

PALMERAS FÓSILES DEL NORTE DE MÉXICO

SERGIO R.S. CEVALLOS-FERRIZ*
OLGA S. RICALDE-MORENO**

RESUMEN

Ocho palmeras fósiles del norte de México se describen y comparan con tallos, raíces y pecíolos de palmeras fósiles y actuales, registrándose como especies nuevas con base en las diferencias anatómicas de sus ejes vegetativos. Cinco son identificadas con base en su tallo, dos con base en sus raíces, y una por tallo, raíz y pecíolo. Los tallos de las nuevas palmeras fósiles se distinguen entre sí por el diámetro radial de los haces vasculares, la relación fibro-vascular, la presencia/ausencia de fibras y/o parénquima delimitando la región vascular de los haces vasculares, la presencia/ausencia de haces fibrosos, y en forma y organización de las células del tejido fundamental. Las raíces se distinguen entre sí por la presencia/ausencia de hipodermis, arreglo de las células del córtex medio, número de vasos de metaxilema junto con la presencia/ausencia de éstos en la médula. Estos nuevos registros junto con otros del sur de México previamente publicados hacen un total de 13 palmeras fósiles que con base en los órganos conservados no se relacionan con palmeras actuales. Aunque la edad del material varía del Cretácico superior al Oligoceno/Mioceno y su distribución geográfica es distinta, ya que fue colectado en los estados de Baja California Sur, Sonora, Coahuila y Nuevo León, observaciones preliminares sugieren que algunas de estas palmeras tenían hábito arborescente y otras herbáceo por lo que su papel en las comunidades del pasado pudo tener cierta similitud con el de los miembros actuales del grupo.

ABSTRACT

Eight new fossil palms from northern Mexico are described and compared with stems, roots and petioles of fossil and extant palms. Five palms are represented by their stems, two by their roots and one includes stem, root, and petiole. The stems of the new palms are distinct among each other in the radial diameter of their vascular bundles, their fiber-vascular relationship, and the presence/ab-

* Instituto de Geología, UNAM, Deleg. Coyoacán, 04510 México, D.F.

** Facultad de Ciencias, UNAM, Deleg. Coyoacán, 04510 México D.F.

sence of fibers and/or parenchyma cells surrounding the vascular region of the vascular bundles. The roots can be distinguished due to the presence/absence of a hypodermis, cell arrangement in the middle cortex, and number of metaxylem vessels along with their, presence/absence in the pith. These new palm reports together with other previously published palm vegetative organs from southern Mexico make a total of 13 fossil palms that are different from the extant plants with which they have been compared. Although their age varies from Cretaceous to Oligocene/Miocene and their geographic distribution is widespread, e.g. Baja California Sur, Sonora, Coahuila and Nuevo León, preliminary observations suggest that some of these palms had an arborescent habit while others were herbs, therefore, their growth habit and role in the community may be comparable to that of some extant members of the group.

INTRODUCCIÓN

Aunque el conocimiento acerca de la anatomía de las palmeras actuales se ha incrementado, sigue siendo escaso en cuanto a diversidad y variabilidad anatómica (Uhl, 1972; Uhl y Dransfield, 1987; Erwin y Stockey, 1994). En el registro fósil esto se refleja en que si bien en muchas ocasiones el género *Palmoxylon* se ha usado —y lo debe seguir siendo— para referir ejes vegetativos aéreos de Arecaceae (Palmae), taxonómicamente no puede ser más preciso. El trabajo de Erwin y Stockey (1994) muestra en forma por demás clara, cómo en el Eoceno medio (hace 49 millones de años), una palmera tenía tallos con características de un grupo de Arecaceae (Palmae) actual y las hojas de esta misma planta fósil tienen características de otro grupo de Arecaceae (Palmae) actual. Cuando se cuenta tan sólo con el tallo, la raíz o el tallo y las raíces de una palmera para su identificación, la falta de entendimiento en la diversidad y variabilidad, representa limitaciones a vencer. Con el fin de solventar este problema, de acuerdo al conocimiento de la época, se han sugerido como importantes algunos caracteres para la identificación del material fósil (Stenzel, 1904; Kaul, 1935). El primer intento para fijar normas de clasificación de palmeras fósiles se basó en la distribución de los haces vasculares en relación a su ubicación en el tallo, y en la forma de la región fibrosa (Stenzel, 1904; Sahni, 1943; Sahni, 1964). Kaul (1935) sugiere que el uso de estas características es artificial y propone algunas características del tejido fundamental como taxonómicamente importantes, lo que permitiría dividir a *Palmoxylon* en grandes grupos naturales. Sin embargo, Uhl y Dransfield (1987) señalan que los patrones de organización reconocidos por Stenzel (1904), *Mauritia*, *Corypha*, y *Cocos*, encuentran su contraparte en grupos naturales de palmeras actuales.

Daghlian (1981) reconoce que en el registro fósil, la primera familia moderna de monocotiledóneas en distinguirse es la de las palmeras, que está representada por hojas, tallos y polen en estratos del Santoniano - Coniaciano? Algunos autores informan que el polen de palmeras se distingue desde el Cretácico temprano (Walker y Walker, 1984), aunque Muller (1981) indica la presencia de

macrofósiles y polen desde el Aptiano temprano, añadiendo que la mayor diversidad se encuentra en el Cretácico superior.

Los macrofósiles de palmeras son muy comunes en el registro fósil, tanto en su distribución estratigráfica como geográfica, mostrando un incremento en diversidad a lo largo del tiempo (Daghlian, 1981). Por ejemplo, hojas costapalmadas asignadas a la familia se conocen en el Santoniano; mientras que hojas palmadas verdaderas y hojas pinadas aparecen en el Maastrichtiano (Weber, 1978; Moore y Uhl, 1982).

Los fósiles de palmeras incluyen raíces denominadas *Rhizopalmoxyton* Felix (v.gr., Felix, 1883); pecíolos asignados a *Palmocaulon* Deshpande; flores del género *Palmanthium* Schimper (v.gr., Schimper, 1870); inflorescencias conocidas como *Palmostrobus* Mahabalé (v.gr., Mahabalé, 1950); frutos de *Palmocarpon* Miquel (v.gr., Miquel, 1853); semillas de *Palmospermum* Reid y Chandler (v.gr., Reid y Chandler, 1933), y hojas del género *Palmophyllum* Conwentz (v.gr., Conwentz, 1886), aunque recientemente se han distinguido más géneros de hojas (v.gr., Read y Hickey, 1972).

Los tallos permineralizados de palmeras se describieron inicialmente bajo el nombre de *Endogenites* Brongniart y posteriormente como *Palmacites* Brongniart. Schenk (1882) propuso el género *Palmoxylon* para fósiles de tallos de palmeras. Sin embargo, este nombre se ha atribuido no sólo a ejes y partes vegetativas de palmeras, sino a otros ejemplares parecidos (Mahabalé, 1959). Además, Stenzel (1904) y Prakash y Boureau (1968) sugieren que *Fasciculites* Cotta debe ser el género-forma de plantas con una organización vascular semejante a la de las palmeras, pero en las que no se puede confirmar su adscripción a este grupo. La poca aceptación de este último nombre puede deberse a que aparentemente también ha sido utilizado para referirse a partes con organización semejante, pero del Paleozoico. Recientemente, Tidwell (1975) utiliza *Palmoxylon* más laxamente, incluyendo en él a monocotiledóneas arborescentes en general.

Palmeras fósiles de México. Desde fines del siglo XIX y principios de siglo XX se conocen de México varios fragmentos permineralizados de tallos aislados y en conexión orgánica con raíces, representando la región epibasal de la planta, que registran Felix y Nathorst (1899) y Stenzel (1904). Weber (1978; Cuadro 1) registra dos tipos de hojas y una inflorescencia, preservados como compresiones carbonosas de estratos del Cretácico superior de Coahuila.

El conocimiento de las floras que han existido a lo largo de la historia geológica en el territorio que hoy ocupa México es importante para entender la composición y distribución de las floras que lo habitan en el presente. En este trabajo se describen órganos vegetativos permineralizados de palmeras del Cretácico superior y Terciario del norte de México. Su descripción y determinación se hacen con base en caracteres anatómicos, mediante la comparación detallada con ejes vegetativos de palmeras fósiles y actuales.

Cuadro 1. Registros de palmeras fósiles para México

Ejemplar	Autor	Edad	Localidad	Partes disponibles	Principales características anatómicas	Similar a
<i>Palmoxylon astron-verum</i>	Stenzel referido en Stenzel (1904)	Cretácico	Tlacolula	tallo rodeado por raíces no muy bien conservadas	parénquima ligeramente alargado proyectándose al rededor de los haces vasculares; haces regularmente distribuidos.	
<i>Palmoxylon astron-radicatum</i>	Stenzel referido en Stenzel (1904)	Cretácico	Tlacolula	parte inferior de un tallo muy bien conservado con raíces	las raíces tienen velamen; córtex parenquimatoso; endodermis; estele con una corona de vasos; existe la tendencia del parénquima a estar en dirección tangencial	<i>cocos</i>
<i>Palmoxylon cellulosum</i>	Knowlton referido en Felix (1890)	Cretácico	Tlacolula			
<i>Palmoxylon tenue</i>	Stenzel referido en Stenzel (1904)	Cretácico	Tlacolula	tallo		
<i>Palmoxylon angiorrhizon</i>	referido en Stenzel (1904)			red de raíces aisladas	círculo doble de vasos de metaxilema	
<i>Sabalites</i>	Weber (1978)	Cretácico Superior	Formación Olmos	hoja		<i>Sabal</i>
<i>Phoenicites</i>	Weber (1978)	Cretácico Superior	Formación Olmos	hoja		<i>Phoenix</i>
Inflorescencia	Weber (1978)	Cretácico Superior	Formación Olmos	inflorescencia		<i>Manicaria</i>

MATERIAL Y MÉTODO

El material se colectó en cuatro localidades diferentes. En Sonora, raíces de palmeras que provienen del pedernal de Huepac de la Unidad Salto del Álamo, y de una secuencia de calizas con pedernal llamada Teguachi. Otros ejemplares fueron colectados en la Formación Olmos del estado de Coahuila, en la Formación Cook Mountain del estado de Tamaulipas, y en la Formación El Cien de Baja California Sur (Mapa 1).

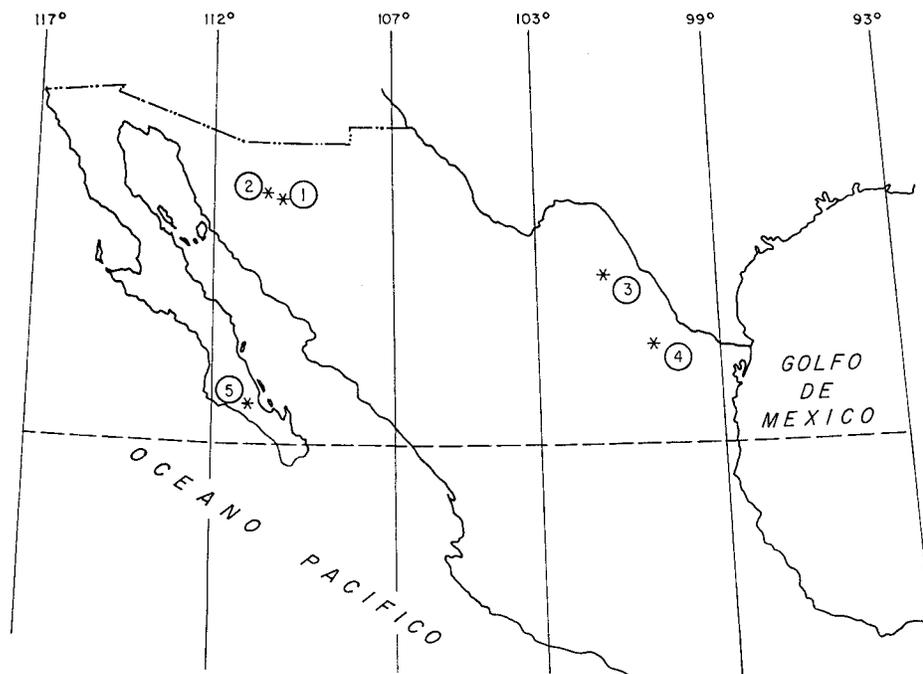
Las observaciones preliminares de geología física hacen suponer que los sedimentos portadores del material fósil de Teguachi y Huepac son correlacionables. Huepac es el poblado más cercano a la localidad del mismo nombre, que se ubica a 14.5 km al norte. Se localiza en la región centro-noreste del estado de Sonora, entre los 29° y 30° de latitud N y los 110° y 111° de longitud O (Mapa 1). La Unidad Salto del Álamo es una secuencia compuesta por calizas, grauwacas arcósicas y calizas estromatolíticas. La secuencia también contiene rocas volcánicas de composición andesítica, derrames y conglomerados (Mapa 1). El pedernal con las plantas permineralizadas se encuentra en tres horizontes, uno en medio del horizonte volcánico y otros dos entre las calizas estromatolíticas. El pedernal de Teguachi se presenta en forma de lentes grisáceos en calizas anaranjadas.

La edad del pedernal de Huepac y Teguachi es incierta, variando de Cretácico superior a Paleógeno (Bojórquez y Rosas, 1989; César Jacques, com. pers.). Trabajos geológicos recientes sobre estas secuencias volcano-sedimentarias de Sonora sugieren que los afloramientos con pedernal corresponden a la parte superior de la Formación Tarahumara del Cretácico superior (Amaya-Martínez y González, 1993; Roldán-Quintana, 1993). En contraste, el estudio preliminar de polen revela la presencia de palinomorfos comunes en el Paleógeno, además de elementos típicos del Cretácico.

Las palmeras de la Formación Olmos fueron colectadas por Weber en 1972. La Formación Olmos se ubica al noreste del estado de Coahuila, entre los paralelos 26° y 28° N y los meridianos 100° y 102° O. La edad de esta Formación es Maastrichtiano inferior o medio, y su ambiente de depósito ha sido caracterizado como deltaico-lagunar (Weber, 1972).

Un tallo en conexión orgánica con raíces de la región epibasal de una palmera procedente de la Formación Cook Mountain (Zullo, 1984) del Eoceno de Nuevo León, fue donado para su estudio por el Museo de Paleontología de la Universidad de Nuevo León. El tallo está permineralizado en sílice. La superficie intemperizada de la muestra es de color beige, mientras que la roca pulida es de color negro. Esta muestra fue colectada en el kilómetro 14 de la carretera Monterrey-Nuevo Laredo, entre los 24° y 27° de latitud N y los 100° y 101° de longitud O.

