



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

Nuevos morfotipos de hojas de angiospermas del
Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México

Tesis que para obtener el título de
Licenciado en Biología

PRESENTA:

Naylet Karen Centeno González

Director de tesis

Dr. Emilio Estrada-Ruiz



Puebla, Puebla.

Junio 2016

DEDICATORIA

A mis padres Rosalba y Mario

A mi hermana Jessy

AGRADECIMIENTOS

Debo confesar que esta sección fue la que más trabajo me costó escribir, existe tantas personas a quien agradecer, porque el simple hecho de toparme con cada una de ellas influyó en el proceso de creación de esta obra (y muchas cosas más por supuesto).

Agradezco en primer lugar al Dr. Emilio Estrada-Ruiz, quien ha sido un gran apoyo en estos últimos años, y en gran parte la razón por la que ahora me encuentro trabajando en el área de paleobotánica, ya que su pasión por la investigación, así como su estoicismo y confianza han sido para mí determinantes para seguir en el camino.

A la gente que estuvo conmigo en el laboratorio: Laura Zayas-Ocelotl, mis compañeros de laboratorio Diana, Mike, Mariana, Chuy, Foamy, Bonsai, Eloy, Peny, con ellos me divertí y aprendí mucho sobre la paleontología.

A Mis sinodales, el Mtro. Carlos Castañeda-Posadas y el Dr. Víctor Perez-Crespo, por aceptar mi invitación para la revisión de este escrito, así como su tiempo y paciencia durante el proceso de corrección y revisión de este trabajo. Cabe destacar que me siento muy orgullosa de contar con uno de los mejores equipos de revisión paleontológica.

Agradezco a mis profesores de los que aprendí, no solamente los conocimientos que aportaban en cada una de sus clases, también por contagiarme el gusto de hacer investigación: Angelina Anaya-Medina, Hector R. Eliosa-León, Juan H. García-Chavez, Ana L. Castillo-Meza, Salvador Galicia-Isasmendi, Monserrat Vázquez-Balbuena, Ubaldo Quiroz-López, Hortensia Carrillo-Ruiz, Palestina Guevara-Fiore, Dulce M. Figueroa-Castro, y especialmente a Liliana Pérez Espinoza, quien me inspiró desde la preparatoria a dedicarme a la Biología.

A Paloma, a quien paradójicamente terminé queriendo como amiga, gracias por tu apoyo y tu espíritu noble.

A mis compañeros Germán León y Germán García, Keila, Rebeca, Toño, Juan Carlos Octavio, Christian “Acapulco”, Ali, Juan “tencholote”, Danae, Pedro Luna, Juanpi, Pedro

Vera, César, el “Rubio”, Raúl Gude, Hugo Cubillas, “Pato” Aranzazú, “Pato”, Raúl “Tarzán”, La bandera (e.g. Roy, Estrella, Alina, Jess, Dany, Moisés, Neto, Gerardo, Rene, Erick, Machorro, Roberto, Beto) entre otras tantas personas más. Con todos ellos pasé una estadía muy agradable dentro de la escuela.

A mis camaradas externos como Víctor M. Vázquez, Cheyla Salinas y Jorge Hernández, por su alegría y sus consejos.

Finalmente a mi familia, especialmente a mis padres Rosalba y Mario, y hermana Jess, quienes han sido mis pilares. A través de su cariño, regaños y lecciones, las cuales han sido considerablemente mayores a las que he tenido en cualquier otro sector de mi vida, han moldeado lo que soy ahora. Aquí incluyo también a Bethi, que formó parte de mi vida desde que tengo memoria, como el resto de mi familia.

Igualmente a mis abuelos Donato y Catalina, mis tíos (e.g. Lucero, Renato, Victor, Hugo, Vicente, Alejandro, Petra, Gloria, Manuel), mis primos (e.g. Michel, Ernesto, Omar, Hugo, Cristian, Lizandro, Lluvia, Jhovany, más otros 10), y medios hermanos (Angélica, Nadia, Patricia, Mario); pese a que casi no los veo, sé que cuento con su apoyo y cariño.

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Paleontología de la Escuela Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, bajo la dirección del Dr. Emilio Estrada Ruiz del Instituto Politécnico Nacional.

Parte de este trabajo se presentó en el II Simposio de Paleontología en el sureste de México, realizado en la Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido del 17 al 20 de noviembre de 2014 y en el XIV Congreso Nacional de Paleontología, Múzquiz, Coahuila, del 19 al 24 de octubre de 2015.

La tesis forma parte del Proyecto 240241 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que está bajo la dirección de EER.

INDICE

Resumen	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. JUSTIFICACIÓN	4
3. OBJETIVO	5
4. HIPÓTESIS	6
5. ANTECEDENTES	6
5.1. Mioceno en México	6
5.2. Registro Fósil en Tlaxcala	10
5.2.1. Localidad Panotla	10
5.2.2. Localidad San Esteban Tizatlán	11
6. MATERIAL Y MÉTODOS	13
6.1. Zona de estudio	13
6.2. Situación geológica de la región	13
6.3. Recolección y análisis del material fósil	15
7. RESULTADOS	24
8. DISCUSIÓN	60
9. CONCLUSIONES	68
10. LITERATURA CITADA	69

Resumen

A lo largo de nuestro país se han descrito varias floras miocénicas que han documentado parte de nuestra historia sobre la vegetación del pasado. En el centro del país, se encuentra una localidad con una megafloora que se comenzó a describir recientemente, conocida como San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México. Esta flora presenta una asociación de microfósiles representadas principalmente por hojas y maderas de angiospermas que han sido datadas entre 15-12 millones de años (Mioceno medio). Hasta la fecha, se han descrito 21 morfotipos foliares, de los que se han identificado 9 familias diferentes con 8 especies. En el presente trabajo se describen cinco nuevos morfotipos con base en hojas de dicotiledóneas, mediante el empleo de la arquitectura foliar. Todos los morfotipos presentaron tallas micrófilas y venación de primer orden pinnado y margen entero, con excepción de uno. El morfotipo 1928 presentó características propias del género *Chamaecrista* (Fabaceae). El morfotipo 1941-B fue direccionado a *Tetracera* (Dilleniaceae). El morfotipo 1919 se identificó como *Salix* (Salicaceae). El morfotipo 1909-B contiene caracteres compartidos con *Quercus* (Fagaceae). El morfotipo 1943 encontró similitud con las familias a Cornaceae, Fagaceae, Boraginaceae o Fabaceae. Estos nuevos registros amplían la diversidad de la flora de San Esteban Tizatlán, además soporta la propuesta que en el centro de país durante el Mioceno se desarrollaron floras de un ambiente más templado.

Introducción

Las plantas son organismos que se hallan muy bien representados en el registro fósil, las encontramos desde microfósiles como polen hasta macrofósiles como maderas u hojas, estos órganos preservados a lo largo del tiempo proveen a los investigadores una evidencia directa de la vida del pasado, aportando los registros más antiguos conocidos de un grupo, o su historia biogeográfica (Calvillo-Canadell, 2005), también sirven para añadir nuevos caracteres o nuevos estados de carácter (Morrone, 2003).

Desde principios del siglo XIX, los científicos reconocieron el potencial de las plantas fósiles como “proxy” para el conocimiento de los climas y ambientes del pasado (Chaloner y Creber, 1990; Uhl y Mossbrugger, 1999), dado que el clima desempeña un papel primario en la distribución de la vegetación (Biaggi, 1978; Chaloner, 1994; Greenwood, 2005; Spicer, 2010; Martínez-Cabrera *et al.*, 2012). Desde entonces se ha trabajado para incrementar el entendimiento de muchos aspectos sobre la morfología, anatomía y fisonomía de las plantas fósiles (Uhl, 2006).

Uno de los principales métodos de análisis sobre el estudio de la paleovegetación emplea el entendimiento de los megafósiles (Graham, 1999), representado primordialmente por hojas debido a su abundancia en el registro fósil, ampliamente encontrado desde el Cretácico Inferior, de 140-120 millones de años (Ma) (Doley y Hickey, 1976). Las hojas presentan patrones coherentes en su morfología de valor aparente para la determinación de relaciones taxonómicas y

filogenéticas entre las dicotiledóneas (Hickey y Wolfe, 1975; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001). Por tal motivo se creó el término de "arquitectura foliar" (Hickey, 1973) que ha sido empleado para denotar el lugar y la forma de aquellos elementos que constituyen la estructura externa de la hoja, incluyendo principalmente patrones de venación, configuración marginal, forma de la hoja y posición glandular, etc. (Hickey y Wolfe, 1975; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001).

El sistema de identificación de plantas dentro de la botánica se enfoca principalmente en los órganos reproductivos (e.g., flor, fruto) y, pese a que dicho método ha sido exitoso en cuanto a trabajos de taxonomía vegetal, existen razones para considerar el incremento del uso de los caracteres foliares para las angiospermas (Ellis *et al.*, 2009). Por ejemplo, las plantas actuales pueden presentar flores y fruto en temporadas determinadas, encontrando de esta manera en el campo sólo los órganos vegetativos para su identificación la mayoría de las veces (Gentry, 1993). Lo mismo pasa con los macrofósiles, por esta razón, las hojas representan una fuente ideal de información para determinar la composición, diversidad y paleoecología de las floras del pasado (e.g., Doley y Hickey, 1976; Burnham, 1994; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001; Johnson y Ellis, 2002; Wang y Dilcher, 2006; Ellis *et al.*, 2009). Como se puede notar, la arquitectura foliar es útil porque proporciona un conjunto de características diagnósticas que son eficientes para el desarrollo de trabajos con diferentes enfoques dentro de la paleontología e incluso en la botánica actual.

Justificación

En el territorio mexicano, existen floras correspondientes a la época del Mioceno que no han sido descritas ni mucho menos identificadas sus órganos debido a la falta de trabajos. La arquitectura foliar es de utilidad para describir, identificar y ubicar taxonómicamente los organismos vegetales del pasado a partir de un órgano no reproductivo. San Esteban Tizatlán es una localidad con una gran cantidad de material fósil, compuesto principalmente por hojas, además otro tipo de organismos representados por ostrácodos, oogonios de carófitas, bioturbación, peces y restos de vertebrados. Actualmente se han hecho algunos trabajos de descripción con material fósil en la localidad de San Esteban Tizatlán, que cuenta con una edad de 15.2 +/- 0.7 Ma, pero dada la diversidad de muestras que se han recolectado, es necesario hacer más trabajos para conocer mejor la zona, debido a que la evolución del ecosistema ha cambiado a través del tiempo en el centro del país desde hace 20 Ma aproximadamente debido al levantamiento de la Faja Volcánica Transmexicana. Esta historia debe ser extrapolada a través de floras fósiles y deben ser interpretadas cautelosamente. Por las razones previas es que en dicho trabajo se usa una técnica establecida que es la arquitectura foliar.

Objetivos

Objetivo general

Describir y encontrar la afinidad taxonómica de cinco distintas hojas fósiles pertenecientes a la localidad miocénica de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México, con base en el uso de la arquitectura foliar.

Objetivos particulares

- Describir los ejemplares fósiles seleccionados con base en sus características morfológicas, basados en los trabajos de Hickey (1973), Hickey y Wolfe (1975) y Ellis *et al.* (2009).
- Determinar con base en la comparación de material fósil y actual, los caracteres morfológicos propios de las diferentes familias de angiospermas, que estuvieron presentes en la localidad de estudio.
- Ampliar el número de registros taxonómicos de la Localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala que se tienen a la fecha.
- Contribuir al conocimiento de la paleoflora del Mioceno medio perteneciente a las regiones del centro del país.

Hipótesis

Se ha observado que las hojas de angiospermas del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala presentan características que comúnmente se encuentran en selvas altas perennifolias o caducifolias desarrollados bajo climas tropicales como es, el tamaño micrófilo a mesófilo con margen entero. Actualmente, se reconocen para la localidad taxa relacionados con dicho clima (e.g., *Lonchocarpus*, *Tapira* y *Nothopegia* (Fabaceae), *Rhamnus* y *Karwinskia*, *Guarea* (Meliaceae), *Petiveria* (Phytolaccaceae), *Abarema* (Fabaceae) y *Pithecellobium* (Fabaceae)). Aunque la presencia de ciertos grupos como *Salix* (Salicaceae) puede sugerir también un clima templado, en bosques caducifolios y subperennifolios, asociados a cuerpos de agua. Por lo que se espera encontrar grupos de hojas más relacionadas con zonas tropicales.

Antecedentes

- **Mioceno en México**

Durante el Mioceno medio hasta el Plioceno, los climas secos se intensificaron, continuando su desarrollo y expansión. En el norte de América Latina, se encuentran floras del Mioceno que han ayudado a la reconstrucción de la vegetación, sin embargo, no están suficientemente distribuidos estratigráficamente para revelar a detalle la evolución del ecosistema a través del tiempo, o la geografía concentrada para revelar su composición o distribución en un tiempo

dado (Graham, 2011). Dicha historia debe ser extrapolada con floras fósiles ampliamente separadas, lo que requiere una interpretación cautelosa desde múltiples líneas de evidencia, también hay que considerar la historia orogénica y el contexto de tendencias climáticas de escalas globales a regionales (Graham, 2011).

Podemos citar algunos trabajos relacionados con el Mioceno de nuestro país los que destacan los de Palacios y Rzedowski (1993) donde analizaron 86 muestras de rocas sedimentarias de la región de Pichucalco, Chiapas, contando solamente con la presencia de granos de polen y esporas fósiles, de los cuales se identificaron diferentes taxa de Bryophytas, Pteridophytas, Gymnospermas y 195 géneros propios de 78 familias de Angiospermas. Entre los microfósiles de angiospermas se encontraron géneros como *Acacia* (Fabaceae), *Alibertia* (Rubiaceae), *Annona* (Annonaceae), *Astrocaryum* (Arecaceae), *Ayenia* (Malvaceae), *Bauhinia* (Fabaceae), *Bombax* (Malvaceae), *Byttneria* (Malvaceae), *Cedrela* (Meliaceae), *Ceiba* (?)(Malvaceae), *Cissus* (Vitaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Enterolobium* (Fabaceae), *Hibiscus* (Malvaceae), *Jatropha* (Euphorbiaceae), *Myroxylon* (?), *Oacolpopollenites*, *Ouratea* (Ochnaceae), *Paullinia* (Sapindaceae), *Pouteria* (Sapotaceae), *Prestonia* ?(Apocynaceae), *Protium* (Burseraceae), *Rauvolfia* (Apocynaceae), *Swietenia* ?(Meliaceae), *Tabebuia* (Bignoniaceae), *Terminalia* (Combretaceae) y *Tournefortia* (Boraginaceae), que en su conjunto y sobre todo en función de las tolerancias ecológicas conocidas de sus especies actuales, permiten interpretar como

procedentes de una comunidad de bosque tropical de tipo perennifolio Palacios y Rzedowski (1993).

Respecto a las inclusiones vegetales encontradas en el ámbar miocénico de Chiapas, se han encontrado estructuras vegetativas y reproductivas. Miranda (1963) describió dos estructuras del género *Acacia* (Fabaceae) y *Tapiria durhamii* Miranda (Combretaceae), género y especie que actualmente viven en la región Neotropical. Poinar (2002) describió flores de Arecaceae, representados por dos flores estaminadas descritos como *Socratea brownii* Poinar, y una tercera flor de palma que fue tentativamente relacionada con la subtribu Euterpeinae. Además, Poinar y Brown (2002) describieron 30 muestras de Simojovel de Allende, Chiapas, que contienen estructuras vegetativas y florales del género *Hymenaea* (Fabaceae) que permitieron la propuesta de una nueva especie: *Hymenaea mexicana* Poinar y Brown; un análisis con carbono-13 NMR (Resonancia Magnética Nuclear) en el material fósil indicó que *Hymenaea mexicana* fue el único recurso paleobotánico responsable en la producción de ámbar en este sitio (Lambert *et al.*, 1989).

Con base en las maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), en Baja California Sur se han encontrado plantas con caracteres que recuerdan a las familias Anacardiaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae y Moraceae (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006), demostrando un alto grado de similitudes con vegetación extinta del oeste del país, lo que sugiere un paisaje dominado por un bosque caducifolio. Recientemente, Cevallos-Ferriz *et al.* (2014), describen una madera representada

por un nuevo género y especie de la familia Polygonaceae, *Ruprechtioxylon multiseptatus* Cevallos-Ferriz *et al.*, para la Formación El Cien (Mioceno), en Baja California Sur. Castañeda-Posadas (2007), con base en el análisis de caracteres anatómicos en maderas de las zonas de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas, realizó un estudio paleoclimático encontrando evidencias que sugieren que ambas localidades fueron dominadas por un clima cálido-húmedo, con una temperatura entre 25 y 30 °C, una precipitación anual mayor a 2000 mm y un paisaje parecido a una selva tropical.

En cuanto a hojas fósiles existen algunos trabajos descriptivos como los de Peralta Medina (2009) quien describió hojas de angiospermas en la localidad Ixtapa en Chiapas (Mioceno tardío, 14 Ma), distinguiendo la presencia de más de 40 morfotipos diferentes, y con base a sus características en arquitectura foliar resaltó la abundancia de miembros de familias como Myrtaceae, Dilleniaceae y Fabaceae. Mediante la relación con parientes actuales más cercanos se propuso un ambiente tropical, debido al tamaño de las hojas –con tallas notófilas, micrófilas y nanófilas- y la abundancia de diferentes plantas, un aspecto común en el trópico. De esta misma localidad, Hernández-Villalva (2012) realizó una inferencia paleoclimática en la flora miocénica de Ixtapa Chiapas. Reconoció 126 morfotipos de hojas que fueron analizados usando CLAMP y sugirió que durante esa edad se presentó un clima semifrío húmedo, desarrollando probablemente un bosque mesófilo de montaña; que contrasta con el resultado en el trabajo previo para la localidad. Las características de la mayoría de las hojas fueron el tamaño micrófilo, margen entero, de base no lobada y ápice agudo. Sólo se describieron

dos ejemplares pertenecientes a las familias Moraceae y Sapindaceae (Hernández-Villalva, 2012).

- **Registro fósil en Tlaxcala**

Tlaxcala cuenta con gran información cultural, sin embargo, su acervo paleontológico es aparentemente escaso y poco conocido (Castañeda-Posadas *et al.*, 2011). A finales de los años 90, se realizó una investigación paleontológica en una zona del municipio de Panotla, Tlaxcala en una pequeña cordillera conocida como Los Volcanes Blancos, perteneciente al Bloque Tlaxcala. En dicha zona afloran estratos de material piroclástico granuloso depositado en antiguos lagos salobres (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009). Originalmente a esta zona se le asignó una edad tentativa de Plioceno por falta de evidencia fósil (Von Erffa *et al.*, 1976), pero estudios geológicos recientes la ubican en el Mioceno tardío (Ramirez-Rojas, 1986; Castro-Goeva, 1999).

Actualmente dicho estado tiene dos localidades fosilíferas de gran importancia en el estudio de la vegetación del pasado, ambas ubicadas dentro del municipio de Panotla, Tlaxcala: Panotla y San Esteban Tizatlán.

- Localidad Panotla

Dentro de esta localidad han sido recolectadas maderas permineralizadas de gimnospermas y angiospermas, respecto a este último grupo, se han encontrado géneros relacionados con *Cedrela* (Meliaceae), *Terminalia* (Combretaceae) y cf.

Hypodaphnis (Lauraceae) (Castañeda-Posadas, 2004; 2009; Castañeda-Posadas *et al.*, 2011), cuyos parientes actuales se desarrollan en condiciones tropicales: *Cedrela* representa un grupo neotropical común en áreas perturbadas, formando parte de la selva baja subcaducifolia o de bosque mesófilo, por otra parte, *Terminalia* es un elemento dominante de la selva alta perennifolia (Pennington y Sarukhán, 1998). Respecto al material relacionado con las gimnospermas, se han encontrado géneros con afinidad a *Taxus* (Taxaceae) y *Podocarpus* (Podocarpaceae), ambos con distribución en bosques mesófilos de montaña (Castañeda-Posadas *et al.*, 2011).

