *Staphylea bumalda* habita pastizales y pinares y *Staphylea forrestii* habita en pastizales.

Al analizar la altitud en la que se distribuye cada uno de los taxa (Parientes vivos más cercanos) empleados en el modelo, se obtuvo que la flora del Mioceno de Simojovel se desarrollaba en un rango de 0 a 1,000 msnm (Fig. 10); ya que la mayoría de los taxa se encuentran dentro de ese rango de altitud, a excepción de *Staphylea forrestii* que se encuentra restringida a un área de distribución muy pequeña en el continente asiático, a una altitud de 2300 a 2700 msnm.

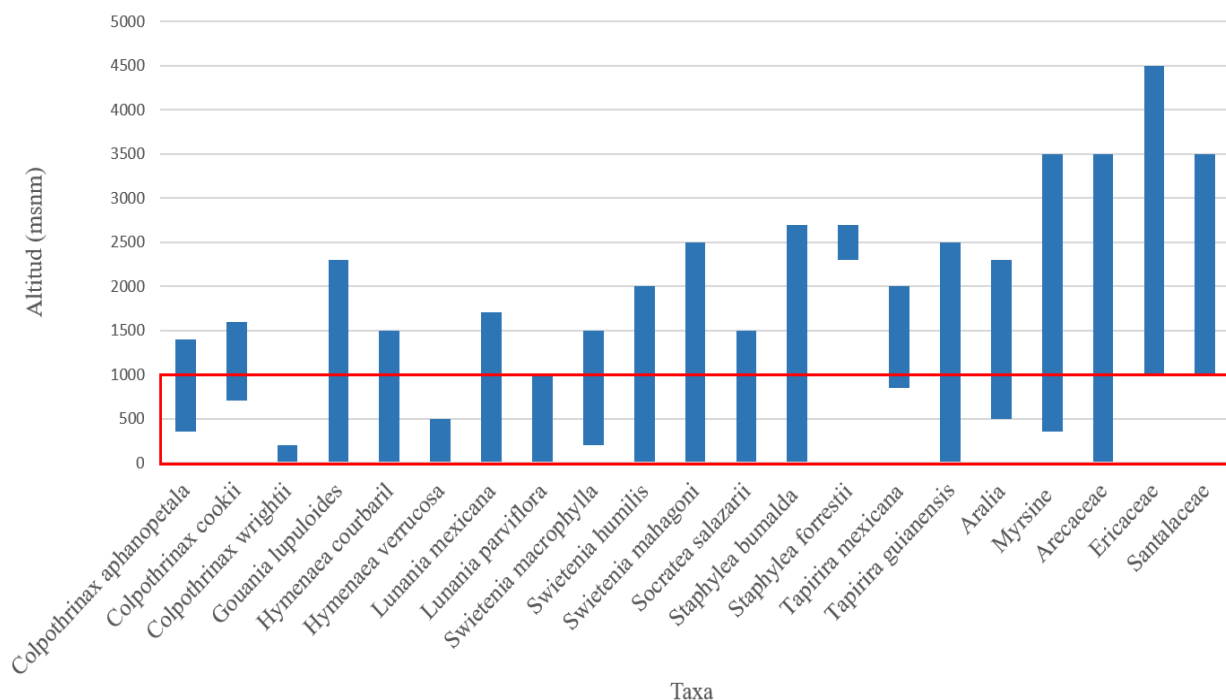


Figura 10. Gráfica esquemática para determinar la altitud obtenida de los taxa más cercanamente relacionados con los fósiles examinados. El recuadro señala el rango mínimo en el cual se sobrelapa la altitud de la mayoría de los taxa.

6.2.2. Reconstrucción paleoclimática de Simojovel, Chiapas

El modelado paleoclimático realizado a partir de Modelos de Nicho Ecológico (MNE) permitió obtener la distribución potencial de cada uno de los taxa analizados (Fig. 11, Apéndice 4). En los mapas obtenidos se observó que actualmente las familias presentan una distribución grande y, en aquellos casos en que fue cosmopolita, presentaron una distribución potencial mayor. En el caso de las especies que presentaban una distribución actual restringida a un área pequeña, la distribución potencial fue menor. Los taxa considerados para realizar el Modelo, fueron las Familias Arecaceae, Ericaceae y Santalaceae; los géneros *Aralia* y *Myrsine*; y las especies *Colpothrinax aphanopetala*, *C. cookii*, *C. wrightii*, *Gouania lupuloides*, *Hymenaea courbaril*, *H. verrucosa*, *Lunania mexicana*, *L. parviflora*, *Socratea salazarii*, *Swietenia macrophylla*, *S. humilis*, *S. mahagoni*, *Staphylea bumalda*, *S. forrestii*, *Tapirira mexicana* y *T. guianensis* (Cuadro 2).

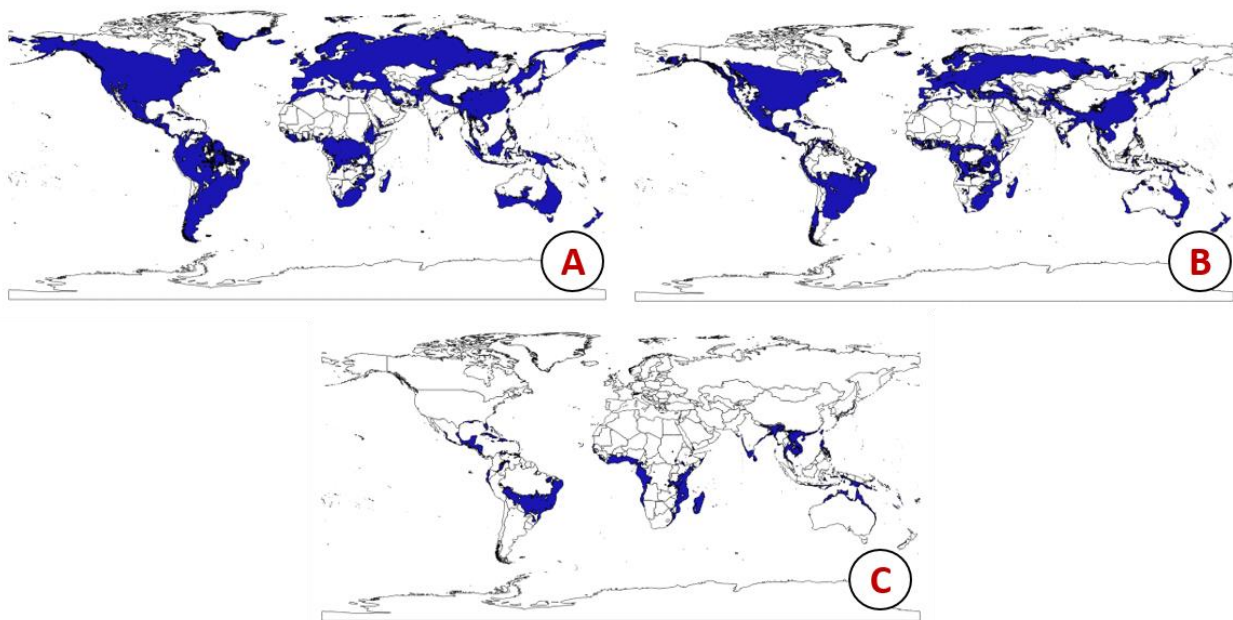


Figura 11. Mapas de distribución potencial de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles obtenidos del Modelo paleoclimático. A) Ericaceae, B) *Aralia*, y C) *Hymenaea verrucosa*.

Los MNE mostraron varias zonas de superposición o Intervalo ecogeográfico mutuo entre las distribuciones potenciales de los taxa empleados (Fig. 12). Estas zonas se ubican en Centro América, Sur de América, África, Australia, Madagascar, Asia y Oceanía de manera general para todos los taxa considerados en el modelo.

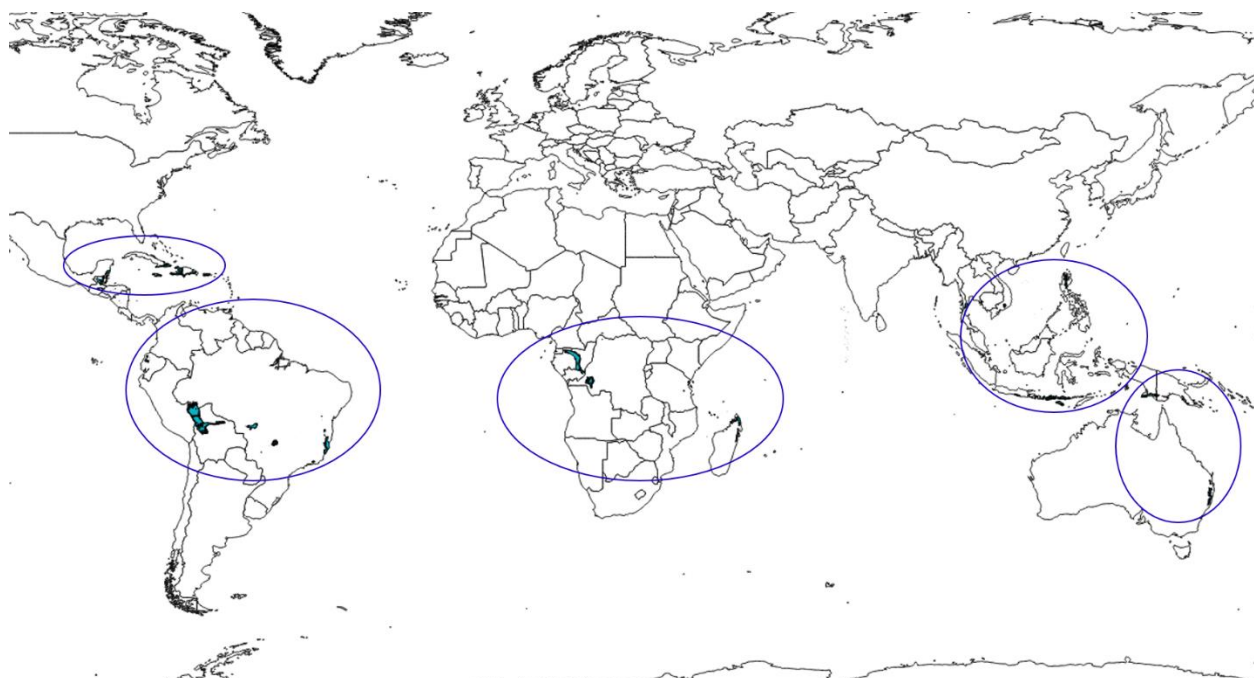


Figura 12. Zonas de sobrelapamiento en la distribución potencial de los taxa empleados para el modelo paleoclimático. El área de sobrelapamiento de las áreas de distribución potencial se encuentra representando de color azul en el mapa: Centro América, Sur de América, Madagascar, África, Australia y Asia.

Los valores climáticos de la zona de sobrelapamiento de las áreas potenciales de distribución se obtuvieron de los taxa analizados en el modelo. La temperatura promedio anual fue de $24.19^{\circ}\text{C} \pm 1.78^{\circ}\text{C}$. La precipitación fue de 1745 ± 336.66 mm con una diferencia de 304.1 mm en relación con la precipitación actual (Cuadro 16). En su conjunto, los datos de temperatura y precipitación sugieren que las especies de flores fósiles preservadas en ámbar se encontraron coexistiendo en un clima tropical.

Cuadro 16. Modelado paleoclimático de los taxa más cercanamente relacionados con las flores fósiles de Simojovel, Chiapas. Valores de temperatura y precipitación media anual para el Mioceno Temprano.

Variables	Mioceno Simojovel	SD
Temperatura media anual ($^{\circ}\text{C}$)	24.19 (23.70-25.30)	1.786
Precipitación anual (mm)	1745 (1553-1918)	336

El Intervalo Ecogeográfico Mutuo incluyo las siguientes localidades: I) Selvas húmedas de México, en Norteamérica (Cuadro 17); II) Selvas tropicales entre Honduras y Guatemala, en Centroamérica; III) el bosque tropical o bosque húmedo con clima cálido-húmedo en la selva amazónica, en Sudamérica; IV) el bosque húmedo tropical caracterizado por una gran extensión con clima tropical lluvioso, en África; V) la selva monzónica en el bosque tropical pluvial y con clima ecuatorial, en Asia; y VI) los bosques tropicales y el bosque húmedo tropical con clima subtropical, en Oceanía.

Cuadro 17. Regiones y áreas del Intervalo Ecogeográfico Mutuo.

Región	Países y áreas
Norteamérica	México: Sierra de Santa Martha y en la laguna de Alvarado
Centroamérica	Guatemala y Honduras: Parque Nacional Sierra de las Minas, Río Motagua Cerro Azul y Parque Nacional Cerro Azul “Copan”. Belice: Parque Río Bravo Conservation area, en el Couckscomb Basin Forest Reserve.
Sudamérica	Trinidad y Tobago: Caroni Bird Sanctuary. Ecuador: Reserva ecológica Mache-Chindul, Reserva Ecológica Los Illinizas, Parque Nacional Cajas. Venezuela: Parque Nacional Guatopo, Parque Nacional Henri Pittier. Perú: Parque Nacional Bahuaja Sonene, Reserva Nacional Tambopata, Reserva Territorial Madre de Dios. Bolivia: Isiboro Secure Indigenous Territory and National Park, Parque Nacional Madidi, Pilon Lajas Indigebous Territory Park and Biosphere Reserve, Manuripi Heath National Amazon Reserve. Brasil: Chico Mendes Extractive Reserve, Floresta Nacional do Macauã, State Park Chandless, Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema, en Mato Grosso y en Espírito Santo.
Las Antillas (Islas del caribe)	Cuba: Parque Nacional Turquino, Gran Parque Nacional Sierra Maestra, Parque Nacional la Mensura, Parque Nacional de Pico Cristal. Jamaica: Pico Blue Mountain, Blue Mountains National Park. Haití: Parque nacional de Macaya, La Visite National Park.

Cuadro 17. Continuación

Región	Países y áreas
Las Antillas (Islas del caribe)	República Dominicana: Parque Nacional Jaragua, el Parque Nacional Sierra De Baoruco. Puerto Rico: Bosque Nacional El Yunque, Bosque Estatal De Maricao, Bosque estatal de Guánica, Monte Guilarte State Forest, Bosque Estatal Toro Negro y el Bosque Carite. Isla Guadalupe: Foret Departimentalo Domaniale. Isla Dominica: Central Forest Reserve.
África	República Democrática del Congo, en el Congo: Reserve de chasse de la Lefini, Reserve de Faune de la Lekoli-Pandaka. Gabón: Mwagne National Park, Minkébé National Park. Guinea Ecuatorial: Parque Nacional del Monte Alén. República del Congo: Nouabalé-Ndoki National Park. Tanzania: Parque nacional de Mikumi.
África	Mozambique: Parque Nacional das Quirimbas. Madagascar: Ambatovaky Reserve, Parc National de Mananara Nord, Parque nacional de Masoala, Manongarivo Reserve, Tsaratanana Nature Reserve, Reserva especial de Ankarana, Reserva Analamerana.
Asia	Malasia y Myanmar: Lenya National Park. Tailandia y Camboya: Phnum Samkoh Wildlife Sanctuary. Vietnam: Chu Yang Sinh National Park. En Philipinas: Parque nacional de Balbalasang-Balbalan, Monte Pulag, Parque nacional Memorial Aurora, Mount Raung, Alas Purwo National Park, Parque nacional de Meru Betiri, Bromo Tengger Semeru National Park. Bali: Monte Rinjani, Olet Sangenges, Tambora, Komodo National Park y Inierie.
Oceanía	Papúa Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Australia: Monkhouse Timber Reserve, Mount Windsor National Park, Mount Lewis National Park, Parque Nacional Lamington, Border Ranges National Park, Parque nacional Río Guy Fawkes, Parque Nacional Montañas Azules y Wollemi National Park.

7. DISCUSIÓN GENERAL

7.1. *Identificación taxonómica de flores fósiles*

Los estudios taxonómicos de flores preservadas en ámbar han sido muy pocos debido a que estas son muy escasas dada su difícil preservación. Dentro de los trabajos taxonómicos que se han realizado con base en flores preservadas en ámbar solamente se ha reportado a las siguientes Familias: Anacardiaceae, Arecaceae, Fabaceae, Leguminosae (Caesalpinioideae), Meliaceae, Rhamnaceae, Salicaceae y Staphyleaceae (Miranda, 1963; Poinar, 2002; Poinar y Brown, 2002; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010; Chambers *et al.*, 2012; Hernández-Damián, *et al.*, 2016; Castañeda-Posadas *et al.*, 2018; Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas, 2018).