Un fragmento de tallo de palmera de la Formación El Cien de Baja California Sur, se describe con base en tres láminas delgadas correspondientes a dos cortes transversales y uno longitudinal oblicuo. Esta Formación se localiza entre 24° y 25° de latitud N y los 112° y 111° de longitud O. La secuencia consiste de horizontes



Mapa 1. Ubicación de las localidades con palmeras fósiles en el norte de México. 1= Huepac del Cretácico superior-Paleógeno, 2= Teguachi del Cretácico superior-Paleógeno, 3= Formación Olmos del Maastrichtiano, 4= Formación Cook Mountain del Eoceno, 5= Formación El Cien del Oligoceno-Mioceno. En los trabajos citados en el texto, pueden consultarse secciones y mapas geológicos.

de composición andesítica, tobas, calizas, areniscas y conglomerados. La edad de la Formación ha sido asignada al Oligoceno tardío-Mioceno temprano (Applegate, 1986).

Las muestras fueron preparadas para estudio mediante las técnicas de lámina delgada y de "peel" modificada para ácido fluorhídrico (Joy *et al.*, 1956; Basinger y Rothwell, 1977). Una vez obtenidos los cortes se tiñen con azul de toluidina al 5% (solución acuosa) y se montan en una resina sintética soluble en xileno (Coberbond y Permout) para su posterior observación.

Para la comparación del material fósil con el actual se hicieron cortes histológicos de raíces de palmeras pertenecientes a los géneros *Coccothrinax* Sargent de la península de Yucatán, *Brahea* Martius ex Endlicher de Tepexi de Rodríguez, Puebla, y *Sabal* Martius de Veracruz. La técnica utilizada consistió en la fijación del material en FAA inmediatamente después de su colecta y lavado posterior en agua corriente durante tres horas. Dada la gran cantidad de fibras que presenta el material fue necesario hervir las muestras en agua destilada durante intervalos es-

calonados de dos a tres horas en cinco ocasiones; posteriormente, el material fue deshidratado secuencialmente en alcoholes que van de 96 % a 30% (Johansen, 1940) e incluido en paraplast. Las secciones del material se cortaron con grosor de 27 μm a 30 μm en un microtomo de deslizamiento, y fueron teñidas con azul de toluidina (solución acuosa al 5%) y con safranina-verde rápido. Material actual ya preparado de *Opsiandra gomez-pompa* Quero fue proporcionado por Esthela Sandoval Zapotitla y Hermilo Quero del Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM.

Las medidas de diámetro, anchura, y longitud de las células incluyen los bordes externos de la pared celular. Sin embargo, el diámetro de los elementos traqueales se consideró como el diámetro máximo del lumen celular. El diámetro del estele corresponde a la medida del borde exterior de la pared celular de una de las células de la endodermis, al borde exterior de la pared celular de la célula opuesta de la endodermis. La densidad de haces vasculares por cm^2 se midió marcando un cuadro de 1 cm^2 en las preparaciones que tenían cortes transversales, y el conteo en un microscopio estereoscópico.

El material utilizado se depositó en el Museo de Paleontología, del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Los holotipos corresponden a las preparaciones hechas de una sola muestra.

DESCRIPCIÓN SISTEMÁTICA

MAGNOLIOPHYTA

LILIOPSIDA

ARECIDAE

ARECALES

Arecaceae C.H. Schultz-Schultsenstein

Palmoxylon Schenk

Palmoxylon vasculare sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2567-2658.

Localidad. Formación Cook Mountain, kilómetro 14, carretera Monterrey-Nuevo Laredo, Edo. de Nuevo León.

Edad. Eoceno.

Diagnosis. Tallo con raíces y porción proximal de un pecíolo. Tallo con atactosteles en el que se distinguen dos regiones, una periférica formada por tejido fundamental compacto de células esclerenquimáticas entre las que hay haces vasculares constituidos básicamente por elementos traqueales, y otra interna formada por tejido fundamental laxo, compuesto de células de parénquima alargadas, con haces vasculares formados por un área vascular y otra fibrosa reniforme y rodeados por parénquima tabular y radiante. Haces vasculares distribuidos homogéneamente

con densidad de 61 a 72 haces vasculares/cm², entre los que hay canales y haces fibrosos bordeados por estégmatas. Pecíolo delimitado abaxialmente por una hipodermis compacta, con una protuberancia en forma de quilla, con haz vascular circular con región fibrosa delgada de forma lunaria; tejido fundamental compacto con células de forma irregular que varían de alargadas a poliédricas, y haces vasculares típicos, circulares y disociados con región fibrosa. Raíces poliarcas con hipodermis formada por células esclerotizadas alargadas; córtex dividido en tres zonas, interna compacta, media aerenquimatoso, y externa compacta; endodermis con engrosamientos en forma de U; tejido medular parenquimatoso; número variable de vasos, rodeados por fibras.

Descripción. La muestra representa la parte epibasal del tallo, y consta de tres órganos, tallo, pecíolo y raíces. El tallo tiene forma de cilindro angosto, el pecíolo es envainante y las raíces rodean al tallo proyectándose en forma perpendicular atravesando al pecíolo. El tallo tiene diámetro máximo de 15 cm, y longitud de 1.4 a 2.8 cm. La zona de las raíces tiene una anchura mínima de 1.3 cm en la parte superior y una máxima de 3 cm en su parte basal (Fig. 1).

El eje caulinar está formado por tres regiones caracterizadas por los tipos y organización de células que las componen, además de la disposición de tres tipos distintos de haces vasculares, un tipo de haz fibroso y canales intercelulares (Fig. 2). Hacia la periferia del atactostele, el tejido fundamental se compone de células esclerenquimáticas dispuestas en una banda anular continua de aproximadamente 10 células de espesor (Fig. 2). Las esclereidas son cilíndricas con uno de los extremos ensanchados, su diámetro varía de 30 a 60 μm ($\bar{x} = 44 \mu\text{m}$) y su longitud va de 150 a 230 μm ($\bar{x} = 208 \mu\text{m}$). Inmersos en esta región hay haces vasculares con densidad promedio de 72/cm², cuya forma en corte transversal varía de circular a elíptica. Interior a la región esclerenquimática del tallo se distinguen otras dos regiones del tallo con base en lo laxo del tejido fundamental y orientación de los haces vasculares. En estas regiones el tejido fundamental está formado por células de pared delgada y los haces vasculares tienen una densidad promedio de 61/cm² (Fig. 2).

Haces vasculares formados por xilema y floema, fibras y parénquima. En general el área vascular está orientada hacia el centro del tallo y está parcialmente cubierta por fibras en uno de sus polos. Mientras que los haces vasculares, como los fibrosos, se encuentran dispuestos verticalmente a través del eje caulinar, son frecuentes aquellos que siguen dirección oblicua o tangencial (Fig. 1). La disposición y número de elementos celulares de los haces vasculares en el tallo varían gradualmente en dirección centrífuga. En la región exterior del atactostele, en corte transversal, los haces vasculares son de forma casi circular, mientras que hacia el interior son ovoides. En la región más central conservada, los haces vasculares son típicos, formados por xilema, floema y una vaina fibrosa, delimitados del resto del tejido fundamental por una, dos o varias capas de células de parénquima tabular.

Hacia la periferia del atactostele, en la región de tejido esclerenquimático, los haces vasculares carecen de región fibrosa, su diámetro varía de 200 a 500 μm ($\bar{x} = 345 \mu\text{m}$; Fig. 3) y en corte transversal, tienen forma circular a elíptica. Están cons-

tituidos principalmente por vasos que ocupan dos terceras partes del haz vascular y por un espacio vacío que corresponde al lugar donde estaba el floema en vida de la planta. Una hilera de células de pared delgada ayuda a delimitar al xilema del floema (Fig. 3). En corte transversal estas células de pared delgada son ovales, tienen longitud de 5 a 17 μm ($\bar{x} = 12 \mu\text{m}$) y ancho de 27 a 45 μm ($\bar{x} = 32 \mu\text{m}$). Los elementos de vaso tienen engrosamientos anulares y helicoidales, placa de perforación simple, transversa a oblicua, y diámetro que varía de 25 a 60 μm ($\bar{x} = 47 \mu\text{m}$; Fig. 4). Los haces vasculares están bordeados por tres o más capas de células cilíndricas y arqueadas, con punteaduras simples, y longitud radial que en corte transversal varía de 35 a 100 μm ($\bar{x} = 59 \mu\text{m}$). La capa más interior de parénquima tiene células menos alargadas que el resto del parénquima que bordea al haz vascular.

En la parte interna de la región esclerenquimática, intercalados con los haces descritos arriba, hay haces vasculares con región fascicular fibrosa lunaria bordeada por células de pared gruesa y forma rectangular, vistas en corte transversal. Este tipo de haz vascular está delimitado por parénquima tabular.

En la parte interior a la región esclerenquimática hay canales axiales intercalados irregularmente que constan de dos ciclos celulares que delimitan una luz circular (Fig. 13) con diámetro que varía de 42.5 a 45 μm ($\bar{x} = 44 \mu\text{m}$). En corte transversal el ciclo interior está formado generalmente por cuatro células rectangulares, de pared delgada, ondulante, arqueada, con longitud de arco que varía de 33 a 63 μm ($\bar{x} = 46 \mu\text{m}$), mientras que su ancho es de 12 a 37 μm ($\bar{x} = 22 \mu\text{m}$). En el interior de estas células hay contenidos oscuros de forma globular. El ciclo celular exterior está formado por células de pared delgada, de forma rectangular y más pequeñas que las anteriores. En corte transversal su lado menor varía de 13 a 28 μm ($\bar{x} = 19 \mu\text{m}$) y el mayor de 16 a 33 μm ($\bar{x} = 23 \mu\text{m}$).

El tejido fundamental interior a la región esclerenquimática aumenta su laxitud hacia la región central formando un aerénquima y contiene haces vasculares típicos. El diámetro radial de estos haces, varía de 1175 a 1625 μm ($\bar{x} = 1414 \mu\text{m}$; Fig. 5), y están formados por vasos de metaxilema en un número casi constante de dos (2 - 5), con punteaduras opuestas y diámetro de 50 a 100 μm ($\bar{x} = 72 \mu\text{m}$). En ocasiones, se distinguen elementos de protoxilema con engrosamientos anulares, cuyos diámetros van de 15 a 55 μm ($\bar{x} = 32 \mu\text{m}$). Las células de parénquima que rodean los vasos son, en corte transversal, de forma poliédrica y tienen longitud que varía de 37 a 67 μm ($\bar{x} = 53 \mu\text{m}$) y ancho de 10 a 18 μm ($\bar{x} = 16 \mu\text{m}$); en corte longitudinal las células son de forma rectangular, y su altura varía de 22 a 165 μm ($\bar{x} = 61 \mu\text{m}$). Bordeando a todo el haz vascular hay células de parénquima ovoides, tanto en corte transversal como longitudinal (Fig. 6), cuyo diámetro en corte transversal varía de 50 a 145 μm ($\bar{x} = 80 \mu\text{m}$). El área fibrosa está formada por fibras plurilaminadas (Fig. 7), arregladas de manera compacta, cuyos diámetros varían de 30 a 120 μm ($\bar{x} = 74 \mu\text{m}$), y sus longitudes de 420 a 500 μm ($\bar{x} = 475 \mu\text{m}$). En la periferia del área fibrosa, adheridos a las paredes periclinales de las fibras externas se encuentran estégmatas alineados (Fig. 8), con diámetro que varía de 18 a 25 μm ($\bar{x} = 23 \mu\text{m}$) que cubren parcialmente al haz. En la zona de con-

tacto del xilema y las fibras hay un espacio vacío, que corresponde a la zona del floema. Rodeando a todo el haz hay dos capas de células de parénquima. La más interna está compuesta por células cuya forma varía de isodiamétricas a rectangulares, en corte transversal. La capa externa está compuesta por células alargadas que radian a partir del haz con un ángulo casi recto respecto al área vascular, y formando ángulos agudos con el área fibrosa, semejando las patas de un artrópodo, en especial los de una araña. Estas células, en corte transversal, tienen longitud de 50 a 165 μm ($\bar{x} = 106 \mu\text{m}$) y ancho de 45 a 50 μm ($\bar{x} = 49 \mu\text{m}$), mientras que en corte longitudinal tienen altura de 17 a 65 μm ($\bar{x} = 30 \mu\text{m}$).

En la región interna del atactostele, el tejido fundamental está formado por células de parénquima con pared delgada y formas diversas. En corte transversal, la forma de las células de parénquima fundamental más común es la poligonal, con diámetro, en corte transversal, que varía de 55 a 130 μm ($\bar{x} = 90 \mu\text{m}$).

Entre los haces vasculares típicos, en la región de tejido fundamental laxo, se encuentran haces circulares de fibras (Fig. 10) con diámetro que varía de 160 a 200 μm ($\bar{x} = 182 \mu\text{m}$). Las fibras individuales tienen diámetros menores que aquellas del área fibrosa anexa a los haces, su diámetro varía de 5 a 20 μm ($\bar{x} = 12 \mu\text{m}$). Adheridos a las paredes periclinales de las células periféricas del haz fibroso hay estégmatas (Fig. 12) alineados compactamente, a manera de coraza a lo largo de todo el haz. Alrededor del haz, las células alargadas de parénquima del tejido fundamental se proyectan radialmente a partir de los estégmatas (Fig. 11).

El pecíolo carece de una delimitación interna clara; sólo existe un espacio entre la zona esclerenquimática del atactostele y la zona del mesófilo. En la superficie abaxial del pecíolo, la capa más externa está formada por una zona de 10 células de grosor (Fig. 14), anticlinalmente alargadas, de forma rectangular, con paredes ligeramente más gruesas y lúmenes más angostos que el resto del mesófilo, sugiriendo que se trata de una hipodermis. En la superficie abaxial, una protuberancia en forma de quilla (Fig. 14) contiene un haz vascular circular. El mesófilo del pecíolo envainante está compuesto fundamentalmente por células de parénquima compacto, de forma poliédrica, con pared delgada, y contiene además de haces vasculares semejantes a los típicos del tallo, haces disociados (Fig. 15), y dos tipos de haces circulares poco comunes. El primero de éstos está formado por numerosos elementos traqueales, con región fibrosa lunaria muy angosta, y células de parénquima radial. El segundo tipo está formado por varios elementos traqueales incluidos entre células de parénquima poliédricas y delimitados por células de parénquima ovoides. Al exterior de esta capa celular hay células de parénquima alargadas tangencialmente, respecto al haz. Las fibras y parénquima anexo de los haces disociados (Fig. 15) están dispersas entre el tejido fundamental. Los haces vasculares semejantes a los típicos (Fig. 16) del tallo se diferencian de éstos, por tener dos capas de parénquima tabular, además de tener mayor variabilidad en el tamaño y número de los elementos de metaxilema, pudiendo llegar hasta cuatro vasos. La capa delimitante más interna de parénquima tiene células con paredes más delgadas en contraste con la externa, cuyas células tienen

paredes gruesas, contenidos oscuros, y son de forma rectangular. Dispersos en el pecíolo también hay un gran número de haces fibrosos y canales.