Castañeda-Posadas (2007) con base en fisonomía de la madera, realizó un estudio sobre el paleoclima de dicha localidad. Los resultados obtenidos sugieren que durante el Mioceno medio prevaleció un clima cálido húmedo, con una temperatura entre los 20° y 25° C y con una humedad alta de aproximadamente 2000 mm., estas condiciones favorecieron el establecimiento de una selva alta perennifolia. Los cambios geomorfológicos, fisiográficos y biológicos de la región en los últimos 12 ma. son responsables del incremento en la altitud ocasionada por el desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana, procesos que estuvieron relacionados a lo largo del tiempo con la vegetación (Castañeda-Posadas, 2007).

- Localidad San Esteban Tizatlán

En esta zona se han encontrado gran variedad de frutos y hojas fósiles. Zayas-Ocelotl *et al.* (2014) describieron e identificaron dos especies nuevas para la localidad, que fueron *Guarea tizatlanis* Zayas-Ocelotl *et al.* (Meliaceae) y *Petiveria*

rosamedinasis Zayas-Ocelotl *et al.* (Phytolaccaceae), y un morfotipo perteneciente al género *Salix* (Salicaceae); estos ejemplares forman parte de un trabajo previo de Zayas-Ocelotl (2010) en el que distinguió seis hojas fósiles, las cuales relacionó con las familias Phytolaccaceae, Meliaceae, Salicaceae, Lamiaceae, Cornaceae y Berberidaceae. Los patrones foliares sirvieron para encontrar su afinidad a nivel de familia, sin embargo, sólo tres se pudieron llevar hasta jerarquías taxonómicas más específicas. Hernández-Damián (2010) describió e identificó tres morfotipos de la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, encontrando afinidad con las familias Anacardiaceae, Rhamnaceae y Fabaceae. A partir de dicho estudio se rescató un ejemplar que más tarde fue identificado como *Lonchocarpus miocenicus* Hernández-Damián *et al.* (Fabaceae) (Hernández-Damián *et al.*, 2016). Domínguez de la Torre (2013) realizó un análisis de fisonomía foliar empleando CLAMP (Spicer, 2010), para la reconstrucción paleoclimática en la zona de San Esteban Tizatlán en Tlaxcala durante el Mioceno. También hizo la descripción e identificación de algunas hojas, encontrando los géneros *Abarema* (Fabaceae) y *Pithecellobium* (Fabaceae), plantas que presentan una distribución por encima de los 1 000 metros de altitud. A partir de las descripciones y el análisis de fisonomía foliar pudo determinar un clima semicalido húmedo con 21°C de temperatura media anual y precipitación media anual de 3000 mm, condiciones bajo las cuales pudo haber crecido una selva tropical lluviosa, sugiriendo que el cambio climático pudo haberse debido al desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana, evento que restringió mucho la distribución de grupos considerados como tropicales.

MATERIAL Y MÉTODOS

- **Zona de Estudio**

Los fósiles fueron recolectados en la localidad de San Esteban Tizatlán perteneciente al municipio de Panotla, Tlaxcala, México, en una pequeña cordillera denominada “Los Volcanes Blancos”, a 5 km al norte de la capital, con las coordenadas 19° 20’ 33” Norte y 98° 13’ 18” Oeste (Fig. 1).

El clima de la zona es templado subhúmedo con lluvias en verano, caracterizado por una precipitación mínima de 63 mm y máxima de 165 mm y una temperatura máxima de 24.3 °C; compuesta por una vegetación de bosque de coníferas con presencia de pino blanco (*Pinus pseudostrobus*) encino (*Quercus* sp.) y cedro blanco (*Cupressus benthamii*), además de herbáceas y arbustos, que forman parte de una vegetación secundaria tipo matorral. La altitud varía de 2200 a 2300 msnm provocado por el desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana (Castañeda-Posadas, 2007).

- **Situación geológica de la Región**

Esta área se ubica en la provincia fisiográfica de la Faja Volcánica Transmexicana (Morrone *et al.*, 2002), la litología del lugar se describe como una asociación alterna de areniscas-limolitas y areniscas-calizas que pertenecen al Cenozoico inferior, ya que se encuentran cubiertas por derrames andesíticos y tobas intermedias del Cenozoico superior (Zayas-Ocelotl, 2010).

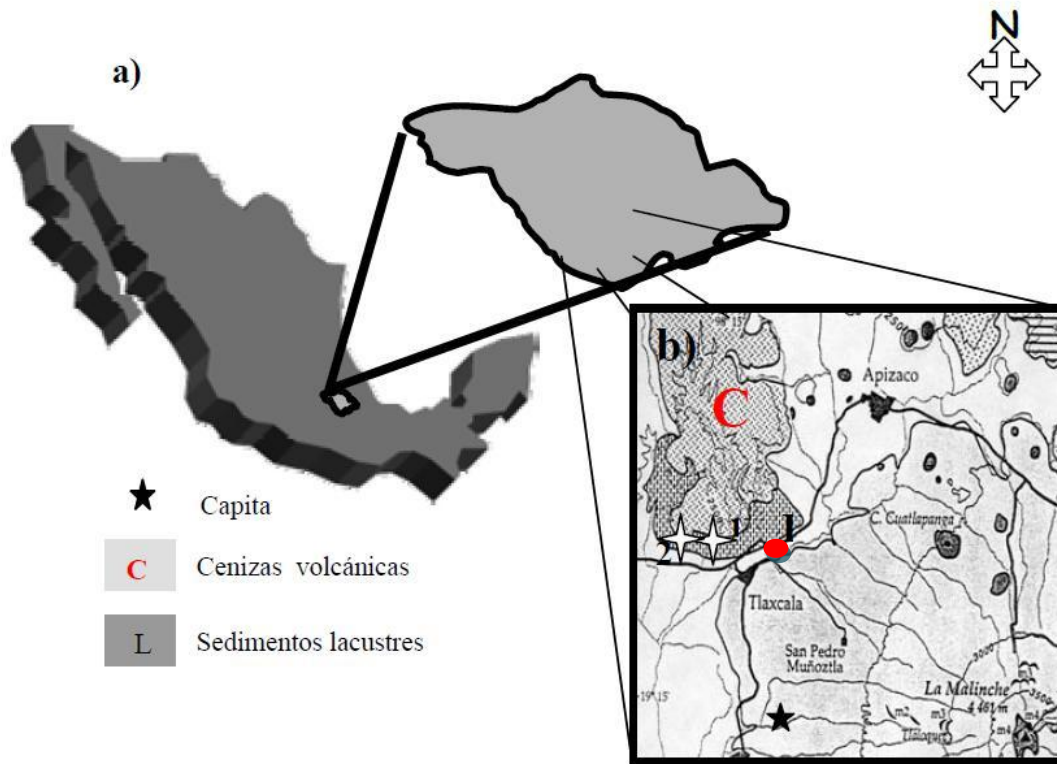


Figura 1. **a)** Localización geográfica de la localidad de Panotla. **b)** Mapa geológico del área. **Punto rojo:** Localidad de San Esteban Tizatlán **(1)** Localidad Las Antenas (Tomado de Castañeda-Posadas, 2004).

Los sedimentos del área de estudio pertenecen a una secuencia de rocas lacustres designadas como “Bloque Tlaxcala” (Fig. 2), cuya base está compuesta por ignimbritas seguidas de material piroclástico granuloso que fue depositado en lagos salobres, dando origen a estratos verdes compuestos de nontronita (INEGI, 1981; Castañeda-Posadas, 2007). (Los sedimentos que contienen las hojas fósiles son también de carácter lacustre y están constituidos por tobas provenientes de actividad volcánica asociada a las primeras etapas de la Faja Volcánica Transmexicana y por estratos lacustres compuestos por limolitas y doloditas de color verde ricos en nontronita, lo que indica un ambiente salino (Domínguez de la

Torre, 2013). A la localidad se le ha dado una edad de 12.3 Ma aunque puede ser asignada una edad aproximada de 15.2 +/- =0.7 Ma (Silva-Romo *et al.*, 2002).

- **Recolección y análisis del material fósil**

El material fósil fue recolectado por estudiantes de la Escuela de Biología de la BUAP en abril del 2014 en la localidad de San Esteban Tizatlán. Los fósiles fueron separados del sedimento con martillo y cincel, tomando fragmentos relativamente grandes de roca. Una vez terminada la toma de muestras se protegieron y trasladaron al laboratorio de Paleontología de la Escuela de Biología de la BUAP. Las rocas fueron separadas en fragmentos más pequeños con ayuda de un cincel y martillo, obteniendo los ejemplares mejor conservados. Después de encontrar los fósiles, los restos más finos fueron removidos utilizando un percutor eléctrico marca Dremel modelo 209 y agujas odontológicas. Se tomaron fotografías con una cámara digital Sony modelo DSH-H20. Los órdenes más altos de venación fueron fotografiados con ayuda de un microscopio estereoscópico marca Velab modelo VE-S4. Los morfotipos fueron registrados dentro del catálogo de la Colección de Plantas Fósiles del Laboratorio de Paleontología de la BUAP y resguardados en cajas.

Se obtuvieron un total de seis morfotipos después del proceso de selección de muestras. A continuación se hizo una descripción detallada para cada ejemplar, tomando como referencia los caracteres mostrados en el Manual de Arquitectura Foliar de Ellis *et al.* (2009), además de los trabajos de Hickey (1973) y Hickey y

Columna estratigráfica de San Esteban Tizatlán

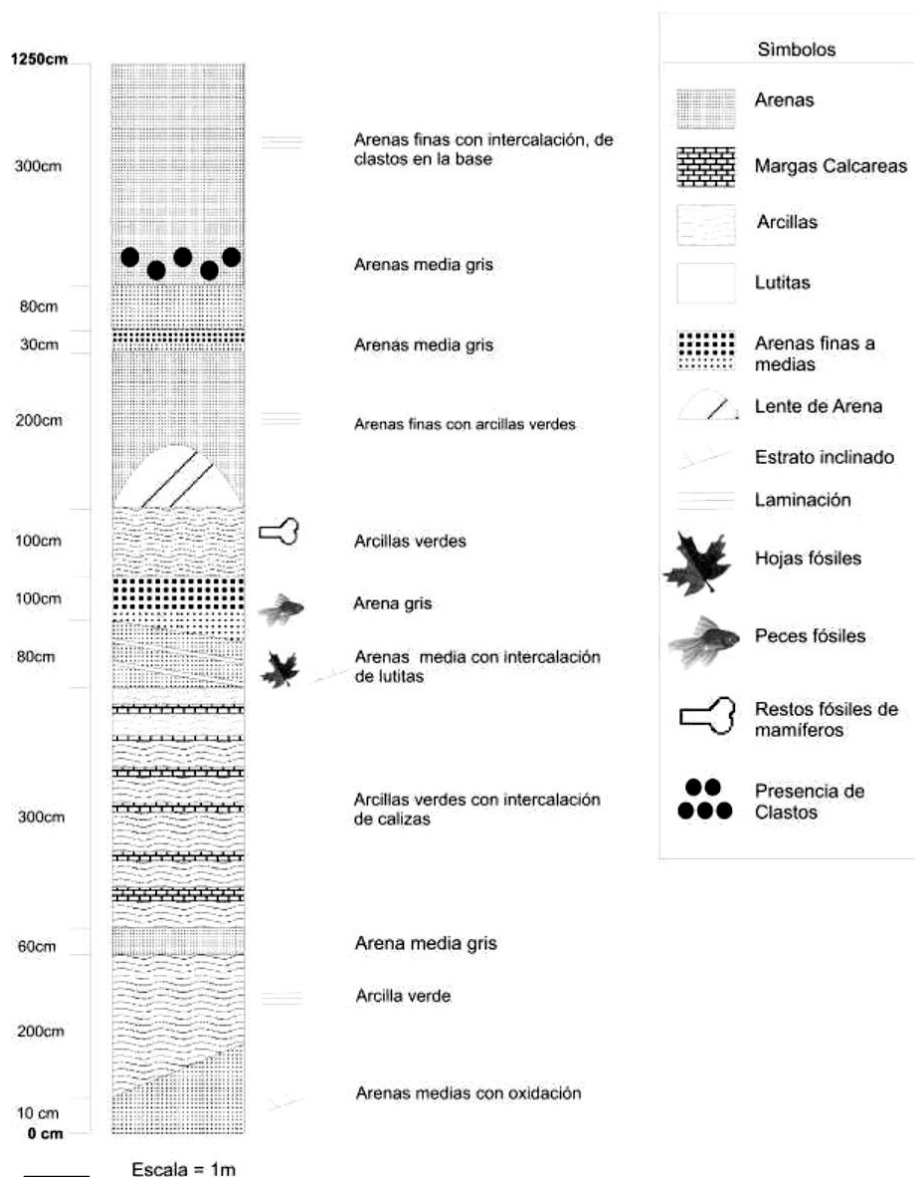


Figura 2. Sección de la Columna estratigráfica de la localidad de San Esteban Tizatlán donde se muestra el estrato que contiene las hojas fósiles (Tomado de Zayas-Ocelotl, 2010).

Wolfe (1975). Se tomaron en cuenta los parámetros mostrados en la tabla 1. Para la fase de descripción se revisaron diferentes paratipos presentes en la colección de hojas del laboratorio, con el fin de reafirmar los caracteres presentes que no

podieron ser completamente determinados debido al estado de preservación de los fósiles, logrando con esto una reconstrucción más adecuada.

Descripción general de la lámina	Composición (compuesta o simple).
	Posición del peciolo (Marginal, central o peltado excéntrico).
	Talla láminar (Tabla 2) en mm ² .
	Radio laminar definido por su longitud y dividido por la región más amplia, representado como L:W.
	Forma laminar (Fig. 3).
	Simetría medial (Fig. 4)
	Simetría basal (Fig. 5)
	Tipo de margen (Fig. 6).
	Ángulos basal y apical (Fig. 7).
	Cuerpo de la base y del ápice (Fig. 8A y 8B).
Descripción de las venas	Venación de primer orden (Fig. 9).
	Venación de segundo orden (Fig. 9).

	Venación de tercer orden (Fig. 9).
	Venación de cuarto orden (Fig. 9).
	Venación de quinto orden (Fig. 9).

Tabla 1. Características que se tomaron en cuenta para el proceso de descripción.

Leptófila	<25 mm ²
Nanófila	25-225 mm ²
Micrófila	225-2025 mm ²
Notófila	2025- 4500 mm ²
Mesófila	4500- 18225 mm ²
Macrófila	18225- 164025 mm ²
Megáfila	>164025 mm ²

Tabla 2. Clasificación de tallas de hojas de acuerdo con su área (Webb, 1959).

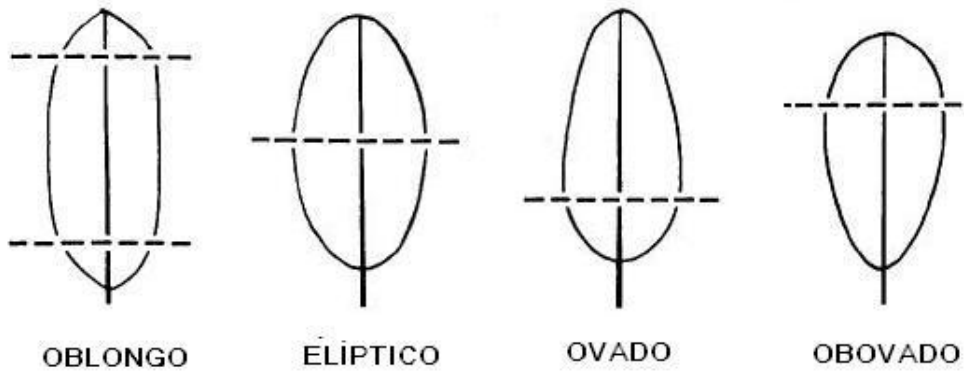


Figura 3. Forma de la lámina foliar. Para su determinación se localiza la zona más gruesa de la lámina, perpendicular a la vena media (tomado y modificado de Hickey, 1973).

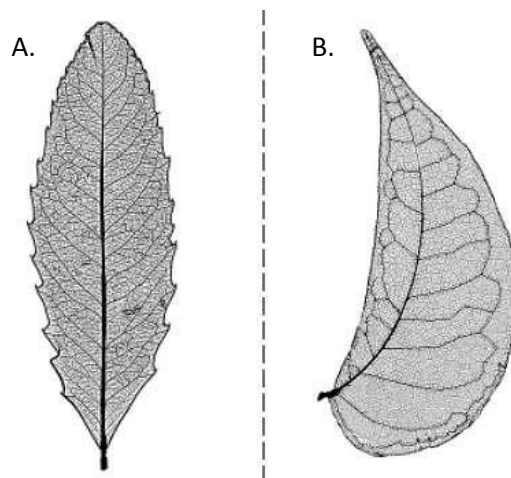


Figura 4. **A.** hoja simétrica, **B.** hoja asimétrica (Tomado de Ellis *et al.*, 2009)

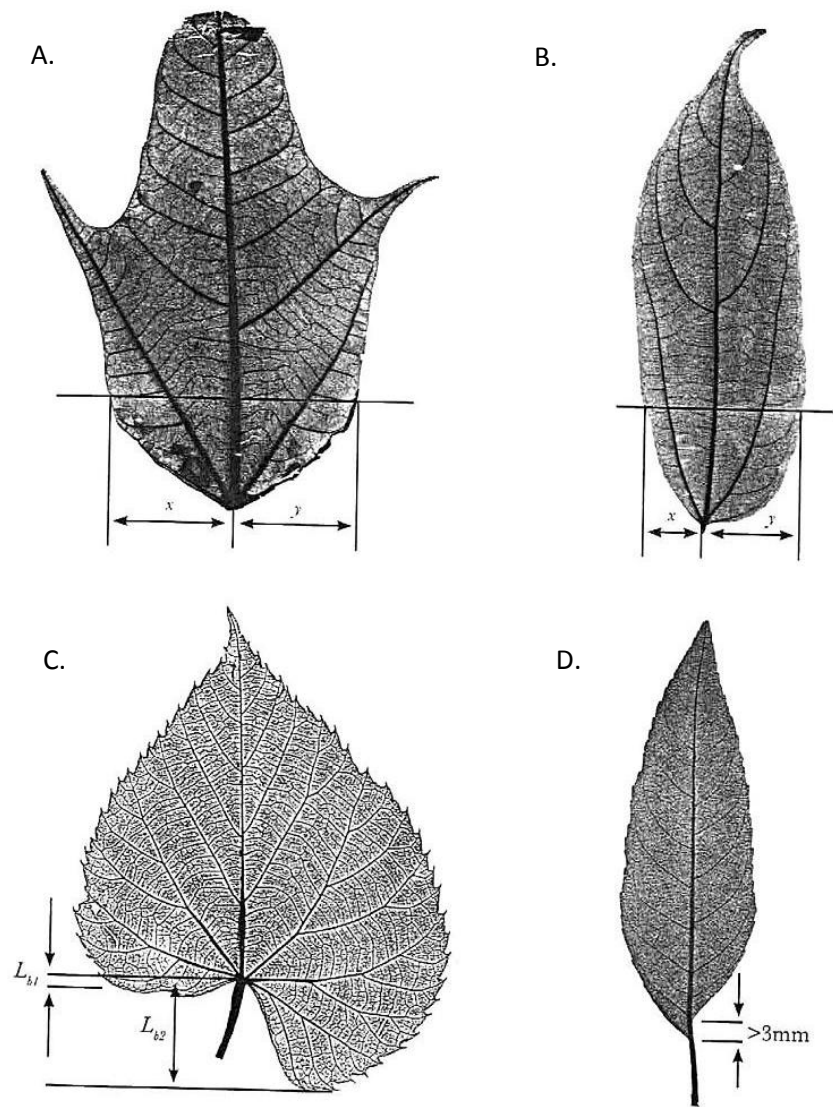


Figura 5. **A.** Base simétrica, **B.** Base con asimetría de amplitud, **C.** Extensión basal asimétrica, **D.** Inserción basal asimétrica (Tomado de Ellis *et al.*, 2009).

B.