El estudio de las flores fósiles incluidas en ámbar del presente trabajo aumentó el registro de la paleoflora de Simojovel, Chiapas a 11 familias, adicionando 4 familias. Las 4 familias reportadas como nuevos registros de flores preservadas en ámbar para Simojovel son Araliaceae, Ericaceae, Primulaceae y Santalaceae. En cuanto a los géneros, se suman a *Aralia* y *Myrsine* al registro fósil.

De los taxa identificados en el presente trabajo, las familias Ericaceae y Santalaceae y los géneros *Aralia* y *Myrsine* son registrados por primera vez para Simojovel y para el país; incrementando la riqueza de taxa conocidos para el Mioceno de México.

Las descripciones realizadas en el presente trabajo incrementaron el número de taxa reportados en flores preservados en ámbar de Simojovel, Chiapas. Sin embargo, aún falta mucho por conocer acerca de los grupos que se encontraban coexistiendo durante el Mioceno de esta localidad, por lo que es importante continuar con este tipo de trabajos de identificación sistemática para posteriormente realizar estudios que integren la información de toda la flora que se conozca de esta localidad y poder construir hipótesis más completas y de otros temas de interés.

7.2. *Reconstrucción paleoambiental de Simojovel, Chiapas*

El Mioceno en México está representado por algunas localidades a lo largo del país las cuales han sido estudiadas por varios autores y de las cuales se han realizado diversos estudios para reconstruir como era el paleoclima o la paleovegetación o en su conjunto, el paleomambiente. Entre los trabajos de localidades miocénicas se han seguido diferentes metodologías, dependiendo de los fósiles de la zona de estudio. En el caso de las hojas se ha empleado el CLAMP (Hernández, 2012;

Domínguez de la Torre, 2013) y para las maderas permineralizadas, el método de la Aproximación Morfológico Estructural (Martínez-Cabrera, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Castañeda-Posadas, 2007).

Sin embargo, en el presente trabajo se decidió emplear el método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo siguiendo el principio del Pariente Vivo más Cercano a partir del cual se obtuvo que los taxa se desarrollaban bajo una temperatura promedio anual de $24.19\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1.78\text{ }^{\circ}\text{C}$. En cuanto a la precipitación anual se obtuvo que era de $1745 \pm 336.66\text{ mm}$. En el modelo de la paleovegetación al considerar los tipos de vegetación donde habitan actualmente los taxa empleados en el modelo paleoclimático, se encontró que la mayoría de los taxa habitan en las selvas altas perennifolias, con la presencia de selva mediana o baja perennifolia y pastizales de zonas abiertas; en un rango de altitud que va de los 0 a los 1000 msnm.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo indican que las condiciones ambientales durante el Mioceno en México correspondían a un clima cálido con vegetación tropical. Lo cual coincide con lo que otros autores han determinado para otras localidades miocénicas en México mencionando que el paleoambiente era una vegetación tropical. Martínez-Cabrera (2004) y Martínez-Cabrera *et al.* (2006) quienes estudiaron maderas permineralizadas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno) en Baja California Sur, determinando que el tipo de vegetación de la zona era un bosque tropical (bosque caducifolio o semi-caducifolio) con un ambiente relativamente húmedo. Castañeda-Posadas (2007) reporta maderas provenientes de la zona de Panotla, Tlaxcala, con una edad del Mioceno. Este autor encontró que la temperatura era de $31\text{ }^{\circ}\text{C}$ y la precipitación de 2172 mm, estableciendo el posible paleoambiente de la zona como una selva alta perennifolia. Domínguez de la Torre (2013) realizó la reconstrucción paleoclimática de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala mediante un análisis de fisonomía foliar, determinando que el clima era semicálido húmedo con $21\text{ }^{\circ}\text{C}$ de temperatura media anual, una precipitación media anual de 3000 mm y una vegetación de tipo selva tropical lluviosa.

También, los resultados obtenidos en este trabajo se suman a las hipótesis planteadas para las reconstrucciones paleoambientales de otras localidades chiapanecas. Por ejemplo, Castañeda-Posadas (2007), menciona que la región de Chajul presentó condiciones de una selva alta perennifolia con un clima cálido-húmedo con valores de temperatura de $26\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una precipitación anual de 1866 mm. Así mismo, Hernández (2012), determinó que la vegetación de la región de

Ixtapa, Chiapas se desarrollaba en clima templado-húmedo a cálido-húmedo, y probablemente se asemejaba a un bosque mesófilo de montaña. Estas hipótesis muestran la existencia de un mosaico de condiciones ambientales en la zona sur de México.

7.3. Modelo Paleoambiental vs. otras hipótesis de Simojovel, Chiapas

Durante los últimos años, los trabajos que se han realizado de flores preservadas en ámbar se han basado únicamente en describir e identificar taxonómicamente a dichas flores (Miranda, 1963; Poinar, 2002; Poinar y Brown, 2002; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell et al., 2010; Chambers et al., 2012; Hernández-Damián, et al., 2016; Castañeda-Posadas et al., 2018; Hernández-Hernández y Castañeda-Posadas, 2018). Además, a través de cada uno de estos trabajos se ha planteado que la paleovegetación durante el Mioceno de Simojovel estaba conformada por elementos de una selva tropical o subtropical. Esta hipótesis se ha manejado durante los últimos años debido a que todas las flores fósiles que se han descrito hasta la fecha son elementos de estos tipos de vegetación. Sin embargo, no se ha realizado ningún trabajo de modelado paleoambiental de Simojovel, Chiapas, en el que se obtengan valores cuantitativos del paleoclima y de la paleovegetación. Esto es importante puesto que no es lo mismo mencionar que el sitio estaba compuesto por una selva tropical-subtropical con clima cálido, a especificar cuáles eran las condiciones del paleoclima y paleovegetación con valores cuantitativos.

Actualmente en Simojovel, Chiapas el clima es cálido húmedo y cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media de 18 a 26°C y una precipitación media de 1440 mm (INEGI, 2010), a una altura de 660 msnm y con una vegetación de tipo selva mediana baja perennifolia el equivalente de un bosque mesófilo de montaña de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (2006). Aunque también hay otros tipos de uso de suelo como vegetación secundaria de una selva alta perennifolia, pastizal y agricultura (Fig. 4; INEGI, 2010). Estas condiciones climáticas no son tan distintas de los resultados obtenidos a través del Método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo y del Método de Ponderación de Hábitat que indicaron que la temperatura media anual era de 24 °C $\pm$ 1.78, y la precipitación anual era de 1745 mm $\pm$ 336, la vegetación una selva alta perennifolia y la altitud de entre 0-1000 msnm.

Si se sintetiza la información disponible que se ha obtenido a través de análisis palinológicos para el área de Simojovel se infiere que el paleoambiente se caracterizaba por un clima cálido y una vegetación de tipo tropical y subtropical. Entre estos trabajos se encuentra el de Langenheim y

colaboradores (1967), quienes determinan que la vegetación característica era de tipo manglar. Biaggi (1978), sugiere que la flora estaba compuesta de organismos tropicales-subtropicales de tierras bajas con temperaturas más frías en las elevaciones más altas. Tomasini-Ortiz y Martínez-Hernández (1984), concluyeron que la flora era de hábitats costeros de clima tropical y subtropical, con zonas estuarinas representadas por una vegetación de manglar. Graham (1999), mencionó que la vegetación pertenecía a manglar, además de organismos asociados a bosques tropicales. Como se puede ver, estos trabajos solo mencionan de manera muy general que en el Mioceno de Simojovel existía un bosque tropical-subtropical rodeado de un manglar. Por lo que, los resultados obtenidos en el presente estudio se suman a los resultados que se han obtenido a través de los análisis palinológicos esclareciendo cómo eran las condiciones paleoambientales con valores cuantitativos durante el Mioceno y dando sustento a la hipótesis de que los taxa preservados en el ámbar se encontraban en un clima cálido con una vegetación similar a una selva alta perennifolia a una altitud de 0 a 1000 msnm.

Por otro lado, el estudio del registro fósil de flores preservadas en ámbar de un solo taxón ha llevado a plantear la hipótesis de que el tipo de la vegetación era un bosque tropical-subtropical (Miranda, 1963; Poinar, 2002; Poinar y Brown, 2002; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell et al., 2010; Chambers et al., 2012; Hernández-Damián, et al., 2016; Castañeda-Posadas et al., 2018 Hernández-Hernández; Castañeda-Posadas, 2018). Esto concuerda con los resultados obtenidos en el presente trabajo, ya que la selva alta perennifolia es un tipo de vegetación incluido dentro de la descripción de un bosque tropical y subtropical.

7.4. Las flores preservadas en ámbar como proxys

Se sabe que la vegetación se halla íntimamente relacionada con el clima y el suelo, del mismo modo que las condiciones de temperatura y precipitación son los factores del clima más importantes que influyen en la distribución de los tipos de vegetación (Miranda, 2015). Por esto, los fósiles de plantas como el polen, impresiones foliares y maderas permineralizadas, han sido considerados como una herramienta importante para determinar el paleoambiente durante los últimos años.

Hasta la fecha, todos los trabajos que se han realizado para reconstruir el paleoclima o la paleovegetación se han realizado a través de los métodos conocidos como CLAMP y el método de Aproximación Morfológico Estructural (Martínez-Cabrera, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Velasco de León *et al.*, 2010; Hernández, 2012;

Domínguez de la Torre, 2013). Sin embargo, existen metodologías novedosas que están combinando sistemas de información geográfica junto con Modelos de Nicho Ecológico así como el principio del pariente vivo más cercano. Este método se denomina Intervalo Ecogeográfico Mutuo, el cual permite realizar reconstrucciones paleoambientales con valores cualitativos del paleoclima y la paleovegetación.

En México, los estudios de reconstrucciones paleoambientales que se han realizado empleando el método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo solamente han sido aplicados para fósiles de vertebrados de edades del Pleistoceno y Plioceno (Cruz, 2012; Cruz *et al.*, 2016). En el presente trabajo, la reconstrucción obtenida del paleoclima y la paleovegetación da mejores resultados debido a que se obtuvieron valores cuantitativos del paleoclima y de la paleovegetación que permite explicar en qué condiciones se desarrollaron las plantas durante el Mioceno Temprano en Simojovel. Por otro lado, es importante recalcar que la reconstrucción del paleoambiente a través del estudio de estructuras florales es más certero debido a que los taxa determinados a través de estas estructuras son más confiables, ya que sus caracteres son más consistentes y distintivos de cada grupo de plantas con flor (Sivarajan, 1991), lo que permite obtener una afinidad taxonómica más confiable y por lo tanto obtener mejores resultados más confiables de los modelos paleoambientales.

8. CONCLUSIONES

Por medio del Principio del Pariente Vivo más Cercano se determinaron las condiciones climáticas durante el Mioceno en Simojovel, Chiapas. La reconstrucción paleoclimática realizada con el Método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo, indica una temperatura media anual de 24.19°C y una precipitación anual de 1745 mm. Tales parámetros indican que el clima para esta localidad era tropical húmedo.

La reconstrucción paleoambiental realizada con el Método de Ponderación de Hábitat, indica que la comunidad de las flores fósiles se desarrollaba en una vegetación similar a una selva alta perennifolia, con elementos de una selva mediana perennifolia y pastizales, a una altitud menor a los 1000 msnm. Los resultados de este análisis indican que posiblemente las comunidades vegetales en las cuales se desarrollaban los árboles productores del ámbar no solo indica una vegetación; sino

más bien se habla de parches de diferentes tipos de vegetaciones que estarían influenciadas por los cambios geológicos que estaban ocurriendo en México durante el Mioceno.

Por último, las flores fósiles son un buen proxy para realizar modelos paleoambientales, empleando el Principio del Pariente Vivo más Cercano, ya que permiten obtener resultados confiables gracias a que las flores son más conservativas taxonómicamente, al no verse influidas por el medio ambiente en el que se desarrollan en comparación con otras estructuras vegetales como las hojas o la madera.

LITERATURA CITADA

- Anderberg, A.A. (2004). Primulaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales (pp. 266-281). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Antunes, M. T., Mein, P., Nascimento, A., y Pais, J. (1986). Le gisement pleistocène de Morgadinho, en Algarve. *Ciencias da Terra*, 8, 9-22.
- Antunes, M. T., Azzaroli, A., Faure, M., Guérin, C., y Mein, P. (1986). Mammifères pleistocènes de Algoz, en Algarve: une révision. *Ciencias da Terra*, 8, 73-86.
- Avendaño-Gil, J., Carbot-Chanona, G., y José, M. A. C. (2017). Estudio del ámbar con inclusiones biológicas de la Colección Paleontológica de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Chiapas, México. *Lacandonia*, 6(1), 23-27.
- Axelrod, D. I. (1958). The Pliocene Verdi flora of western Nevada. *Geological sciences*, 34(2), 91-160.
- Bayer, C. y Kubitzki, K. (2003). Malvaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. V. Flowering Plants. Dicotyledons Malvales, Capparales and Non-betalain Caryophyllales (pp. 225-311). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Bailey, I. W., y Sinnott, E. W. (1915). A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41(1066), 831-834.
- Bailey, I. W., y Sinnott, E. W. (1916). The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American journal of botany*, 3(1), 24-39.
- Berry, E. W. (1922). The flora of the Cheyenne Sandstone of Kansas (Vol. 129). US Government Printing Office.

- Berry, E. W. (1923). Miocene plants from southern Mexico. *Proceedings of the United States National Museum*, 62(19).
- Berry, E. W. (1930). The flora of the Frontier Formation (No. 158-H). US Government Printing Office.
- Berry, E. W. (1935). Tertiary plants from Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 75(7), 565-590.
- Berry, E. W. (1936). Miocene plants from southern Mexico. *Proceedings U. S. National Museum*, 62.
- Biaggi, R. E. (1978). *Palynology and paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, México*. (Tesis Maestría). Walla College, California, USA.
- Bittrich, V. (2014). Erythroxylaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. XI. Flowering Plants. Eudicots. Malpighiales (pp. 43-49). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Blackburn, D. T., y Sluiter, R. (1994). The Oligo-Miocene coal floras of southeastern Australia. En Robert S. Hill (Ed.), History of the Australian vegetation: Cretaceous to Recent (pp. 328-367). Australia: University of Adelaide Press.
- Blain, H-A., Bailon, S., y Cuenca-Bescós, G. (2008). The Early–Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(1-2), 177-192.
- Blain, H. A., Bailon, S., Cuenca-Bescos, G., Arsuaga, J. L., de Castro, J. M. B., y Carbonell, E. (2009). Long-term climate record inferred from early-middle Pleistocene amphibian and squamate reptile assemblages at the Gran Dolina Cave, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 56(1), 55-65.
- Brandbyge, J. (1993). Polygonaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. II. Flowering Plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families (pp.531-543). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Brown, R. W. (1962). Paleocene flora of the Rocky Mountains and great Plains. US Government Printing Office, 365, 1-106.
- Brook, G. A., Burney, D. A., y Cowart, J. B. (1990). Desert paleoenvironmental data from cave speleothems with examples from the Chihuahuan, Somali-Chalbi, and Kalahari deserts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 76(3-4), 311-329.
- Calderón, G. (1996). Connaraceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 48. p. 6.

- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R., y Rico-Arce, L. (2010). Miocene *Hymenaea* flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(3), 126-134.
- Carpenter, R. J., Jordan, G. J., y Hill, R. S. (2007). A toothed Lauraceae leaf from the Early Eocene of Tasmania, Australia. *International Journal of Plant Sciences*, 168(8), 1191-1198.
- Carranza, G. E. (2004). Hamamelidaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 125. p. 12.
- Carranza, G. E. (2005). Sapotaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 132. p. 28.
- Carranza, G. E. (2014). Myrsinaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 182. p. 33.
- Carrijo, T. T., y Freitas, M. F. (2008). *Stylogyne* (Myrsinaceae) no estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 343-360.
- Carrijo, T. T., y Freitas, M. F. (2009). *Stylogyne carautae* (Myrsinaceae), a new species from southeastern Brazil. *Kew Bulletin*, 64(4), 695-699.
- Carrijo, T. T., Freitas, M. F., y Peixoto, A. L. (2012). The Genus *Stylogyne* (Myrsinoideae-Primulaceae) in Brazil. *Systematic Botany*, 37(2), 478-489.
- Castañeda-Posadas, C. (2007). *Modelo paleoclimático, basado en los caracteres anatómicos de la madera de rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas*. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000626915&noSistema¤t_base=TES01
- Castañeda-Posadas, C., y Cevallos-Ferriz, S. R. (2007). *Swietenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene–Early Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany*, 94(11), 1821-1827.
- Castañeda-Posadas, C., Hernández-Hernández, M. J., Figueroa-Castro, D. M., Pérez-Pérez, R. E. y Ruiz-Jiménez, C. A. (2018). Reconocimiento taxonómico de dos hojas y una flor, incluidos en el ámbar del mioceno de Chiapas, México. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(Supl. 1): 1-8. doi: 10.22201/fesz.23958723e
- Castillejos, C. C. y Solano, E. (2008). Polygonaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 153. p. 51.
- Cevallos-Ferriz, S. R., y González-Torres, E. A. (2006). Geological setting and phytodiversity in Mexico. In *Studies on Mexican paleontology* (pp. 1-18). Springer, Dordrecht.

- Chambers, K. L., Poinar Jr, G. O. y Brown, A. E. (2012). A new fossil species of *Colpothrinax* (Arecaceae) from Mid-Tertiary Mexican amber. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 557-560.
- Clevinger, C. y Clevinger, J. (2010). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, México. Fascículo no. 76. p. 27.
- Clayton, J. W. (2011). Simaroubaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. X. Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae (pp. 408-423). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Cole, J. M., Abdelrahim, O. B., Hunter, A. W., Schrank, E., y Ismail, M. S. B. (2017). Late Cretaceous spore-pollen zonation of the Central African Rift System (CARS), Kaikang Trough, Muglad Basin, South Sudan: angiosperm spread and links to the Elaterates Province. *Palynology*, 41(4), 547-578.
- Contreras, A. (1997). Paleontología. México: Las Prensas de ciencias.
- Crabtree, D. R. (1987). Angiosperms of the northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) megafossil floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(4), 707-747.
- Cronquist, A. (1981). *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press.
- Cruz, J. A. (2012). Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno final usando modelos de nicho ecológico inferidos con vertebrados: el caso de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de <http://132.248.9.195/ptd2013/junio/0695880/Index.html>
- Cruz, J. A., Arroyo-Cabrales, J., y Reynoso, V. H. (2016). Reconstructing the paleoenvironment of Loltún Cave, Yucatán, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33(3), 342-354.
- Dillhoff, R. M., Leopold, E. B., y Manchester, S. R. (2005). The McAbee flora of British Columbia and its relation to the early-middle Eocene Okanagan Highlands flora of the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42(2), 151-166.
- Dávalos-Álvarez, O. G., Nieto-Samaniego, Á. F., Alaniz-Álvarez, S. A., Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. (2007). Estratigrafía cenozoica de la región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la falla de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24 (2), 197-215.
- Delucchi, G. y Hurrell, J. A. (2008). Arecaceae. En: Julio A. Hurrell (Ed.), Flora Rioplatense. Sistemática, ecología y etnobotánica de las plantas vasculares rioplatenses, 3(1), 1-334. (pp. 91-132).

- Dillhoff, R. M., Leopold, E. B., y Manchester, S. R. (2005). The McAbee flora of British Columbia and its relation to the early-middle Eocene Okanagan Highlands flora of the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42(2), 151-166.
- Domínguez de la Torre, A. (2013). *Reconstrucción Paleoclimática con base en la diversidad foliar del Mioceno de San Esteban, Tizatlán, Tlaxcala, México*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000691763&noSistema¤t_base=TES01
- Dransfield, J. y Uhl, N. W. (1998). Palmae. En: K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. IV. Flowering Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (pp. 306-389). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Dubéarnès, A., Julius, A., & Utteridge, T. M. (2015). A synopsis of the genus *Embelia* in Peninsular Malaysia and Singapore. Studies in Malaysian Myrsinaceae III. *Kew Bulletin*, 70(2), 25. doi: 10.1007/S12225-015-9570-0
- Durán-Espinosa, C. (2000). Saxifragaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. Fascículo no. 115. p. 12.
- Emslie, S. D. (1995). A catastrophic death assemblage of a new species of cormorant and other seabirds from the Late Pliocene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(2), 313-330.
- Endress, P. K. (1993). Hamamelidaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. II. Flowering Plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families (pp.531-543). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Estrada-Ruiz, E., Calvillo-Canadell, L., y Cevallos-Ferriz, S. R. (2009). Upper Cretaceous aquatic plants from northern Mexico. *Aquatic Botany*, 90(4), 282-288.
- Fairon-Demaret, M., y Smith, T. (2002). Fruits and seeds from the Tienen Formation at Dormaal, Palaeocene–Eocene transition in eastern Belgium. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122(1-2), 47-62.
- Farlow, J. O., Sunderman, J. A., Havens, J. J., Swinehart, A. L., Holman, J. A., Richards, R. L., ... y Curry, B. B. (2001). The Pipe Creek Sinkhole biota, a diverse late Tertiary continental fossil assemblage from Grant County, Indiana. *The American Midland Naturalist*, 145(2), 367-379.
- Fontaine, W. M. (1889). The Potomac or younger Mesozoic flora (Vol. 15). US Government Printing Office.
- Freeman, E. A., y Moisen, G. G. (2008). A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecological Modelling*, 217(1-2), 48-58.

- Freitas, M. D. F., Carrijo, T. T., y Luna, B. N. D. (2017). Synopsis of the genera of Primulaceae in Brazil. *Rodriguésia*, 68(1), 129-142.
- Friis, E. M., Crane, P. R. y Pedersen, K. R. (2011). *Early flowers and Angiosperm evolution*. England: Cambridge University Press.
- Frost, S. H., y Langenheim, R. L. (1974). *Cenozoic Reef Biofacies, Tertiary larger foraminifera and scleractinian corals from Chiapas, Mexico*. Northern Illinois University Press, De Kalb (IL).
- Fryxell, A. (1992). Malvaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. Fascículo no. 68. p. 52.
- Fryxell, A. (1993). Malvaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, México. Fascículo no. 1. p. 83.
- García, P., Montellano, M., Quiroz, A. S., Sour, F., Ceballos, S. y Chávez, L. (2002). Paleobiología. México: Las prensas de ciencias.
- González, E. M. S. y González E. M. (2014). Ericaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 183. p. 127.
- Graham, A., Stewart, R. H., y Stewart, J. L. (1985). Studies in Neotropical Paleobotany. III. The Tertiary Communities of Panama-Geology of the Pollen-Bearing Deposits. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 485-503.
- Graham, A. (1987). Miocene communities and paleoenvironments of southern Costa Rica. *American Journal of Botany*, 74(10), 1501-1518.
- Graham, A. (1993). Contribution toward a Tertiary palynostratigraphy for Jamaica: the status of Tertiary paleobotanical studies in northern Latin America and preliminary analysis of the Guys Hill Member (Chapelton Formation, middle Eocene) of Jamaica. *Biostratigraphy of Jamaica*, 182, 443-461.
- Graham, A. (1999). Studies in Neotropical paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). *American journal of botany*, 86(1), 17-31.
- Graham, A., Gregory-Wodzicki, K. M., y Wright, K. L. (2001). Studies in Neotropical Paleobotany. XV. A Mio-Pliocene palynoflora from the Eastern Cordillera, Bolivia: implications for the uplift history of the Central Andes. *American Journal of Botany*, 88(9), 1545-1557.
- Halliday, P. (1978). A new species of *Embelia* (Myrsinaceae) from Eastern Africa. *Kew Bulletin*, 293-296.

- Harington, C. R., Ross, R. L. M., Mathewes, R. W., Stewart, K. M., y Beattie, O. (2004). A late Pleistocene Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) from Courtenay, British Columbia: its death, associated biota, and paleoenvironment. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41(11), 1285-1297.
- Hernández, V. D. V. (2012). *Inferencia del Paleoclima de la Formación Miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la fisonomía foliar de los Fósiles*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000686144&noSistema¤t_base=TES01
- Hernández, D. A. L. (2014). *Flores preservadas en ámbar de Simojovel, Allende, Chiapas, México*. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000709451&noSistema¤t_base=TES01
- Hernández-Damián, A. L. (2010). *Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México*. (Tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000665065&noSistema¤t_base=TES01
- Hernández-Damián, A. L., Calvillo-Canadell, L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2016). Flor de una nueva especie de *Lunania* Hook. (Salicaceae sensu lato-Samydeae) incluida en ámbar del Mioceno de Simojovel de Allende, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68(1), 29-36.
- Hernández-Damián, A. L., Cevallos-Ferriz, S. R., y Huerta-Vergara, A. R. (2019). Fossil flower of *Staphylea* L. from the Miocene amber of Mexico: New evidence of the Boreotropical Flora in low-latitude North America. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 108(4), 471-478. doi: 10.1017/S1755691018000701
- Hernández-Hernández, M. J. y Castañeda-Posadas, C. (2018). *Gouania miocenica* sp. nov. (Rhamnaceae), a Miocene fossil from Chiapas, México and paleobiological involvement. *Journal of South American Earth Sciences*, 85, 1–5. doi: 10.1016/j.jsames.2018.04.018
- Hickey, L. J. (1977). Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (early Tertiary) of western North Dakota. *Geological Society of America*, 150, 1-183.
- Hill, R. S., y Pole, M. S. (1994). Two new species of *Pterostoma* RS Hill from Cenozoic sediments in Australasia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80(1-2), 123-130.
- Hoffmann, R., Stock, C., Miller, L., Chaney, R. W., y Mason, H. L. (1927). The finding of Pleistocene material in an asphalt pit at Carpinteria, California. *Science*, 66(1702), 155-157.

- Hollick, C. A., y Berry, E. W. (1924). A late Tertiary flora from Bahia, Brazil (No. 5). Johns Hopkins Press.
- Hoorn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3-4), 267-309.
- Huang, Q. C., y Dilcher, L. (1994). Cheyenne Sandstone of the Western Interior. Perspectives on the Eastern Margin of the Cretaceous Western Interior Basin, 287, 129.
- Huang, Q. C. y Dilcher, D. L. (1994). Evolutionary and paleoecological implications of fossil plants from the Lower Cretaceous Cheyenne Sandstone of the Western Interior. En G. W. Shurr; G. A. Ludvigson y R. H. Hammond (Eds.), Perspectives on the eastern margin of the Cretaceous Western Interior Basin (pp. 129-144). U.S.A: Geological Society of America Special Paper.
- Hufford, H. (2004). Hydrangeaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales (pp. 29-64). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Huzioka, K. (1970). The Eocene flora of Ube coal-field, southwest Honshu, Japan. *Journal of the Mining College Akita University*, 4.
- INEGI. (2010). Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Simojovel, Chiapas. Recuperado de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datosgeograficos/07/07081.pdf>
- Jaramillo, C. A., y Dilcher, D. L. (2001). Middle Paleogene palynology of Central Colombia, South America: a study of pollen and spores from tropical latitudes. *Palaeontographica Abteilung B*, 87-259.
- Jordan, G. J., Macphail, M. K., Barnes, R., y Hill, R. S. (1995). An Early to Middle Pleistocene flora of subalpine affinities in lowland western Tasmania. *Australian Journal of Botany*, 43(2), 231-242.
- Jordan, G. J., Bromfield, K. E., Sniderman, J. K., y Crayn, D. (2007). Diverse fossil epacrids (Styphelioideae; Ericaceae) from Early Pleistocene sediments at Stony Creek Basin, Victoria, Australia. *International Journal of Plant Sciences*, 168(9), 1359-1376.
- Jordan, G. J., Bannister, J. M., Mildenhall, D. C., Zetter, R., y Lee, D. E. (2010). Fossil Ericaceae from New Zealand: deconstructing the use of fossil evidence in historical biogeography. *American Journal of Botany*, 97(1), 59-70.
- Judd, W., Campbell, C., Kellog, E., & Stevens, P. M. Donoghue.(2008). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. In: Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.

- Kershaw, A. P., Bretherton, S. C., y van der Kaars, S. (2007). A complete pollen record of the last 230 ka from Lynch's Crater, north-eastern Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251(1), 23-45.
- Khan, M. I., Ahmed, A., Akram, M., Mohiuddin, E., Khan, U., Ayaz, S., ... & Rehman, R. U. (2010). Monograph of *Embelia ribes* Burm. F. *African Journal of Plant Science*, 4(12), 503-505.
- Knowlton, F. H. (1888). Description of two species of Polmoxyton one new from Louisiana. *Proceedings of the United States National Museum*, 3.
- Knowlton, F. H. (1899). Fossil flora of the Yellowstone National Park. US Government Printing Office.
- Kovar-Eder, J., y Meller, B. (2001). Plant assemblages from the hanging wall sequence of the opencast mine Oberdorf N Voitsberg, Styria (Austria, Early Miocene, Ottnangian). *Palaeontographica Abteilung B*, 65-112.
- Kuijt, J. y Hansen, B. (2015). Santalaceae. En K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. XII. Flowering Plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales* (pp. 143-166). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Langenheim, J. H., Hackner, B. L., y Bartlett, A. (1967). Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, 21(10), 289-324.
- Lee, D. E., Bannister, J. M., y Lindqvist, J. K. (2007). Late Oligocene-Early Miocene leaf macrofossils confirm a long history of *Agathis* in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 45(4), 565-578. doi: 10.1080/00288250709509739
- Leaf Architecture Working Group. (1999). *Manual of Leaf Architecture. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Washington, DC: Smithsonian Institution
- Lemmens, R. H. M. J. Breteler, F. J. y Jongkind C. C. H. (2004). Connaraceae. En K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales* (pp. 74-81). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Li, H. T., Yi, T. S., Gao, L. M., Ma, P. F., Zhang, T., Yang, J. B., ... y Wang, H. (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature plants*, 1. doi: 10.5061/dryad.bq091cg
- Lira-Charco, E. M. y Ochoterena, H. (2012). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, México. Fascículo no. 110. p. 98

- López F. A. R. (1993). Araliaceae. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 20. p. 16.
- MacFadden, B. J., Jones, D. S., Jud, N. A., Moreno-Bernal, J. W., Morgan, G. S., Portell, R. W., y Wood, A. R. (2017). Integrated chronology, flora and faunas, and paleoecology of the Alajuela Formation, Late Miocene of Panama. *PloS one*, 12(1), doi:10.1371/journal.pone.0170300
- Macphail, M., y Cantrill, D. J. (2006). Age and implications of the Forest Bed, Falkland Islands, southwest Atlantic Ocean: Evidence from fossil pollen and spores. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240(3-4), 602-629. doi:10.1016/j.palaeo.2006.03.010
- Martinetto, E., y Pavia, G. (1997). Fruit and seed floras rich in exotic and subtropical elements from two Lower Pliocene successions of Italy. Het Instituut (Ed.), Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO (pp. 237-244). Italy: Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO.
- Martínez-Cabrera, H. I. (2004). *Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur*. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000332791&noSistema¤t_base=TES01
- Martínez-Cabrera, H. I., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Poole, I. (2006). Fossil Woods from early Miocene Sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, México. *Review of Paleobotany and Palynology*, 138, 141-163.
- Martínez-Cabrera, H. I., Ramírez-Garduño, J. L. y Estrada-Ruiz, E. (2014). Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 41-52.
- Martínez-Hernández, E. (1992). Caracterización ambiental del Terciario de la región de Ixtapa, Estado de Chiapas-un enfoque palinoestratigráfico. 10(1), 54-64.
- Martínez, M. (2015). Ranunculaceae. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 190. p. 75.
- Matsukawa, M., y Obata, I. (1994). Dinosaurs and sedimentary environments in the Japanese Cretaceous: a contribution to dinosaur facies in Asia based on molluscan palaeontology and stratigraphy. *Cretaceous Research*, 15(1), 101-125.
- Mayr, G. (2000). A new mousebird (Coliiformes: Coliidae) from the Oligocene of Germany. *Journal für Ornithologie*, 141(1), 85-92.
- Mildenhall, D. C., Kennedy, E. M., Lee, D. E., Kaulfuss, U., Bannister, J. M., Fox, B., y Conran, J. G. (2014). Palynology of the early Miocene Foulden Maar, Otago, New Zealand:

- Diversity following destruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 204, 27-42. doi:10.1016/j.revpalbo.2014.02.003
- Miranda, F. (1963). Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico, area. *Journal of Paleontology*, 611-614.
- Miranda, F., y Hernández-X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. México: Ediciones científicas universitarias.
- Miranda, F. (2015). La vegetación de Chiapas. México: Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Molina-Paniagua, M. E. y Lorena-Hernández, F. G. (2011). Celastraceae. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 171. p. 42.
- Moreno, N. (1984). Glosario Botánico Ilustrado. México: Continental.
- Murguía-Romero, M. y Villaseñor-Ríos, J. L. (2015). FAMEX: Clave para familias de plantas con flores (Magnoliophyta) de México. © AbaTax (ABACo A.C. Asociación de Biólogos Amigos de la Computación).
- Nash, D. L. y Moreno, N. P. (1981). Boraginaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. Fascículo no. 18. p. 51.
- Nel, A., de Plöeg, G., Dejax, J., Dutheil, D., de Franceschi, D., Gheerbrant, E., ... y Bignot, G. (1999). Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, 329(1), 65-72.
- Ocampo, A. G. (2000). Primulaceae. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 89. p. 21.
- Palacios Chávez, R., y Rzedowski, J. (1993). Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* (24).
- Paleobiology Database.org. (2019). Recuperado de: <https://www.paleobiodb.org/#/>
- Palmweb.org. (2019). Recuperado de: <http://www.palmweb.org/?q=node/5>
- Pedraza, P. (2009). Neotropical Ericaceae. In: Milliken, W., Klitgrd, B. & Baracat, A. (2009 onwards), Neotropikey - Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Ericaceae.htm>.
- Pennigton, T. D., y Sarukhán, J. (1998). *Árboles Tropicales de México Manual para la identificación de las principales especies*. Instituto Ecología, UNAM, México.