Los haces fibrosos del pecíolo son semejantes a los del tallo, tanto en dimensiones como en tipo de célula (Fig. 17). Los canales de esta región están formados por un ciclo de células esféricas, con diámetros que varían de 20 a 30 μm (\bar{x} = 25 μm). La luz que bordean tiene un diámetro que varía de 80 a 140 μm (\bar{x} = 110 μm). La dirección que siguen estos canales es longitudinal u oblicua.

Hay numerosas raíces poliarcas que atraviesan la región del pecíolo y que tienen variación en el número de vasos en el estele (Fig. 18). Cada una de éstas, del exterior hacia el centro está formada por una epidermis con células de pared gruesa y forma elíptica en corte transversal, exodermis compuesta por fibras con diámetros que varían de 10 a 13 μm (\bar{x} = 11 μm), córtex dividido en una región aerénquimatoso central delimitada por una banda externa y otra interna de parénquima compacto, endodermis, y el estele en el que parte del xilema forma un anillo y parte se encuentra al centro del anillo, pero en ambos casos está rodeado por fibras. El córtex externo está formado por células de parénquima arregladas compactamente en tres o cuatro capas, cuyas células en corte transversal son de forma poliédrica a circulares y diámetro de 25 a 35 μm (\bar{x} = 28.5 μm), y en corte longitudinal son rectangulares. Regularmente dispersas en el córtex se encuentran células de pared delgada, de forma esférica, con contenido oscuro homogéneo y diámetro de 20 a 35 μm (\bar{x} = 26 μm). El aerénquima del córtex medio está compuesto por células de forma ovoide, con diámetros máximo y mínimo que varían de 45 a 75 μm (\bar{x} = 62 μm) y de 35 a 50 μm (\bar{x} = 43 μm) respectivamente. Estas células forman una red tridimensional homogénea. El córtex interno, con espesor de cinco a siete capas celulares, está formado por tejido compacto, con células que en corte transversal son poliédricas y tienen diámetro de 30 a 65 μm (\bar{x} = 49 μm), mientras que en corte longitudinal son rectangulares, con longitud que varía de 35 a 70 μm (\bar{x} = 50 μm).

En los córtex interno y externo de la raíz hay un tipo de canal bordeado por dos ciclos de células de pared delgada con punteaduras simples y luz celular con diámetro de 150 μm . La forma de las células del primer ciclo, en corte transversal, varía de cuadrangular a rectangular y el segundo está formado por células más pequeñas de pared gruesa y con contenidos oscuros.

La endodermis en corte transversal está formada por células cuadradas con engrosamientos uniformes que bordean a las paredes periclinales y anticlinales. Las células individuales, en corte transversal, miden de 10 a 20 μm (\bar{x} = 14 μm) por arista. El periciclo está formado por una capa de células poliédricas a esféricas de pared delgada. Los haces vasculares forman un anillo alrededor de la médula. Vistos los haces vasculares en corte longitudinal, en algunas ocasiones un elemento de vaso es seguido por dos elementos de vaso. Cuando se presenta esta característica las placas de perforación suelen ser simples y oblicuas, mientras que los elementos de vaso que son seguidos por un sólo elemento de vaso tienen placa de perforación simple y transversa. Los elementos de vaso tienen punteaduras

opuestas, diámetro que varía de 60 a 220 μm (\bar{x} = 132 μm) y longitud que va de 75 a 340 μm (\bar{x} = 234 μm). El número de vasos puede llegar hasta 45 por raíz (Fig. 19).

Los vasos están rodeados por fibras cuyos diámetros varían de 10 a 20 μm (\bar{x} = 15 μm). Los vasos junto con las fibras envainantes forman una banda anular que delimita a la médula, la cual está formada por células de parénquima que en corte transversal varían de cuadradas a circulares, con diámetros que van de 10 a 30 μm (\bar{x} = 18 μm). En la médula se encuentran también vasos de metaxilema envainados por fibras (Fig. 18). El número de vasos de metaxilema que se encuentra en la región medular es variable, pero son comunes las raíces con cuatro vasos. Las raíces se encuentran en varias ocasiones partiendo directamente del tallo. Es decir, existe continuidad entre el tejido fundamental del tallo y el tejido fundamental de la raíz.

Etimología. El epíteto específico se refiere a la presencia de haces vasculares formados sólo por elementos de conducción en la zona periférica del atactosteles.

Comparación. *Palmoxylon vasculare*, de Nuevo León, se conoce con base en tres órganos: raíz, tallo y porción basal del pecíolo. La anatomía de sus órganos no encuentra un patrón igual entre las palmeras fósiles previamente registradas y su tallo se distingue de las palmeras actuales por presentar en la zona esclerenquimática haces vasculares formados únicamente por elementos vasculares, es decir, sin vaina fibrosa. La presencia de canales verticales en la planta de Nuevo León contrasta con la práctica ausencia de éstos en las palmeras fósiles, aunque sí se encuentran en las palmeras actuales. También es notorio que las palmeras fósiles con las que *Palmoxylon vasculare* comparte algunos caracteres (Cuadro 2) carecen de las fibras plurilaminadas típicas de la planta de Nuevo León.

Los tallos de las palmeras descritas por Tidwell (1973) tienen cierta semejanza con *P. vasculare* en el arreglo del parénquima compacto del córtex externo, la presencia de dos a tres vasos de metaxilema por haz vascular, la organización tabular y radiante del tejido fundamental alrededor de los haces vasculares, la presencia de haces fibrosos y la vaina fibrosa reniforme en el haz vascular. *Palmoxylon colei* Tidwell tiene mayor parecido con el tallo de la planta de Nuevo León por tener estégmatas y mayor frecuencia de haces fibrosos hacia la región central. Sin embargo, las palmeras de la Formación Green River, en Wyoming, se distinguen de *P. vasculare* por tener parénquima compacto en la región central del tallo, mientras que en la planta de Nuevo León es notoriamente más laxo. Además, las células de la vaina fibrosa de los haces vasculares en *P. colei* son de tamaño igual, mientras que en *P. vasculare* las fibras periféricas son mayores que las centrales (Cuadro 2).

Otra palmera conocida con base en su tallo y raíz, y que tiene algunas semejanzas con *P. vasculare*, es *P. anchorus* Stevens del Cretácico de Nueva Jersey. El diámetro de las fibras de la vaina fibrosa reniforme de los haces vasculares en *P. anchorus*, tienen el mismo gradiente de tamaño y distribución que en *P. vasculare* (Stevens, 1912). Además, las raíces de estas plantas tienen exodermis y vasos rodeados por esclerenquima. Sin embargo, la forma y organización del tejido fundamental es diferente en estas dos plantas. En *P. vasculare* existe una región de te-

Cuadro 2, continúa

Especie	Edad	Zona cortical	Zona subdermal	Zona dermal	Zona central	Parénquima	Parénquima tabular	Parénquima radianante	Estéomas	Región fibrosa	Raíz	Pecíolo	
<i>Palmasylon patagonicum</i> (Romero, 1968)	Paleoceno Patagonia	tf: lagunar, células de parénquima tangencialmente alargadas; rv: típicos; d=2; Fv=5:1 a 10:1; Nmx=2 a 4; hf: (+) de 20 fibras; más frecuentes de 2 a 3; hf: (+)	tf: tejido compacto con células radialmente alargadas y contenidos oscuros; rv: típicos y escasos; d=2; Fv=2; Nmx=2; hf: (+)	tf: células alargadas radialmente (adoptan las formas que contienen); rv: circulares con una región fibrosa de forma lunaria, cretente de 2 a 3 filas de fibras; d=147; Fv= (-); Nmx=2; hf: (-)	tf: lagunar con células con contenidos oscuros; rv: típicos; d=2; Fv=2; Nmx=2; hf: (+)	isodiamétricas y alargadas	(-)	(+)	(+)	reniformia e: capa compacta de fibras; ce: formado por células redondas y células con contenidos oscuros dispuestas en hilera longitudinal; cm: pequeños espacios aéreos radiales; E: Presenta una zona fibrosa externa rodeando a los haces vasculares; m: parénquimatosa con algunos vasos rodeados por fibras			
<i>Palmasylon brasiliense</i> (Rao & Menon, 1966)	Deccan Inter-trappean India	tf: lagunar, células de parénquima tangencialmente alargadas; rv: típicos; d=2; Fv=0.2:1 a 1:1; Nmx=2 a 3; hf: (+)	tf: ?; rv: típicos; d=2; Fv=0.2:1 a 1:1; Nmx=2 a 3; hf: (+)	tf: compuesto por células alargadas; rv: típicos; d=50 a 55; Fv=0.4:1 a 1:1; Nmx=2 o más; hf: ?	tf: compacto de células isodiamétricas; rv: típicos de forma elíptica; d=90 a 95; Fv=7:1; Nmx=1 a 4 y hf: (+); c: (+) ? por que pueden ser grupos de grupos de escleridas	isodiamétricas y alargadas; rv: típicos; d=25; Fv=4:1; Nmx=3 a 4; hf: (+)	(-)	(+)	(+)	reniformia y cordata	e: ?; ce: tejido compacto de células con pared gruesa; cm: células redondas de pared delgada con cavidades aéreas y haces fibrosos; c: tejido compacto; periciclo: de 2 capas celulares; E: 22 haces vasculares, el gran vaso de metaxilema esta rodeado por células de parénquima y entre los haces vasculares hay células poligonales de pared gruesa; médula: con células de pared delgada y vasos al interior de 1 a 4 rodeados por células de paredes gruesas		
<i>Palmasylon swazongi</i> (Lankhpal, 1956)	Deccan Inter-trappean India	tf: lagunar, células de parénquima tangencialmente alargadas; rv: típicos; d=2; Fv=5:1 a 10:1; Nmx=2 a 4; hf: (+) de 20 fibras; más frecuentes de 2 a 3; hf: (+)	tf: compacto de células isodiamétricas; rv: típicos de forma elíptica; d=90 a 95; Fv=7:1; Nmx=1 a 4 y hf: (+); c: (+) ? por que pueden ser grupos de grupos de escleridas	tf: compacto de células alargadas; rv: típicos; d=40 a 50; Fv=5:1 a 6:1; Nmx=2 a 3; hf: (+); c: (+) ? por que pueden ser grupos de grupos de escleridas	tf: lagunar; rv: típicos; d=25; Fv=4:1; Nmx=3 a 4; hf: (+)	isodiamétricas y alargadas	(-)	(+)	(+)	reniformia y cordata	e: ?; ce: tejido compacto de células con pared gruesa; cm: células redondas de pared delgada con cavidades aéreas y haces fibrosos; c: tejido compacto; periciclo: de 2 capas celulares; E: 22 haces vasculares, el gran vaso de metaxilema esta rodeado por células de parénquima y entre los haces vasculares hay células poligonales de pared gruesa; médula: con células de pared delgada y vasos al interior de 1 a 4 rodeados por células de paredes gruesas		

Cuadro 2, *continúa*

Especie	Edad	Zona cortical	Zona subdermal	Zona dermal	Zona central	Parénquima	Parénquima ma tabular	Parénquima ma radiante	Estégnatas	Región fibrosa	Raíz	Pectiolo
<i>Palmsaylon cortatum</i>	Deccan Inertrap-pear	tf: células de parénquima tangencialmente alargadas; tv: típicos; d= ?; Fv: 2:1 a 3:1; Nmx= ?; hf: (+)	tf: laxo y compacto de células alargadas y poligonales; tv: típicos y trazas foliares; d= 55 a 60; Fv= 3:1 a 8:1; Nmx= ?; hf: (+)	tf: ?; tv: típicos y trazas foliares; d= 45 - 50; Fv= 6:1 a 7:1; Nmx= 2 a 3; hf: (-)	tf: células alargadas y poligonales; tv: trazas foliares y típicos; d= 18 a 20; Fv= 3:1 a 4.5: 1; Nmx= 2; hf: (-)	poligonales e isodiamétricas	(-)	(-)	(-)	cordata	epiblema = exodermis; 6 caps celulares; ce: 3 a 4 caps compactas de células de pared delgada; cm: con espacios aéreos; ct: 2 a 3 caps de parénquima; e: 20 a 13 haces vasculares inmersos en tejido fundamental de paredes gruesas y forma poligonal; m: de parénquima libre de vasos	
<i>Palmsaylon anabhorus</i> (Stevens, 1912)	Cretácico Superior	tf: ? al parecer compacto; tv: típicos y trazas foliares; d= ?; Fv= ?; Nmx= ?; vasos con engrosamientos espirales y tufidos frecuentes; hf= (-) ?				poligonales e isodiamétricas	(+)	(+)	(-)	reniformia	ce: 6 a 10 capas de células de pared muy gruesas y lumen angosto, las células interiores son de pared lignificada pero más delgada; cm: espacios aéreos radiales, hay dispersas células con puntaduras y paredes gruesas; ct: 3 capas de tejido compacto formadas por células de pared delgadas; E: haces vasculares rodeados por esclerenquima; m: de células de pared delgada con espacios aéreos y algunos vasos al interior de 4 a 6	
<i>Palmsaylon hanatan</i> (Kulkarni & Mahabale, 1973)	Deccan Inertrap-pear	tf: lagunas; tv: típicos; d= 40 a 50; Fv= ?; Nmx= 1; hf: (-)	tf: lagunas; tv: típicos y trazas foliares; d= 20 a 24; Fv= 1:1 a 2:1; Nmx= 2; hf: (-)	tf: laxo; tv: típicos; d= ?; Fv= 2:1 a 2.5: 1; Nmx= 2; hf: (-)	células del tejido fundamental en forma de V, T y alargadas; pr: (+) en la región vascular		(+)	(+)	(-)	complanata		

Cuadro 2, continúa

Especie	Edad	Zona cortical	Zona subdermal	Zona dermal	Zona central	Parénquima	Parénqui- ma tabular	Parénqui- ma radiante	Estérgmas	Región fibrosa	Raíz	Pecíolo
<i>Palmoxylon edmonse</i> (Tidwell, 1973)	Eoceno	tf: compacto; tv: típicos y trazas foliares; d= 205; Fv= 7:1; NmX= 2; hf: (+)		tf: ?; tv: típicos; d= 100; Fv= 5:1; NmX= 2; hf: (-)	tf: compacto; tv: típicos; d= 85; Fv= 3:1; NmX= 2; hf: (+)	Parénquima	(+)	(+)	(-)	reniformia		
<i>Palmoxylon colbi</i> (Tidwell, 1973)	Eoceno	tf: ?; tv: típicos; d= 330; Fv= 8:1; NmX= 2 a 3; hf: (+)		tf: ?; tv: típicos y trazas foliares; d= 160; Fv= 6:1; hf: (+)	tf: compacto; tv: típicos; d= 115; Fv= 2.5:1 a 3:1; NmX= 2; hf: (+)	células alargadas	(+)	(+)	(+)	reniformia con tendencia a ser lunaria		
<i>Palmoxylon lacunosum</i> (Berry, 1924)	Eoceno?		tf: laxo; tv: típicos; d= ?; Fv= 2:1; NmX= 2; hf: (+) con parénquima radiante				(-)	(+)	?	lunaria reniformia y vaginata		

jido fundamental compacto hacia la periferia que se vuelve laxo hacia el interior, mientras que en *P. anchorus* es compacto en todo el tallo. Otra diferencia se encuentra en el aerénquima del córtex medio de las raíces, que en *P. anchorus* está dispuesto radialmente y tiene esclereidas (Stevens, 1912), mientras que en *P. vasculare* tiene organización reticular y carece de esclereidas.