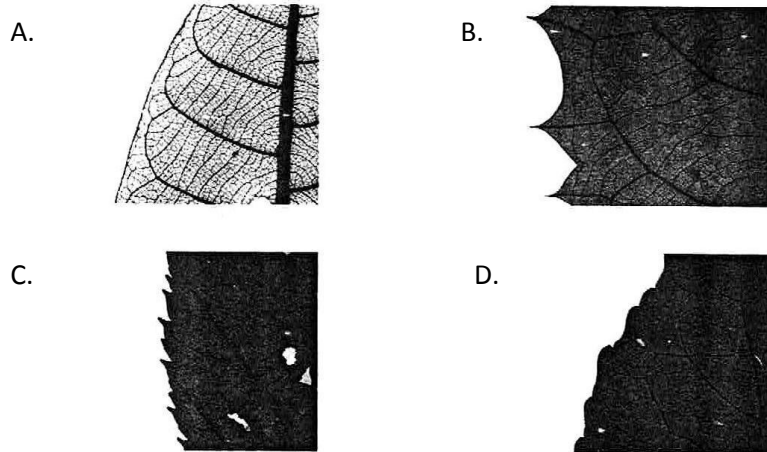


Figura 6. Tipos de margen. **A.** Margen entero: ausencia de proyecciones marginales, **B.** Margen dentado: proyecciones puntiagudas arregladas perpendicularmente en torno al margen de la lámina, **C.** Margen serrado: las proyecciones están ligeramente inclinadas respecto al margen de la lámina, **D.** Margen crenado: proyecciones ligeramente redondeadas (Tomado de Ellis *et al.*, 2009).

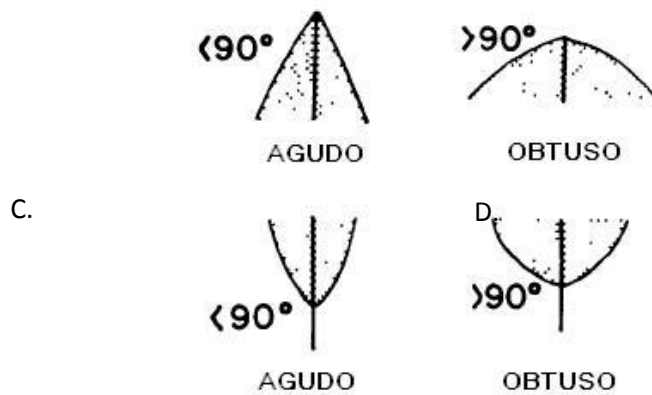


Figura 7. Ángulos del ápice (arriba) y base (abajo) (Tomado de Hickey, 1973).

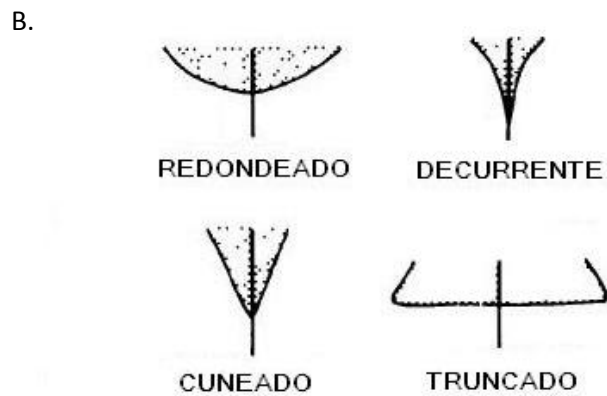
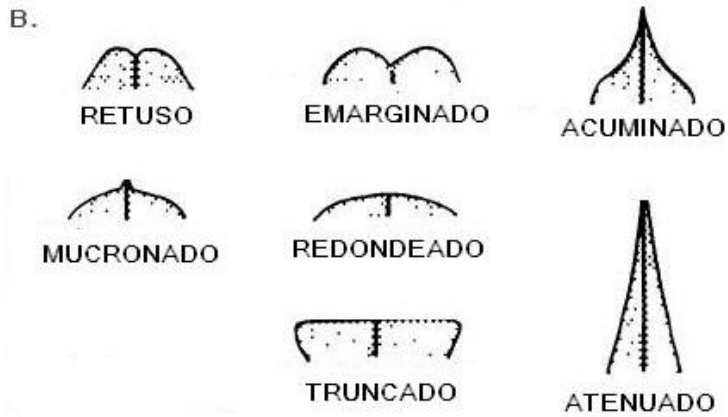


Figura 8. **A.** Formas del ápice. **B.** Formas de la base (Tomado y modificado de Hickey, 1973).

Finalmente, se hizo una búsqueda de afinidad a partir de las características obtenidas en las hojas. Para la identificación de las posibles familias y su discriminación se consultó con literatura previa correspondiente a las especies identificadas a partir de los fósiles de la localidad (Hernández-Damián, 2010; Zayas-Ocelotl, 2010; Domínguez de la Torre, 2013; Zayas-Ocelotl *et al.*, 2014; Hernández-Damián *et al.*, 2016), en la cual se hizo uso de la arquitectura foliar; la

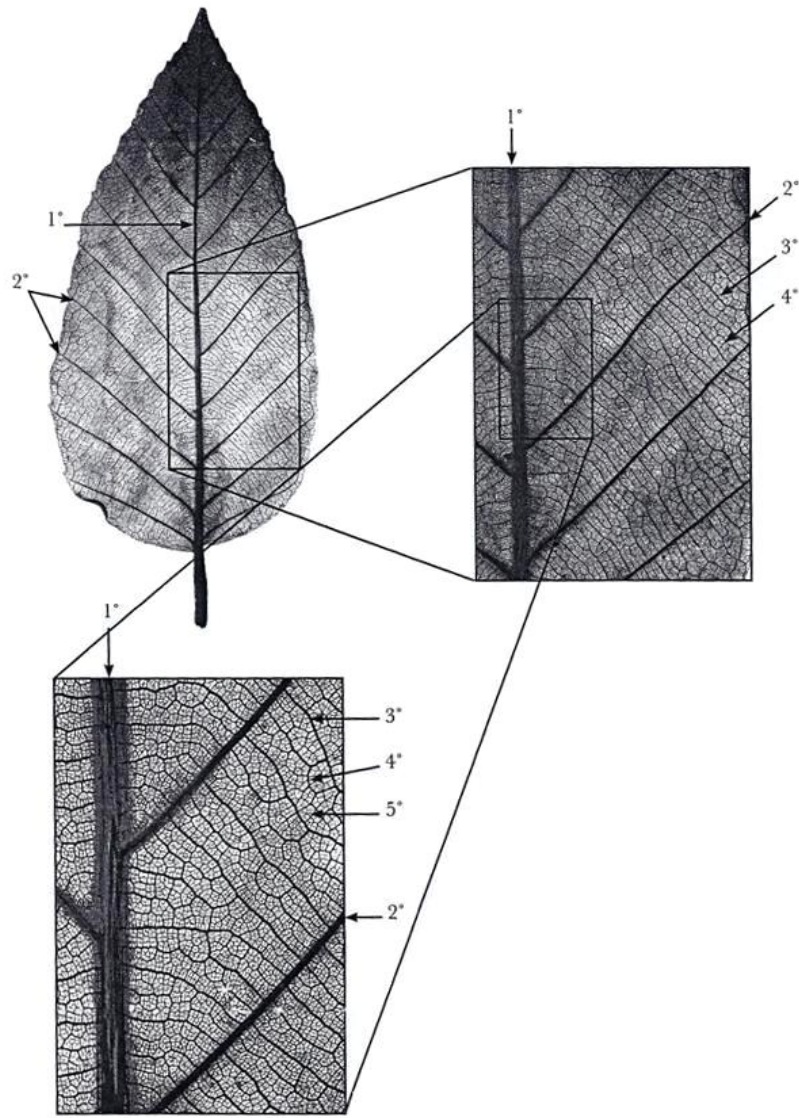


Figura 9. Órdenes de venación presentes en la lámina foliar (Tomado de Ellis *et al.*, 2009).

existencia de caracteres exclusivos presentes en algunas familias sirvió para determinar una posible relación entre ellas y los ejemplares de este trabajo que cumplieron con dichas condiciones. Además de los trabajos escritos, se emplearon 2 programas diferentes para reducir las opciones de búsqueda en cuanto a familias para cada ejemplar fósil descrito: Delta y FAMEX, en el que se

introdujeron datos cualitativos que corresponden a las características para las hojas provenientes de la descripción y que coincidieran con dichos programas según lo dictaba la clave que cada uno proporcionaba. La búsqueda en herbarios en línea y el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM fue necesaria para concretar la afinidad de cada morfotipo.

RESULTADOS

A continuación se muestran las descripciones detalladas de los ejemplares fósiles de hojas seleccionadas para la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, de acuerdo con sus caracteres morfológicos visibles y también el proceso de la búsqueda de afinidad.

Paleontología sistemática

EUDICOTILEDÓNEAS

SUPERROSIDAE, ROSIDAE FABIDAE APG IV, 2016

Orden FABALES de Bromhead, 1838

Familia FABACEAE de Lindley, 1836

Género *Chamaecrista* (L.) Moench, 1974

Especie *Chamaecrista* sp.

Holotipo: BUAPAL 1928, Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Paratipos: BUAPAL 393-A, BUAPAL 393-B, BUAPAL 528, BUAPAL 529, BUAPAL 538, BUAPAL 569, BUAPAL 600, BUAPAL 813, BUAPAL 846, BUAPAL 856, BUAPAL 1110, BUAPAL 1121, BUAPAL 1922, BUAPAL 1652, BUAPAL

1924, BUAPAL 1925, BUAPAL 1930. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de la capital del estado, coordenadas 19° 20' 33" Norte y 98° 13' 18" Oeste

Edad: Mioceno medio entre 15.2 y 12.3 Ma

Descripción del fósil: El sedimento está compuesto por arenas medias con intercalación de lutitas. Roca triangular cuyos lados miden 10, 9 y 8 cm aproximadamente, tiene la impresión de una hoja semicompleta, que presenta el haz y el envés, pero no conserva el ápice.

Descripción morfológica: Hoja simple con el peciolo en posición marginal. La talla laminar es de 765 mm² entrando a la categoría micrófila, tiene un radio L:W de 5.1:2 cm. La lámina es asimétrica. El costado derecho es de forma elíptica y el costado izquierdo tiene una forma ovada. La base posee una acentuada asimetría en amplitud. El margen es entero. El ángulo de la base es agudo con 82°. La forma de la base es de derecha a izquierda convexa y redondeada. Aunque el material tipo no contaba con el ápice, se encontró en los paratipos BUAPAL 538 y 528 un ápice asimétrico, agudo con un ángulo de 52° y 45° respectivamente, de forma ligeramente convexa.

La venación de primer orden es de tipo pinnada, muy bien marcada. La venación de segundo orden es broquidódromo débil, presentando una vena basal secundaria. El curso de la vena secundaria menor es broquidódromo simple. El

espaciado entre las venas secundarias, aunque decrece proximalmente, es ligeramente irregular en el costado derecho de la lámina, casi a la altura del ápice. La variación de ángulo de las venas secundarias respecto a la vena media incrementa suavemente hacia la base. Las venas secundarias de la base son rectas y comienzan a curvarse ligeramente a partir de la mitad de la lámina, agrupándose con la secundaria subyacente muy cerca del ápice. La unión con la vena media es de tipo decurrente. No se observaron venas intersecundarias. La venación intercostal de tercer orden es percurrente opuesta recta con un ángulo obtuso respecto a la vena media. La variabilidad del ángulo de las venas intercostales terciarias es consistente. Las venas epidemiales terciarias son percurrentes opuestas con un curso en la porción admedial perpendicular a la vena media y con un curso en la porción exmedial paralelo a la venación intercostal terciaria. El curso de las venas exteriores terciarias es lobulado. La venación de cuarto orden de tipo reticulado. La venación de quinto orden es reticulada al azar, muestra vénulas dicotomizadas al interior del polígono. La aerolación es moderadamente desarrollada presentando cuatro lados (Figura 10 y 11).

Afinidad: La presencia de características como la talla media, forma laminar de elíptica a ovada, margen entero, venación de primer orden de tipo pinnado, venación de segundo orden broquidódromo y venación de tercer orden tipo percurrente, se encuentran dentro de las familias Boraginaceae, Balsaminaceae, Fagaceae, Polygonaceae, Proteaceae, Saxifragaceae, Salicaceae, Fabaceae y Phytolaccaceae. Además de los caracteres previamente señalados, la familia

Proteaceae muestra otras características que podrían coincidir con el ejemplar fósil como el ápice convexo, asimetría laminar y basal, en cambio, existen otros caracteres que difieren con nuestro material en estudio como es la presencia de tallas nanófilas en la mayoría de los integrantes de la familia, el segundo orden de venación broquidódromo fuerte y las numerosas venas intersecundarias, por lo que queda descartada cualquier afinidad. Por otra parte, Polygonaceae encuentra correspondencias con la talla micrófila, margen entero, ápice convexo, asimetría laminar y basal, sin embargo, presenta diferencias con el fósil en estudio por la presencia de venación de segundo orden broquidódromo fuerte y la venación de tercer orden reticulado al azar o mixto. Saxifragaceae tiene ejemplares con talla micrófila, ápice convexo, asimetría laminar y basal, por otro lado presenta una venación de segundo orden broquidódromo fuerte y un tercer orden de tipo percurrente mixto, por la cual se excluye alguna afinidad. Fagaceae posee hojas de tallas micrófilas y ápices convexos, pero no corresponde con el material descrito por tener una venación de segundo orden broquidódromo fuerte, gran variedad de formas laminares y márgenes, y en su mayoría con simetría o ligera asimetría laminar. Boraginaceae posee algunos patrones coincidentes con el fósil como es la presencia de una forma ovada a elíptica, venación de segundo orden broquidódromo débil, venación de tercer orden percurrente opuesto recto o sinuoso con un ángulo obtuso respecto a la vena media y cuarto orden reticulado; en cambio presenta diferencias como lo son el ápice acuminado, simetría o ligera asimetría laminar y basal, forma decurrente o convexa de la base, margen dentado en su mayoría y la venación de segundo orden altamente variable, con lo

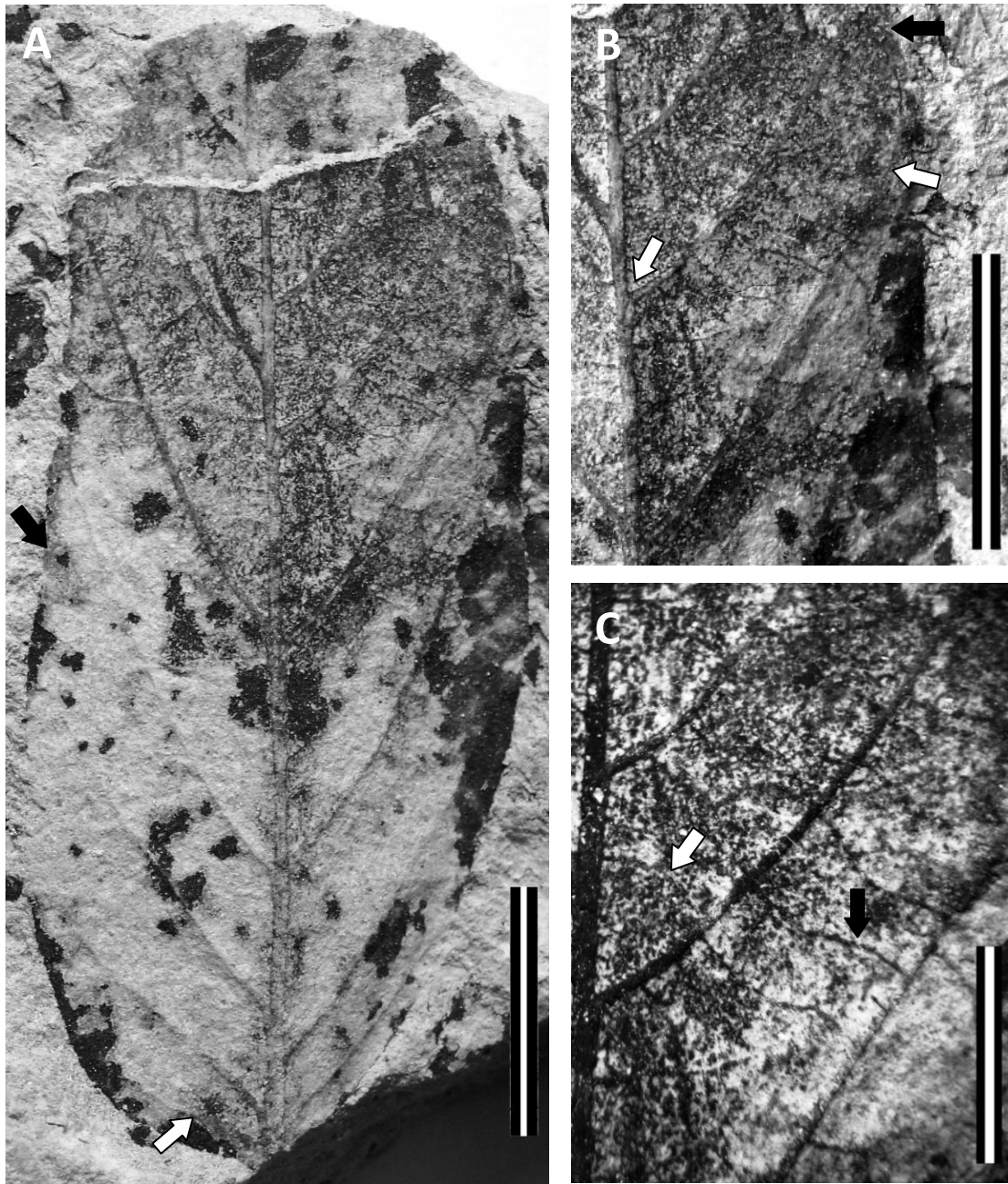


Figura 10. *Chamaecrista* sp. (Morfortipo BUAPAL 1928). **A.** Lámina asimétrica con margen entero (Flecha negra), vena basal secundaria (Flecha blanca) (E= 1cm). **B.** Venas exteriores terciarias de tipo lobulado (Flecha negra), venación de segundo orden broquidódromo débil (Flecha superior blanca), unión con la vena media de tipo decurrente (Flecha inferior blanca) (E=1cm). **C.** Venación de tercer orden percurrente opuesta (Flecha negra). Vena epidemia terciaria percurrente opuesta (Flecha blanca) (E= 5mm).