- Peralta, M. E. (2009). *Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000645142&noSistema¤t_base=TES01
- Pérez-Calix, E. (2001). Juglandaceae. Flora del bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 96. p. 15.
- Perrilliat, M. C., Vega, F. J. y Coutiño, M. A. (2010). Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 30, 111-119. doi:10.1016/j.jsames.2010.04.005
- Petersen, K. L., Mehringer, P. J., y Gustafson, C. E. (1983). Late-glacial vegetation and climate at the Manis mastodon site, Olympic Peninsula, Washington. *Quaternary Research*, 20(2), 215-231.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887-893.
- Pipoly, J. J. (1991). *Stylogyne rodriguesiana* (Myrsinaceae): A new androdioecious species from Amazonia. *Novon*, 1(4), 202-203.
- Pipoly III, J. J. (1992). Notes on the genus *Myrsine* (Myrsinaceae) in Peru. *Novon*, 392-407.
- Pipoly III, J. J. (1992). Estudios en el género *Myrsine* (Myrsinaceae) de Colombia. *Caldasia*, 3-9.
- Pipoly III, J. J. (1993). A New Species of *Parathesis* (Myrsinaceae) from Ecuador. *Novon*, 176-178.
- Poinar Jr, G. (2002). Fossil palm flowers in Dominican and Mexican amber. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138(1), 57-61.
- Poinar Jr, G., y Brown, A. E. (2002). *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139(2), 125-132.
- Pole, M. S., y Macphail, M. K. (1996). Eocene *Nypa* from Regatta Point, Tasmania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(1-2), 55-67.
- Pole, M., y Moore, P. R. (2011). A late Miocene leaf assemblage from Coromandel Peninsula, New Zealand, and its climatic implications. *Alcheringa*, 35(1), 103-121.

- Popov, S. V., Sychevskaya, E. K., Akhmet'ev, M. A., Zaporozhets, N. I., y Golovina, L. A. (2008). Stratigraphy of the maikop group and pteropoda beds in Northern Azerbaijan. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 16(6), 664-677.
- Quero, H. J. (1994). Palmae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. Fascículo no. 81. p. 40.
- Quero, H. J. (2004). Palmae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, México. Fascículo no. 129. p. 29.
- Quin, J. P. (1987). Stratigraphy of the middle miocene bopesta formation, southern sierra nevada, California. Contrib. in science/Natural history museum of Los Angeles county, 393.
- Ramírez, J. L. y Cevallos-Ferriz, S. R. (2000). Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. *GEOS Unión Geofís Mex*, 20, 433-444.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Ricketson, J. M. (2003). A new species of *Parathesis* (Myrsinaceae) from Honduras. *Novon*, 113-115.
- Ricketson, J. M., y Pipoly III, J. J. (1997). Notes on Neotropical *Parathesis* (Myrsinaceae). *Novon*, 398-405.
- Ricketson, J. M., y Pipoly, J. J. (2008). A new species of *Parathesis* (Myrsinaceae) from Colombia. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 18(2), 241-244.
- Ricketson, J. M., y Pipoly III, J. J. (2009). Two new species of *Stylogyne* (Myrsinaceae) from Brazil. *Novon*, 497-501.
- Ricketson, J. M. y Pipoly III, J. J. (2010). A Synopsis of Neotropical *Stylogyne* (Myrsinaceae). *Novon*, 437-447. doi: 10.3417/2010027
- Riquelme, F. (2014). *Ámbar de México: Biogeoquímica, tafonomía y paleobiología*. (Tesis de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Recuperado de http://tesis.unam.mx/F/?func=direct&doc_number=000722957&noSistema¤t_base=TES01
- Riquelme, F., Northrup, P., Ruvalcaba-Sil, J. L., Stojanoff, V., Siddons, D. P., y Alvarado-Ortega, J. (2014)a. Insights into molecular chemistry of Chiapas amber using infrared-light microscopy, PIXE/RBS, and sulfur K-edge XANES spectroscopy. *Applied Physics A*, 116(1), 97-109.
- Riquelme, F., Ruvalcaba-Sil, J. L., Alvarado-Ortega, J., Estrada-Ruiz, E., Galicia-Chávez, M., Porras-Múzquiz, H. y Miller, L. (2014)b. Amber from México: Coahuilite, Simojovelite and Bacalite. *MRS Online Proceedings Library Archive*, 1618, 169-180.

- Rodríguez-Craverro, J. F., Grossi, M. A., Fuentes-Castillo, T., y Gutiérrez, D. G. (2017). Cambio climático y modelado de distribución de especies de *Stevia* (Asteraceae) en el noroeste de la Argentina. *Ecología austral*, 27(3), 462-473.
- Rull, V. V. (2000). Erratum to: " Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America". *Review of palaeobotany and palynology*, 109(1), 83-83.
- Rückert-Ülkümen, N. R., y Yiğitbaş, E. (2007). Pharyngeal teeth, lateral ethmoids, and jaw teeth of fishes and additional fossils from the late Miocene (Late Khersonian/Early Maeotian) of Eastern Paratethys (Yalova, near Istanbul, Turkey). *Turkish Journal of Earth Sciences*, 16(2), 211-224.
- Sánchez-Villagra, M. R., Burnham, R. J., Campbell, D. C., Feldmann, R. M., Gaffney, E. S., Kay, R. F., ... & Thewissen, J. G. M. (2000). A new near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology*, 74(5), 957-968.
- Scott, L. (1982). Late Quaternary fossil pollen grains from the Transvaal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 36(3-4), 241-278.
- Scott, L. (1995). Pollen evidence for vegetational and climatic change in southern Africa during the Neogene and Quaternary. *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*, 65-76.
- Serrano-Sánchez, M. de L., Hegna, T. A., Schaaf, P., Pérez, L., Centeno-García, E. & Vega, F. J.(2015). The aquatic and semiaquatic biota in Miocene amber from the Campo LA Granja mine (Chiapas, Mexico): Paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 62, 243–56. doi: 10.1016/j.jsames.2015.06.007
- Sheahan, M. C. (2007).Zygophyllaceae. En K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. IX. Flowering Plants. Eudicots: Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales p.p., Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramniaceae, Sabiaceae* (pp. 487-500). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Simmons, M. P. (2004). Celastraceae. En K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales* (pp. 29-64). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Simpson, M. G. (2010). *Plant Systematics*. U.S.A.: Elsevier Academic Press.
- Sivarajan, V. V. (1991). *Introduction to the principles of Plant Taxonomy*. London, England: Cambridge University.
- Sniderman, J. K. (2011). Early Pleistocene vegetation change in upland south-eastern Australia. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1456-1470.

- Sniderman, J. K., Jordan, G. J., y Cowling, R. M. (2013). Fossil evidence for a hyperdiverse sclerophyll flora under a non-Mediterranean-type climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(9), 3423-3428.
- Solorzano, K. M. (2010). Mexican Amber. En Penney, D. (Ed.), Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits (pp.42-56). Manchester: Siri Scientific Press.
- Soltis, D. E. (2007). Saxifragaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. IX. Flowering Plants. Eudicots. Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales, Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramniaceae, Sabiaceae (pp.418-435). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Spicer, R. A., Valdes, P. J., Spicer, T. E. V., Craggs, H. J., Srivastava, G., Mehrotra, R. C., y Yang, J. (2009). New developments in CLAMP: calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283(1-2), 91-98.
- Stahl, B. y Anderberg, A.A. (2004). Myrsinaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales (pp. 266-281). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Steadman, D. W., Franz, R., Morgan, G. S., Albury, N. A., Kakuk, B., Broad, K., ... y Jarzen, D. M. (2007). Exceptionally well preserved late Quaternary plant and vertebrate fossils from a blue hole on Abaco, The Bahamas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19897-19902. doi:10.1073/pnas.0709572104
- Stevens, P. F., Luteyn J., Oliver, E. G. H., Bell, T. L., Brown, E. A., Crowden, R. K., George, A. S., Jordan, G. J., Ladd, P., Lemson, K., Mclean, C. B., Menadue, Y., Pate, J. S., Stace, H. M. y Weiller, C.M. (2004). Ericaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales (pp.145-194). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Stewart, N. W. y Rothwell, W. G. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants*. U.S.A., New York: Cambridge university press.
- Stockey, R. A., y Rothwell, G. W. (1997). The aquatic angiosperm *Trapago angulata* from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) St. Mary River Formation of southern Alberta. *International Journal of Plant Sciences*, 158(1), 83-94.
- Stone, B. C. (1989). New and noteworthy Malesian Myrsinaceae, IV. Two new species in *Embelia* Burm. f. and *Maesa* Forssk. from Borneo. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 307-311.
- Stone, D. E. (1993). Juglandaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. II. Flowering Plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families (pp.531-543). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- Suzuki, S. y Watabe, M. (2000). Report on the Japan-Mongolia joint paleontological expedition to the Gobi desert, 1998. *Hayashibara Museum of National Sciences Research Bulletin*, 1, 83-98.
- Takhtajan, A. (2009). *Flowering Plants*. Rusia: Springer.
- Tanai, T. (1961). Neogene floral change in Japan. *Journal of the Faculty of Science*, 11(2).
- Tanai, T. (1970). The Oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. *Journal of the Faculty of Science*, 14(4), 383-514.
- Tamura, M. (1993). Ranunculaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. II. Flowering Plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families (pp.563-583). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. y Krings, M. (2009). Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. U.S.A.: Academic Press is an imprint of Elsevier.
- The plant list. (2013). Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/>, consultado: Agosto 2017.
- Tie zai shu. (1996). Myrsine. *Flora of China*, 15, 34-38.
- Tomasini-Ortiz, A. C., y Martínez-Hernández, E. (1984). Palinología del Eoceno Oligoceno de Simojovel, Chiapas. *Paleontología Mexicana*(50).
- Tropicos. Org. (2019). Missouri botanical garden. Recuperado de: <https://www.tropicos.org/>
- Truswell, E. M., y Macphail, M. K. (2009). Polar forests on the edge of extinction: what does the fossil spore and pollen evidence from East Antarctica say?. *Australian Systematic Botany*, 22(2), 57-106.
- Vallati, P. (2013). Paleotropical pollen grains from the Neuquén Group, Patagonia, Argentina. *Carnets de géologie*, (5):273-279.
- Van der Burgh, J. (1987). Miocene floras in the lower Rhenish Basin and their ecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 52(4), 299-366.
- Van Itterbeeck, J., Missiaen, P., Folie, A., Markevich, V. S., Van Damme, D., Dian-Yong, G., y Smith, T. (2007). Woodland in a fluvio-lacustrine environment on the dry Mongolian Plateau during the late Paleocene: Evidence from the mammal bearing Subeng section (Inner Mongolia, PR China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243(1-2), 55-78.
- Vega, F.J., Nyborg, T., Coutiño, M. A., Solé, J. y Hernández-Monzón, O. (2009). Neogene Crustacea from southeastern Mexico. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 35, 51-69.
- Velasco-de León, M. P., Spicer, R. A., y Steart, D. C. (2010). Climatic reconstruction of two Pliocene floras from Mexico. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 90(2), 99-110.

- Watson, L., y Dallwitz, M. J. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Recuperado de: <https://www.delta-intkey.com/angio/index.htm>
- Weigend, M., Selvi, F., Thomas, D. C. y Hilger, H. H. (2016). Boraginaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. XIV. Flowering Plants. Eudicots. Aquifoliales, Boraginales, Bruniales, Dipsacales, Escalloniales, Garryales, Paracryphiales, Solanales (except Convolvulaceae), Icacinaceae, Metteniusaceae, Vahliaceae (pp. 41-102). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Wen, J. (2011). Systematics and biogeography of *Aralia* L. (Araliaceae): revision of *Aralia* Sects. *Aralia*, *Humiles*, *Nanae* and *Sciadodendron*. *Contributions from the United States National Herbarium*, 57, 1–172.
- Wijninga, V. M. (1996). A Pliocene Podocarpus forest mire from the area of the high plain of Bogotá (Cordillera Oriental, Colombia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(1-2), 157-205.
- Wilde, V., y Frankenhäuser, H. (1998). The Middle Eocene plant taphocoenosis from Eckfeld (Eifel, Germany). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101(1-4), 7-28.
- Wilson, P. G. (2011). Myrtaceae. En K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants. X. Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae (pp. 212-271). Alemania: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Wing, S. L., Herrera, F., Jaramillo, C. A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P., y Labandeira, C. C. (2009). Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(44), 18627-18632. Doi/10.1073/pnas.0905130106
- Wolfe, J. (1979). Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere. *US Geol. Serv. Prof. Pap.*, 1106, 1-37.
- Woodson, R. E., Schery, R. W. y Longworth, L. C. (1971). Myrsinaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 58(3), 285-353.
- Zayas-Ocelotl, L. (2010). *Descripción e identificación de seis plantas fósiles, de la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala (Mioceno), con base en la arquitectura foliar*. (Tesis de Licenciatura). Escuela de Biología. BUAP.
- Zayas-Ocelotl, L., Castañeda-Posadas, C., Estrada-Ruiz, E. y Andrés-Hernández, A. R. (2014). Hojas de Angiospermas de San Esteban Tizatlán (Mioceno), Tlaxcala, México. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3), 327-342.
- Zhu, H., Jacques, F. M., Wang, L., Xiao, X. H., Huang, Y. J., & Zhou, Z. K. (2015). Fossil endocarps of *Aralia* (Araliaceae) from the upper Pliocene of Yunnan in southwest China,

and their biogeographical implications. Review of palaeobotany and palynology, 223, 94-103.

Apéndices

Apéndice 1. Cuadro comparativo de los caracteres florales del fósil Buapal 77, 78 y 79 con los géneros de la Familia Araliaceae más relacionados con el espécimen.