Palmoxylon maedae Ogura del Japón, cuya edad y localidad son inciertas, también se conoce con base en sus tallos y raíces. El tallo de esta planta tiene haces vasculares similares a los típicos de *P. vasculare*, y comparte además el presentar de dos a tres vasos de metaxilema por haz vascular, tener haces fibrosos rodeados por estégmatas, el número de haces vasculares/cm², y la organización del tejido fundamental semejando las patas de un artrópodo. Sin embargo, los tallos de estas plantas se distinguen entre sí porque en la planta japonesa no se registra tejido fundamental compacto hacia la periferia del tallo. Además, las raíces de *P. vasculare* y *P. maedae* son diferentes, porque el aerénquima del córtex medio es radial en la planta japonesa y reticular en la de Nuevo León, y la exodermis en ambas tiene grosor distinto (Ogura, 1952).

El tallo y la raíz de *Palmoxylon surangei* Lakhanpal de la serie Deccan Intertrappean de la India también comparten algunas características con *P. vasculare* (Cuadro 2). El tejido fundamental del tallo en las dos plantas está formado por células que varían de isodiamétricas a alargadas y las zonas del córtex se corresponden. Además los haces vasculares son semejantes al tener vaina fibrosa reniforme, en el número de vasos de metaxilema y en la presencia de parénquima radial, aunque *P. surangei* no tiene parénquima tabular (Lakhanpal, 1956). Sin embargo, aparentemente la planta de la India tiene grupos de fibras mal conservados que en ocasiones parecen ser canales (Lakhanpal, 1956). Otras diferencias entre estas plantas son, por ejemplo, la frecuencia de haces vasculares/cm² que en las distintas regiones del tallo no concuerdan y aunque la vaina fibrosa de los haces vasculares es básicamente reniforme en el material de la India, existen algunas desviaciones de este patrón, pudiendo ser cordada, o piriforme a orbicular (cf. Lakhanpal, 1956). Por otra parte, las raíces de la palmera de la serie Deccan Intertrappean no tienen exodermis; tienen haces fibrosos en el córtex medio, y el estele tiene por lo general 22 haces vasculares. En contraste, la raíz de *P. vasculare* tiene exodermis bien desarrollada, carece de haces fibrosos y su estele puede tener hasta 45 haces vasculares.

La palmera sudamericana registrada por Romero (1968) del Paleoceno de Patagonia, *Palmoxylon patagonicum* Romero, comparte con *P. vasculare* la presencia de haces vasculares elipsoidales formados casi exclusivamente por tejido vascular hacia la periferia del tallo, la organización de la región esclerenquimática (Cuadro 2), la organización de los haces vasculares típicos aunque en *P. patagonicum* no hay parénquima tabular, y la variación del número de vasos de metaxilema por haz vascular (dos a cuatro en *P. patagonicum* y dos a cinco en *P. vasculare*). Los tallos difieren, no obstante, en que mientras los estégmatas de la planta de Nuevo León únicamente son esféricos, en la planta de la Patagonia son esféricos o cóni-

cos, y la presencia de células con contenidos oscuros en el córtex de *P. patagonicum* contrasta con su ausencia en *P. vasculare*. El parecido de estas plantas es llamativo. Su diferencia principal radica en la organización de aerénquima del córtex medio, que si bien es reticular en ambos casos, los espacios aéreos en la planta sudamericana son de mayor tamaño (Romero, 1968).

Aunque en general existen caracteres compartidos entre la nueva planta de Nuevo León y otros fósiles, siempre hay diferencias entre ellas. Aun más, aunque el parecido puede ser muy cercano entre *P. vasculare* y *P. patagonicum*, el desconocimiento de otros órganos de la palmera de Patagonia no permite reconocerlos como coespecíficos. De la planta de Nuevo León se conocen detalles de la porción basal del pecíolo, mientras que de la planta argentina se desconocen. Erwin y Stockey (1994) demuestran que mientras el tallo de una palmera fósil puede indicar relación con un grupo actual dentro de la familia Arecaceae, sus hojas sugieren una relación distinta. Entonces, hasta que no se conozca más detalle de las hojas de estas dos palmeras fósiles es conveniente tratarlas por separado.

Palmoxylon livistoniforme sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2099-2101.

Localidad. Formación El Cien, entre 24° y 25° de latitud N y 111° y 112° de longitud O.

Edad. Oligoceno-Mioceno.

Diagnos. Tallo con atactostele formado por tejido fundamental de células alargadas intercaladas con células isodiamétricas en la zona cercana al xilema de los haces vasculares. El tejido fundamental es compacto en la periferia y laxo en la región central. Tanto haces vasculares como fibrosos están rodeados por parénquima tabular, y en el área del xilema de los haces vasculares hay células alargadas en posición radial.

Descripción. Un fragmento de tallo compuesto por tejido fundamental y haces vasculares y fibrosos forman un atactostele (Fig. 20). Los haces vasculares están muy próximos entre sí, teniendo densidad de 29 haces/cm². El tejido fundamental está formado por parénquima compacto cuando la separación entre los haces vasculares es de cuatro a ocho células; sin embargo, cuando la distancia entre ellos es mayor, el tejido fundamental se organiza laxamente. Todos los haces vasculares tienen su área vascular orientada hacia la región central del tallo (Fig. 20).

En corte transversal los haces vasculares son típicos, están formados por un área vascular elíptica envainada parcialmente por un área fibrosa reniforme (Fig. 21), tiene diámetro radial que varía de 1625 a 2000 μm, y relación fibro-vascular de 1:4.

El xilema de los haces vasculares está constituido generalmente por dos elementos traqueales con diámetro que varía de 75 a 175 μm (\bar{x} = 131 μm; Fig. 22). En algunas ocasiones están acompañados por otros de diámetro más pequeño que varía de 45 a 60 μm (\bar{x} = 55 μm), localizados en el área más distal a la región fi-

brosa (Fig. 22). Los engrosamientos de los elementos traqueales son anulares (Fig. 23). Los elementos traqueales en su conjunto están rodeados por células de pared delgada, que forman una vaina de tres a cinco capas de grosor. En corte transversal estas células tienen forma poligonal a circular, y diámetro de 15 a 40 μm (\bar{x} = 27 μm). A partir de éstas radian células de parénquima alargadas y forma rectangular, cuya longitud varía de 110 a 335 μm (\bar{x} = 172 μm) y anchura de 35 a 95 μm (\bar{x} = 69 μm). Entre el xilema y el área fibrosa existe un espacio de forma ovoide que corresponde al lugar donde se encontraba el floema. El área fibrosa del haz vascular está constituida por un fascículo compacto de fibras con diámetros de 50 a 70 μm (\bar{x} = 60 μm). Envainando completamente al haz vascular hay una capa de parénquima tabular, formado por células alargadas y arqueadas de pared delgada.

Pequeños fascículos de fibras isodiamétricos en corte transversal, con diámetros de 70 a 130 μm (\bar{x} = 98 μm), se localizan en el tejido fundamental (Fig. 24), intercalados con los haces vasculares. Estos haces están bordeados por células de pared delgada, de forma circular en corte transversal. A partir de estas células radian células alargadas del tejido fundamental (Fig. 24).

El tejido fundamental laxamente organizado tiene como unidad básica células rectangulares. Hacia la región externa del tallo las células se unen por sus lados menores formando una retícula, mientras que hacia el xilema las células se unen entre sí a través de células pequeñas de forma circular. Las células rectangulares tienen en corte transversal longitud de 150 a 210 μm (\bar{x} = 174 μm) y anchura de 60 a 80 μm (\bar{x} = 69 μm), mientras que en las células pequeñas el diámetro varía de 30 a 60 μm (\bar{x} = 24 μm).

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la similitud anatómica que guarda con el género de la palmera actual *Livistona*.

Comparación. El fragmento de tallo de *Palmoxylon livistoniforme*, de Baja California Sur, corresponde a la porción periférica del atactostele, interior a la región esclerenquimática. Esta región se caracteriza por tener alta densidad de haces vasculares/ cm^2 y vainas fibrosas en los haces vasculares de mayor tamaño hacia la periferia del tallo que hacia la región central.

Palmoxylon livistoniforme se caracteriza por la presencia de aerénquima formado por células alargadas, mismo que la relaciona con ocho palmeras previamente descritas (Cuadro 3). Sin embargo, el ordenamiento tabular y radiante del tejido fundamental alrededor de las regiones fibrosa y vascular de los haces vasculares distingue a la palmera fósil de Baja California Sur de las previamente descritas (Cuadro 3). Por ejemplo, aunque en *P. hungaricum* Greguss (Greguss, 1959) y *P. lacunosum* Unger el parénquima del tejido fundamental se arregla de manera radiante alrededor de los haces de fibras, nunca lo hace como en *P. livistoniforme*, de manera radiante y tabular en el mismo haz. Además, en las palmeras previamente descritas no hay células de forma claramente distinta que sirvan de unión entre el parénquima radial del haz vascular y las células del aerénquima, como sucede en el tallo de palmera de Baja California Sur.

Cuatro palmeras fósiles: *Palmoxylon deccanense* Sahni, *P. khalasa* Sahni, *P. arcotense* Ramanujam y *P. hungaricum* han sido comparadas con el género actual *Livistona* R. Brown, (Sahni, 1964; Greguss, 1959; Ramanujam, 1953). Además de éstas, y con base en el esquema de Berry (1924), aparentemente *P. lacunosum* es semejante a *Livistona* en el arreglo del tejido vascular y fundamental. No se conocen órganos adicionales de la planta que produjo el tallo de *Palmoxylon livistiforme*, por lo que no es posible confirmar su relación con otros fósiles, *Livistona* u otro miembro cercano de este grupo. Sin embargo, es evidente que el patrón anatómico observado estaba bien desarrollado en el Terciario superior y posiblemente estaba presente hacia el final del Cretácico como lo sugieren las palmeras de la India (Sahni, 1964; Ramanujam, 1953).

Palmoxylon longum sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2009-2019.

Localidad. No. 9 de Weber (1972) de la Formación Olmos.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano).

Diagnosis. Fragmento de tallo formado por tejido fundamental y haces vasculares organizados en un atactostele. Tejido fundamental compacto, compuesto por células cilíndricas ondulantes y alargadas radialmente. Haces vasculares típicos, con área fibrosa reniforme y área vascular con dos vasos de metaxilema bordeados por una capa de células elípticas, en corte transversal, y pared delgada. El parénquima que rodea al haz vascular radia formando ángulos agudos; al rededor de la región fibrosa forma un capuchón, mientras que en el área vascular radia en forma de penacho. Trazas foliares con el área vascular del haz rodeada por tres capas de fibras.

Descripción. Porción pequeña del tallo en la que se distingue el tejido fundamental y dos tipos de haces vasculares con densidad promedio de $31/\text{cm}^2$, orientados en su mayoría en la misma dirección, con el xilema hacia la región central del tallo (Fig. 25).

El haz vascular típico está formado por un área vascular y otra fibrosa que guardan relación en tamaño aproximado de 1:3 (Fig. 26). El diámetro del área vascular varía de 175 a 400 μm ($\bar{x} = 281 \mu\text{m}$) y el del área fibrosa varía de 700 a 1125 μm ($\bar{x} = 865 \mu\text{m}$). El haz tiene generalmente dos vasos de metaxilema rodeados cada uno por una capa de células de pared delgada, y forma elíptica en corte transversal (Fig. 27). El eje mayor de los elementos de vaso varía de 23 a 38 μm ($\bar{x} = 30 \mu\text{m}$) y el eje menor varía de 13 a 23 μm ($\bar{x} = 18 \mu\text{m}$). Los elementos de vaso de metaxilema tienen punteaduras opuestas y transicionales, y placas de perforación simples y transversas. Entre los dos vasos de metaxilema hay elementos traqueales más pequeños con engrosamientos anulares (Fig. 28) y helicoidales, luz de forma triangular y diámetro entre 30 y 60 μm ($\bar{x} = 33 \mu\text{m}$). Tanto los vasos como los elementos traqueales se encuentran rodeados por células de parénquima de pared delgada, de forma poliédrica y eje mayor que varía de 35 a 43 μm

Cuadro 3. Registros fósiles comparables con *Palmoxylon histioniforme* de la Formación El Cien en Baja California

Especie	Edad	Zona cortical (zona esclerenquimática)	Zona dermal (zona esclerenquimática)	Zona subdermal	Zona central	Parénquima	Estégmatas	Región fibrosa
<i>Palmoxylon histioniforme</i> (Ricalde-Moreno & Cavallos-Ferriz)	Oligoceno - Mioceno Baja California, México		tejido fundamental (df): compacto; tipo de haces vasculares (tv): típicos; densidad de haces vasculares por cm cuadrado (d) = 29; relación fibrovascular (fv) = 2; No de vasos de metaxilema (Nmx) = 2; haces fibrosos (hf): (+) con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos; d = 29; fv = 2; hf con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos y trazas foliares; d = 50 a 65; fv = 5:1 a 8:1; Nmx = 2; hf (-)	células alargadas e isodiamétricas; parénquima tabular (pt): (+) parénquima radiante (pr): (+) en la región vascular	(-)	reniforme
<i>Palmoxylon fladungii</i> (Stenzel, 1904)		tf: compacto ?; tv: típicos; d = ?; fv = 5:1; Nmx = ?; hf = (-)	tf: compacto; tv: típicos; d = 110; fv = 15:1; Nmx = 1 elíptico; hf (-)	tf: laxo; tv: típicos y trazas foliares; d = 50 a 65; fv = 5:1 a 8:1; Nmx = 2; hf (-)	tf: laxo; tv: típicos y trazas foliares; d = 20 a 25; fv = 2:1 a 3:1; Nmx = 2; hf (-)	células de forma polihédrica-alargadas; pr: (+) en la región vascular	(-)	vaginata
<i>Palmoxylon arabense</i> (Kannanjam, 1953)	Terciario? Sur de la India		tf: laxo con células con contenidos oscuros; tv: típicos y trazas foliares; d = ?; fv = ?; Nmx = 2; hf: (+) con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos; d = ?; fv = 2:1; Nmx = 2; hf (+) con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos y trazas foliares; d = 20 a 25; fv = 2:1 a 3:1; Nmx = 2; hf (-)	células alargadas; pt: (+) pr: (+) en la región vascular	(+)	reniforme
<i>Palmoxylon lacunosum</i> (Descripción basada en los esquemas y dibujos de Stenzel, 1903 y sobre todo en los esquemas de Berry, 1924)	Eoceno (edad basada en el ejemplar de Berry)		tf: laxo; tv: típicos; d = ?; fv = 2:1; Nmx = 2; hf (+) con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos; d = ?; fv = 2:1; Nmx = 2; hf (+) con parénquima radiante	tf: laxo; tv: típicos y trazas foliares; d = 20 a 25; fv = 2:1 a 3:1; Nmx = 2; hf (-)	células alargadas; pt: (+) pr: (-) en la región vascular	(-)	lanarita, reniforme y vaginata