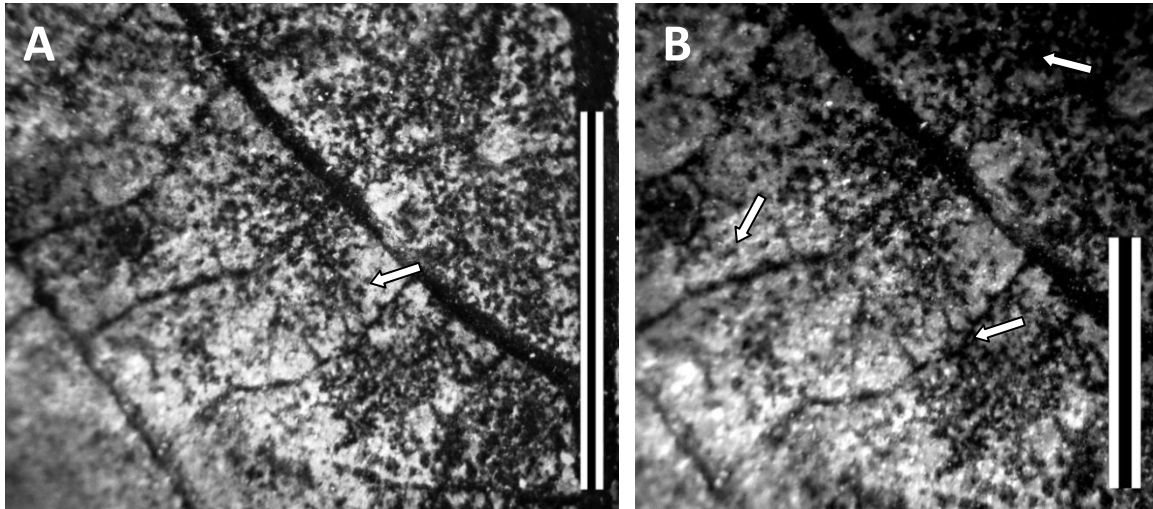


Figura 11. *Chamaecrista* sp. (Morfotipo BUAPAL 1928). **A.** Venación de cuarto orden reticulada (Flecha blanca) (E= 5mm) **B.** Venación de quinto orden reticulada al azar con vénulas en el interior (Flecha blanca) (E= 2mm).

cual se descarta alguna relación taxonómica. Salicaceae muestra patrones parecidos a los del morfotipo fósil como son la talla micrófila, la venación de tercer orden percurrente opuesta recta, ápice convexo, y asimetría laminar y basal; sin embargo ha sido excluido por no coincidir en la forma laminar, el margen dentado en su mayoría, así como la venación de segundo orden que tiende a ser semicraspedódroma. Balsaminaceae, Phytolaccaceae y Fabaceae muestran los patrones morfológicos foliares más distintivos con el ejemplar fósil, como son la forma asimétrica laminar y basal, la venación de segundo orden broquidódromo débil y la venación de tercer orden de tipo percurrente opuesto recto (Zayas-Ocelotl, 2010). En el caso de Balsaminaceae, presenta además una base cuya forma puede ser convexa o decurrente, pero difiere en caracteres como la numerosa cantidad de venas intercostales a lo largo de la lámina en la mayoría de sus integrantes, así como su margen que tiende a ser dentado. La familia

Phytolaccaceae también presenta otras características a las previamente mencionadas que se encuentran en el morfotipo descrito como son la forma laminar que puede ser elíptica a ovada, sin embargo, la lámina en la mayor parte de los casos es simétrica o ligeramente asimétrica, la forma del ápice es acuminado, la forma de la base es convexa o decurrente con una asimetría ligera, y un cuarto orden de venación reticulado al azar, por lo que se rechaza su relación. El ejemplar en estudio presenta mayor afinidad con Fabaceae: la presencia de un tamaño micrófilo, asimetría medial y basal, ápice convexo, venación de segundo orden broquidódromo y tercer orden percurrente opuesto; además es preciso mencionar que el morfotipo BUAPAL 1928 cuenta con más paratipos registrados, y tanto en el holotipo como en los paratipos no se aprecia el peciolo, por lo tanto es posible que se trate de un foliolo. Dentro de dicha familia, el género *Chamaecrista* presenta características que caen dentro del fósil descrito: venación de segundo orden de tipo eucamptódromo a broquidódromo débil, lámina asimétrica y tamaños micrófilos, margen entero y formas que van de elípticas a ovobadas. Dentro de las especies más emparentadas al fósil que se revisaron dentro del género son: *Chamaecrista setosa* Irwin y Barneby (1982) es un buen ejemplo del parecido (fig. 12). Se trata de una especie que tiene hojas compuestas por foliolos de talla micrófila, sésiles (fig. 12A), con una asimetría basal, forma convexa del ápice, patrones de venación de segundo orden broquidódromo (fig. 12B), cuarto orden reticulado (fig. 12C) y quinto orden reticulado al azar. No obstante esta especie difiere en caracteres como la presencia de venas intersecundarias (fig. 12A), la venación de tercer orden es percurrente mixta (fig 12B), la variación de ángulo de las venas de tercer orden a

lo largo de la lámina tienden a decrecer proximalmente, la venación terciaria epidemial es percurrente mixta (fig 12C), el cuarto orden es reticulado irregular (fig. 12C), la venación de

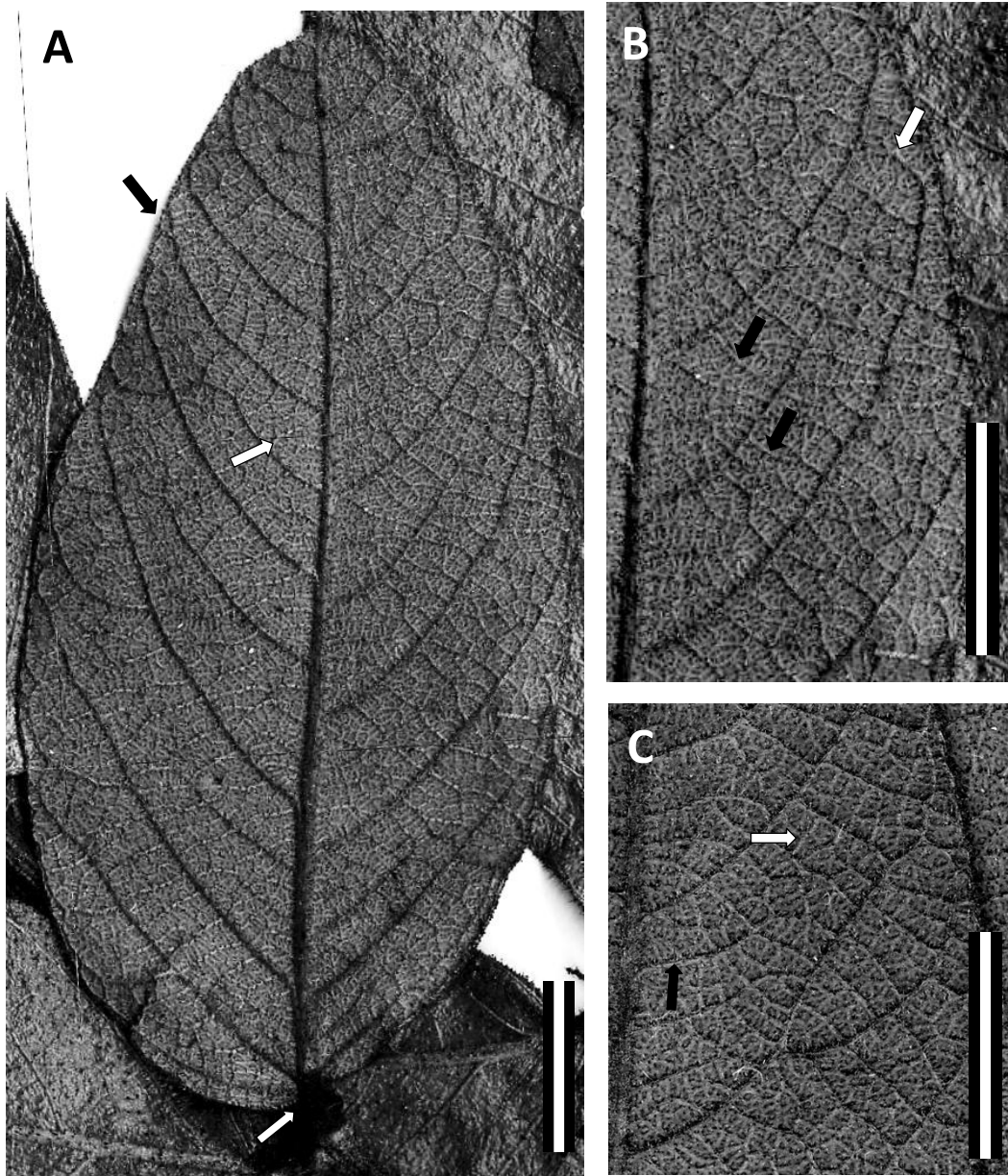


Figura 12. Foliolo de *Chamaecrista setosa* (Fabaceae). Colector: W. Anderson. Número de colección: 11468. Fecha: 19 Febrero de 1975. Lugar: Brasil. MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM (MO). **A.** Margen entero (Flecha negra), venación intersecuntaria (Flecha superior blanca), hoja sésil (Flecha inferior blanca) (E=1cm). **B.** Venación de segundo orden brochidódroma (Flecha blanca), venación de tercer orden percurrente

opuesto (Flechas negras) (E=1cm). **C.** Venación de cuarto orden reticulada (Flecha blanca), venación epidemial de tercer orden percurrente opuesta (Flecha negra) (E=1cm) (Tomado de Tropicos.org).

quinto orden , aunque es reticulado al azar como en el fósil, la aerolación es moderadamente desarrollada formando en su mayoría 4 lados; estos caracteres no corresponden con la descripción del morfotipo fósil. Es claro que nuestro fósil en estudio presenta una combinación de caracteres que no se encuentran en alguna especie del género *Chamaecrista* por lo tanto se propone la asignación de una nueva especie.

EUDICOTILEDONEAS APG IV, 2016
Orden DILLENIALES de A.P. de Candolle, 1820
Familia DILLENIACEAE de Salisb., 1806

Género *Tetracera* L., 1753
Especie *Tetracera* sp.

Holotipo: BUAPAL 1941-B. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Paratipos: BUAPAL 545, BUAPAL 550, BUAPAL 1617, BUAPAL 1912, BUAPAL 1941-C, BUAPAL 1941-D. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de la capital del estado, coordenadas 19° 20' 33" Norte y 98° 13' 18" Oeste

Edad: Mioceno medio entre 15.2 y 12.3 Ma

Descripción del fósil: El sedimento está compuesto por arenas medias con intercalación de lutitas. Roca rectangular cuyos lados miden 14, 10.5, 11.5 y 9 cm aproximadamente con impresiones de 3 hojas, entre ellas una hoja semicompleta, que conserva el ápice y la mitad de la base.

Descripción morfológica: Hoja simple, peciolada marginalmente, con talla micrófila, presenta un área laminar de 1296.702 mm² con un radio L:W de 5.9:3.3 cm. La forma de la lámina es elíptica, simétrica y de margen entero (Fig.13). La región conservada de la base muestra una forma convexa. El ápice muestra un ángulo agudo de 86° con una forma redondeada.

Venación primaria pinnada, con dos venas basales secundarias, venación de segundo orden de tipo eucamptódroma llegando a ser broquidódroma distalmente, el curso de la vena menor secundaria es de tipo broquidódromo. El espaciado de las venas secundarias comienza por ser reducido en la región más distal y más proximal de la lámina, siendo más distante en el centro. La variación de ángulo de la venación secundaria con respecto a la vena media incrementa abruptamente hacia el ápice. Su unión con la vena media es de tipo decurrente. La venación intercostal terciaria es percurrente mixta, con un ángulo respecto a la vena media obtuso. La variabilidad de ángulo entre las venas terciarias es consistente. La venación terciaria epidemial es percurrente alterna (Fig. 13) con un curso en la porción admedial muy variable: a veces de tipo recta, obtuso y a veces agudo respecto a la vena media y un curso en la porción exmedial igualmente variable:

puede estar paralelo a las venas terciarias intercostales o acroflexado. La venación de cuarto orden es reticulada al azar. La venación de quinto orden es reticulada al azar (Fig. 14). La aerolación está moderadamente desarrollada.

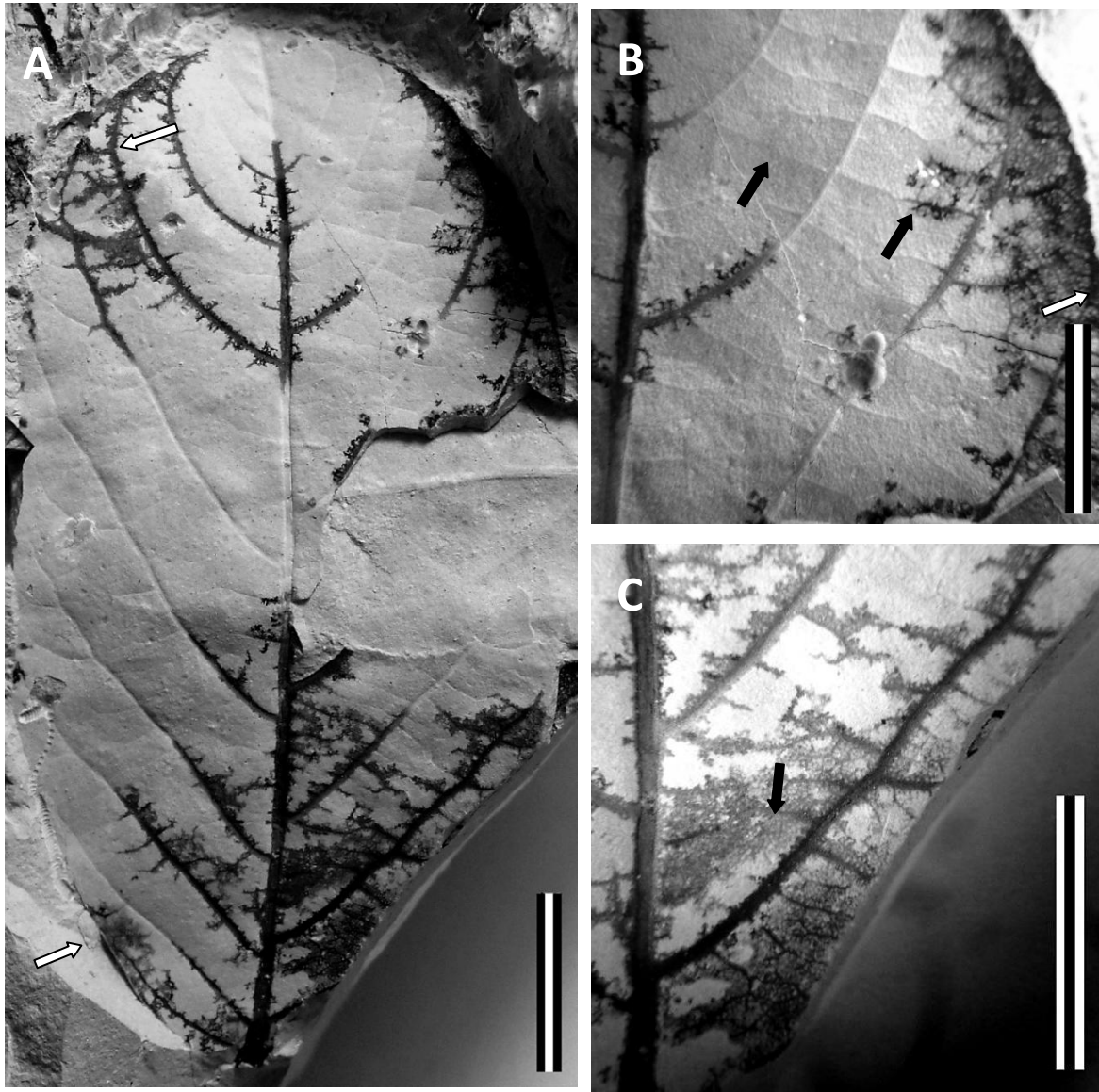


Figura 13. *Tetracera* sp. (Morfortipo BUAPAL 1941-B). **A.** Margen entero (Flecha inferior blanca), vena basal secundaria (Flecha negra), venación de segundo orden broquidódromo en la parte distal (Flecha superior blanca) (E= 1cm). **B.** Venación de segundo orden eucamptódroma en la zona proximal (Flecha blanca), venación intercostal terciaria percurrente mixta (Flechas negras) (E= 5mm). **C.** Venación terciaria epidemial

percurrente alterna (Flecha negra) (E= 5mm).

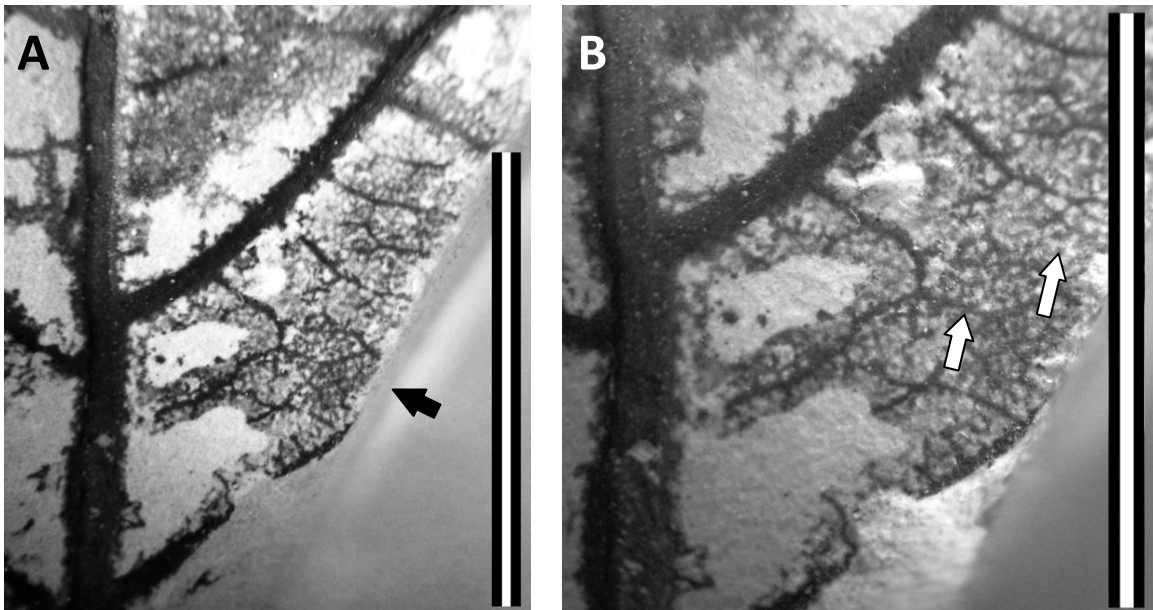


Figura 14. *Tetracera* sp. (Morfotipo BUAPAL 1941-B). **A.** Venación de cuarto orden reticulada al azar (Flecha negra) (E= 5mm). **B.** Venación de quinto orden reticulada al azar (Flechas blancas) (E= 5mm).

Afinidad: La presencia de características morfológicas como son: organización simple, venación de primer orden de tipo pinnado, lámina simétrica, margen entero, talla media y venación de tercer orden percurrente, se encuentran en familias como Boraginaceae, Salicaceae, Saxifragaceae, Proteaceae, Fagaceae, Rhamnaceae y Dilleniaceae. Respecto a la familia Boraginaceae posee más caracteres compartidos aparte de los mencionados previamente, como son la forma laminar de ovada a elíptica, base con forma decurrente o convexa en su mayoría y el ángulo del tercer orden de venación obtuso respecto a la vena media; desafortunadamente la familia presenta un patrón de venación de tercer orden

percurrente opuesto recto o sinuoso, con ápice acuminado y la venación de segundo orden, aunque es variable, no muestra el patrón característico del morfotipo descrito que es broquidódromo-eucamptódromo, lo que se descarta alguna afinidad taxonómica. Por otra parte, Salicaceae contiene ejemplares que pueden presentar características compartidas con el fósil como es la forma laminar elíptica, base convexa, decurrente o redondeada; margen entero y tercer orden de venación percurrente mixto con un ángulo obtuso respecto a la vena media; sin embargo, difiere en otras características como la forma del ápice, ya que en Salicaceae tiende a ser acuminado; el margen, aunque puede ser entero, es predominante dentado, el segundo orden es semicraspedódromo, broquidódromo o eucamptódromo, diferente al curso eucamptódromo-broquidódromo descrito en el morfotipo fósil, por lo que se descartó alguna afinidad. Respecto a Saxifragaceae contiene, además de los patrones presentes en todas las familias postulantes, un ápice redondeado y una venación de tercer orden percurrente mixto; por otro lado, no coincide en el tipo de margen dentado, forma laminar en su mayoría obovada u ovada, base cordada o decurrente y venación de segundo orden semicraspedódromo, lo que se excluye alguna afinidad. Mientras que Proteaceae cuenta con formas elípticas u oblongas, forma basal que va de decurrente, convexa o cuneada, además de los caracteres previos como el margen entero, simetría laminar, ápice redondeado o acuminado; sin embargo quedó excluida por presentar patrones inconsistentes con el morfotipo como el segundo orden broquidódromo, la presencia de varias venas intersecundarias, el tercer orden ramificado o percurrente alterno, la ausencia de venas basales y el tamaño laminar que predominantemente es nanófilo. Fagaceae, además de los

patrones coincidentes en las familias y en el fósil, tiene bases convexas o cordadas, aunque la forma laminar es variable, predominan las formas oblongas y elípticas, el ápice puede ser convexo, acuminado a redondeado, el tercer orden es percurrente mixto u opuesto; por otro lado, la familia muestra diferencia en cuanto al segundo orden que es broquidódromo y eucamptódromo, con un espaciado irregular, de manera que queda descartada. Rhamnaceae posee muchos patrones compartidos con el material descrito, dentro de las especies existentes que se encontró mayor afinidad con el ejemplar fósil correspondió a: *Rhamnidium elaeocarpum* Reissek (1861), que muestra características como la forma de la lámina que va de elíptica a obovada y la simetría laminar, así como la forma convexa en la base y la presencia de una vena basal por costado, sin embargo, *R. elaeocarpum* discrepa con el fósil al presentar una venación de tercer orden de tipo percurrente opuesto que tiende a ser sinuoso y con ángulo respecto a la vena media casi perpendicular, a diferencia del morfotipo descrito el cual presenta una venación de tercer orden percurrente opuesta mixta y de un ángulo obtuso. La familia con la que presenta mayor afinidad morfológica es Dilleniaceae, los caracteres que podemos citar son, presencia de una talla micrófila, simetría laminar, forma del ápice que puede ser convexo-redondeado o redondeado, venación de tercer orden percurrente opuesto con tendencia a ser mixto y que forma un ángulo obtuso respecto a la vena media, así como una venación de cuarto orden reticulado. Aunque el fósil descrito muestra otros caracteres que no se encuentran en la mayoría de los integrantes la familia, como la presencia de un margen que regularmente es serrado en Dilleniaceae, y la venación de segundo orden que tiende a ser craspedódroma, existe un género que conserva una mayor

relación con el morfotipo, entre los revisados se encuentra: *Tetracera* L., y de las especies cotejadas fueron *Tetracera hydrophila* Triana y Planchon (1862) (fig. 15), que conserva la mayoría de los patrones descritos con el morfotipo. No obstante, existen algunas características que siguen diferenciando al fósil de especies tan parecidas como esta; en dicho