Géneros/caracter	Buapal 77	Aralia	Dendropanax	Hydrocotyle	Polyscias	Schefflera	Brassaiopsis	Cheirodendron	Hedera
Pedicelo	Corto y grueso	corto o largo o ausente	Corto o largo	Corto y robusto o largo y delgado	Largo-delgado, grueso-robusto	Delgado o robusto o ausente	Corto o largo, semi-grueso	Delgado	Largo, grueso
Articulado	No	Si o No	No	No	Si o no	?	No	Si	No
Hipanto	Obconico	Obconico a cupuliforme	Obconico a cupuliforme	Diminuto o ausente	Anular	Obconico o cupuliforme	Obconico o cupuliforme	Obconico	Obconico
Forma de limbo	Lobulado (denticulado)	Lobulado o denticulado	Dentiulado	Dentiulado	dentado, lobulado u ondulado	Denticulado	Denticulado	Dentiulado	Triangular
Número	5	5 a 10	5 a 8	0	4 a 9	5	5	5	5
Corola	Imbricada	Imbricada	Valvados	Valvados	valvados	Valvados	Valvados	Valvados	Vlavados
Número	5	5 a 10	5 a 8	5	4 a 12	4 a 5 (7)	5	5	5
Forma	Ampliamente ovada	Oblongo, ovado	?	Ovados	?	?	?	Triangular u oblongo	Deltoides o lanceolada
Angulo apice	Obtuso	Obtuso	Subagudo y cuculado	Angosto	Subagudo	Subagudos	Subagudo	Subagudo	Subagudo
Estambres	5	5	5 a 8	?	4 a 12	4 a 5 (7)	5	5	5
Disco	Conico, Carnoso	Carnoso, pequeño	Carnoso, conico, convexo, aplanado	Conico o depreso	Aplanado, conico, hemisferico, carnoso	Carnoso, plano o semiesferico	Convexo	Conico	Convexo
Estilo Conados	Si	Si o la Base	Si o libres	Libre o connado en base	Base, Conado, ausente	Si o libres	Si	Si o parcialmente	Si
Caracteres	12	10	9	6	8	7	8	7	6

Apéndice 2. Comparación de los caracteres florales del fósil Buapal 80 con las familias obtenidas en las claves electronicas.

Familia/caracter	Tamaño	Actinomorfa	Pentamera	Corola rotada	Número	Fusionados	Estambre Antepétalo	Epipétalos	Número	Unión al filamento	D. longitudinal	Polen	# caracteres
Buapal 80	Pequeña	Si	Si	Si	5	Si	Si	Si	5	Versatil	Si	3 colporado	11
Boraginaceae	?	Si	Si	Si, infundibular, campanulada y tubular	5	Si	Alternipétalo	Si	5	Dorsifija	Si	3-20 Colporado, porado o colporado	9
Primulaceae	Pequeña	Si o zigomorfa	Si o 4-mera	Si, campanulada, urceolada	4 a 5	Si	Si	Si	4 a 5 (8)	Versatil y Dorsifija	Si	3 (5) colporado o colporado	11
Sapotaceae	Pequeña o mediana	Si	No	Si, ciatiforme o tubular	4 a 18	Si	No	No	4 a 35	?	Si	3 a 4 colporado, trinucleado	7
Convolvulaceae	Grande	Si	Si	Si, infundibular, campanulada e hipocrateriforme	5	Si	Alternipétalo	Si o libres	5	Basifija	Si	3 colporado, binucleado o pantoporado	8
Dichapetalaceae	Pequeña	Si o zigomorfa	Si o 4-mera	?	4 a 5	No o si (raro)	Alternipétalo	No	3 a 5	?	Si	colporado y 3 aperturado	9
Ebenaceae	Pequeña	Si	(2-)3-5(-7)	Tubular, campanulada o urceolada	3-7	Si	Alternipétalo	Si o libres	3-28	Adnada o basifija	Si o poricida	3 colporado o binucleado	8
Gentianaceae	?	Si o zigomorfa	5-4 (6-12)	Rotada, campanulada, hipocrateriforme	4-5 (12)	Si o no	Alternipétalo	Si	4-5 (12)	Basifija	Si o poricida	(2)3(4)-colporado o 2-3-porado	9
Polygonaceae	Pequeña	Si	(4)5 a 7	No (Tépalos)	(4)5 a 7	Si	Biseriados	No	(4)5 a 9	Versatil	Si	2 o 3 nucleado	8
Marcgraviaceae	?	Si	Si o 4-mera	No	4 a 5	Si o no	Biseriados	No	2 a 40	?	Si	3 colporado o binucleado	8
Opiliaceae	Pequeña	Si	Si o 4-mera	No	4 a 5	Si o no	Si	No	4 o 5	?	Si	3 colporado o binucleado	9
Symplocaceae	?	Si o zigomorfa	Si	No o tubular	3 a 11	Si	Alternipétalo	No	4 a 12 (100)	?	Si	Binucleado	7

Apéndice 3. Bibliografía consultada para la Familia Arecaceae

Bernal-González, R., y Henderson, A. (1986). A new species of *Socratea* (Palmae) from Colombia with notes on the genus. *Brittonia*, 38(1), 55-59.

De Nevers, G. C. (1987). The genus *Attalea* (Palmae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(3), 505-510.

Dransfield, J. (1980). Systematic notes on *Pinanga* (Palmae) in Borneo. *Kew Bulletin*, 34(4), 769-788.

Dransfield, J. (1984). The genus *Areca* (Palmae: Arecoideae) in Borneo. *Kew bulletin*, 39(1), 1-22.

Dransfield, J. (1991). *Lemurophoenix* (Palmae: Arecoideae), a new genus from Madagascar. *Kew bulletin*, 46(1), 61-68.

Dransfield, J. (1991). Notes on *Pinanga* (Palmae) in Sarawak. *Kew bulletin*, 46(4), 691-698.

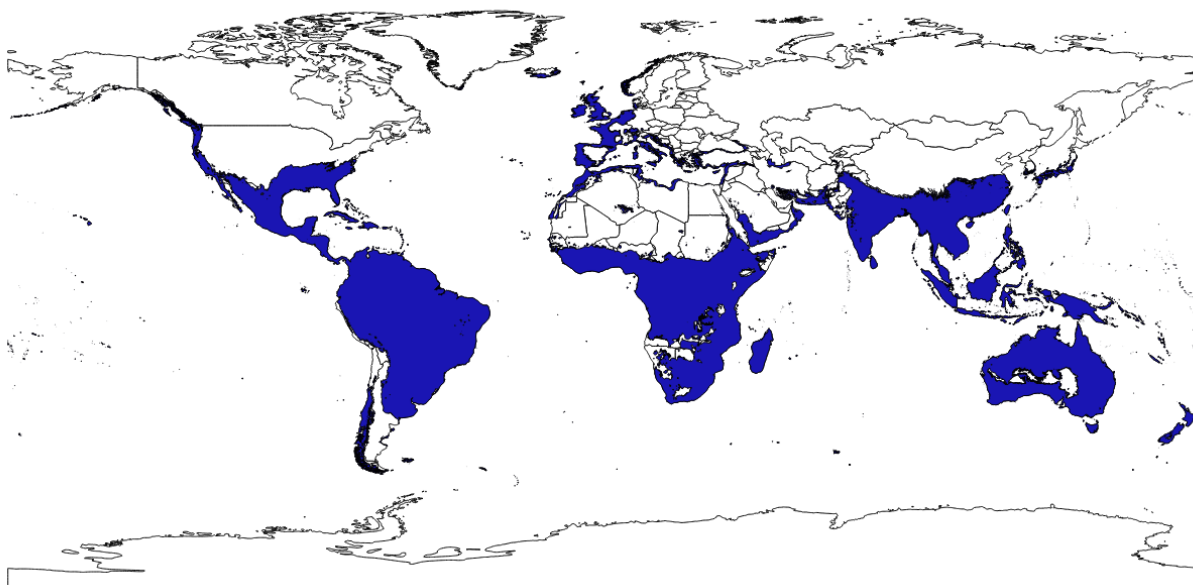
Dransfield, J. y Chong-Keat, L. (1992). A New Species of *Areca* from Peninsular Malaysia and Sumatra. *Principes*, 36(21), 79-83.

Essig, F. B. (1992). A new species of *Heterospathe* (Palmae) from New Britain. *Principes*, 36(1), 4-6.

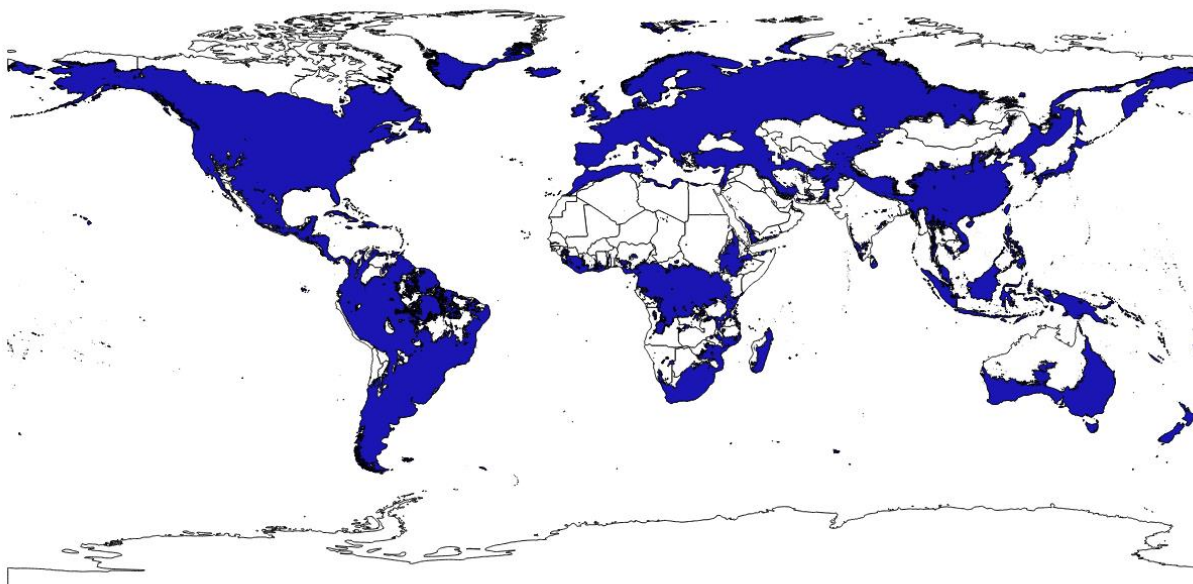
- Fernando, E. S. (1990). The genus *Heterospathe* (Palmae: Arecoideae) in the Philippines. *Kew bulletin*, 45(2), 219-234.
- Fernando, E. S. (1994). New species of *Pinanga* (Palmae: Arecoideae) from Luzon Island, Philippines. *Kew Bulletin*, 49(4), 775-784.
- Fernando, E. S., y Sotalbo, E. D. (2001). A new species of *Heterospathe* with undivided leaves from the Philippines. *Palms*, 45(3), 118-122.
- Fuller, D., Dowe, J. L., y Doyle, M. F. (1997). A new species of *Heterospathe* from Fiji. *Principes*, 41(2), 65-69.
- Gardiner, L. M., Dransfield, J., Marcus, J., y Baker, W. J. (2012). *Heterospathe barfodii*, a new species from Papua New Guinea. *Palms*, 56(2), 91-100.
- Heatubun, C. D. (2009). A New *Areca* from Western New Guinea. *Palms*, 52(4), 198-202.
- Heatubun, C. D. (2011). Seven new species of *Areca* (Arecaceae). *Phytotaxa*, 28(1), 6-26. Doi: 10.11646/phytotaxa.28.1.2
- Heatubun, C. D. (2011). A new species of *Ptychosperma* from Halmahera, North Moluccas. *Palms*, 55(4), 183-189.
- Heatubun, C. D., Dransfield, J., Flynn, T., Tjitrosoedirdjo, S. S., Moge, J. P., y Baker, W. J. (2012). A monograph of the betel nut palms (*Areca*: Arecaceae) of East Malesia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168(2), 147-173.
- Henderson, A., y Balick, M. (1991). *Attalea crassispata*, a rare and endemic Haitian palm. *Brittonia*, 43(3), 189-194.
- Henderson, A., Ban, N. K., y Thanh, B. V. (2010). New species of *Areca*, *Pinanga*, and *Licuala* (Arecaceae) from Vietnam. *Phytotaxa*, 8, 34-40.
- Henderson, A., y Villalba, I. (2013). A revision of *Welfia* (Arecaceae). *Phytotaxa*, 119(1), 33-44.
- Henderson, A., y Dung, N. Q. (2017). New species of *Lanonia*, *Licuala*, and *Pinanga* (Arecaceae) from Vietnam. *Phytotaxa*, 323(2), 159-172. doi.org/10.11646/phytotaxa.323.2.4
- Hodel, D. R. (2010). A synopsis of the genus *Balaka*. *Palms*, 54(4), 161-188.
- Keat, L. C., John, D., Kiew, R., y Guan, S. L. Four New *Pinanga* Blume (Palmae) Species from Peninsular Malaysia. *Gardens' Bulletin Singapore*, 50(1), 99-114.
- Moraes, M. (1993). *Allagoptera brevicalyx* (Palmae), a new species from Bahia, Brazil. *Brittonia*, 21-24.

- Moraes, M. (1996). *Allagoptera* (Palmae). Flora Neotropica, *The New York Botanical Garden*, 73, 1-34.
- Moraes, M., y Pintaud, J. C. (2016). *Attalea blepharopus* Mart.(Arecaceae) from Bolivia revisited since Martius. *Candollea*, 71(1), 27-33.
- Pintaud, J. C., y Hodel, D. R. (1998). A revision of *Kentiopsis*, a genus endemic to New Caledonia. *Principes*, 42(1), 32-33.
- Pintaud, J. C., y Baker, W. J. (2008). A revision of the palm genera (Arecaceae) of New Caledonia. *Kew Bulletin*, 63(1), 61-73.
- Read, R. W., Zanoni, T. A., y Mejia, M. (1987). *Reinhardtia paiewonskiana* (Palmae), a new species for the West Indies. *Brittonia*, 39(1), 20-25.
- Staples, G. W., y Bevacqua, R. F. (2006). *Areca catechu* (betel nut palm). *Species profiles for Pacific Island agroforestry*, 1-17.
- Stauffer, F. W., y Farinas, J. G. (2006). The identity of *Attalea macrolepis* (Burret) Wess. Boer (Arecaceae). *Candollea*, 61(1), 83-88.
- Stauffer, F. W., Siegert, S., Silberbauer-Gottsberger, I., y Gottsberger, G. (2016). Floral structure in the Asian palm *Eugeissona tristis* Griff.(Arecaceae: Calamoideae), and description of a new nectary type in the family. *Plant systematics and evolution*, 302(6), 629-639. Doi: 10.1007/s00606-016-1292-8
- Trudgen, M. S., y Baker, W. J. (2008). A revision of the *Heterospathe elegans* (Arecaceae) complex in New Guinea. *Kew Bulletin*, 63(4), 639-647.
- van Valkenburg, J. L., Sunderland, T. C. H., y Couvreur, T. L. P. (2008). A revision of the genus *Sclerosperma* (Arecaceae). *Kew Bulletin*, 63(1), 75-86.
- Witono, J. R., Moge, J. P., y Somadikarta, S. (2002). *Pinanga* in Java and Bali. *Palms*, 46(4), 193-202.
- Zona, S. (1999). Revision of *Drymophloeus* (Arecaceae: Arecoideae). *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 44(1), 1-24.

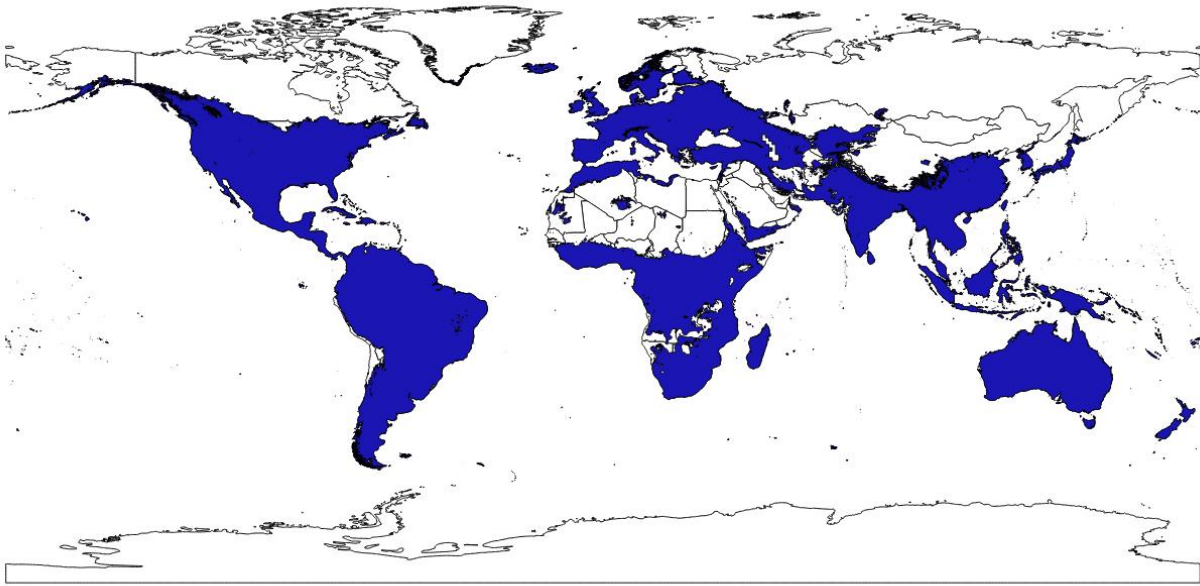
Apéndice 4. Mapas de distribución potencial de los taxa emparentados en el modelo paleoclimático.