Cuadro 3. *continúa*

Especie	Edad	Zona cortical (zona esclerenquimática)	Zona dermal (zona esclerenquimática)	Zona subdermal	Zona central	Parénquima	Estégmatas	Región fibrosa
<i>Palmoxylon hiatalosa</i> (comando de Sahni, 1964)	India			f: laxo; rv: úpicos? d=?; Fv=?; Nmx= 3 a 4; hf (-);		células alargadas; pc: (+) pr: (+) en la región vascular	(-)	reniforme
<i>Palmoxylon decanense</i> (comando de Sahni, 1964)	Deccan Inetrappcan India			f: laxo; rv: úpicos; d= 28 a 45; Fv= 8.1 a 15.1; Nmx= 2; hf (-)		células de formas variadas; pc: (-) pr: (+) en la región vascular; ausentes	(-)	reniforme
<i>Palmoxylon colé</i> (Tidwell, 1973)	Eoceno Wyoming, EUA		f: ?; rv: úpicos; d= 230; Fv= 8.1; Nmx= 2 a 3; hf (+)	f: ?; rv: úpicos y trazas foliares; d= 160; Fv= 6.1; hf (+)	f: compacto; rv: úpicos; d= 115; Fv= 2.5; 1 a 3.1; Nmx= 2; hf (+)		(+)	reniforme, lunaria
<i>Palmoxylon kanadan</i> (Kulkarni & Mahabadi, 1973)	Deccan Inetrappcan India		f: lagunar; rv: úpicos; d= 40 a 50; Fv=?; Nmx= 1; hf (-)	f: lagunar; rv: úpicos y trazas foliares; d= 20 a 24; Fv= 1.1 a 2.1; Nmx= 2; hf (-)	f: laxo; rv: úpicos; d=?; Fv= 2.1 a 2.5.1; Nmx= 2; hf (-)	células del tejido fundamental en forma de V, T y alargadas; pc: (+) pr: (+) en la región vascular	(-)	complanata

($\bar{x} = 37 \mu\text{m}$) y eje menor que varía de 15 a 25 μm ($\bar{x} = 21 \mu\text{m}$). Entre el área del xilema y el área fibrosa hay un espacio de forma romboidal que corresponde al área donde estaba el floema.

Rodeando parcialmente al área vascular, está el área fibrosa. Las fibras tienen adheridos en su parte exterior, en las paredes periclinales, estégmatas con diámetros que varían de 15 a 25 μm ($\bar{x} = 20 \mu\text{m}$), ordenados de manera continua y regular a lo largo de la periferia del haz, e intercalados entre las fibras de esta área.

El segundo tipo de haz vascular corresponde a las trazas foliares (Fig. 30). En éstos el área vascular es ligeramente más larga que la fibrosa, en una relación 1.3:1, está formada por numerosos elementos traqueales que en corte transversal tienen luces de forma diversa, y cuyo diámetro varía de 25 a 115 μm ($\bar{x} = 72 \mu\text{m}$). Las células del parénquima acompañante del área del xilema son poliédricas. Una banda de tres capas celulares de grosor formada por fibras delimita el área del xilema del haz.

El tejido fundamental es compacto y está compuesto de células cilíndricas de parénquima de pared delgada (Fig. 31). Estas se encuentran orientadas de manera radial (Fig. 26 y 29), se proyectan de forma ondulante a lo largo de todo el córtex, varía su longitud de 200 a 710 μm ($\bar{x} = 428 \mu\text{m}$), y su diámetro de 50 a 100 μm ($\bar{x} = 64 \mu\text{m}$).

El parénquima del tejido fundamental delimita a los diferentes haces vasculares. Las células alargadas se unen en su lado más angosto, curvándose para tener una disposición paralela a la región fibrosa. En la región vascular las células del tejido fundamental se proyectan de forma radial, semejando la forma de un penacho (Fig. 26).

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la longitud de las células del tejido fundamental.

Comparación. *Palmoxylon longum* del Cretácico Superior de Coahuila representa la porción central del eje vegetativo. En este material los haces vasculares siempre tienen la misma orientación, aunque es la baja densidad de haces vasculares/cm² lo que sugiere la posición topográfica dentro del tallo (Sahni, 1943).

La presencia de tejido fundamental compacto compuesto por células de parénquima muy largas y ondulantes, y la presencia de una vaina fibrosa muy grande en relación al área vascular en los haces vasculares son características importantes de este material de Coahuila. Entre las palmeras fósiles, sólo *Palmoxylon fladungi* (Unger) Felix tiene cierto parecido con *P. longum*. La relación fibro-vascular es semejante entre las dos plantas, las células del tejido fundamental son largas aunque no claramente ondulantes en *P. fladungi*, el área fibrosa del haz vascular es reniforme y el área vascular está rodeada por células del tejido fundamental formando una estructura semejante a un penacho, y las dos plantas carecen de haces fibrosos (Stenzel, 1904). Sin embargo, en *P. fladungi*, cuya procedencia se desconoce (Stenzel, 1904), el tejido fundamental de la región central es laxo, mientras que en la planta de Coahuila es compacto, y la densidad de haces vasculares/cm² en ambas plantas es distinta (Stenzel, 1904). Lo anterior sugiere que la palmera de Nuevo León representa una nueva especie.

Palmoxylon commune sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2023-2025.

Localidad. No. 9 de Weber (1972) de la Formación Olmos.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano).

Diagnos. Fragmento de tallo con tejido fundamental y haces vasculares organizados en un atactostele. Tejido fundamental compacto de células radialmente alargadas y paredes irregulares. Haces vasculares típicos, con área fibrosa lunaria con fibras plurilaminadas, y área vascular con dos vasos de metaxilema, aunque pueden llegar hasta ocho. Hay además un tipo de haz disociado en el que los elementos traqueales y las fibras están aislados en el tejido fundamental.

Descripción. Se conoce un fragmento de tallo en el que se conservó el tejido fundamental y dos tipos de haces vasculares. Los haces vasculares están orientados en su mayoría con el xilema apuntando hacia el centro del tallo (Fig. 32), y tienen densidad promedio de 48/cm².

El haz vascular típico está formado por un área vascular y otra fibrosa que guardan relación de tamaño aproximada de 1:3 (Fig. 33). En corte transversal, el diámetro del área vascular varía de 230 a 330 μm (\bar{x} = 272 μm) y el del área fibrosa varía de 750 a 900 μm (\bar{x} = 817 μm). Este tipo de haz vascular tiene generalmente dos elementos traqueales grandes, aunque pueden llegar hasta ocho muy próximos entre sí, estando ausente el parénquima acompañante. Los elementos traqueales tienen engrosamientos escalariformes y diámetro que varía de 80 a 125 μm (\bar{x} = 113 μm). El xilema está rodeado por células poliédricas de pared delgada, dispuestas en dos ciclos, cuyo diámetro en corte transversal varía de 25 a 55 μm (\bar{x} = 37 μm).

Entre el xilema y el área fibrosa hay un espacio de forma cóncava creciente, que corresponde al área donde estaba el floema. En la zona del floema es frecuente encontrar fragmentos de células con paredes con constricciones y gránulos.

Envainando parcialmente el área vascular y el espacio del floema, está el fascículo fibroso, de forma lunaria, y fibras plurilaminadas. Adheridos a las paredes periclinales de las fibras hay estégmatas con forma de sombrero, diámetro entre 18 y 25 μm (\bar{x} = 20 μm), y alineados de manera continua y regular (Fig. 34).

El segundo tipo de haz vascular corresponde a una traza foliar. El área fibrosa está formada por fibras plurilaminadas arregladas en su parte central de manera compacta y hacia la periferia por fibras entremezcladas con el parénquima del tejido fundamental. Los elementos traqueales también se encuentran entremezclados con el tejido fundamental. Este tipo de haz carece de parénquima que lo delimite.

El tejido fundamental es compacto, constituido por células de parénquima con paredes delgadas y ondulantes. En corte transversal, son de forma rectangular, radialmente alargadas, y longitud que varía de 40 a 180 μm (\bar{x} = 166 μm).

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la presencia de los elementos comunes al género.

Comparación. *Palmoxylon commune* representa la porción central del tallo, como lo indica el tipo y disposición de los elementos celulares y la densidad de haces vasculares (cf. Sahni, 1943).

Células parenquimatosas alargadas radialmente y con paredes sinuosas no han sido descritas para palmeras fósiles, ni para los pocos representantes actuales estudiados con detalle. Sin embargo, *Palmoxylon densum* Unger, del Terciario de Asia oriental, es semejante a la planta de Coahuila al tener células alargadas en el tejido fundamental, aunque éstas no son sinuosas, y en que en el área vascular de los haces vasculares existen generalmente dos vasos de metaxilema grandes (Stenzel, 1904). No obstante, hay diferencias entre estas plantas. La presencia de haces fibrosos y estégmatas alrededor de éstos, y el área fibrosa reniforme de los haces vasculares en *P. densum* (Stockmans y Willière, 1943), contrastan con la ausencia de haces fibrosos y el área fibrosa lunaria en *P. commune*.

Palmoxylon fibrosum sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2020 - 2022.

Localidad. No. 9 de Weber (1972) de la Formación Olmos.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano).

Diagnos. Fragmento de atactostele formado por tejido fundamental compacto con células radialmente alargadas y paredes irregularmente onduladas; haces vasculares típicos, formados por un área fibrosa de forma elíptica con fibras plurilaminadas y, otra vascular con número de elementos traqueales variables, y haces fibrosos libres con 3 a 13 fibras plurilaminadas.

Descripción. Un fragmento de tallo con haces vasculares y fibrosos y parénquima del tejido fundamental es conocido (Fig. 35). Los haces vasculares tienen en su mayoría la misma orientación, con el xilema en dirección a la región central del tallo, y densidad de $83/\text{cm}^2$. Los haces vasculares típicos (Fig. 36) tienen diámetro radial que varía de 960 a 1250 μm ($\bar{x} = 1094 \mu\text{m}$), y la proporción fibrovascular es de 4.5:1. El diámetro radial del área vascular varía de 165 a 260 μm ($\bar{x} = 198 \mu\text{m}$) mientras que el de la región fibrosa varía de 780 a 950 μm ($\bar{x} = 880 \mu\text{m}$). El tejido fundamental es compacto y está formado por células radialmente alargadas de pared delgada y forma irregular.

Alrededor de los elementos traqueales de mayor tamaño, en algunas ocasiones, hay una capa de células pequeñas que en corte transversal varían de elípticas a poligonales (Fig. 36). Los elementos traqueales son generalmente dos, pero pueden llegar hasta ocho (Fig. 38). Su diámetro varía de 52 a 160 μm ($\bar{x} = 112 \mu\text{m}$). En ocasiones se encuentra un espacio vacío que indica la posición del floema.

El área fibrosa del haz vascular está formada por un fascículo compacto de fibras plurilaminadas cuyos diámetros varían de 40 a 55 μm ($\bar{x} = 50 \mu\text{m}$), mientras que su longitud varía de 50 a 420 μm ($\bar{x} = 197 \mu\text{m}$). Bordeando al área fibrosa del haz hay células de pared delgada que varían de rectangulares a cóncavas (Fig. 37), con longitud de 7 a 13 μm ($\bar{x} = 9 \mu\text{m}$).

Entre los haces vasculares hay numerosos haces fibrosos, formados por 3 a 13 fibras plurilaminadas (Fig. 39), de tamaño similar a aquéllas del área fibrosa del haz vascular. Bordeando estos haces también hay pequeñas células de pared delgada, que varían de circulares a rectangulares.

Etimología. El epíteto específico hace referencia al gran número de haces fibrosos que presenta el ejemplar.

Comparación. *Palmoxylon fibrosum* tiene gran semejanza con *P. commune*, pero existen diferencias entre ellas que permiten separarlas claramente. La presencia de haces fibrosos y estérgmatas alrededor de la región fibrosa de los haces vasculares en *P. fibrosum* permite reconocer que se trata de dos plantas (Stockmans y Willière, 1943). Estas mismas características relacionan a *Palmoxylon fibrosum* con *P. densum*, *P. antiguense* Unger *P. simperi* Tidwell y *P. pristina* Tidwell (Tidwell, 1970).

La pared sinuosa del tejido fundamental y la presencia de fibras plurilaminadas son las características principales que distinguen a *Palmoxylon fibrosum* de las otras cuatro palmeras previamente descritas. Otras características distintivas entre *P. fibrosum* y *P. densum* incluyen, por ejemplo, la presencia de parénquima radial alrededor de los haces fibrosos y la diferente ubicación de los estérgmatas en *Palmoxylon densum* (Stenzel, 1904). Aunque las células de parénquima fundamental son ligeramente sinuosas en *P. antiguense* de las islas de Antigua y Cuba, éstas no son tan alargadas como en *P. fibrosum*. Además, las fibras de los haces vasculares de *P. fibrosum* son de menor tamaño hacia la zona que limita con la región vascular del haz y de mayor tamaño hacia el polo opuesto. Esta diferencia de tamaño en las fibras no se encuentra en las plantas de *P. antiguense*. Las palmeras del Oligoceno de Utah descritas por Tidwell (1970) son distintas de *P. fibrosum* al tener dos o más ciclos de células de parénquima rodeando a la región vascular del haz vascular, y la relación fibro-vascular es ligeramente menor en *P. simperi* y *P. pristina* (1:1.7 a 1:2.7) que en *P. fibrosum* (1:3). Estas diferencias apoyan el reconocimiento de una nueva especie, y subrayan la necesidad de continuar estudiando los patrones de variación anatómico en las palmeras.

Palmoxylon polymorphum sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 1968-2008.

Localidad. No. 9 de Weber (1972) de la Formación Olmos.

Edad. Cretácico Superior (Maastrichtiano).

Diagnosis. Fragmento de tallo formado por tejido fundamental compacto, con células isodiamétricas de dos distintos tamaños, y haces vasculares con dos a más de diez elementos de metaxilema. Área vascular de los haces vasculares delimitada por una capa de fibras, área fibrosa del haz vascular de forma cordata con tres capas de parénquima tabular.