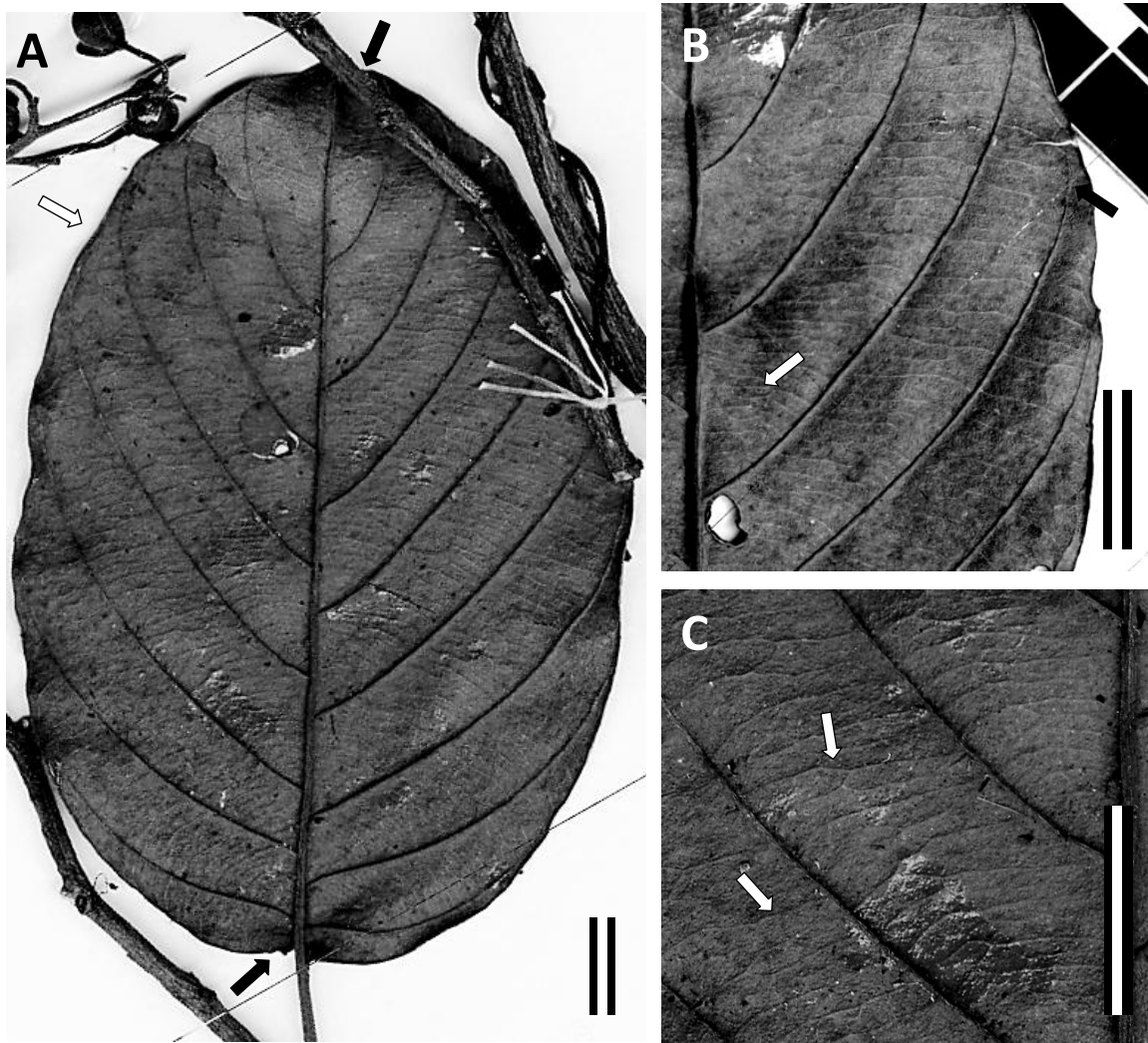


Figura 15. Hoja de *Tetracera hydrophila* (Dilleniaceae). Colector: Robert L. Wilbur. Número de colección: 66431. Fecha: 29 de Julio de 1996. Lugar: Costa Rica, MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM (MO). **A.** ápice redondo (Flecha superior negra), margen entero (Flecha blanca), base redonda (Flecha inferior negra) (E= 1cm). **B.** Venación de segundo orden eucamptódroma (Flecha negra), venación epidemial (Flecha blanca).

percurrente opuesta (Flecha blanca) (E= 1cm). **C.** Venación de tercer orden percurrente mixta (Flechas blancas) (E= 1cm) (Tomado de Tropicos.org).

ejemplo *T. hydrophila* se diferencia debido caracteres como la forma de base redondeada, la presencia de venas menores secundarias eucamptódromas o broquidódromas, el espaciado entre las venas secundarias decrece proximalmente, la variación de ángulo entre las venas de tercer orden a lo largo de la lámina incrementa proximalmente, y la venación epidemial de tercer orden es percurrente opuesta; estas características difieren en cuanto a la descripción expuesta para la muestra fósil, razón por la cual se propone la asignación de una nueva especie.

EUDICOTILEDONEAS
SUPERROSIDAE, ROSIDAE FABIDAE APG IV, 2016
Orden MALPIGHIALES de Juss., 1820
Familia SALICACEAE de Mirb., 1815

Género *Salix* L., 1753
Especie *Salix* sp.

Holotipo: BUAPAL 1919. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Paratipos: BUAPAL 509, BUAPAL 517, BUAPAL 628, BUAPAL 634, BUAPAL 1085. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de la capital del estado, coordenadas 19° 20' 33" Norte y 98° 13' 18" Oeste

Edad: Mioceno medio entre 15.2 y 12.3 Ma.

Descripción paleontológica: El sedimento está compuesto por arenas medias con intercalación de lutitas. Roca triangular con lados que miden 11, 9.5 y 10 cm aproximadamente y que conserva la impresión de una hoja completa.

Descripción morfológica: Hoja simple y peciolada marginalmente, con una talla laminar micrófila de 522 mm² de área laminar y un radio L:W de 5.8:1.2 cm. Hoja asimétrica de forma lanceolada con una base asimétrica en cuanto a amplitud e inserción del peciolo. Margen dentado. La base presenta un ángulo agudo de 55° con una forma decurrente (Fig. 16). El ápice de la lámina es agudo con 50°, sin embargo la forma no puede ser determinada debido a su preservación.

La venación primaria es pinnada, muy marcada. La venación de segundo orden es de tipo semicraspedódromo. El curso de la vena secundaria menor es semicraspedódromo. La variación de ángulo de las venas secundarias es consistente. La unión de las venas secundarias respecto a la vena media es excurrente. Las venas terciarias son reticuladas al azar. Las venaciones de cuarto, quinto y sexto orden son reticuladas al azar (Fig. 17).

Afinidad: Debido a la presencia del diente salicoide en el morfotipo, se relaciona de manera directa con Salicaceae y más específicamente con el género *Salix*. Presenta además otros caracteres que la direccionan específicamente con especies como *Salix bonplandiana* (Figura 18-B), la cual presenta una lámina lanceolada, margen dentado, base convexa, ligeramente decurrente, y venación de segundo orden semicraspedódroma. Sin embargo, no coincide del todo con el

último carácter debido a que el curso que toma antes de llegar al margen es muy agudo comparándolo con el ángulo de las venas de segundo orden en el morfotipo fósil. Por otro lado, existen también algunas especies que aunque comparten algunos caracteres con el fósil como la presencia de un margen dentado, asimetría laminar, segundo orden de venación semicraspedódromo, no coinciden

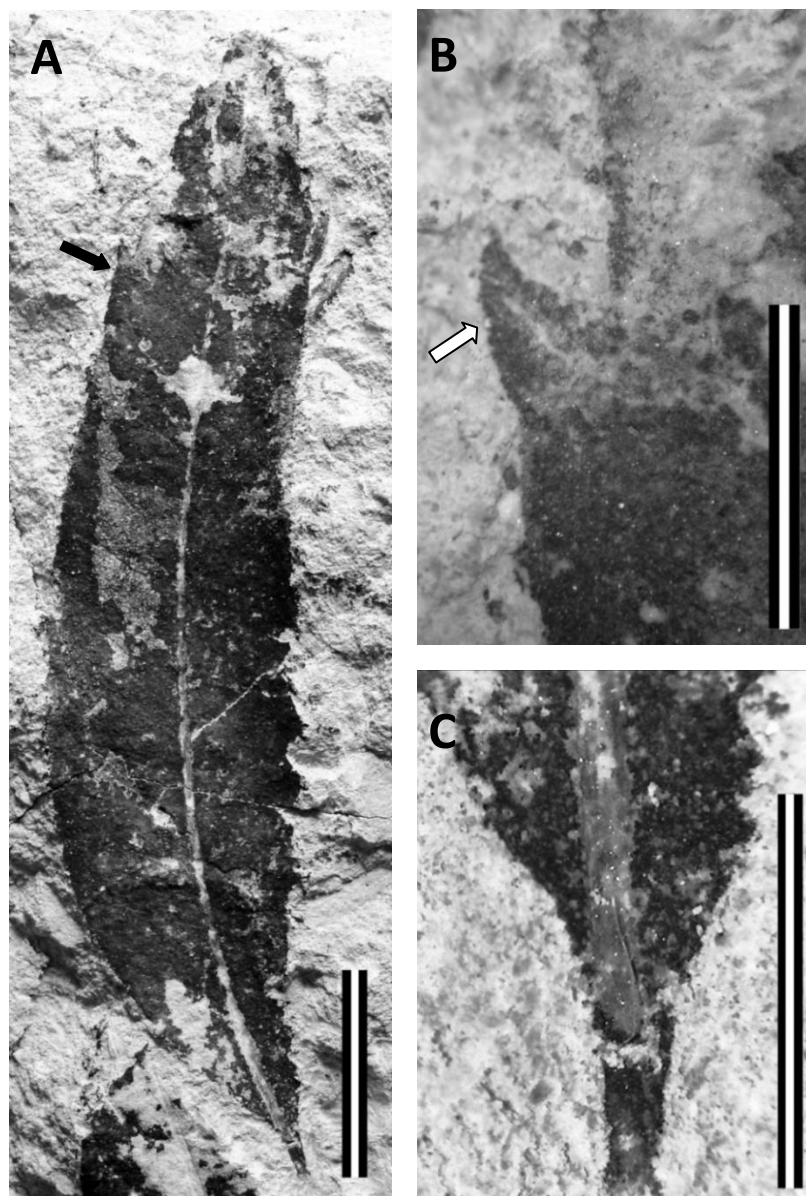


Figura 16. *Salix* sp. (Morfotipo BUAPAL 1919). **A.** Forma lanceolada de la lámina, Margen dentado (Flecha negra) (E= 1cm). **B.** diente de tipo salicoide, venación de

segundo orden semicraspedódromo (E= 2mm) **C.** Base con forma decurrente (Flecha blanca) (E= 5mm).

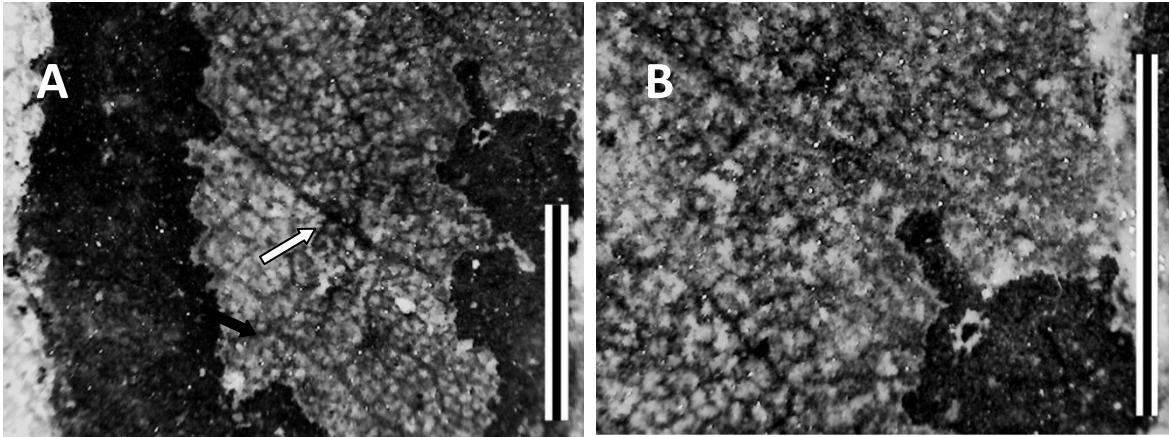


Figura 17. *Salix* sp. (Morfortipo BUAPAL 1919). **A.** Venación de segundo orden (Flecha blanca), Venas terciarias reticuladas al azar (Flecha negra) (E= 2mm). **B.** Venaciones de cuarto, quinto y sexto orden reticuladas al azar (E= 2mm).

con la forma de la base que en la mayor parte de las especies de *Salix* es convexo. Algunos ejemplos son *S.amygdalina*, *S. cordata*, *S. caroliniana* (Fig. 18A) y *S. aeuroginosa* que además presenta órdenes superiores de tipo reticulado y venas intersecundarias.

Salix babylonica, es muy parecida al ejemplar porque tiene una forma lanceolada, margen dentado, base con forma decurrente, venación secundaria semicraspedódroma, con múltiples venas intersecundarias, venación de tercer orden percurrente opuesto o percurrente mixto.

Una de las especies con las que se le ha encontrado un mayor parecido es *Salix amygdaloides* (Fig 18C) por poseer una forma laminar lanceolada, dientes de primer orden con sinus redondeado, venación de segundo orden broquidódromo



Figura 18. Algunos ejemplos de especies de *Salix*: **A.** *Salix caroliniana*. Colector: Benjamin F. Bush. Número de colección: 534. Fecha: 10 de Junio de 1896. Lugar: Estados Unidos. Missouri, Jackson. MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM (MO). Tiene margen dentado (Flecha superior negra), base convexa (Flecha inferior negra), segundo orden semicaspedródomo (Flechas blancas) (E= 1cm). **B.** *Salix*

bonplandiana. Colectores: Josiah Gregg. Número de colección: 767. Fecha: 02 de Mayo de 1849. Lugar: Mexico, Michoacán, Zinapécuaro. MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM (MO). Presenta margen dentado (Flecha superior negra), base convexa-decurrente (Flecha inferior negra), segundo orden semicaspedódromo (Flechas blancas) (E= 1cm). C. *Salix amygdaloides*. Colector: John Davis. Número de colección: 1416. Fecha: 14 de Octubre de 1911. Lugar: estados Unidos. Missouri, Ralls. MISSOURI BOTANICAL GARDEN HERBARIUM (MO). Posee dientes con sinus redondeado (Flecha superior negra), segundo orden broquidódromo fuerte (Flechas blancas), base de tipo convexo-cuneada (Flecha inferior negra) (E= 1cm) (Tomado de Tropicos.org).

muy marcado, venación terciaria y de órdenes superiores de tipo reticulado con una aelolación muy bien desarrollada, sin embargo posee una base de tipo convexa-cuneada. *Salix gooddingii* también presenta características compatibles con el fósil como la presencia de una base decurrente, margen dentado, presentando un solo orden con un espaciado constante a lo largo de la lámina y que aumenta al llegar a la base. Segundo orden de venación semicraspedódromo, con arcos bien marcados como en el fósil, el resto de los órdenes es reticulado con un espaciado entre las intercostales secundarias regular y angosto, puede presentar venas intersecundarias. *Salix arbutifolia*, muestra una base decurrente, segundo orden de venación semicraspedódromo bien marcado, un tercer orden de venación percurrente opuesto recto, con los órdenes superiores de venación reticulados.

EUDICOTILEDÓNEAS
SUPERROSIDAE, ROSIDAE FABIDAE APG IV, 2016
Orden FAGALES de Engl., 1892
Familia FAGACEAE de Dumort., 1829

Género *Quercus* L., 1753
Especie *Quercus* sp.

Holotipo: BUAPAL 1909-B. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Paratipo: BUAPAL 1909. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de la capital del estado, coordenadas 19° 20' 33" Norte y 98° 13' 18" Oeste

Edad: Mioceno medio entre 15.2 y 12.3 Ma

Descripción del fósil: El sedimento está compuesto por arenas medias con intercalación de lutitas. Roca rectangular cuyos lados miden 11, 14, 9, y 11 cm aproximadamente y que conserva la impresión de dos hojas, una de ellas completa, la otra está semicompleta.

Descripción morfológica: Hoja simple, peciolada marginalmente, con una talla laminar micrófila de 1189.5 mm² y un radio laminar L:W de 6.1:2.6 cm². Hoja simétrica de forma oblongo-elíptica, margen entero, presenta una base asimétrica (Fig. 19A) en cuanto a su amplitud y un ángulo obtuso de 98° grados, con dos formas diferentes en cada costado; de derecha a izquierda es convexa y convexo-redondeada. El ángulo del ápice es agudo y no se conserva del todo. El margen es entero.

La venación de primer orden es de tipo pinnada, con la vena fuertemente marcada. La venación de segundo orden es broquidódroma marcada (Fig. 19B), el curso de la vena menor secundaria es broquidódromo. El espaciado entre las venas secundarias es irregular y su ángulo de variación respecto a la vena media es inconsistente. Su unión con la vena media es decurrente. Presenta una vena intersecundaria que va paralela a las intercostales secundarias y con menos del 50% de la subyacente secundaria. La venación intercostal terciaria es opuesta percurrente recta (Fig. 19C) con un ángulo obtuso respecto a la vena media. La variabilidad de ángulo entre las venas intercostales terciarias es consistente. Las venas terciarias epidemiales son percurrentes opuestas con un curso admedial ligeramente obtuso a la vena media, y un curso exmedial ligeramente basiflexado. La venación de cuarto orden es reticulada regular (Fig. 19D) en las regiones visibles.