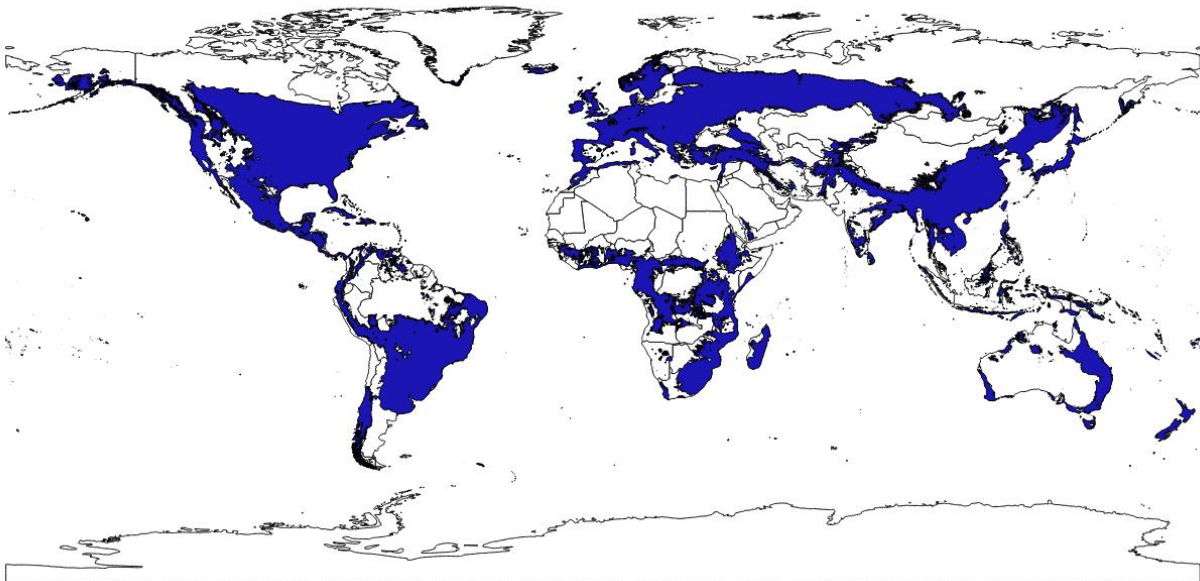
Mapa de distribución potencial de la Familia Arecaceae.



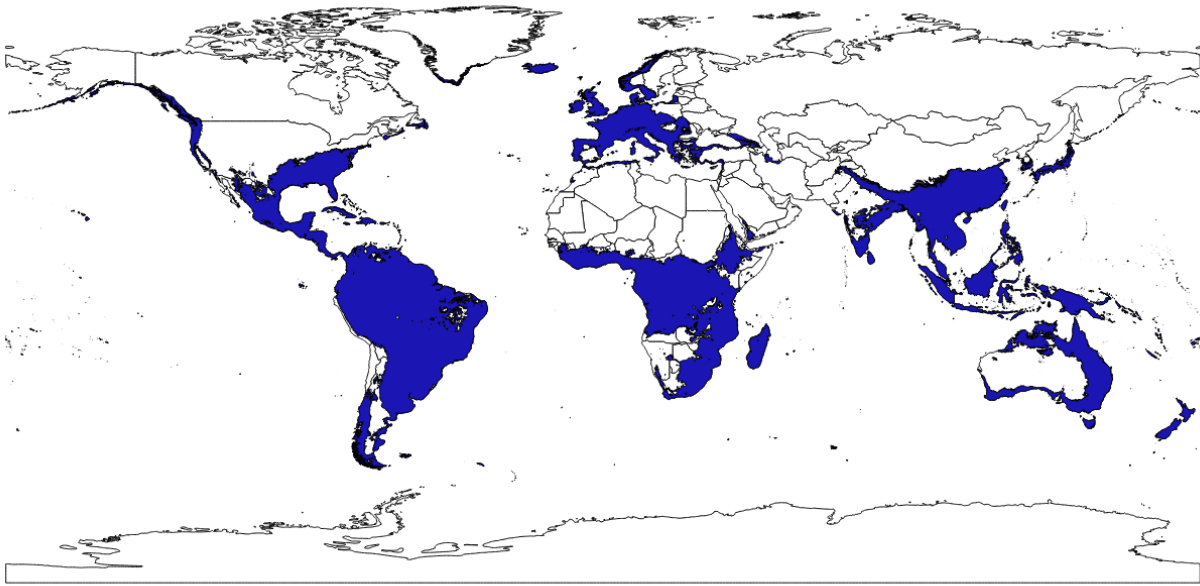
Mapa de distribución potencial de la Familia Ericaceae.



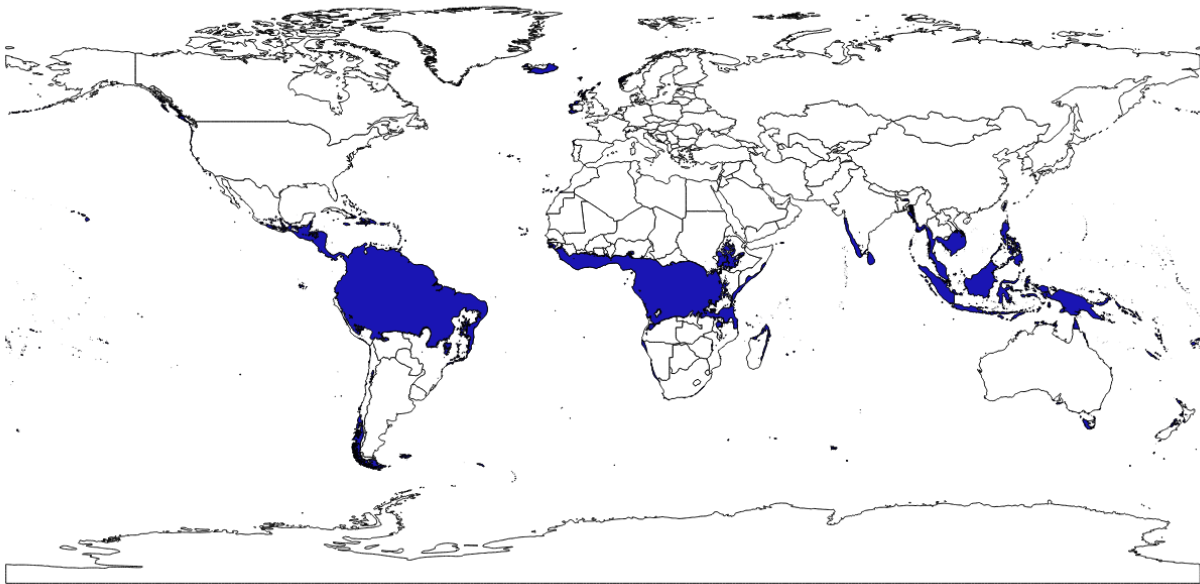
Mapa de distribución potencial de la Familia Santalaceae.



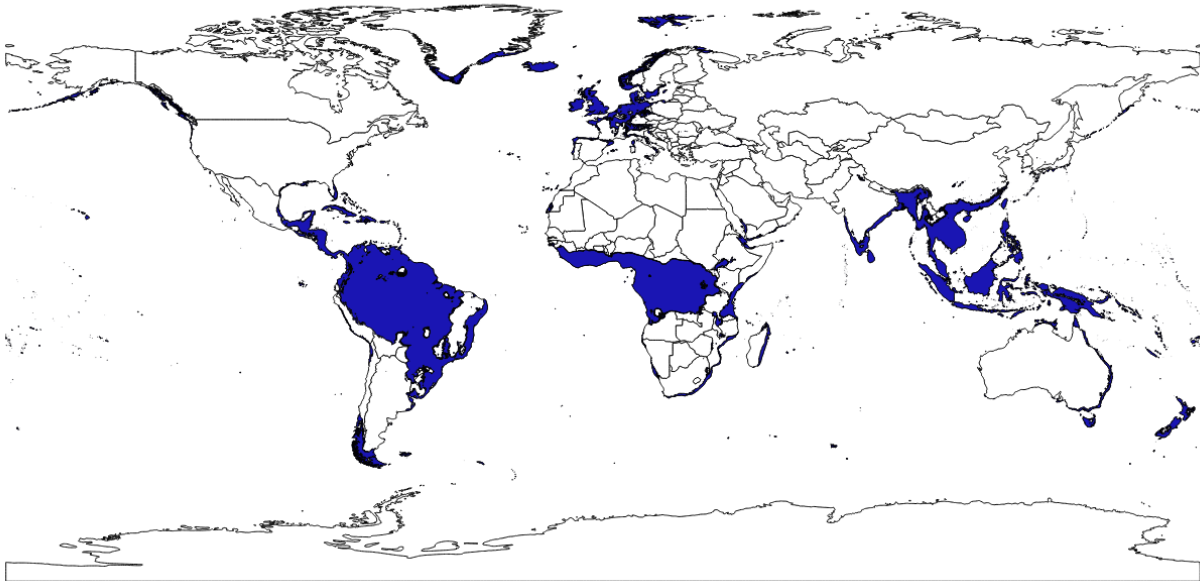
Mapa de distribución potencial del género *Aralia* (Araliaceae).



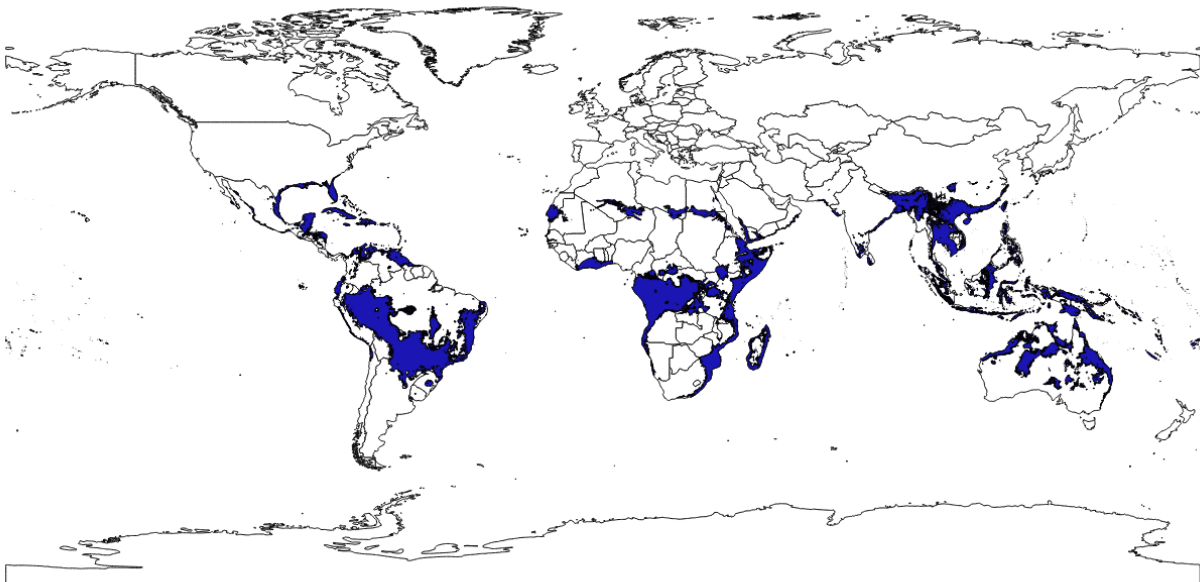
Mapa de distribución potencial del género *Myrsine* (Primulaceae).



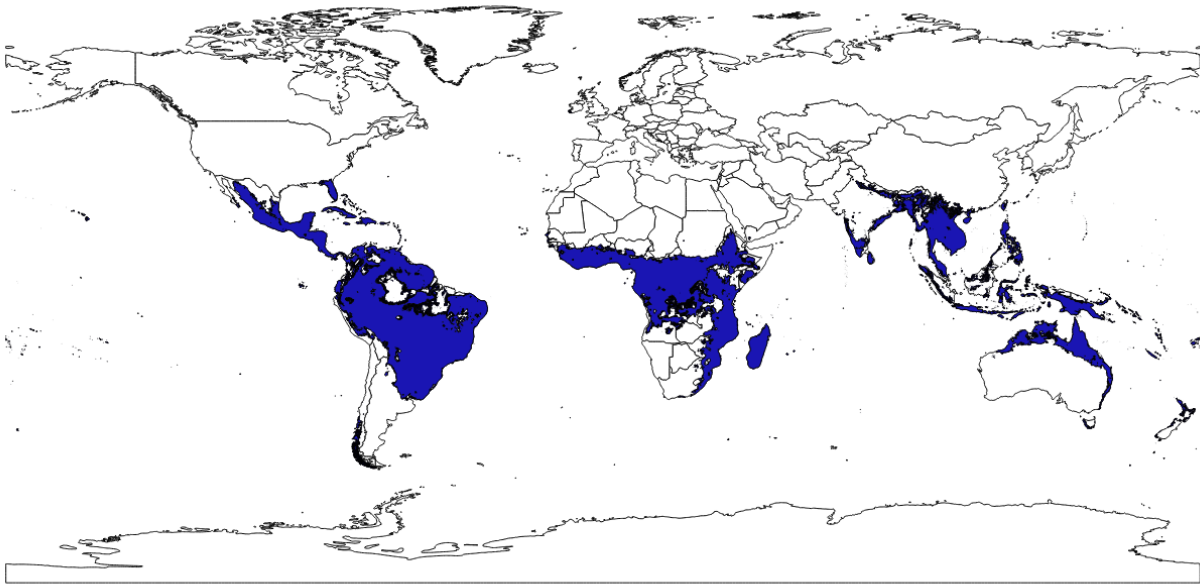
Mapa de distribución potencial de *Colpothrinax aphanopetala* (Arecaceae).



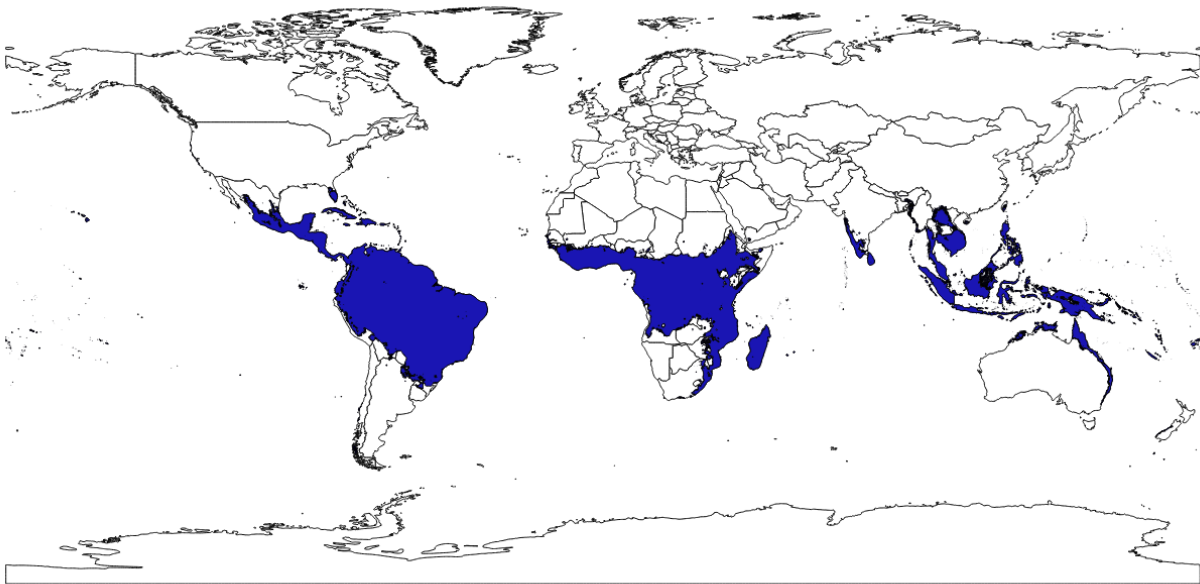
Mapa de distribución potencial de *Colpothrinax cookii* (Arecaceae).