Descripción. Fragmento de un tallo de palmera con numerosos haces vasculares discretos inmersos en tejido parenquimático compacto, formado por células isodiamétricas de dos tamaños (Fig. 40), en corte transversal.

Los haces vasculares presentan una densidad promedio de $40/\text{cm}^2$, están orientados en su mayoría en la misma dirección, con el xilema hacia la región central de tallo, sólo algunos tienen orientación opuesta y otros más están ligeramente girados.

Los haces vasculares típicos son muy variables, compartiendo muchas características con las trazas foliares. Están formados por una región vascular de forma ampliamente abobada, (*cf.* Radford, 1974, en la descripción de las formas de las hojas) con un diámetro que varía de 250 a 550 μm ($\bar{x} = 356 \mu\text{m}$) y una región fibrosa de forma cordata con diámetro de 550 a 1000 μm ($\bar{x} = 713 \mu\text{m}$). La relación fibro-vascular es de 2:1.

El xilema de los haces vasculares está formado, en escasas ocasiones, por dos elementos traqueales (Fig. 41), hasta más de diez, por lo general (Fig. 42). El tipo de elementos traqueales que lo constituyen es variable, encontrándose desde los elementos de protoxilema con engrosamientos anulares y placas de perforación simple transversa (Fig. 45), de diámetro que varía desde 25 a 80 μm ($\bar{x} = 53 \mu\text{m}$) y largo desde 60 hasta 130 μm ($\bar{x} = 95 \mu\text{m}$); hasta los elementos traqueales con punteaduras opuestas (Fig. 44), placas de perforación desconocidas, con diámetro variable de 30 a 150 μm ($\bar{x} = 75 \mu\text{m}$) y longitudes de 85 a 135 μm ($\bar{x} = 112 \mu\text{m}$). Son comunes elementos de vaso con punteaduras transicionales, engrosamientos escalariformes (Fig. 43), y placa de perforación escalariforme y oblicua, con diámetros de 35 a 80 μm ($\bar{x} = 51 \mu\text{m}$), y longitud de 35 a 65 μm ($\bar{x} = 51 \mu\text{m}$). Los elementos traqueales con engrosamientos anulares y aquellos con punteaduras opuestas tienen muy alta frecuencia. En los elementos de vaso son comunes tílides con paredes celulares delgadas.

Rodeando al xilema hay parénquima con células poligonales de pared delgada que en corte transversal tienen diámetro que varía de 7.5 a 21 μm ($\bar{x} = 14 \mu\text{m}$). Delimitando al área del xilema, en los haces que son parecidos a trazas foliares, hay una banda de dos o tres capas de fibras (Fig. 42).

Envainando parcialmente al área vascular está el área fibrosa cordata, formada por fibras plurilaminadas de muy diversos diámetros. Las fibras de menor diámetro se localizan en la parte central del fascículo, limitante con el área vascular, mientras que las de mayor diámetro se localizan en la periferia. Las fibras situadas hacia la periferia del haz están alargadas radialmente (Fig. 42). Adheridas a las paredes periclinales de las fibras externas del haz hay estégmatas de pared delgada y forma esférica, con diámetro que varía de 13 a 28 μm ($\bar{x} = 19 \mu\text{m}$) y alineadas de manera continua y uniforme (Fig. 41).

Rodeando a la región fibrosa del haz hay una capa de tres células de grosor de parénquima tabular (Figs. 41 y 42), con células de pared delgada, alargadas, arqueadas, que siguen la forma del haz vascular. En corte transversal estas células tienen longitud de 75 a 95 μm ($\bar{x} = 83 \mu\text{m}$) y anchura de 15 a 68 μm ($\bar{x} = 39 \mu\text{m}$) mientras que en corte longitudinal son rectangulares con grosor de 23 a 43 μm ($\bar{x} = 32 \mu\text{m}$).

Las células de parénquima del tejido fundamental aledañas al xilema del haz vascular son poliédricas, y en algunos casos están orientadas radialmente. El resto de las células del tejido fundamental son poligonales, de pared delgada, y grandes (Fig. 46), con diámetro de 25 a 125 μm (\bar{x} = 62 μm), o pequeñas, con diámetros que varían de 13 a 35 μm (\bar{x} = 18 μm).

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la gran cantidad de características comparables de manera aislada con varias especies del género.

Comparación. El fragmento de tallo de *Palmoxylon polymorphum* representa a la zona central del eje vegetativo. La presencia de haces vasculares con la región vascular orientada en ocasiones hacia el centro y a veces hacia la periferia es una característica de la porción central del tallo de las palmeras (Mohl, 1824; Sahni, 1943; Waterhouse y Quinn, 1978; Tomlinson, 1991). Muchas de las palmeras reportadas en el registro fósil tienen al igual que *P. polymorphum*, tejido fundamental compacto formado por células isodiamétricas con pequeños y escasos espacios intercelulares, haces vasculares con número variable de vasos de metaxilema (2 a 8), protoxilema claramente distinguible, y vaina fibrosa en los haces vasculares que varía de reniforme a lunaria (Cuadro 4).

Aunque aparentemente estas especies (Cuadro 4) se parecen a *P. polymorphum*, son claramente distintas porque *P. polymorphum* tiene dos tipos de haces vasculares, mientras que las especies del Cuadro 4 solamente tienen uno, apoyando el reconocimiento de la primera como una nueva especie de palmera.

Rhizopalmoxylon Felix

Rhizopalmoxylon huepaciense sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2102-2323.

Localidad. Localidad No. 2 (Fig. VI).

Edad. Cretácico Superior/Paleógeno.

Diagnosis. Sistema radicular fibroso con raíces poliarcas de tres tamaños diferentes, cada uno con estructura distintiva. Epidermis de células poliédricas a isodiamétricas con pared delgada; córtex externo con siete a diez capas de células poliédricas de pared delgada y algunas células intercaladas con contenidos oscuros; córtex medio formado por zona aerenquimática amplia con arreglo radial, de origen esquizolisogénico, e intercalaciones de células con contenidos oscuros que forman filas de tres a diez, a lo largo del eje; córtex interno con células de pared delgada en raíces de dimensiones más pequeñas y con células de pared delgada hacia el exterior y fibras hacia el interior en raíces de mayor tamaño. Estele poliarco con 3 a 45 haces vasculares rodeados por células de pared delgada, alargadas, y con médula formada por células de pared delgada que en raíces de mayor tamaño puede estar lisada.

Descripción. Raíces formadas por tres regiones claramente distinguibles: epidermis, córtex y estele. La estructura anatómica es prácticamente igual en los 29

Cuadro 4. Registros fósiles comparables con *Palmoxylon polymorphum* de la Formación Olmos de Coahuila

Especie	Edad	Zona cortical	Zona dermal	Zona subdermal	Zona central	Haces fibrosos	Parénquima fundamental	Parénquima tabular	Parénquima radiante	Tipo de la región fibrosa
<i>Palmoxylon polymorphum</i> (Ricalde-Moreno & Cevallos-Ferriz, 1993)	Cretácico Superior, Mastrichtiano		tejido fundamental (tf); compacto; tipo de haces (tv); típicos con dos variantes, a pesar de que una de las variantes tiene tantos elementos traqueales que podría confundirse con traqueas foliares; densidad de haces fibro - vasculares por centímetro cuadrado (d) = 40; relación fibro - vascular (fv) = 2:1; número de elementos de metaxilema (Nmx) = muy variable de 2 a 10				células isodiamétricas de dos tamaños diferentes	(+)		variable: de reniforme a lunaria
<i>Palmoxylon palmaticum</i> (Sprengel) Stenzel (Berry, 1918)	Oligoceno		tf: células de pared delgada sin espacios intercelulares con células con contenidos oscuros, células isodiamétricas pentagonales y hexagonales; tv: típicos d: 0.6 a 0.75; fv= 1:1; hf: (-)	(-)		(-)	(-)	(-)	(-)	reniforme
<i>Palmoxylon lacunosum</i> (Stenzel, 1904)	?		tf: laxo; tv: típicos; d= 2; fv= 1.5:1 a 2:1; Nmx= 2 a 3 (variable)	(+)		ahargadas e isodiamétricas	(+)	(+)	(-)	de la región vascular (-)

Cuadro 4, continúa

Especie	Edad	Zona cortical	Zona dermal	Zona subdermal	Zona central	Haces fibrosos	Parénquima fundamental	Parénquima cortical	Parénquima esclerótico	Tipo de la región fibrosa
<i>Palmyroxylon solidum</i> (Stenzel, 1904)	?		cf. compacto; w: típicos; d= P_1 ; f ₁ = 1.5:1 a 2:1; Nmx= 2 con engrosamientos anulares		(+)	isodiamétricos y alargados	(+)	(+)	(-)	de la región vascular
<i>Palmyroxylon sundarum</i> (Rao & Menon, 1964)	Deccan Intertrapezium India		cf. w: típicos y trazas foliares; d= 80 a 100; f ₁ = 0.5:1 a 1:1; Nmx= 2; Npx= 6-8; hf: (-)				(-)	(-)	(-)	reniforme

ejemplares estudiados, cuyo diámetro varía de 930 a 4375 μm ($\bar{x} = 2087 \mu\text{m}$). El córtex, y en especial el córtex medio e interno, presentan variaciones que ayudan a distinguir en las raíces patrones anatómicos que se correlacionan con sus diámetros: (i) de 930 a 1075 μm (Fig. 47), (ii) de 1076 a 1850 μm (Fig. 48), y (iii) de 1851 a 4375 μm (Fig. 49).

La epidermis está formada por una capa de células poliédricas, de pared delgada y cutinizada sobre su pared periclinal externa que tiene forma de domo. Su diámetro en corte transversal varía de 25 a 37 μm ($\bar{x} = 29 \mu\text{m}$), mientras que su longitud varía de 30 a 60 μm ($\bar{x} = 45 \mu\text{m}$).

El córtex está formado por tres regiones distintas. Al interior de la epidermis se encuentra el córtex externo, caracterizado por tener células parenquimatosas poliédricas de pared delgada, dispuestas en cuatro capas celulares en las raíces de la categoría (i) (Fig. 50) y llegando hasta diez capas celulares en la categoría (iii). Hacia la periferia el tejido está organizado de manera compacta, y sus células son poliédricas, mientras que hacia el interior es un poco más laxo y las células tienden a ser isodiamétricas, con diámetro que varía de 15 a 25 μm ($\bar{x} = 20 \mu\text{m}$). En corte longitudinal estas células son rectangulares con longitud de 50 a 90 μm ($\bar{x} = 70 \mu\text{m}$). Entre éstas se encuentran dispersas células cilíndricas de pared delgada y contenidos oscuros, organizadas en hileras de tres a diez células de alto y una de grosor. Las células con contenidos oscuros tienen dimensiones mayores con respecto a las células de parénquima entre las que se encuentran, variando de 20 a 50 μm ($\bar{x} = 30 \mu\text{m}$) en diámetro, y de 30 a 60 μm en longitud ($\bar{x} = 45 \mu\text{m}$).

El córtex medio es un aerénquima formado por células esféricas y ovales de pared delgada, aunque en las partes donde el tejido es compacto las células son de forma poliédrica, con diámetro de 15 a 130 μm ($\bar{x} = 49 \mu\text{m}$). Los espacios aéreos son alargados radialmente. Dispersas en el aerénquima hay células isodiamétricas de pared delgada, con contenidos oscuros, opacos o traslucidos, y textura granular o cristalina (Fig. 51). Estas células están dispuestas en hileras longitudinales de tres a diez células de altura y una de anchura (Fig. 52). Su diámetro en corte transversal varía de 20 a 90 μm y ($\bar{x} = 55 \mu\text{m}$).

En la raíz tipo (i) los espacios aéreos del córtex medio, en corte transversal, son continuos desde el córtex externo hasta el córtex interno. Están limitados anticlinalmente por células de parénquima que forman hileras radiales de una célula de grosor. En corte longitudinal estas hileras aparecen apiladas una sobre otra. La forma y disposición de las células de parénquima en corte transversal son variables. En algunas ocasiones las células circulares forman hileras, mientras que en otras, las paredes periclinales son más delgadas (2 a 3 μm) que las anticlinales (3 a 6 μm). También forman células alargadas radialmente debido a la lisis de sus paredes periclinales. En la zona de lisis se observan estructuras semejantes a invaginaciones de la pared, a manera de constricciones (Fig. 47), que corresponden a restos de la pared celular. La longitud radial de las células producidas por la fusión a través de la lisis de sus paredes celulares periclinales, varía de 40 a 130 μm ($\bar{x} = 85 \mu\text{m}$). El diámetro de las células esféricas varía de 15 a 40 μm ($\bar{x} = 26 \mu\text{m}$).

Este primer tipo de raíz rara vez presenta células con contenidos oscuros en el córtex medio.

Las células de parénquima del córtex medio en la raíz (ii) están organizadas de forma más compacta, los espacios aéreos son menos conspicuos (Fig. 48), sobre todo hacia la región epidérmica, y las células con contenidos oscuros se presentan con mayor frecuencia que en el patrón de raíz (i). Las células de parénquima en la parte exterior del córtex medio, en corte transversal, están organizadas en hileras radiales de células intactas, hileras radiales de células con adelgazamientos en la pared periclinal, y células alargadas radialmente producto de la lisis de las paredes periclinales.

La región más externa del córtex medio de la raíz tipo (iii) (Fig. 49) está formada por varias capas de parénquima cuyas células están arregladas de manera compacta y tienden a ser ovales con pared delgada. Su diámetro varía de 15 a 130 μm ($\bar{x} = 95 \mu\text{m}$), mientras que su longitud varía de 90 a 200 μm ($\bar{x} = 180 \mu\text{m}$). Más internamente, pero aun en la región externa, las células están dispuestas de manera más laxa, formando una zona transicional hacia la región típicamente lagunar. La región del aerénquima es una red tridimensional constituida por diafragmas formados por las paredes anticlinales de cuatro, cinco, o más células parenquimatosas dispuestas en hileras radiales. Los espacios aéreos son menos alargados proporcionalmente al diámetro de la raíz que en los patrones de raíz (i) y (ii). Las células con contenidos oscuros son más frecuentes y están dispersas homogéneamente en todo el córtex.

El tejido del córtex interno es compacto. En corte transversal de las raíces con patrón (i) y (ii) está compuesto por células de parénquima poliédricas con pared delgada, dispuestas en dos o cuatro capas. Entre éstas se encuentran células con contenidos oscuros, pero en este caso la región del lumen celular dejada libre por los contenidos es más angosta. Su tamaño, en corte transversal, varía de 18 a 41 μm ($\bar{x} = 34 \mu\text{m}$). En las raíces con patrón tipo (iii) el córtex interno está formado en su parte exterior por células de parénquima semejantes a la de los patrones anteriores, pero en la región interior se compone de fibras (Fig. 53). El grosor de ésta última región varía de siete a diez capas celulares.