Afinidad: La presencia de características como lo es una hoja simple, de talla media, simétrica, con margen entero, venación de primer orden de tipo pinnada y segundo orden broquidódromo coinciden con las familias Proteaceae, Berberidaceae, Polygonaceae, Saxifragaceae, Meliaceae, Balsaminaceae, Salicaceae, Boraginaceae y Fagaceae. Además el fósil muestra una base convexo-redondeado, venación de segundo orden broquidódromo fuertemente marcado, tercer orden percurrente opuesto recto, caracteres que coinciden con Proteaceae; sin embargo, se diferencia en la forma de la lámina, ya que es elíptica, además la mayoría de los miembros de la familia no posee venas basales, y presenta numerosas venas intersecundarias. Berberidaceae tiene características

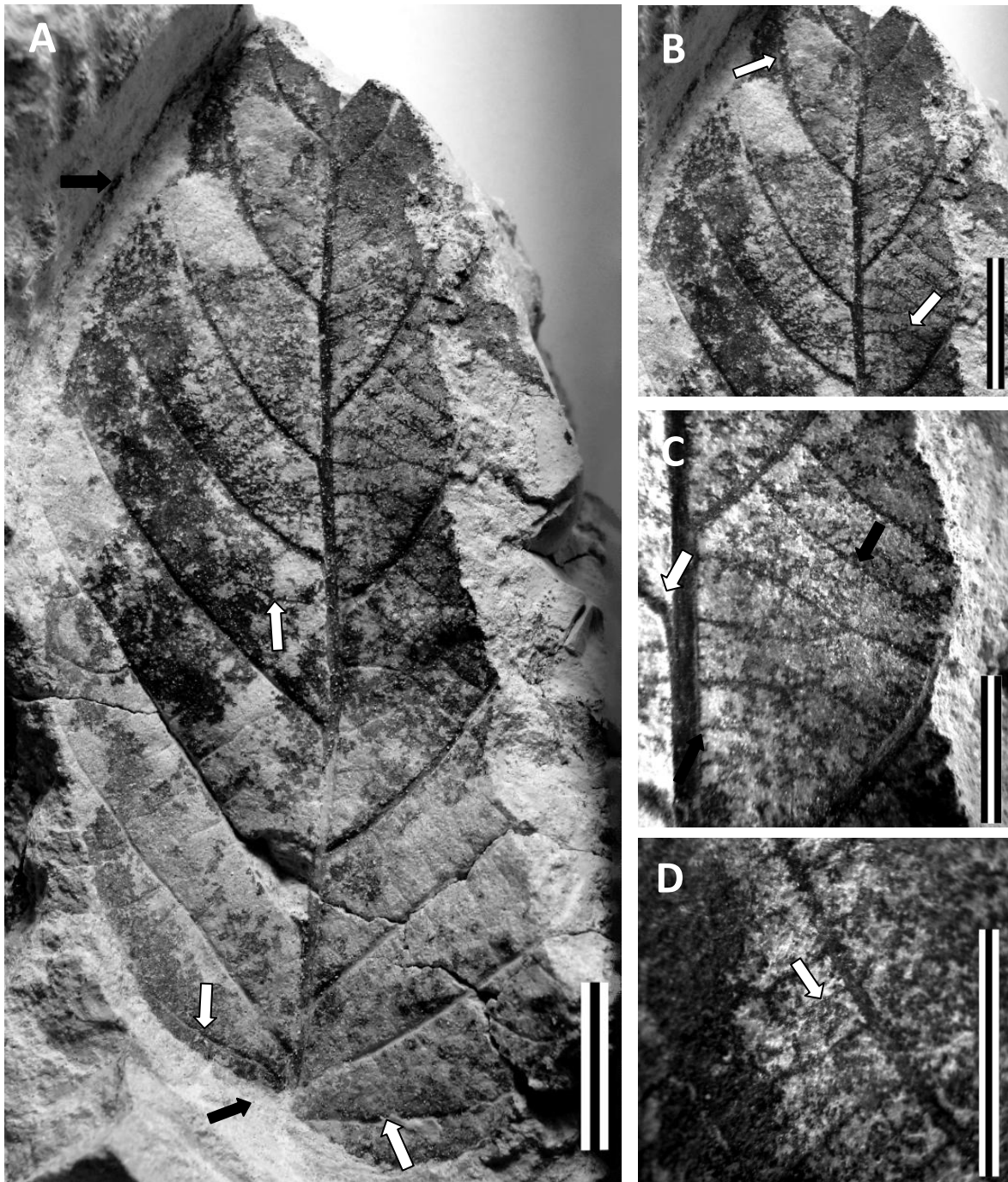


Figura 19. *Quercus* sp. (Morfotipo BUAPAL 1909-B). **A.** Margen entero (Flecha superior negra). Base asimétrica (Flecha inferior negra), dos venas basales secundarias (Flechas inferiores blancas). Vena intersecundaria (Flecha superior blanca) (E= 1cm). **B.** Venación de segundo orden broquidódroma marcada (Flecha blanca), venación epidemial terciaria percurrente opuesta (Flecha negra) (E= 1cm). **C.** Unión con la vena media decurrente

(Flecha blanca). Venación intercostal terciaria opuesta percurrente recta (Flecha negra)
(E= 5mm). **D.** Venas de cuarto orden reticuladas regularmente (Flecha blanca) (E= 5mm).

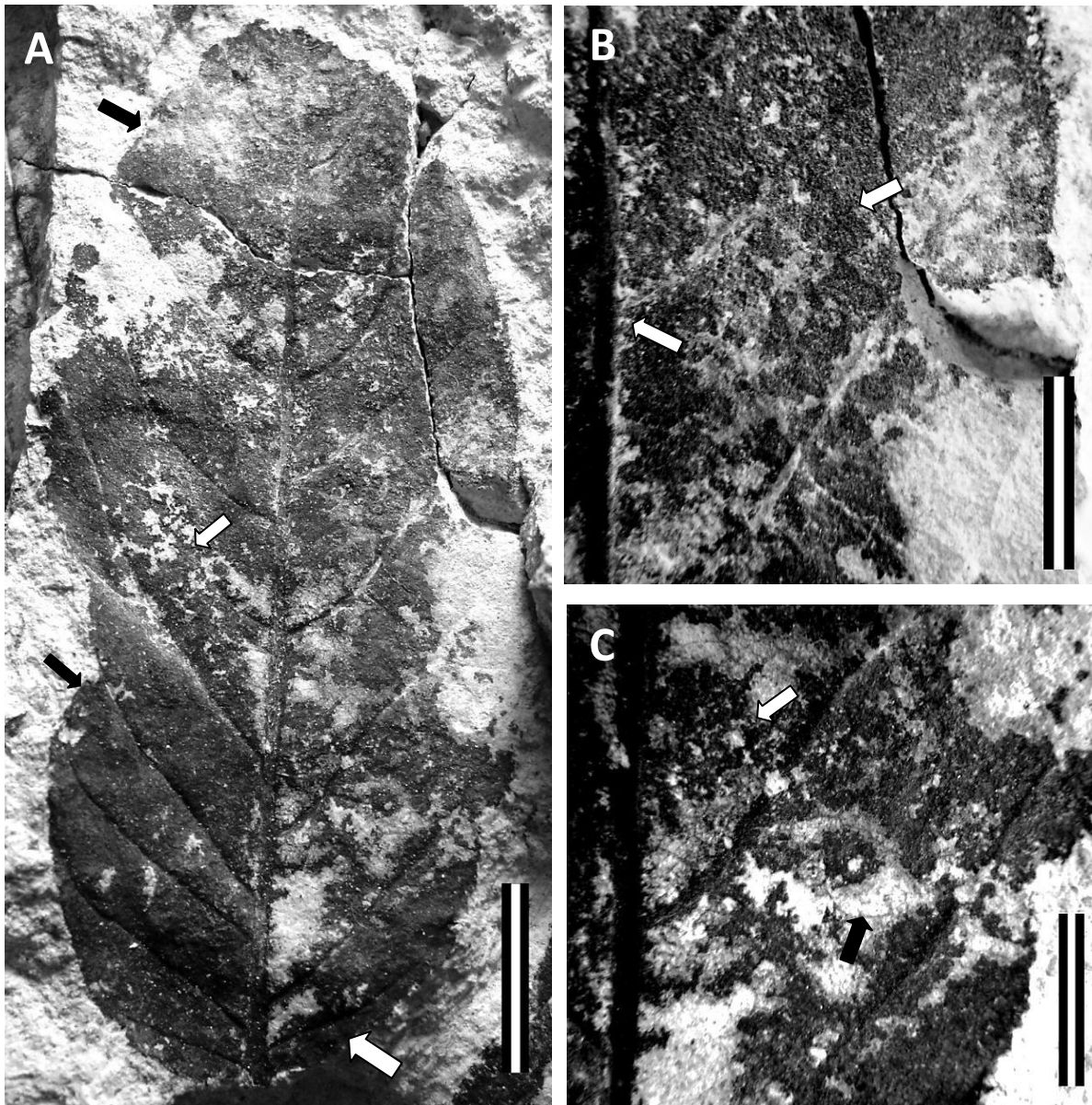


Figura 20. *Quercus* sp. (Paratipo BUAPAL 1909). **A.** margen entero (Flecha superior negra), vena intersecundaria (Flecha superior blanca), venación de segundo orden brochidódroma marcada (Flecha inferior negra), base asimétrica (Flecha inferior blanca) (E= 1 cm). **B.** Venación intercostal de tercer orden percurrente opuesta recta (Flecha superior), Unión con la vena media decurrente (Flecha inferior) (E= 1cm). **C.** Vena epidemial terciaria (Flecha blanca), venación de cuarto orden reticulada (Flecha negra) (E= 5mm).

parecidas a la muestra fósil como la base convexo-redondeada y segundo orden broquidódromo fuertemente marcado, además de las características previamente señaladas para las familias y el fósil. Por otro lado, posee una alta variedad de formas laminares, el margen que presentan es en su mayoría dentado, la venación de tercer orden es reticulada regular, y la venación de segundo orden, aunque es broquidódroma, muestra arcos que se cierran a poco menos de la mitad de la amplitud total de la lámina, de manera que descarta alguna afinidad. Polygonaceae presenta una base convexo o redondeado, forma laminar elíptica, oblonga u ovada, segundo orden broquidódromo fuertemente marcado, tiene plantas con venación de tercer orden que va de reticulado al azar a mixto, aunque en algunos casos es percurrente opuesto como en *Xanthophyllum heteropleurum* Chodat y *Xanthophyllum subglobosum* Elmer, sin embargo, el ángulo que tienen con respecto a la vena media es perpendicular y no coincide con el morfotipo por lo que se excluye su afinidad. Saxifragaceae y Meliaceae coinciden en base convexo-redondeado, forma oblonga o elíptica y segundo orden broquidódromo fuertemente marcado, pero ambas familias tienen una venación de tercer orden de tipo percurrente mixta, razón por la cual se descarta cualquier afinidad. Balsaminaceae posee un tercer orden percurrente opuesto recto y forma elíptica, además de los caracteres mencionados al principio; no obstante, se excluye debido a la numerosa cantidad de venas intercostales a lo largo de la lámina, su base también difiere al ser convexa o decurrente, así como su margen que tiende a ser dentado. Salicaceae tiene géneros con venación de tercer orden de tipo percurrente opuesto recto, una base convexa o redondeada, además del tipo de margen y talla; no obstante, difiere en la venación de segundo orden que tiende a

ser broquidódromo débil, además de la forma laminar que es predominantemente lanceolada u ovada, y la presencia de dientes. Boraginaceae cuenta con algunos miembros que parecen encajar con las características de nuestro ejemplar fósil, dentro de las especies que podemos citar son: *Cordia insignis* Chamisso que presenta una forma laminar elíptica, venación de tercer orden percurrente opuesto recto, las venas epidemiales de tercer orden son percurrentes opuestas y el cuarto orden de venación es reticulado regular; sin embargo, el segundo orden de venación es eucamptódromo, curvándose excesivamente antes de llegar a la vena media, razón por la cual queda descartada. Mientras que *Cordia tetrandra* Aublet también se encontró algunas coincidencias tales como forma elíptica, una base ligeramente asimétrica y de forma convexa, segundo orden de venación en su mayoría eucamptódromo, aunque también puede presentar un patrón broquidódromo marcado. Por otro lado, presenta una combinación de características no encontradas en el fósil como es variabilidad en cuanto a la forma alargada de la lámina, un tercer orden de venación percurrente mixto formando un ángulo respecto a la vena media de tipo perpendicular a ligeramente obtuso y cuarto orden reticulado al azar. Finalmente, respecto con Fagaceae presenta características encontradas en el fósil como es la presencia de una venación de segundo orden que va de craspedódromo a broquidódromo fuertemente marcado con una distribución a lo largo de la lámina inconsistente, venación de tercer orden percurrente opuesto y venación de cuarto orden de tipo reticulado. A pesar que Fagaceae presenta una alta variabilidad en su forma laminar, existen algunos miembros de la familia que exhiben la mayoría de los patrones consistentes con el fósil, entre los que podemos citar con: *Quercus*

elliptica Née, *Quercus opaca* Trelease, *Quercus polymorpha* Candolle (Fig. 21) y *Quercus laeta* Liebmann. Estos dos últimos han encontrado más similitud con otros rasgos además de la venación de primer y segundo orden. *Quercus laeta* coincide en los patrones como es tamaño de la lámina que puede ser micrófilo a notófilo, venación de tercer orden percurrente opuesto con un ángulo respecto a la vena media que va de obtuso a perpendicular y el cuarto orden de tipo reticulado; sin embargo posee caracteres inconsistentes con la muestra descrita como los márgenes crenados, dentados o revolutos, forma laminar ovobada u oblonga, segundo orden de venación craspedódromo o semicraspedódromo, con unión a la vena media de tipo excurrente. Por otra parte, *Quercus polymorpha* (fig. 21) coincide en caracteres como la base asimétrica de forma redondeada, tamaños que van de micrófilos a notófilos, segundo orden broquidódromo fuerte, espaciado irregular en toda la lámina con dos venas basales, unión con la vena media de tipo decurrente, venación epidemia de tercer orden percurrente opuesta. No obstante, *Q. polymorpha* puede presentar otros caracteres distintos a los descritos en el fósil como la presencia de una lámina asimétrica, con una forma variable, a veces lobulada, sobre todo en la región más distal. Puede también ser cordado de la base. Aunque el fósil cuenta con venación intersecundaria, no es tan constante como en esta especie, la variación de ángulo de las venas de segundo orden incrementa proximalmente, la venación de tercer orden es percurrente mixta, y la venación de cuarto orden que es reticulado irregular. Es debido a estos caracteres que se propone una nueva especie para *Quercus*.

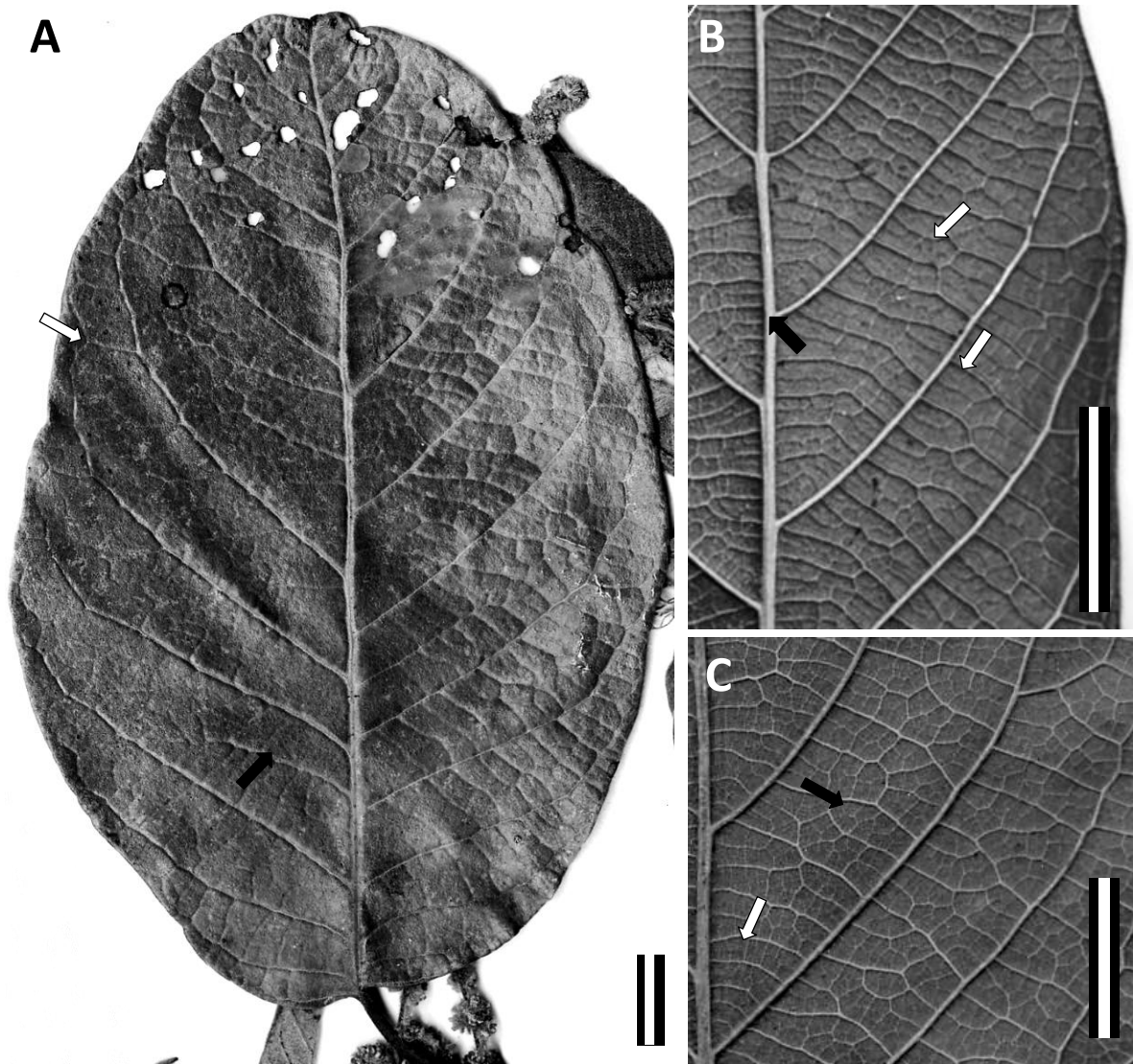


Figura 21. Hoja de *Quercus polymorpha*. Colector: George S. Hinton. Número de colección: 20180. Fecha: 27 de Febrero de 1990. Lugar: Mexico, Nuevo León, Rayones. **A.** Venación de segundo orden broquidódroma (Flecha blanca), venación intersecundaria (Flecha negra) (E= 1cm). **B.** Unión con la vena media decurrente (Flecha negra), venación intercostal de tercer orden percurrente mixta (Flechas blancas) (E= 1cm). **C.** Venación epidemia de tercer orden percurrente opuesta (Flecha blanca), venación de cuarto orden reticulada (Flecha negra) (E= 1cm) (Tomado de Tropic.org).

EUDICOTILEDÓNEAS

Orden: Fabales

Familia: Insertae sedis

Holotipo: BUAPAL 1943. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Paratipos: BUAPAL 1941, BUAPAL 1459, BUAPAL 1158, BUAPAL 521, BUAPAL 679, BUAPAL 869, BUAPAL 647. Colección de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de la capital del estado, coordenadas 19° 20' 33" norte y 98° 13' 18" oeste San Esteban Tizatlán

Edad: Mioceno medio entre 15.2 y 12.3 Ma

Descripción del fósil. El sedimento está compuesto por arenas medias con intercalación de lutitas. Roca que mide aproximadamente 11 cmm de largo, la región más angosta mide 5 cmm y la más ancha 9 cm, conserva la impresión de una hoja semicompleta que conserva el 75% de la lámina foliar, no presenta el ápice.

Descripción morfológica: Hoja simple, peciolada con una posición marginal del peciolo. La talla laminar es de 1785 mm² entrando a la categoría de hoja micrófila, el radio laminar L:W es de 7:3.4 cm. La forma de la lámina es elíptica y asimétrica. La base es ligeramente asimétrica y de forma convexa. Presenta un margen entero. El ángulo de la base es agudo con 60° y la forma que presenta es convexa.

Venación de primer orden pinnada, muy bien marcada. La venación de segundo orden es eucamptódroma con un espaciado intercostal decreciendo proximalmente. La vena menor secundaria es broquidódroma. La variación de ángulo de la venación de segundo orden respecto a la vena media es uniforme y su unión con la vena media es decurrente. Presenta venación marginal de tipo fimbrial. Venación intercostal de tercer orden percurrente opuesto recta con un ángulo obtuso respecto a la vena media y un ángulo entre venas terciarias de tipo consistente. Las venas epidemiales de tercer orden son percurrentes opuestas con un curso en la porción admedial ligeramente obtuso a la vena media y un curso en la porción exmedial paralelo a las venas intercostales terciarias. Las venas terciarias externas están ausentes. La venación de cuarto orden es reticulada regular (Figura 22).