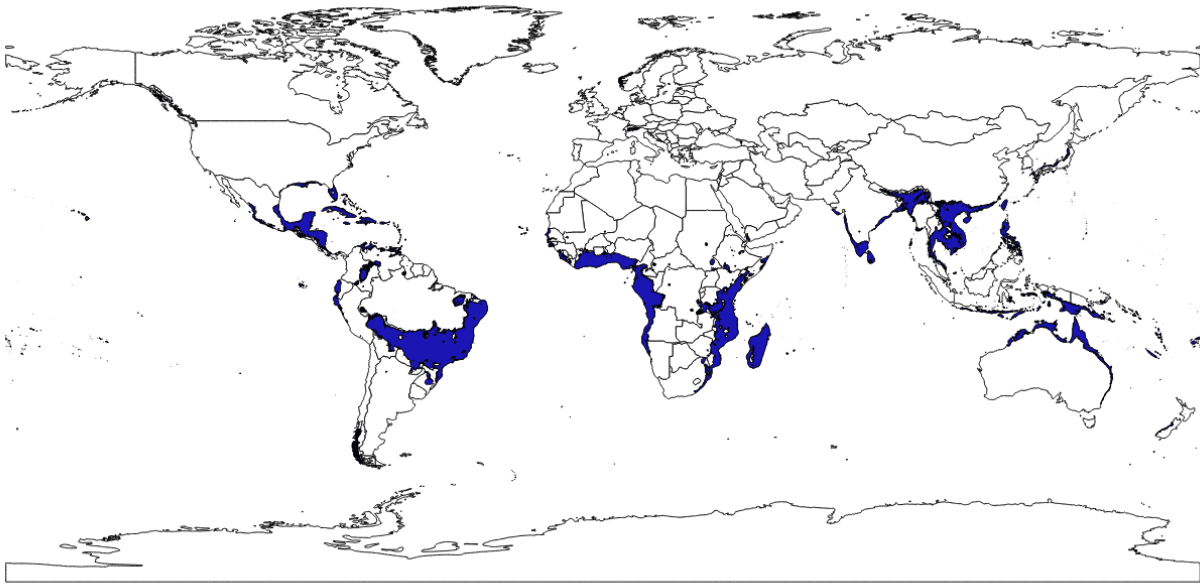
Mapa de distribución potencial de *Colpothrinax wrightii* (Arecaceae).



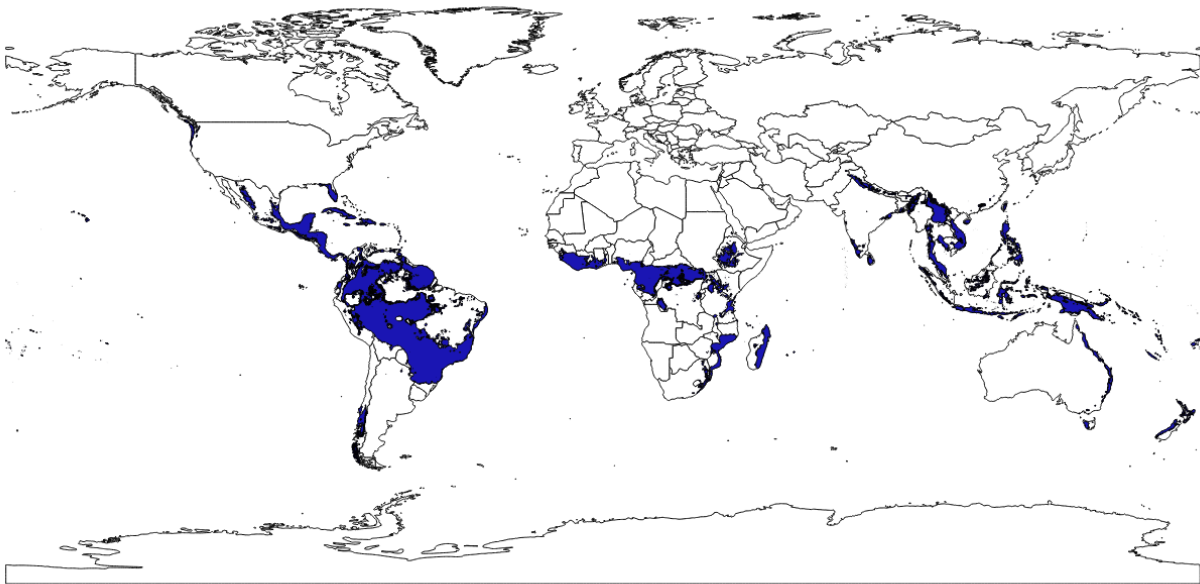
Mapa de distribución potencial de *Gouania lupuloides* (Rhamnaceae).



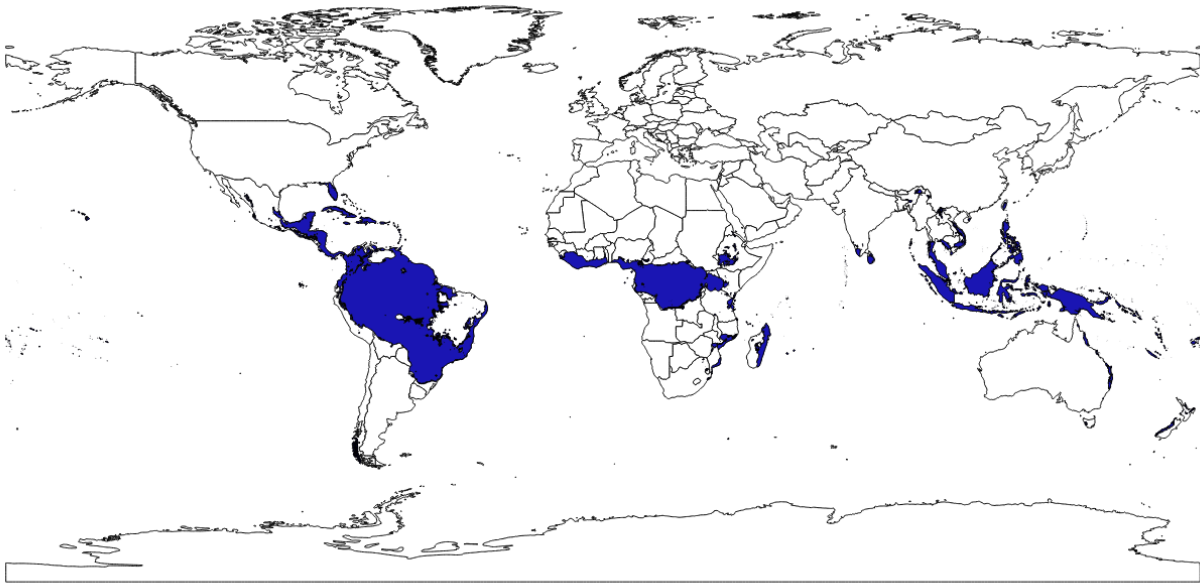
Mapa de distribución potencial de *Hymenaea courbaril* (Fabaceae).



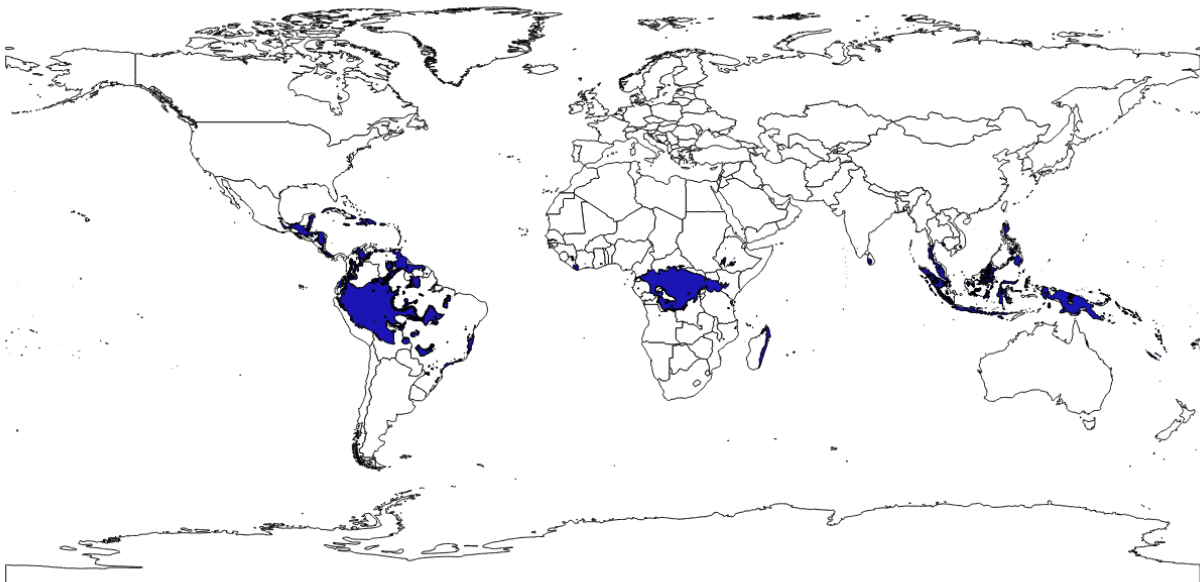
Mapa de distribución potencial de *Hymenaea verrucosa* (Fabaceae).



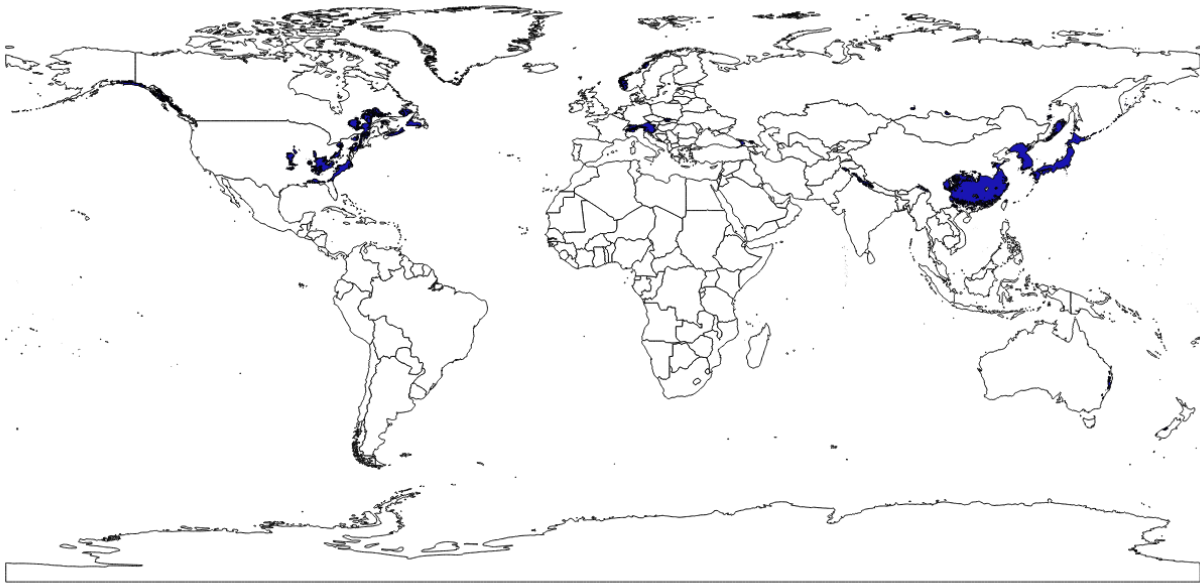
Mapa de distribución potencial de *Lunania mexicana* (Salicaceae).



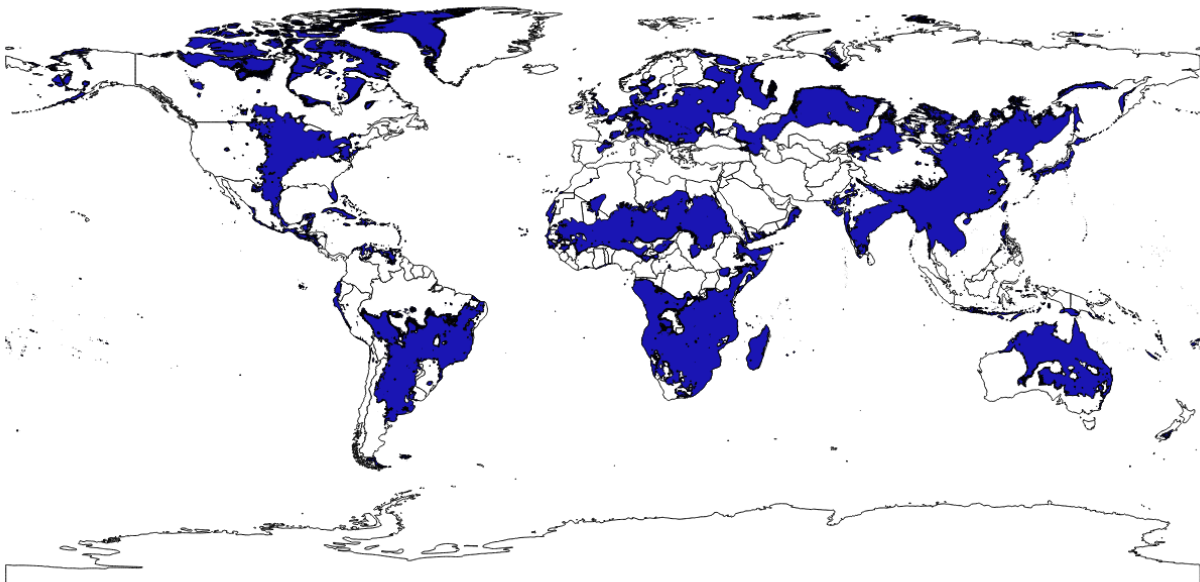
Mapa de distribución potencial de *Lunania parviflora* (Salicaceae).



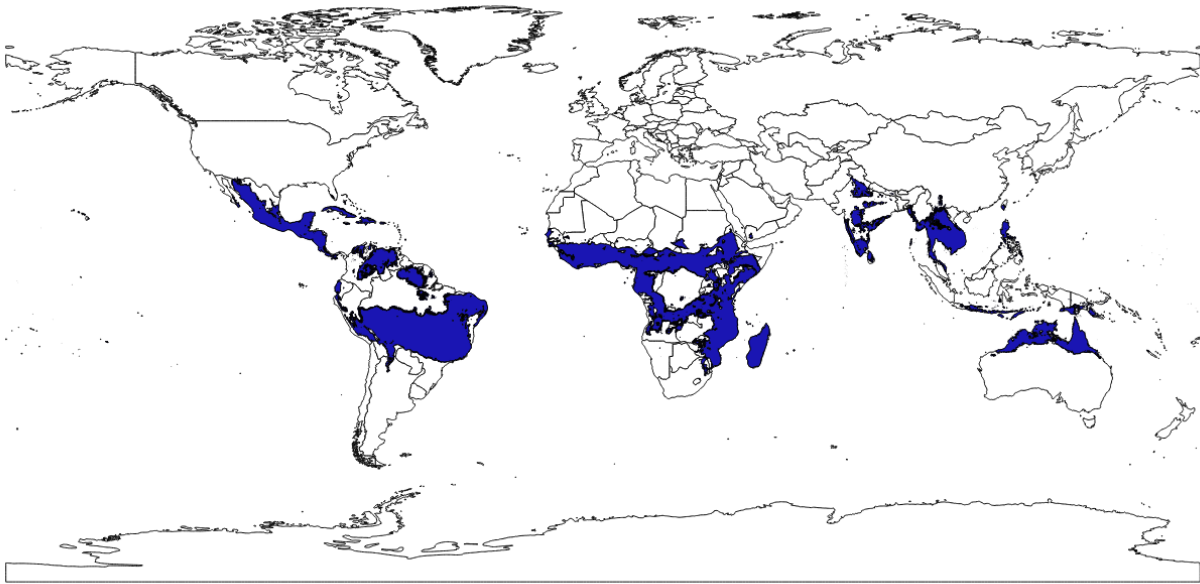
Mapa de distribución potencial de *Socratea salazarii* (Arecaceae).