La endodermis en corte transversal está formada por células rectangulares con aristas curvas y engrosamientos en forma de U (Fig. 54), con sus arcos orientados hacia la epidermis. El tamaño de las células endodérmicas, en corte transversal, varía de 5 a 10 μm ($\bar{x} = 7 \mu\text{m}$). El periciclo está formado por una capa de células poliédricas a esféricas, de pared delgada, y diámetro que varía de 13 a 23 μm ($\bar{x} = 18 \mu\text{m}$).

El xilema está compuesto por haces vasculares discretos, dispuestos en un anillo alrededor de la médula, cada uno en forma de V con un gran vaso de metaxilema (Fig. 54). Los puntos de protoxilema están constituidos por cinco a ocho elementos traqueales que, en corte transversal, tienen forma de trapecio. La base menor del polígono está orientada hacia la región medular, en donde se localiza el metaxilema, y está rodeado por pequeñas células de parénquima de forma

elíptica, en corte transversal. Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple y transversa (Fig. 55), y punteaduras escalariformes, opuestas y transicionales (Figs. 56 y 57). El diámetro de los elementos varía de 3 a 13 μm ($\bar{x} = 7 \mu\text{m}$). El número de vasos de metaxilema varía dependiendo del tamaño de la raíz, en el patrón (i) hay de 2 a 4 vasos y en el (iii) hay hasta 45 vasos dispuestos en dos ciclos. El diámetro de los elementos de vaso de metaxilema varía de 65 a 180 μm ($\bar{x} = 124 \mu\text{m}$), y su longitud varía de 300 a 580 μm ($\bar{x} = 380 \mu\text{m}$). Frecuentemente, los vasos de metaxilema en las raíces del patrón (iii) presentan tilosis. En corte longitudinal, rodeando al metaxilema hacia la región de la endodermis, se observan células muy alargadas de pared delgada sin punteaduras (Fig. 58). El floema posiblemente se confunde con el parénquima de la región periférica del estele.

La médula está formada por parénquima. En algunas ocasiones las raíces con patrón (i) presentan células oscuras de pared delgada dispersas en esta región. En las raíces del patrón (iii) con frecuencia la médula está lisada.

Las raíces se encuentran frecuentemente en estado de división. Sin embargo, no se cuenta con la secuencia de división completa. La nueva raíz, comienza a desarrollarse a partir del periciclo de la raíz progenitora. En un estadio temprano del desarrollo se observa una proyección de tejido parenquimatoso partiendo del periciclo que se dirige hacia el córtex. La proyección tiene la misma organización que la raíz que la produce. Está constituida por células de parénquima rectangulares, arregladas de forma compacta, e intercalaciones de células con contenidos oscuros alineadas también en hileras de una célula de grosor y de una a tres células de alto. La proyección está delimitada por una hilera de células que continúan a aquellas formadoras de la epidermis de la raíz madre. Estas células son cuadradas en la raíz hija, cerca de su origen en la raíz madre, y progresivamente adquieren forma rectangular conforme se alejan de la raíz progenitora.

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la localidad de donde proviene el material.

Rhizopalmoxyton teguachiense sp. nov.

Holotipo. IGMLPB 2489-2516.

Localidad. Teguachi, Son.

Edad. Cretácico Superior/Paleógeno.

Diagnos. Raíz aislada, con epidermis, córtex externo compacto formado por tres o cuatro capas de células de pared delgada, córtex medio con aerénquima formado por células de pared delgada de forma circular en corte transversal, córtex interno de tres a cinco capas de células periclinalmente alargadas, de forma ovoide; endodermis con células cuadradas, periciclo de una célula de grosor, y estele formado por un anillo de haces vasculares, cada uno con un gran vaso de metaxilema. Haces vasculares rodeados por células alargadas de pared delgada y con contenidos oscuros globulares.

Descripción. La raíz tiene un diámetro promedio de 4075 μm . Su epidermis es poco conspicua (Fig. 59), formada por células de pared delgada, isodiamétricas, con cutícula en su pared periclinal externa. Le sigue un córtex externo muy delgado, con tres a cuatro capas de células isodiamétricas de pared delgada de 20 a 25 μm (\bar{x} = 22 μm ; Fig. 60) de diámetro.

El córtex medio está formado por células isodiamétricas de pared delgada que varían de 25 a 46 μm (\bar{x} = 30 μm), dispuestas radialmente formando diafragmas reticulados de una a dos células de grosor (Fig. 61). Entre estas células, en los puntos de unión de la retícula hay células con contenidos oscuros globulares (Fig. 61). En corte transversal, las células son de forma rectangular, y forman hileras de dos a siete células de alto y una célula de grosor (Fig. 62).

El córtex interno está formado por tres a cuatro células ovoides de pared ligeramente gruesa y lumen amplio. Las células están periclinalmente alargadas, con eje mayor de 40 a 65 μm (\bar{x} = 47 μm), y eje menor de 15 a 35 μm (\bar{x} = 24 μm).

La endodermis está formada por una capa de células rectangulares con engrosamientos en forma de U (Fig. 63). Una segunda capa de células ovales forma el periciclo. Los vasos del metaxilema forman hasta cuatro círculos concéntricos, que se disponen de menor a mayor tamaño hacia el interior, tienen lúmenes elípticos con eje mayor de 75 a 230 μm (\bar{x} = 157 μm), y placa de perforación simple y oblicua (Fig. 64). Entre los vasos y formando el tejido medular hay células de pared delgada que en corte transversal tienden a ser isodiamétricas, con diámetro de 10 a 27 μm (\bar{x} = 16 μm), mientras que en corte longitudinal son alargadas. En algunas ocasiones la región central de la médula está lisada.

Etimología. El epíteto específico hace referencia al sitio de colecta del ejemplar, Teguachi, en la región noreste del estado de Sonora, México.

Comparación. Se conocen 20 distintos tipos de raíces fósiles, algunas como elementos aislados y la gran mayoría unidas a tallos (Cuadro 5). En cuanto a raíces de palmeras actuales, se cuenta con descripciones detalladas de aproximadamente 100 raíces de estas plantas (v. gr. Drabble, 1904; Mahabalé y Udwadia, 1960; Tomlinson, 1961). Tanto para las raíces fósiles como actuales se ha descrito una hipodermis, aunque está ausente con frecuencia en el material fósil. Las dos raíces descritas de Sonora, *Rhizopalmoxydon huepaciense* y *R. teguachiense* carecen de una hipodermis bien desarrollada. Sin embargo, el córtex externo está formado al menos parcialmente por células de pared ligeramente más gruesa.

Las raíces de palmeras de Sonora no tienen fibras en el córtex medio, mientras que éstas son muy frecuentes en las raíces de palmeras actuales, aunque existen sus excepciones como por ejemplo, *Nypa* (Mahabalé y Udwadia, 1960; Tomlinson, 1961). En el registro fósil existen algunos reportes de raíces sin fibras en el córtex medio, que con base en esto son comparadas con *Nypa*. La ausencia de vasos en la médula es muy característico de las raíces de Huepac y Teguachi. En el registro fósil, palmeras sin vasos en la médula también se han comparado algunas veces con *Nypa* (v. gr. Stockmans y Willière, 1943; Ogura, 1952; Rao y Menon, 1966; Verma, 1974). Aunque los caracteres anteriores sugieren parecido

Cuadro 5. Registros fósiles de raíces de palmeras

Especie	Autor	Edad	Exodermis	Hipodermis	Córtex	Periclio y Endodermis	Estile
<i>Angorhizon</i>	Stenzel (1904)				córtex externo de tejido compacto y con células esclerotizadas; córtex medio más delgado que el anterior de células de pared delgada "sodiamétricas"; córtex interno formado por células de pared delgada "isodiamétricas"		2 ciclos de vasos
<i>Palmoxylon tiratum</i>	Stenzel (1904)				córtex interno de tejido compacto con células esclerotizadas; córtex medio más delgado que el anterior, con células de pared delgada isodiamétricas; córtex interno formado por células de pared delgada isodiamétricas		de tipo estelado
<i>Palmoxylon macrohizon</i>	Stenzel (1904)				córtex externo células de 1/60 mm; córtex medio de células de pared delgada hexagonales formando hendiduras		los vasos se encuentran en filas radiales de 3 a 5 vasos y en la médula hay algunos vasos aislados
<i>Palmoxylon raticatum</i>	Stenzel (1904)				córtex externo células de 1/60 mm; córtex medio de células de pared delgada hexagonales 2 ciclos de vasos con médula libre de vasos		
<i>Rhizophylon Koeniguer</i> (1909)		Mio - Plioceno		celulas comprimidas de 2 a 3 capas celulares	córtex externo muy desarrollado de células de pared delgada polidéficas con escleritidas y numerosos haces fibrosos; córtex medio zona lagunar más desarrollada hacia la periferia	con engrosamientos en forma de U	9 mm de diámetro el floema alterna con el xilema, tiene lagunas irregulares hacia el periclio; médula formada por células de pared delgada
<i>Palmoxylon anchoras</i>	Stevens (1912)	Cretácico Superior		la capa que limita a la parte exterior consiste de células cuninizadas de pared delgada	córtex externo numerosos capas (6 a 10) de células alargadas de pared gruesa lignificada y lumen angosto; córtex medio aerenquima radialmente arreglado, largos espacios aéreos separados por 1 a 6 capas de células de parénquima; córtex interno de delgadas paredes lignificadas cortas en proporción a su profundidad	endodermis de 1 capa exodermis de 1 a 2 capas	de 50 a más haces vasculares rodeados por células esclerenquimatosas; la región central, médula, consiste de parénquima lignificado con espacios aéreos y en algunas ocasiones vasos rodeados por esclerenquima
<i>Palmoxylon serratum</i>	Sahni (1964)	Cretácico Superior		"grosor de 7 mm"	córtex externo compacto; córtex medio con espacios radiales; córtex interno de tejido compacto		médula rodeada por un anillo de 15 a 19 vasos de metaxilema
<i>Nypa</i>	Sahni (1964)	Deccan Interrappean		epiblema	córtex externo de 5 a 6 células de grosor de paredes gruesas; córtex medio lagunar separados por regiones tan delgadas que generalmente tienen sólo una célula de grosor; Endodermis con células radialmente alargadas		vasos de 66 %m X 56 %m; la médula esta formada por células de pared delgada con una cavidad central

Cuadro 5, *continúa*

Especie	Autor	Edad	Exodermis	Hipodermis	Córtex	Periclio y Endodermis	Estele
<i>Palmaxylon surangéi</i>	Lakhanpal (1986)	Deccan Inetrappan			córtex externo hileras compactas de células de paredes gruesas; córtex medio tiene células con contenidos oscuros y células de pared delgada que rodean cavidades que están perdidas; córtex interno formado por tejido compacto	endodermis de una capa celular y de dos capas de células de pared delgada	22 arcos de xilema y vasos en la médula cada uno rodeado por esclerenquimatosas
<i>Palmaxylon schrodermanni</i>	Sahni (1943)	Deccan Inetrappan			córtex externo células de pared gruesa; córtex medio compacto con algunas células con contenidos oscuros y espacios aéreos	endodermis de una capa y periclio de 1 a 2 capas de células de pared delgada	24 vasos y médula esclerenquimatosas
<i>Palmaxylon cordata</i>	Trivedi & Surange (1968)				células de pared gruesa con contenidos oscuros	de 1 célula de grosor	de 18 a 20 haces vasculares
<i>Palmaxylon palagonianum</i>	Romero (1968)	Paleoceno	formado por fibras compactas		Aparecen células con contenidos oscuros redondas o alargadas, en general dispuestas en hileras longitudinales en las raíces maduras hay espacios aéreos radialmente alargados en el córtex medio	una célula de espesor con engrosamientos en forma de U y periclio de una capa de grosor	fibras en la zona externa
<i>Rhizopholmaxylon bahani</i>	Tidwell (1972)	Eoceno	una capa		córtex externo de 1 a 4 capas de parénquima de pared delgada (3mm de grosor); espacios aéreos radiales; células arregladas radialmente de 1 a 3 células de grosor de 2 mm de ancho; córtex interno células de parénquima oblongas compactas de pared delgada con braquiesclerenchas	las células de la endodermis tienen contenidos oscuros	exarco con 26 haces cada uno con 2 a 3 vasos de metaxilema, médula formada por parénquima de pared delgada
<i>Rhizopholmaxylon blakeli</i>	Tidwell (1972)	Eoceno			córtex externo de parénquima compacto; córtex medio aerenquima con fibras en algunas ocasiones; córtex interno de 4 células de ancho que se vuelven más pequeñas hacia el interior	1 células de grosor	2 anillos concéntricos de vasos
<i>Rhizopholmaxylon scottii</i>	Tidwell (1972)	Eoceno			engrosamientos en forma de U		xilema exarco, cada vaso envainado por parénquima

Cuadro 5, *continúa*

Especie	Autor	Edad	Exodermis	Hipodermis	Córtex	Periciclo y Endodermis	Esqueleto
<i>Palmoxylon rooi</i>	Sahni (1964)		exodermis externa con células de pared delgada en el exterior (2-3 capas) e interna con células de pared gruesa (2-3 capas)		córtex externo con células de pared delgada 2 a 3 capas celulares; perdida con largos espacios aéreos separados por células de pared delgada; córtex interno de células parenquimatosas	con engrosamientos en forma de U	medula aerenquimatosa algunas veces esclerotizada
<i>Palmoxylon maadae</i>	Ogura (1952)				córtex externo no preservado; córtex medio largo radialmente extendido con espacios intercelulares separados por tres capas de parenquima; córtex interno de células de pared delgada con arreglo compacto	endodermis de una capa	de 27 a 39 arcos de xilema, los vasos están nodados por esclerénquima y la medula está formada por parenquima de pared delgada

entre las raíces de las plantas de Sonora con las raíces de *Nypa*, otros caracteres no apoyan esta relación. A diferencia de las plantas fósiles de Sonora, el córtex medio de la raíz en *Nypa* es homogéneo, formado por un sólo tipo de células dispuestas en hileras radiales y los espacios aéreos son muy largos, extendiéndose del córtex externo al interno. De acuerdo con Mahabalé y Udwadia (1960) *Nypa* tiene epiblema, tejido que no ha sido observado en el material de Sonora. Además, en *Nypa* existe una capa conspicua de células de pared gruesa que delimita al córtex interno de la hipodermis (Tomlinson, 1961). Esta capa no se observa en las raíces de las plantas de Huepac y Teguachi. Los elementos de vaso en *Nypa* tienen placas de perforación escalariforme (Tomlinson, 1961), mientras que ésta es simple en las palmeras de Sonora. Finalmente Tomlinson (1961) registra la presencia de estérgmatas en *Nypa* y éstos no se observan en las palmeras fósiles de Sonora.