Afinidad: Algunos caracteres encontrados en el fósil como la composición simple, la venación de primer orden de tipo pinnado, talla micrófila y margen entero están presentes en las familias Boraginaceae, Balsaminaceae, Begoniaceae, Fabaceae, Cornaceae, Fagaceae, Polygonaceae, Proteaceae, Saxifragaceae y Salicaceae. Begoniaceae no presenta ninguna característica que coincida con el morfotipo; tiene hojas con una marcada asimetría laminar, una base cordada y la venación secundaria es craspedódroma en su mayoría. Por otro lado Saxifragaceae tiene una forma laminar dominante ovada aunque también puede ser elíptica, sin embargo es lo único que la relaciona con el fósil ya que posee márgenes dentados, una base cordada, ápice convexo, primer orden de venación conformado en su mayoría por palmado palinactinódromo, segundo orden

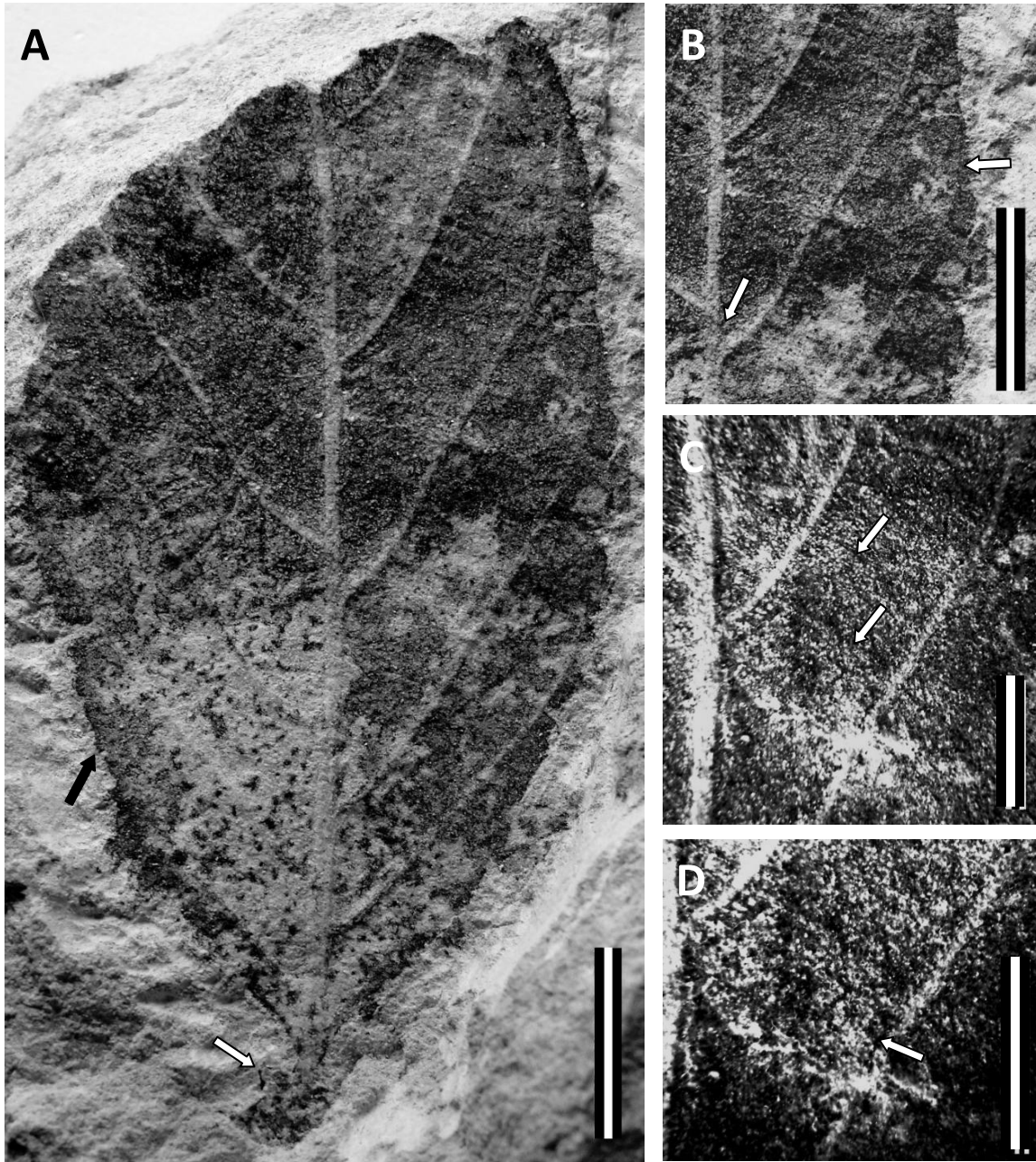


Figura 22. Morfotipo BUAPAL 1943. **A.** Pecíolo prominente, en posición marginal (Flecha blanca), lámina con margen entero (Flecha negra) (E=1cm). **B.** Venación de segundo orden tipo eucamptódroma (Flecha blanca superior), unión con la vena media decurrente (Flecha blanca inferior) (E= 1cm). **C.** Venación de tercer orden percurrente opuesto recta (Flechas blancas) (E= 5mm). **D.** Venación de cuarto orden reticulado regular (Flecha blanca) (E= 5mm).

craspedódromo o semicraspedódromo y tercer orden reticulado. Para la familia Polygonaceae sólo se encontró similitud en la base convexa y los márgenes enteros; por otro lado, la mayoría de las formas laminares son ovadas, el ápice acuminado o convexo, segundo orden broquidódromo, con muchas venas intersecundarias, tercer orden de venación que percurrente opuesto sinuoso o reticulado con un ángulo obtuso respecto a la vena media. Balsaminaceae también quedó descartado al mostrar sólo dos caracteres relacionados que fueron la forma laminar elíptica u ovada y la base decurrente convexa o cóncava, el resto de las características en esta familia no son compatibles con el morfotipo descrito como los ápices acuminados, el margen dentado, puede presentar venación de segundo orden craspedódromo o semicraspedódromo, la venación de tercer orden es variable, siendo más común el tipo reticulado y percurrente mixto. Proteaceae tiene láminas de forma elíptica en su mayoría aunque también pueden ser oblongas, una base decurrente, cunada o convexa y un margen entero o dentado, estas características podrían encajar con el morfotipo BUAPAL 1943 de no ser por el resto de los patrones que presenta dicha familia como la dominancia del ápice redondeado o acuminado, segundo orden de venación broquidódromo, con presencia de varias venas intersecundarias y venación de tercer orden de tipo percurrente alterno, percurrente mixto o ramificado con un ángulo obtuso respecto a la vena media, Salicaceae tiene ejemplares con forma laminar elíptica, base convexa, ápice acuminado, segundo orden broquidódromo o eucamptódromo, de margen dentado o entero; lo que la diferencia del ejemplar descrito es la distribución de las venas de segundo orden a lo largo de la lámina y el tercer

orden que es percurrente mixto en su mayoría, con un ángulo obtuso respecto a la vena media.

Cornaceae, Fagaceae, Boraginaceae y Fabaceae han coincidido con más patrones para el morfotipo descrito. Cornaceae por un lado cuenta con láminas de formas en su mayoría elíptica u ovada, bases convexas o redondas, el carácter más diagnóstico de Cornaceae es el segundo orden de venación eucamptodromo, venación de tercer orden percurrente opuesto recto o percurrente opuesto sinuoso con un ángulo perpendicular en su mayoría, aunque algunos de sus integrantes presentan un ángulo agudo respecto a la vena media; también dominan otros patrones como el ápice acuminado. Fagaceae puede tener una alta variación de formas laminares, pero predominan las formas elípticas y oblongas, la mayoría de las bases tiene forma convexa o cordada, de margen entero, segundo orden broquidódromo o eucamptódromo, tercer orden que puede ir de percurrente mixto a percurrente opuesto recto, con un ángulo obtuso respecto a la vena media. Otros caracteres que posee son el ápice acuminado, convexo o redondeado, con presencia de venación intersecundaria. Boraginaceae coincide con fósil en cuanto a la forma que es elíptica en su mayoría, base entre convexa o cunada, el margen que predomina es entero, segundo orden de venación eucamptódromo o broquidódromo, tercer orden percurrente opuesto recto, sinuoso o percurrente mixto con un ángulo respecto a la vena media que puede ser obtuso o perpendicular, ápice acuminado. Fabaceae coincide también con el morfotipo BUAPAL 1943 al poseer una forma laminar dominante elíptica, seguido por la ovada; bases en su mayoría convexas o redondas; ápices acuminados, redondos,

convexos o rectos; de margen entero; presentan un primer orden que puede ser pinnado o campilódromo, entre otros; segundo orden broquidódromo o eucamptódromo; aunque existen varios ejemplares con venación intersecundaria no es un carácter diagnóstico para esta familia; tercer orden en su mayoría conformado por un patrón percurrente mixto con un ángulo perpendicular u obtuso respecto a la vena media, aunque el patrón reticulado puede estar presente en gran parte de sus integrantes. A pesar de que la familia Fabaceae no presenta tantos caracteres afines al ejemplar fósil como las tres anteriores familias, existe un género con el que comparte gran mayoría de ellos: *Tachigali costaricensis* Zamora-Villalobos y van der Werff (figura 23), que al igual que el ejemplar fósil presenta una ligera asimetría laminar, su forma elíptica, la venación de segundo orden de tipo broquidódromo débil, la venación de tercer orden percurrente opuesto recto y la venación de cuarto orden de tipo reticulado. No obstante, muestra incompatibilidad en otros rasgos como la forma de la base, que es marcadamente asimétrica en *T. costaricensis* y la forma del peciolo, que a diferencia del morfotipo estudiado que tiende a engrosar (figura 22A), en esta especie el grosor del peciolo es constante.

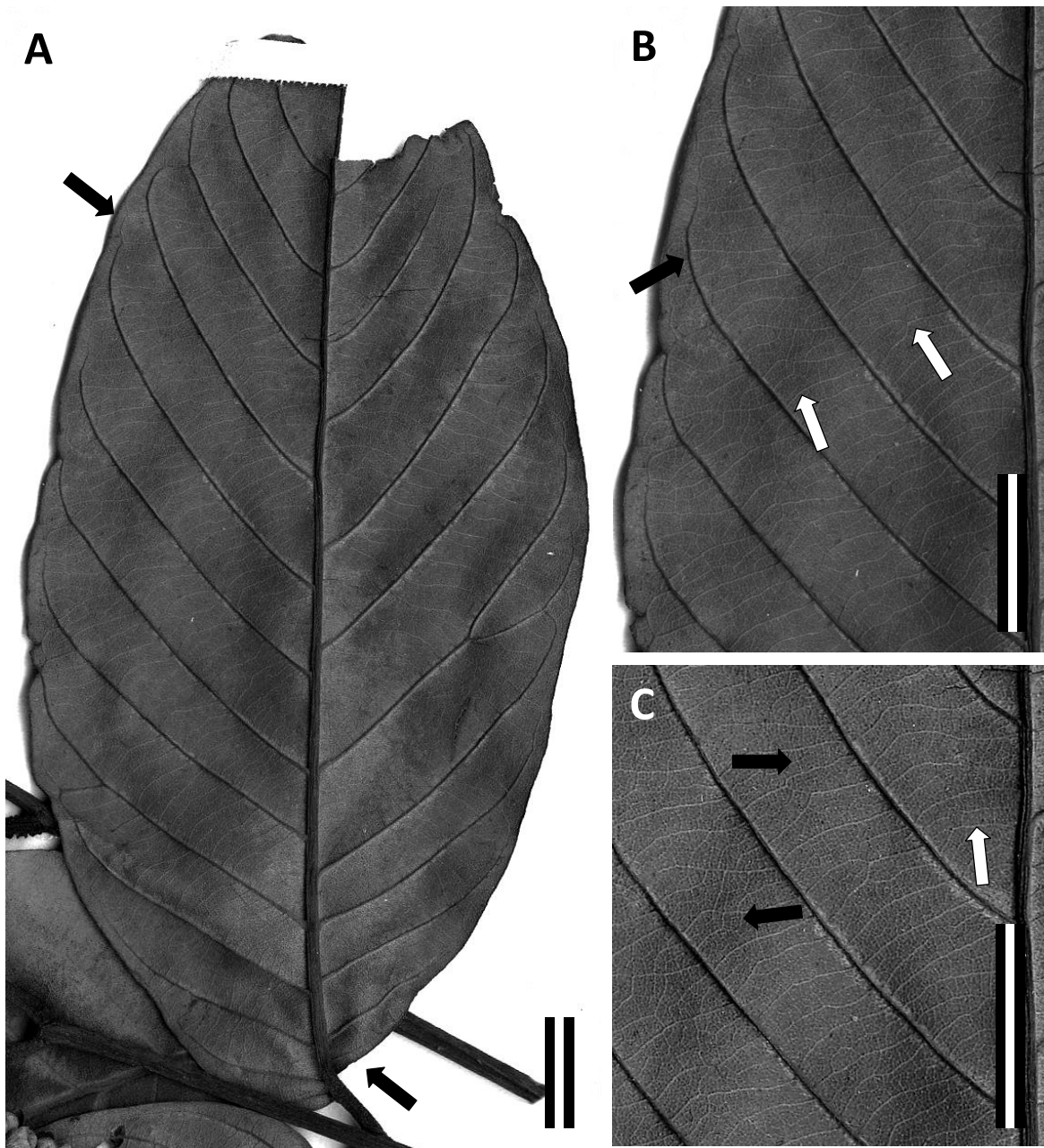


Figura 23. Hoja de *Tachigali costaricensis*(Fabaceae). Colectores: Nelson Zamora y Luis J. Poveda-Álvarez. Número de colección: 1555. Fecha: 07 de Junio de 1989. Lugar: Costa Rica, Alajuela, San Carlos. **A.** Margen entero, de forma elíptica (Flecha superior), base convexa y peciolo alargado (E= 1cm). **B.** Venación de segundo orden eucamptódroma (Flecha negra), venación intercostal de tercer orden percurrente mixta (Flechas blancas) (E= 1cm). **C.** venación epidemia de tercer orden percurrente alterna (Flecha blanca), venación de cuarto orden reticulado (Flechas negras) (E= 1cm) (Tomado de Tropic.org).

DISCUSIÓN

Las hojas de angiospermas recolectadas y descritas en este nuevo estudio para San Esteban Tizatlán, en Tlaxcala, ayudan a ampliar aún más el conocimiento de las floras miocénicas del centro del país, obteniendo una ubicación taxonómica más precisa a partir de la descripción del material fósil mediante el uso de la arquitectura foliar y su posterior comparación con plantas actuales. Las características observadas en cada uno de los cinco ejemplares fósiles estudiados permiten saber si existe alguna relación con los ejemplares mostrados en investigaciones anteriores de la localidad (Domínguez de la Torre, 2013; Hernández-Damián, 2010; Zayas-Ocelotl, 2010; Zayas-Ocelotl *et al.*, 2014). A partir de su comparación, se concluye que los ejemplares seleccionados en este escrito pertenecen a especies diferentes. De tal manera que se cuenta actualmente con una diversidad fósil de 26 distintos morfotipos de hojas de angiospermas para la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala: de los cuales, trece morfotipos descritos fueron identificados por parte de Hernández-Damián (2010), aunque sólo algunas se ubicaron en algún género *Rhamnus* y *Karwinskia* dentro de Rhamnaceae, *Notopogia* y *Cyrtocarpa* dentro de Anacardiaceae, y *Lonchocarpus* (Fabaceae), que más tarde se estableció como *Lonchocarpus miocenicus* (Hernández-Damián *et al.*, 2016); además de otros seis morfotipos descritos y direccionados a las familias Berberidaceae, Cornaceae, Lamiaceae, Meliaceae, Phytollacaceae, y Salicaceae (Zayas-Ocelotl, 2010); de los cuales tres se llevaron a una ubicación taxonómica más precisa y proponiendo dos especies nuevas para la ciencia, *Guarea tizatlanis* (Meliaceae), y *Petiveria rosamedinasis*

(Phytolaccaceae), así como un nuevo registro de *Salix* sp. (Salicaceae); dos morfotipos descritos e identificados por Domínguez de la Torre (2013) siendo *Abaremak* (Fabaceae) y *Pithecellobium* (Fabaceae); y cinco nuevos morfotipos descritos en este trabajo, cuatro de ellos reconocidos como *Chamaecrista* sp. (Fabaceae), *Tetracera* sp. (Dilleniaceae), *Salix* sp. (Salicaceae) y *Quercus* sp. (Fagaceae) y un quinto con afinidad incierta. La familia con mayor cantidad de integrantes es hasta el momento Fabaceae que tiene cuatro especies (*Lonchocarpus miocenicus*, *Abaremak* sp., *Pithecellobium* sp. y *Chamaecrista* sp.); seguido por Salicaceae con el género *Salix* con dos especies.

Es importante mencionar que al momento de hacer la descripción de los ejemplares se tuvieron algunas dificultades, por ejemplo, la fragmentación de varios morfotipos, además de una escasa preservación de los patrones de venación que pudo deberse a factores tales como el proceso tafonómico, esto es las condiciones durante la deposición del fósil. Por ejemplo, para el Holotipo BUAPAL 1928, se encontraron paratipos que aparecen incompletos parcialmente o que conservan solamente la base o el ápice; debido a que el material tipo carece de ápice, los fósiles que conservan aislada la región apical (BUAPAL 528, 813, 538, 1922 y 393-A) permitieron una reconstrucción más completa quedando de esta manera un ápice asimétrico con forma ligeramente convexa; el fragmento de base más grande dentro de los paratipos (BUAPAL 393-B), el cual conserva también el diámetro máximo de la hoja, presentó una longitud de 3.5 cm y un diámetro de 2.5 cm. En el Holotipo BUAPAL 1941-B no se encontraron paratipos completos, sólo fragmentos parciales, los cuales se llegaron a relacionar con el

holotipo por el espaciado de las venas secundarias, y la venación terciaria y cuaternaria, en los fragmentos que preservaron dichos órdenes de venación. El morfotipo BUAPAL 1919 cuenta con paratipos incompletos, además, tanto en los paratipos como en el holotipo existe una escasa preservación de las venas, así como de dientes en las regiones conservadas del margen. Para el Holotipo BUAPAL 1909-B se ha conservado parcialmente, ya que le falta el costado derecho de la lámina, conservando de esta parte sólo una porción de la base, misma que muestra una marcada asimetría; su único paratipo, el morfotipo BUAPAL 1909, no cuenta con un ápice bien conservado, razón por la que no se hizo un estimado más preciso de este carácter. En el morfotipo BUAPAL 1943 se localizaron cuatro paratipos de los cuales uno (BUAPAL 1941) muestra gran parte de la lámina, a excepción del ápice, pero no mantiene los órdenes de venación más altos; el resto del material conserva solo el centro de la lámina, de tal manera que no se pudo determinar la región distal del fósil. de la Torre (2013) señala que aunque gran parte del material que se ha estudiado en la localidad presenta una talla micrófila, es posible que se tratara del material con mayores posibilidades para fosilizar, ya que las tallas más grandes pudieron haber sufrido fragmentación y las hojas más pequeñas por lo regular tienen obstáculos de transporte; esto puede ser posible ya que aunque existe una gran cantidad de fósiles de hojas recolectados para la localidad, la mayoría están fragmentadas, lo que significa menores posibilidades de conservación independientemente del tamaño.

En cuanto a los ejemplares fósiles reconocidos en este trabajo, resulta importante considerar los registros previos para cada taxón reconocido. *Chamaecrista*

actualmente tiene cerca de 41 especies en México (Irwin y Barneby, 1978. Barneby, 2003). Cuenta con dos registros paleontológicos para México, el primero corresponde del Eoceno de la Formación La Carroza de la localidad de San José de la Popa, Nuevo León, mientras que el segundo del Oligoceno de la Formación Coatzingo, de la localidad de Los Ahuehuetes, Puebla, México, que registró 15 nuevas taxa de leguminosas mediante la descripción de los tipos de fruto y arquitectura foliar, incluyendo a *Chamaecrista* y resaltando la importancia de México, incluido dentro de América del Norte como un área importante de diversificación filogenética de plantas relacionadas con Europa, Asia, y África; idea que está bien complementada por el registro fósil y estudios filogenéticos (Calvillo-Canadell y Cevalloz-Ferriz, 2005). Otra investigación en Latinoamérica documentó la presencia de *Chamaecrista flexuosa* L. en Argentina durante el Mioceno tardío (Garralla *et al.*, 2012). Debido a que el género *Chamaecrista* presenta una sinonimia con el género *Cassia* (Tropicos.org, 2016), algunos estudios han designado sus muestras fósiles a dicho género, por lo cual se incluye el Sur de China, que también ha reconocido entre sus hallazgos a *Cassia oblonga* y *Cassia suffruticosa*, durante el Mioceno, que pueden ser relacionados con una estacionalidad marcada, altos niveles de calor y humedad, tanto para el sur de China como Europa (Yao *et al.*, 2011). También se tiene documentada la presencia de *Cassia phaseolites* en Kazakhstan durante el Oligoceno y Mioceno temprano, esta área en Eurasia central estuvo densamente forestada con temperaturas cálidas, árboles y arbustos caducifolios, con temperaturas medias anuales aproximadas de 15 °C, con precipitación media anual de 1000 mm (Brunch y Zhilin, 2006).