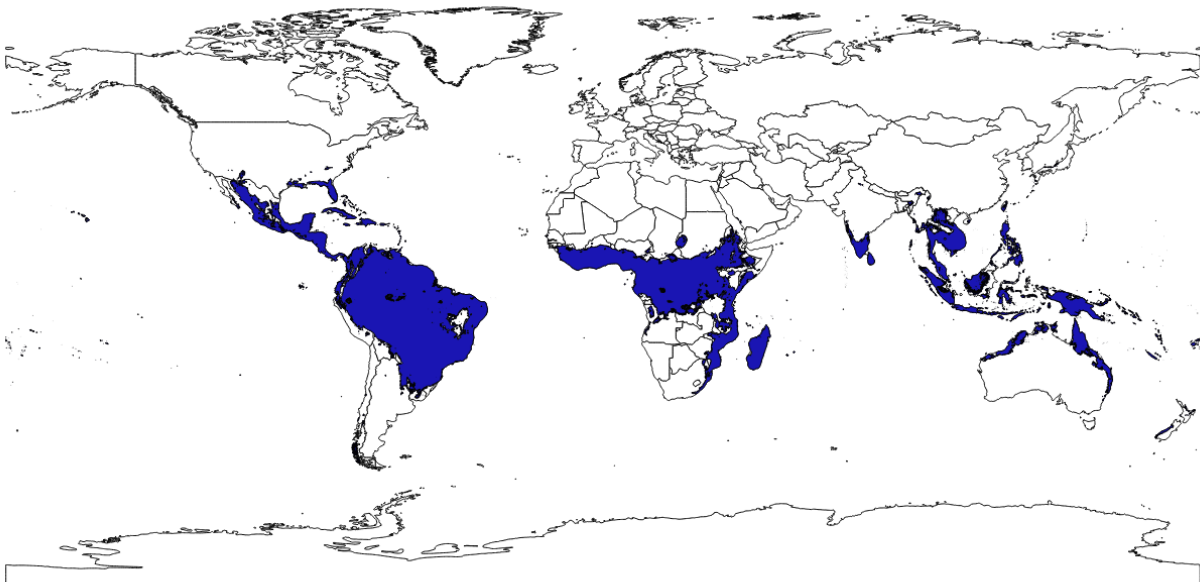
Mapa de distribución potencial de *Staphylea bumalda* (Staphyleaceae).



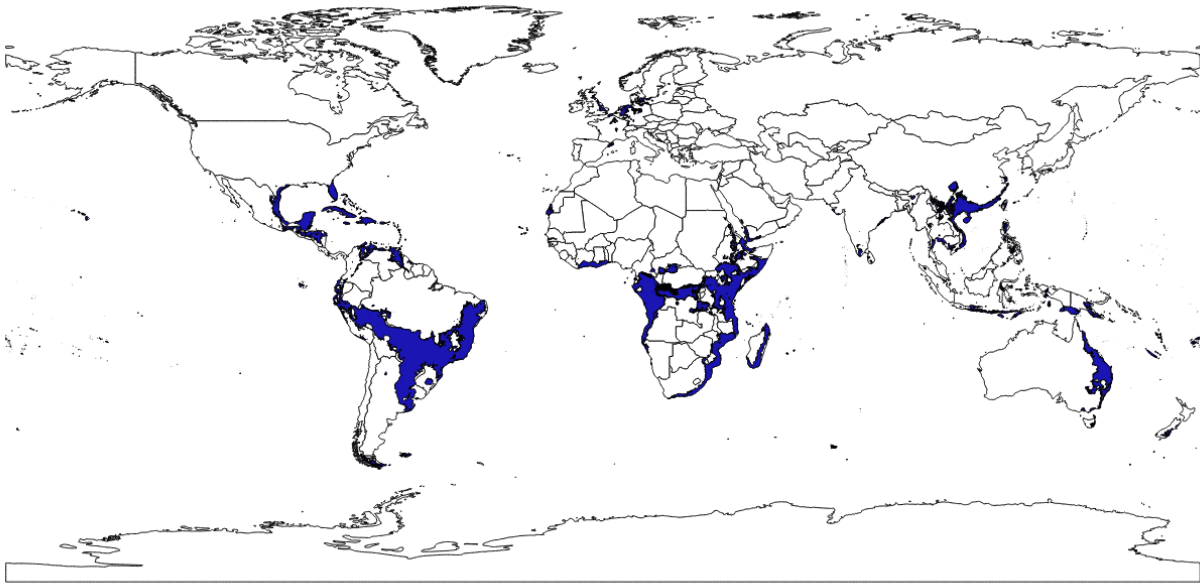
Mapa de distribución potencial de *Staphylea forrestii* (Staphyleaceae).



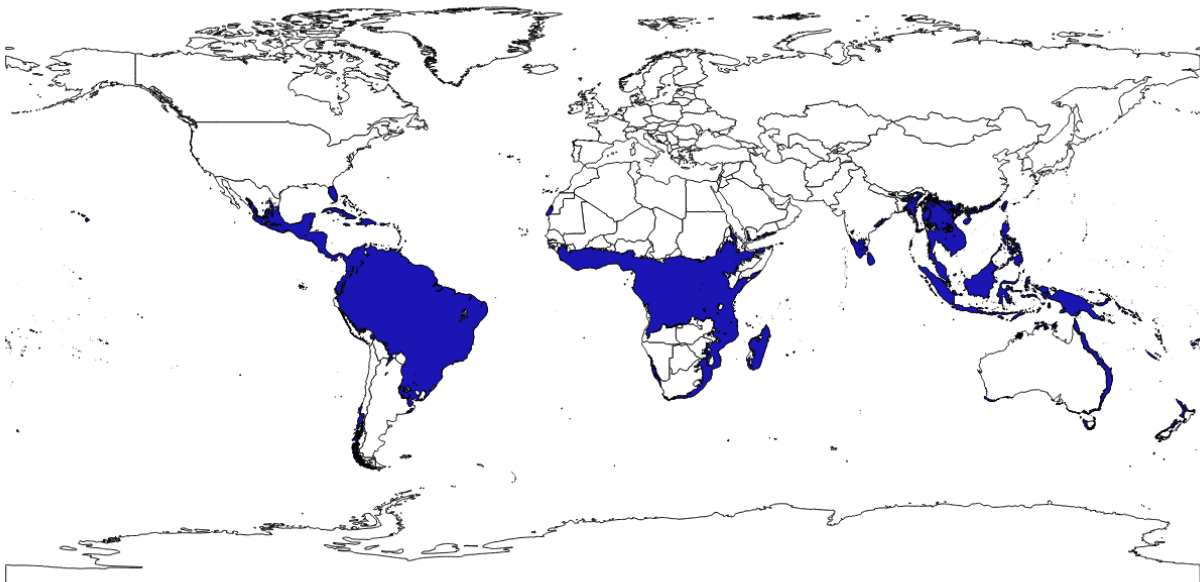
Mapa de distribución potencial de *Swietenia humilis* (Meliaceae).



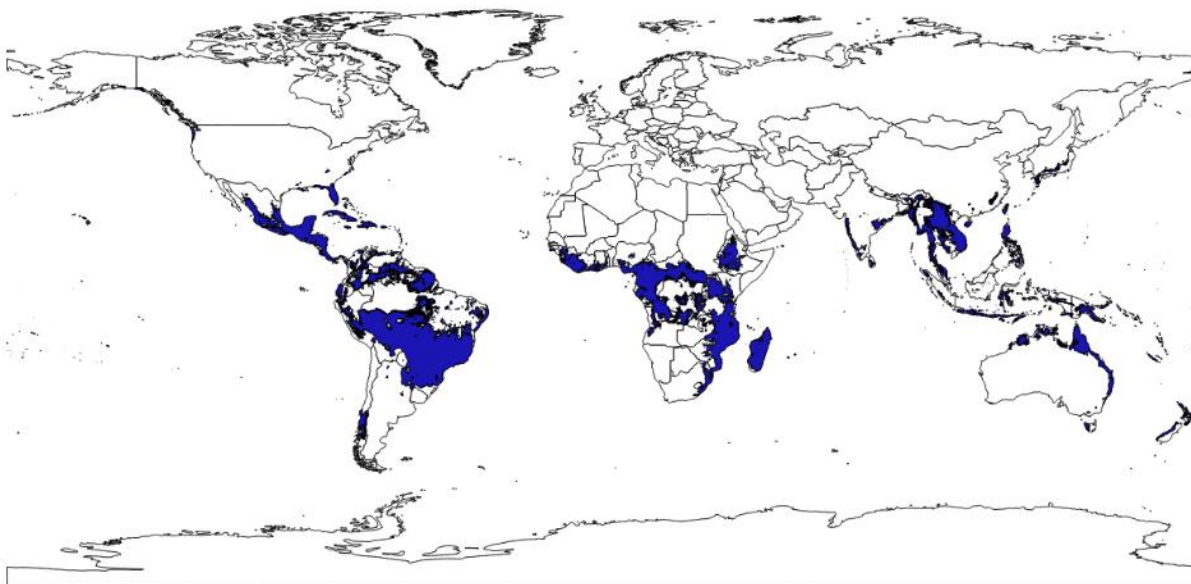
Mapa de distribución potencial de *Swietenia macrophylla* (Meliaceae).



Mapa de distribución potencial de *Swietenia mahagoni* (Meliaceae).



Mapa de distribución potencial de *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae).



Mapa de distribución potencial de *Tapirira mexicana* (Anacardiaceae).

CONGRESO
MESOAMERICANO
DE INVESTIGACIÓN
UNACH

2017

Congreso
de Investigación
UNACH
10^{a.}
Edición
2008-2017

CONGRESO
MESOAMERICANO
DE INVESTIGACIÓN
UNACH

La Universidad Autónoma de Chiapas
a través de la Dirección General de Investigación y Posgrado

Otorga la presente

CONSTANCIA

A: **María de Jesús Hernández Hernández**

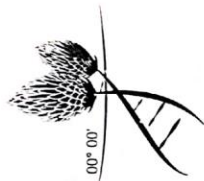
Por la presentación de la ponencia denominada **La diversidad vegetal incluida en ámbar de Simojovel, Chiapas, México**, como parte del Congreso Mesoamericano de Investigación, UNACH 2017, llevado a cabo los días 4, 5 y 6 de octubre del año en curso, en las instalaciones de la Universidad Autónoma de Chiapas.

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México; octubre de 2017.

"Por la conciencia de la necesidad de servir"

Mtro. Carlos Eugenio Ruiz Hernández
RECTOR

Dra. María Eugenia Calebro Mandujano
DIRECTORA GENERAL DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO



**XII CONGRESO
LATINOAMERICANO
DE BOTÁNICA**
21-28 Octubre 2018 | Quito - Ecuador



Otorga el presente

CERTIFICADO

a:

Maria de Jesús Hernández - Hernández

por su participación como:

Ponente del poster EVIDENCIAS DE UNA SELVA TROPICAL DURANTE EL MIOCENO EN SIMOJOVEL
CHIAPAS, BASADO EN EL REGISTRO DE ESTRUCTURAS FLORALES INCLUIDAS EN ÁMBAR

En el XII CONGRESO LATINOAMERICANO DE BOTÁNICA
Realizado en Quito-Ecuador, del 21 al 28 de Octubre de 2018.

Con una duración de 1 horas.



CCE
BENJAMÍN
CARRION



Universidad
Técnica de
Cotopaxi



Universidad
Central
del Ecuador

Alina Freire Fierro

Alina Freire Fierro, Ph.D.
Presidenta del XII Congreso
Latinoamericano de Botánica

Sr. Camilo Restrepo Guzmán

Sr. Camilo Restrepo Guzmán
Presidente de la Sede
Nacional de la CCE

Ing. MBA. Fabricio Tinajero

Ing. MBA. Fabricio Tinajero
Rector de la Universidad
Técnica de Cotopaxi

Dr. Fernando Sempértegui

Dr. Fernando Sempértegui
Rector de la Universidad
Central del Ecuador

MINISTERIO DE CULTURA
DIRECCIÓN GENERAL DE PATRIMONIO CULTURAL Y NATURAL
MUSEO DE HISTORIA NATURAL DE EL SALVADOR
otorgan el presente diploma a

María de Jesús Hernández Hernández

Por su participación en el
X CONGRESO LATINOAMERICANO DE
PALEONTOLOGÍA

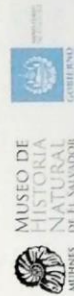
Con el poster "Presencia de Araliaceae, Primulaceae,
Santalaceae y Ericaceae en el ámbar
de Simojovel, Chiapas"

San Salvador, El Salvador, febrero de 2019



Eunice Ester Echeverría
Eunice Ester Echeverría
Comité Organizador

Silvia Elena Regalado Blanco
Silvia Elena Regalado Blanco
Ministra de Cultura





XVI Congreso Nacional de PALEONTOLOGÍA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIHUAHUA

LA SOCIEDAD MEXICANA DE PALEONTOLOGÍA, A.C.

Otorga el presente

RECONOCIMIENTO A:

Hernández Hernández, María de Jesús y Castañeda Posadas, Carlos

Por su participación con el trabajo:

Reconstrucción paleoambiental de Simojovel, Chiapas con base en flores preservadas en ámbar. Simposio Paleobotánica y Palinología.


M.C. Guillermo Alvarado Valdez
Presidente de la SOMEXPAL

Chihuahua, Chih., del 30 de septiembre al 4 de octubre de 2019


Dra. Angélica Oviedo García
Presidente del Comité Organizador



© 2018 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.
 Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).
 TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 21(Supl. 1): 30-37, 2018.
 DOI: 10.22201/fesz.23958723e.2018.0.146

RECONOCIMIENTO TAXONÓMICO DE DOS HOJAS Y UNA FLOR, INCLUIDOS EN EL ÁMBAR DEL MIOCENO DE CHIAPAS, MÉXICO

Carlos Castañeda-Posadas^{1*}, María de Jesús Hernández-Hernández²,
 Dulce María Figueroa-Castro¹, Rosa Emilia Pérez-Pérez¹
 y Carlos Alberto Ruiz-Jiménez¹

¹Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Blvd. Valsequillo
 y Av. San Claudio, Edificio I BIO 1 112-A, Ciudad Universitaria, Colonia Jardines de San Manuel,
 Puebla, Puebla 72570, México. ²Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Biológicas,
 Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. E-mail: *carlos.castaneda@correo.buap.mx

RESUMEN

En el presente trabajo se muestran resultados de la identificación de cinco fósiles vegetales incluidos en ámbar de Simojovel, Chiapas. Las estructuras estudiadas corresponden a dos flores pertenecientes a la Familia Arecaceae; a dos hojas compuestas (foliolos) pertenecientes a la Familia Fabaceae y una hoja aislada perteneciente a la Familia Myrtaceae. La identificación y descripción de este tipo de estructuras fortalece el registro existente de la distribución de esas familias vegetales para el Mioceno en Chiapas. Este estudio contribuye a ampliar el conocimiento de la diversidad de restos vegetales incluidos en el ámbar de Chiapas.

Palabras Clave: Arecaceae, Fabaceae, Mioceno, Myrtaceae, fósil.

Taxonomic recognition of two leaves and one flower, included in the Miocene amber of Chiapas, Mexico

ABSTRACT

In this study, the results of the identification of five plant fossils included in amber from Simojovel, Chiapas are shown. The vegetal structures studied correspond to two flowers which belong to the Arecaceae Family; two compound leaves (leaflets) which belong to the Fabaceae Family, and an isolated leaf, which belongs to the Myrtaceae Family. The identification and description of these kinds of structures strengthen the present records on the distribution of these family plants during the Miocene in Chiapas. This study contributes to widen the knowledge of the diversity of vegetal remains included in the amber from Chiapas.

Key Words: Arecaceae, Fabaceae, Miocene, Myrtaceae, fossil.

Nota: Artículo recibido el 13 de febrero del 2018 y aceptado
 el 08 de junio de 2018.