El Registro fósil de *Tetracera* no es muy extenso, la mayoría de los hallazgos se hicieron hace mucho tiempo, de tal manera que se ha recomendado revisar las identificaciones previas a 1970 (Dolph y Dilcher, 1979). Se han reportado hojas del Eoceno medio de Louisiana (Berry, 1916) y del Mioceno de California (MacGinitie, 1937) relacionadas con dicho género; posteriormente semillas parecidas a los géneros *Tetracera* y *Hibbertia* en el Eoceno temprano de Inglaterra fueron encontradas por Reid y Chandler (1933) y Chandler (1961). También se han descrito hojas de esta familia para el Cretácico tardío, pero no es fácil relacionarlas con géneros actuales (Benton 1933). Sólo existe un trabajo reciente, que contiene un hallazgo para el género *Tetracera* en la localidad de Ixtapa, México, de hace 14 Ma aproximadamente; la hoja presentó características como una forma laminar elíptica-oblonga, venación craspedódroma, margen dentado y peciolo ancho en la base (Peralta-Medina, 2009). La distribución del género *Tetracera* en México en la actualidad se encuentra restringido a zonas de selvas semihúmedas, alcanzando altitudes de 80 a 700 msnm, pero encontrándose preferentemente a los 400 msnm. (Peralta-Medina, 2009).

Salicaceae se encuentra representada en México por al menos 10 especies. Se han reportado improntas de hojas de *Salix* y *Populus*, recolectados en la localidad de Los Ahuehuetes (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000), de estos mismos géneros, se han reportado con base en polen (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2006) del Oligoceno de la misma región, indicando que la familia, y en especial el género *Salix*, tiene presencia y diversidad desde hace aproximadamente 50 Ma. Zayas-Ocelotl *et al.* (2014) describe *Salix* para la localidad de San Esteban Tizatlán; sin embargo se

descarta la posibilidad de pertenecer a la misma especie mostrada en este trabajo ya que presenta marcadas diferencias como la lámina simétrica, margen entero, base cuneada, ángulo basal de 64°, venación de segundo orden broquidódromo débil, espacio entre venas secundarias asimétrico, sus ángulos son agudos, incrementándose hacia la base; venación de tercer orden percurrente mixto, incrementándose hacia la base, venación de cuarto orden percurrente, a diferencia del morfotipo descrito que tiene una lámina asimétrica, margen dentado, base con ángulo agudo de 55° y forma decurrente, segundo orden tipo semicraspedódromo con una variación de ángulo consistente, las venas terciarias son reticuladas al azar, las venaciones de cuarto, quinto y sexto orden son reticuladas al azar. Además, ecológicamente la familia Salicaceae aporta información sobre el ambiente. Actualmente esta familia se encuentra en zonas con clima templado, en bosques caducifolios y subperennifolios, asociados comúnmente a cuerpos de agua, por lo que su registro en Tlaxcala, amplía y refuerza hipótesis previas sobre el posible panorama de la vegetación que componía este sitio hace 15 millones de años (Zayas-Ocelotl *et al.*, 2014).

Respecto a *Quercus*, se tiene registros para México durante el Plioceno, con base en la arquitectura foliar, Velasco-de León y Ortiz-Martínez (2010), encontraron hojas de varias especies nuevas, nombrándolas como *Quercus amajensis*, *Q. cevalli*, *Q. curvensis*, *Q. grandensis*, *Q. hidalgensis*, *Q. ovatus* y *Q. rugosus*. Las impresiones fueron recolectadas en Hidalgo, en las localidades de Sanctorum y Los Baños, dentro de la Formación Atotonilco El Grande, sugiriendo que este tipo de vegetación también se vio favorecido por los diversos escenarios que se

produjeron al formarse la Faja Volcánica Transmexicana. Estrada-Ruiz *et al.* (2007), describieron tres tipos de madera fósil de la Formación Olmos, Coahuila, México. Los caracteres anatómicos de dos de ellos correspondieron a *Javelinoxylon* (Malvaceae) y *Quercinium centenoae* Estrada-Ruiz *et al.* (Fagaceae), mientras que la afinidad del tercero fue incierta (Fagaceae?, ahora Ericales, Wheeler y Lehman, 2009). *Quercinium centenoae*, representa el registro fósil más antiguo de Fagaceae en México (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007).

La mayoría de los organismos que forman parte del registro paleontológico de la localidad de estudio comparten caracteres que son predominantes para la región durante el Mioceno medio como los tamaños micrófilos (82%), los márgenes enteros (89%), la venación primaria de tipo pinnada (100%), la venación de segundo orden de tipo broquidódroma (42%) o eucamptódroma (39%), y venación de tercer orden de tipo percurrente (78%).

Peralta-Medina (2009) resalta dos factores determinantes en los climas tropicales: la talla laminar y la abundancia de organismos vegetales; mientras que Raup y Stanley (1978) indicaron que las hojas con márgenes enteros son comunes en los climas tropicales, en conjunto con los tamaños micrófilos a mesofilos. En la región de San Esteban Tizatlán se han descrito morfotipos en los que han dominado los tamaños micrófilos; además, como se ha visto, la presencia de 26 morfotipos diferentes sugiere una alta diversidad, considerando que los registros obtenidos mediante el estudio de fósiles representan un porcentaje mínimo de la riqueza vegetal y faunística total que se desarrolló originalmente en el pasado.

Estas evidencias refuerzan la idea de que en San Esteban Tizatlán durante el Mioceno medio presentó condiciones climáticas con una temperatura cálida y una precipitación abundante o constante, tal como lo indica Zayas-Ocelotl *et al.* (2014). Dichos datos coinciden con propuestas previas que describen en la zona de Panotla, Tlaxcala, una comunidad vegetal de aproximadamente 20 Ma parecida a una selva alta o mediana perennifolia, que prosperó a alturas menores a los 900 msnm, con una humedad de aprox. 2.000 mm y temperatura entre 20° y 25° C (Castañeda-Posadas, 2007; Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Castañeda-Posadas, 2010). Por otro lado, hay que tomar en cuenta que la localidad de San Esteban Tizatlán se encuentra unos metros arriba, lo cual también puede significar un tiempo geológico distinto. Además, Hernández-Damián (2010) y Domínguez de la Torre (2013) señalaron sobre sus muestras descritas que no se descarta la posibilidad de que el sitio fuera menos húmedo ya que los taxa registrados en sus trabajos correspondientes pueden crecer en zonas más secas. Esto último puede ser aplicado también a las muestras de *Salix*, ya que actualmente se encuentran en climas templados, asociados a cuerpos de agua (Zayas-Ocelotl *et al.*, 2014). Por lo tanto, aunque se sigue sustentando la idea de que las condiciones climáticas predominantes fueron cálidas, con una precipitación abundante, es necesario seguir haciendo trabajos en San Esteban Tizatlán, debido a que cada megafósil identificado representa una posibilidad de precisar el tipo de ambiente desarrollado en el pasado, además de aportar una perspectiva clara de cómo se ha dado el desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana y de qué manera ha transformado el paisaje de México.

CONCLUSIONES

Los ejemplares fósiles presentados en este estudio forman parte de la riqueza florística del Mioceno de Tlaxcala, que ahora, tomando en cuenta esta nueva aportación, suma un total de 26 ejemplares descritos y 15 identificados; de esta última cifra se deriva un total de 11 familias y 13 géneros diferentes, de los cuales tres se han establecido como especies nuevas (*Lonchocarpus miocenicus*, *Guarea tizatlanis* y *Petiveria rosamedinasis*). La familia con mayor cantidad de integrantes es hasta el momento Fabaceae que tiene 4 especies (*Lonchocarpus miocenicus*, *Abaremak* sp., *Pithecellobium* sp. y *Chamaecrista* sp.); seguido por Salicaceae con un género con dos especies.

La mayoría de los organismos comparten caracteres como los tamaños micrófilos (82%), los márgenes enteros (89%), la venación primaria de tipo pinnada (100%), la venación de segundo orden de tipo broquidódroma (42%) o eucamptódroma (39%), y venación de tercer orden de tipo percurrente (78%).

Se obtuvieron nuevos registros de plantas para la localidad de San Esteban Tizatlán, que fueron *Chamaecrista* sp. (Fabaceae), *Tetracera* sp. (Dilleniaceae), *Salix* sp. (Salicaceae) y *Quercus* sp. (Fagaceae). Además se encontraron dos nuevos registros de las familias Dilleniaceae y Fagaceae para la localidad, lo que incrementa el conocimiento que se tiene sobre la vegetación de esta zona hace 15 millones de años.

Aunque se sigue sustentando la idea de que las condiciones climáticas predominantes fueron cálidas, con una precipitación abundante o constante, es necesario seguir haciendo trabajos descriptivos en dicha región, ya que de ello depende la identificación precisa del ambiente desarrollado, además de aportar una perspectiva clara de cómo el desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana ha transformado el paisaje del centro de México, incluyendo su flora.

Literatura citada

Barneby, R. C. 2003. *Chamaecrista*. En: Stevens, W. D., Ulloa, C., Pool, A., Montiel, O. M. Flora de Nicaragua Introducción Gimnospermas y Angiospermas (Acanthaceae-Euphorbiaceae). Monographic Systematics of Botany. Missouri Botanical Garden, 85(1): 531-536.

Benton, M. J. 1933. The fossil record 2. Chapman and Hall, London. 845 Pp.

Berry, E. W. 1916. The flora of the Catahoula Sandstone. U. S. Geology Survey, 98: 227-251.

Biaggi, R.E. 1978. Palynology and Paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, Mexico. Tesis de Maestría. Walla Walla College. California, U.S.A. 92 pp.

Bruch, A. A. y Zhilin, S. G. 2006. Paleoclimate reconstruction from Miocene macroflora in Kazakhstan compiled from various publications. Suplemento en: Bruch, A. A y Zhilin, S. G. 2006: Early Miocene climate of Central Eurasia - Evidence from Aquitanian floras of Kazakhstan. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 248(1-2), 32-48.

Burnham, R. J. 1994. Patterns in tropical leaf litter and implications for angiosperm paleobotany. Review of Palaeobotany and Palynology, 81: 99-113.

Byng, J. W., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Judd, W. S., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E., Soltis, P. S. y Stevens, P. F. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 181: 1–20.

Calvillo-Canadell, L. 2005. Leguminosae del Eoceno y del Oligoceno de México: contribución al entendimiento histórico de su biodiversidad en el país. Tesis de Doctorado, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. 102 pp.

Calvillo-Canadell, L. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2005. A diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences*, 4: 671-692.

Castañeda-Posadas, C. 2004. Identificación de maderas terciarias en Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México. 66 pp.

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, Instituto de Geología. UNAM. 160 pp.

Castañeda-Posadas, C., Calvillo-Canadell, L. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, México. *Review of Paleobotany and Palynology*, 159: 494-506.

Castañeda-Posadas, C., Zayas-Ocelotl, L. y Bonilla-Toscano, L. R. 2011. Los fósiles de la parte central de Tlaxcala. Guía de Campo del XII Congreso Nacional de Paleontología, Escuela de Biología, BUAP. 21 p.

Castro-Goeva, R. 1999. Historia eruptiva reciente del volcán La Malinche. Tesis de Maestría, Instituto de Geofísica, UNAM. México. 129 pp.

Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Ramírez, J. L. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias*, 52: 46-57.

Cevallos-Ferriz, S. R. S., Martínez-Cabrera, H. I. y Calvillo-Canadell, L. 2014. *Ruprechtia* in the Miocene El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. *IAWA Journal*, 35 (4): 430–443 .

Chaloner, W. G. y Creber, G. T. 1990. Do fossil plants give a climatic signal? *Journal Geological Society of London*, 147(2): 343–350.

Chaloner, W. G. 1994. Fossil plants as palaeoenvironmental indicators. Suplemento en: Boulter, M. C., Fisher, H.C., Cenozoic Plants and Climates of the Arctic. NATO ASI Series. Palaeobiology Research Unit, University of East London, 27: 13-21.

Chandler, M. E. J. 1961. The Lower Tertiary floras of southern England. Natural History Museum Library, London, UK. 708 pp.

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, Instituto de Biología. UNAM. 78 pp.

Doley, A. J. y Hickey. L. J. 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. En: Taylor N. T. y Smoot L. E.. Paleobotany part II Triassic Pliocene. Van No Strand Reinhold Company Scientific and Academic Editions, E. U. A. 206-230 pp.

Dolph, G. E. y Dilcher, D. L. 1979. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleontographica*, 170: 151-172.

Ellis, B., Daly, C. D., Hickey, L. J., Johnson, K. R., Mitchell, J. D., Wilf, P. y Wing, S. L. 2009. Manual of leaf architecture. Cornell University Press. United States of America. 103 pp.

Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2007. Fossil woods from the late Campanian–early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145(1/2): 123-133, 11.

Gallego, J., Gandolfo, M., Rubén-Cúneo, N. y Zamaloa, M. 2014. Fossil Araceae from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina, with implications on the origin of free-floating aquatic aroids. *Review of Palaeobotany & Palynology*, 211: 78-86.

Garralla, S. S., Morton, L. S., Anzótegui, L. M., Moyano, S. y Herbst, R. 2012. Primeros registros paleontológicos de la localidad de Cerro Pampa (Formación Chiquimil, Mioceno Tardío), Provincia de Catamarca, Argentina. *Journal of Geoscience*, 8(1): 18-25, 8.

- Gentry, A. H. 1993. Riqueza de especies y composición florística de la comunidad de plantas de la región del Chocó: una actualización. *En*: Leyva, P. Colombia Pacífico. Tomo I. Bogotá: Fondo FEN. 219 pp.
- Graham, A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation. Oxford University Press. U. S. A. 370 pp.
- Graham, A. 2011. A natural history of the New World: the ecology and distribution of plants in the Americas. The University of Chicago Press. U. S. A. 404 pp.
- Greenwood, D. R. 2005. Leaf form and reconstruction of past climates. *New Phytologist*, 166: 355-357.
- Hernández-Damián, A. L. 2010. Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. 69 pp.
- Hernández-Damián, A. L., Clavillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S. y Sousa, M. 2015. Miocene *Lonchocarpus* (Papilionoideae) in San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, Mexico. *Journal of South American Sciences*, 66: 73-81.
- Hernández-Villalva, D. V. 2012. Inferencia del Paleoclima de la Formación Miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la fisonomía foliar de los Fósiles. Tesis de Licenciatura, Instituto de Biología. UNAM. 83 pp.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60: 17-33.
- Hickey, L. J., Wolfe J. A. 1975. Bases of Angiosperm Phylogeny: Vegetative Morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62(3): 538-589.
- INEGI. 1981. Síntesis geográfica de Tlaxcala, SSP. México. 14-16 pp.
- Irwin, H. S. y Barneby, R. C. 1978. Monographic studies in Cassia (Leguminosae Caesalpinioideae). Sections *Absus* and *Grimaldia*. *Mem. New York Botanical Garden*, 30:1-300.

Johnson, K. R. y Ellis, B. 2002. A Tropical Rainforest in Colorado 1.4 Million Years After the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Science*, 296: 2379-2383.

Lambert, J. B., Frye, J. S., Lee Jr. T. A., Welch, C. J. y Poinar Jr. G. O. 1989. Analysis of Mexican amber by carbon-13 NMR spectroscopy. *Archaeological Chemistry*, 4: 381–388.

MacGinitie, H. D. 1937. The flora of the Weavervillebeds in Trinity County, California. Carnegie Institution of Washington publication, 465: 85-151.

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, Instituto de Geología. UNAM. 91 pp.

Martinez-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., Estrada-Ruiz, E., Castañeda-Posadas, C. y Woodcock, D. 2012. Wood specific gravity estimation based on wood anatomical traits: inference of key ecological characteristics in fossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 187: 1-10.

Miranda, F. 1963. Two plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico, area. *Journal of Paleontology*, 37: 611–614.

Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la Cladística. Facultad de ciencias. UNAM, México. 109 pp.

Morrone, J. J., Espinosa D. y Llorente, J. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 85: 83-102.

Murguía, M. y Villaseñor, J. L. 1996. FAMEX: clave para familias de plantas con flor (Magnoliophyta) de México. Versión 2.0. Asociación de Biólogos Amigos de la Computación, A.C. México, D.F.

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: 1–96.

Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México. 523 pp.

Peralta-Medina, E. 2009. Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas. México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. 77 pp.

Poinar Jr. G. 2002. Fossil palm flowers in Dominican and Mexican amber. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138: 57–61.

Poinar Jr. G., Brown, A. E. 2002. *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139: 125–132.

Ramírez-Arriaga, E., Prámparo, M. B., Martínez-Hernández, E. y Valiente-Baunet, A. 2006. Palynology of the Paleogene Cuayuca Formation (stratotype sections), southern Mexico: chronostratigraphical and palaeocological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141: 259-275.

Ramírez, J. L. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2000. Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *International Journal of Plant Sciences*, 161: 521-534.

Ramirez-Rojas, O. 1986. Estudio geológico preliminar para el proyecto de presa “Ayecalco Temezontla” Mpio. Panotla Tlax. Tesis de Doctorado, Instituto de Geología, 98 pp.

Raup, D. M. y Stanley S. M. 1978. Principios de paleontología. Ariel. Barcelona. 456 pp.

Reid, E. M. y Chandler, M. E. J. 1933. The London Clay Flora. British Museum (Natural History). Department of Geology. Suplemento en: The Lower Tertiary floras of southern England, Vol.1, 114-337.

Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger V. y Hans. K. 2001. Evolution and Function of Leaf Venation Architecture: A Review. *Annals of Botany*, 87: 553-566.

Silva-Romo, G., Martiny, B., Mendoza-Rosales, C., Nieto-Samaniego, A. y Alaniz-Álvarez, S. 2002. La Paleocuenca de Aztlán, antecesora de la cuenca de México. Libro de resúmenes. Reunión Internacional de Ciencias de la Tierra 22, Abstracts, 149-150 pp.

Spicer, R. A. 2010. CLAMP online, Climate leaf analysis Multivariate Program, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>.

Tropicos. Missouri Botanical Garden. www.tropicos.org

Uhl, D. 2006. Fossil plants as palaeoenvironmental proxies– some remarks on selected approaches. *Acta Palaeobotanica*, 46(2): 87–100.

Uhl, D. y Mosbrugger, V. 1999. Leaf venation density as a climate and/or environmental proxy – a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 15-26.

Uhl, D., Traiser, C., Griesser, U. y Denk, T. 2007. Fossil leaves as palaeoclimate proxies in the Palaeogene of Spitsbergen (Svalbard). *Acta Palaeobotánica*, 47(1): 89–107.

Velasco-de León, P. y Ortiz-Martínez, E. L. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(2): 264-277.

Von Erffa, A., Hilger, W., Knoblich, Kl. y Weyl, R. 1976 Geología de la Cuenca alta de Puebla-Tlaxcala y sus contornos. Comunicaciones Proyecto Puebla Tlaxcala, 13: 99-116.

Wang, H. y Dilcher, D. L. 2006. Aquatic Angiosperms from the Dakota Formation (Albian, Lower Cretaceous), Hoisington III locality, Kansas, USA. *International Journal of Plant Sciences*, 167(2): 385-40.

Watson, L. y Dallwitz, M. J. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 2nd. www.delta-intkey.com

Wheeler, E.A. y Lehman. T.M. 2009. New late cretaceous and paleocene dicot woods of big bend national park, texas and review of cretaceous wood characteristics. *IAWA Journal*, 30(3): 293–318.

Wolfe, J. A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. *American Geophysical Union*, 32: 357-375.

Yao, Yi-Feng, Bruch, A. A., Mosbrugger, V. y Li, Cheng-Sen. 2011. Early - Late Miocene palaeoclimate data and palaeofloras of 48 samples from Southern China. *PANGAEA*. <http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.761257>

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, 59 pp.

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.