Existe cierto parecido entre las raíces fósiles de Sonora y *Sabal adansonii* Guersent. Comparten el patrón de distribución de los elementos vasculares, dejando una médula libre, que puede estar desintegrada, y la organización radial del córtex medio. Sin embargo, la planta actual tiene hipodermis y córtex medio con esclereidas (Drabble, 1904), mientras que estos tipos celulares no se encuentran en los fósiles de Huepac y Teguachi. Otra planta actual, *Attalea speciosa* Mart., con córtex medio organizado radialmente, xilema alrededor de una médula libre y haces vasculares en forma de V ó I en corte transversal (Mahabalé y Udwadia, 1960), recuerda la organización anatómica de las raíces de Sonora. Sin embargo, la presencia de una hipodermis lignificada, y rafidios en el córtex medio distinguen a las raíces de éstas plantas.

Rhizopalmoxydon huepaciense muestra gran similitud con las raíces de *Palmoxydon rutherfordii* Stockmans et Willièrè. Sus tejidos y la disposición de éstos en general es similar, y tiene células esclerotizadas en el córtex interno, al igual que las raíces del patrón tipo (iii) de Huepac. No obstante, la presencia de fibras rodeadas por estérgmatas en las raíces de *Palmoxydon rutherfordii* (Stockmans y Willièrè, 1943), establece diferencias entre ambas.

Rhizopalmoxydon teguachiense se distingue de otras raíces fósiles de palmeras por la presencia de numerosos ciclos de metaxilema, que dejan una médula muy reducida. Sin embargo, es parecida a la raíz de *Raphia hookeri* C. Mann y H. Wendl. ya que ésta tiene hasta cuatro ciclos de metaxilema que aumentan de tamaño centrípetamente. No obstante, pueden distinguirse porque en la planta actual la médula y el córtex medio están formados por fibras.

DISCUSIÓN

Trabajos recientes sobre anatomía de monocotiledóneas fósiles (v. gr. Prakash, 1960; Delevoryas, 1964; Trivedi y Surange, 1968; Kñniguer, 1970; Tidwell, 1972, 1973; Erwin y Stockey, 1991a, 1991b, 1992) y actuales (v.gr. Tomlinson, 1961, 1979, 1991; Zimmerman y Tomlinson, 1972, 1974; Wagner, 1977; Waterhouse y

Cuadro 6. Lista de caracteres sugeridos para la descripción del atactosteles de las palmeras

Tejido fundamental	Fibras
compacto en la periferia	normales
laxo en la región central	plurilaminadas
laxo en las dos regiones	envainando a la región vascular del haz vascular
Células del tejido fundamental	Forma de la región fibrosa
isodiamétricas	complanata
alargadas (el largo cuando menos 1.5 mayor que la anchura)	lunaria
isodiamétricas y alargadas	sagittata
Tejido fundamental en corte transversal	reniforme
con células ligeramente ramificadas dejando espacios intercelulares redondos, espaciados regularmente entre ellos (Tipo A de Weiner y Liese, 1993)	cordata
con pequeñas células redondeadas y pequeños espacios intercelulares de forma irregular (Tipo B de Weiner y Liese, 1993)	vaginata
con células largas y redondas con pequeños espacios intercelulares (Tipo C de Weiner y Liese, 1993)	Elementos traqueales con
Tejido fundamental en corte longitudinal	tíldes
con células rectangulares de tamaño constante regularmente ordenadas en filas (Tipo A de Weiner y Liese, 1993)	engrosamientos escalariformes
con células rectangulares alargadas, y cuadradas o isodiamétricas intercaladas (Tipo B de Weiner y Liese, 1993)	engrosamientos anulares
Estérgmatas	engrosamientos espirales
en haces fibrosos	punteaduras opuestas
en región fibrosa del haz vascular	punteaduras alternas
Parénquima tabular en corte transversal	punteaduras transicionales
rodeando todo el haz vascular	Elementos de vaso con placa de perforación
sólo en la región fibrosa	simple
Parénquima radial en corte transversal	compuesta
rodeando todo el haz vascular	oblicua
sólo en la región vascular	transversa
Células de parénquima	Densidad de haces vasculares en
con contenidos oscuros	zona cortical
	zona dérmica
	zona subdérmica
	zona central
	Díámetro de elementos traqueales del
	protoxilema
	metaxilema
	Número de vasos de mataxilema por haz vascular
	Estructura anatómica semejante a
	<i>Mauritia</i>
	<i>Corypha</i>
	<i>Cocos</i>
	Canales axiales
	presentes

Quinn, 1978; Zimmerman y Sperry, 1983; Rich, 1987; Weiner y Liese, 1990 y 1993) han demostrado la posibilidad de reconocer a los diferentes grupos de monocotiledóneas con base en observaciones anatómicas de los órganos vegetativos. En este trabajo se corrobora claramente esta posibilidad al diferenciar plantas de *Arecaceae* (*Palmae*), por lo que el uso de *Palmoxylon* como género forma que incluye tallos semejantes a monocotiledónea, como lo sugiere Tidwell (1975), debe quedar en el pasado. Sin embargo, para restablecer el significado original de *Palmoxylon* (véase Stenzel, 1904), es necesaria la revaluación de los más de 200 registros de este género, en los que la descripción del material y/o sus ilustraciones en ocasiones no dejan lugar a duda de la necesidad de reinvestigarlos (v. gr. Stenzel, 1904).

El trabajo con las palmeras del Norte de México encuentra que la gran mayoría de las descripciones de las plantas fósiles de este grupo se basan en su observación en corte transversal (v. gr. Stevens, 1912; Sahani, 1943; Boureau, 1947; Tidwell, 1970, 1973, 1975). Sólo en algunos casos la descripción incluye observaciones en corte longitudinal (v. gr. Stenzel, 1904; Stockmans y Willière, 1943; Erwin y Stockey, 1994) y aun en este caso, pocas son las descripciones detalladas (v. gr. Stockmans y Willière, 1943; Erwin y Stockey, 1994). Otro problema es que cada autor da énfasis a diferentes características. Esta situación hace que las comparaciones sean limitadas y en ocasiones no se puedan llevar a cabo. Es necesario, por lo tanto, uniformizar el criterio de descripción anatómica de las palmeras. Ante la falta de unidad de criterio para escoger los caracteres idóneos, aquí se propone una lista larga de los que deben ser incluidos en las descripciones (Cuadro 6) que permitirá distinguir su valor y utilidad para hacer lo más natural posible la clasificación del género *Palmoxylon*. La organización anatómica de las nuevas palmeras del norte de México sugiere que para poder distinguir a estas plantas fósiles se deben tomar en cuenta características de la zona esclerenquimática, tejido fundamental y vascular. Si bien el problema de las palmeras fósiles no queda resuelto con este método, el enfoque de la diversidad y variabilidad se acerca mucho más a la realidad.

La estructura anatómica de los siete tallos descritos corresponde claramente al de las monocotiledóneas. La disposición de los haces vasculares dispersos en el tejido fundamental forma el típico atactostele de las Liliopsida. De las raíces conectadas orgánicamente al tallo puede afirmarse con certeza su pertenencia a la misma clase, pero la raíces descritas de Huepac y Teguachi están aisladas, por lo que no puede corroborarse su pertenencia a Liliopsida. No obstante, la disposición en círculo de los haces vasculares en estas raíces, es mucho más común en las monocotiledóneas, aunque no exclusivo de ellas. Raíces de otros grupos de plantas pueden ser distinguidas con cierta facilidad. Por ejemplo, las raíces de *Rhizophora mangle* L. (*Rhizophoraceae*), tienen organización anatómica similar, pero pueden diferenciarse fácilmente por la presencia de felógeno, con células típicamente dispuestas radialmente, y la presencia de pelos absorbentes (Cohen y Spackman, 1980). La ausencia de pelos absorbentes, o las cicatrices de éstos, en las

raíces fósiles es otra característica compartida con algunas monocotiledóneas (Drabble, 1904; Dahlgren y Clifford, 1982).

El grupo de las monocotiledóneas es muy amplio y variado; sin embargo, varias de las características de los órganos descritos sugieren su relación con Arecaceae (Palmae). La organización dispersa de los haces vasculares en los tallos, la alta densidad de haces vasculares por centímetro cuadrado, la presencia de parénquima radial y tabular delimitando los haces vasculares, la presencia de una sola vaina de fibras, la presencia de estégmatas en forma de sombrero o esféricos, y la presencia de zona medular celular caracterizan a los tallos de Arecaceae (Palmae). En las raíces descritas no se han observado pelos absorbentes, ni velamen. Entre las monocotiledóneas, los primeros son típicos de Commelinidae, Alismatidae, Arecidae, Bromeliales y Zingiberales, mientras que el segundo se puede encontrar en algunas plantas de Liliidae y Arecidae (Dahlgren y Clifford, 1982).

Es notable que algunas de las palmeras del norte de México tengan trazas foliares abundantes, mientras que en otras no lo sean tanto. Considerando que es la región epibasal del tallo la que está representada en los fósiles estudiados se puede suponer que la corona de hojas de estas palmeras tuviera densidad distinta. Se sabe que en la mayoría de las monocotiledóneas arborecentes, incluyendo a la mayoría de las palmeras, el crecimiento de la planta en altura es retardado hasta que la porción subterránea de la planta se desarrolla, y que el diámetro del tallo y el tamaño de la corona alcanzan tallas comparables con las de la planta adulta (Esau, 1977). Comparando con el hábito actual de las palmeras puede suponerse que los tallos con mayor cantidad de trazas foliares y corona de mayor talla alcanzaban tallas arborecentes, mientras que los tallos de palmeras con pocas trazas foliares y menor talla de corona formaban parte de un estrato herbáceo. Ciertamente, la comparación de la densidad de trazas foliares puede representar también a plantas jóvenes o adultas, ya que algunas palmeras crecen en altura mediante la elongación de los entrenudos. Por el momento se prefiere la primera explicación, aunque para confirmar esta idea son necesarios ejemplares más completos. No obstante, el tamaño de los tallos y la delimitación de las zonas típicas de los tallos maduros en las muestras estudiadas sugieren que éstos representan plantas adultas.

Aunque el ambiente sugerido en el que se desarrollaron las palmeras del norte de México siempre es tropical a subtropical y cercano a un cuerpo de agua, el papel ecológico de las palmeras registradas aquí parece ser claramente distinto, ya que algunas parecerían representar un estrato herbáceo, mientras que otras sugieren que formaban parte de un estrato arbóreo. Por ejemplo, *Palmoxylon vasculare*, del Eoceno de Nuevo León tiene en su tallo las tres zonas características de los tallos maduros de palmeras, y está completamente rodeado por raíces sugiriendo que su desarrollo fue vertical. Sin embargo, aunque un sólo pecíolo se encontró conservado y en conexión orgánica, son muchas las trazas foliares en la periferia del tallo, sugiriendo que esta palmera alcanzaba tallas arbóreas. En contraste, en los fragmentos de tallo de *Palmoxylon livistoniforme* de la Formación El Cien, que representan a la porción periférica del tallo en donde las trazas foliares

Cuadro 7. Registros fósiles reportados para México

Especie	Edad	Tallo										Raíz		
		Tejido fundamental compacto	Tejido fundamental laxo	Haz vascular típico	Haz vascular compacto sólo por elementos traqueales	Haces fibrosos	Parénquima tabular	Parénquima radiante	Exodermis	Córtex medio reticular	Córtex medio radial			
<i>Palmoxylon astro-verum</i> Stenzel (1904)	Cretácico			(+)			(-)	(+)						
<i>Palmoxylon astrum-radicatum</i> Stenzel (1904)	Cretácico			(+)			(-)	(+)						(+)
<i>Palmoxylon cellulosum</i> Stenzel (1904)	Cretácico			(+)										
<i>Palmoxylon lenue</i> Stenzel (1904)	Cretácico			(+)										
<i>Palmoxylon angiorhizon</i> Stenzel (1904)				(+)										
<i>Palmoxylon vasculare</i>	Eoceno	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
<i>Palmoxylon hispidiforme</i>	Oligoceno-Mioceno	(+)	(+)	(+)	(-)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)				
<i>Palmoxylon commune</i>	Cretácico Superior	(+)	(-)	(+)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(+)	(+)		
<i>Palmoxylon longum</i>	Cretácico Superior	(+)	(-)	(+)	(-)	(-)	(+)	(+)	(+)	(+)				
<i>Palmoxylon fibrosum</i>	Cretácico Superior	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	(-)	(-)	(-)	(-)				
<i>Palmoxylon polyomphalum</i>	Cretácico Superior	(+)	(-)	(+)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)				
<i>Rhizopalmoxylon huapachense</i>	Cretácico Superior-Paleogeno										(+)	(+)	(+)	(+)
<i>Rhizopalmoxylon leguachense</i>	Cretácico Superior-Paleogeno												(+)	(+)

deberían encontrarse, éstas no fueron observadas, sugiriendo que *P. livistoniforme* formaba parte del estrato herbáceo de la comunidad, interpretada como semejante a una selva baja caducifolia por Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales (1994). Es interesante en este contexto que en la vegetación paratropical del Maastrichtiano de Coahuila las palmeras ahí encontradas parecen tener hábitos diferentes. Así, *Palmoxylon longum* y *P. commune* tienen numerosas trazas foliares sugiriendo que su tallo era alto, mientras que en *P. fibrosum* éstas no se observaron, por lo que se puede considerar que su talla era menor.

Ahora se puede afirmar que a través del tiempo geológico, el territorio nacional ha sido habitado cuando menos por 13 palmeras que no han podido relacionarse con las palmeras actuales. *Palmoxylon livistoniforme* de Baja California Sur se conoce tan sólo por su tallo, al igual que *P. longum*, *P. commune*, *P. polymorphum*, y *P. fibrosum* de Coahuila y *P. cellulosum*, *P. astron verum*, y *P. tenue* de Oaxaca. Las diferencias anatómicas entre éstas son claras, y no dejan lugar a duda que representan plantas distintas (Cuadro 7). *Palmoxylon astron radicum* Stenzel y *P. angiorrhizon* Stenzel, de Oaxaca representan otras palmeras conocidas por sus tallos y raíces. Estas dos palmeras son claramente distintas entre sí y en relación con las nueve plantas anteriores (Cuadro 7). La palmera fósil mejor conocida de México es *P. vasculare* de Nuevo León, de la que se conocen el tallo, raíces y un pedazo de pecíolo. Finalmente, dos palmeras se conocen tan sólo con base en sus raíces, *Rhizopalmoxyton teguachiense* y *R. huepaciense* de Sonora (Cuadro 7). Seguramente, mayor trabajo en el área carbonífera de Coahuila permitirá entender de manera más completa a dos de las cuatro palmeras que se conocen del lugar, ya que de esta zona fosilífera se han colectado dos tipos de hojas semejantes a *Sabalites* Saporta y *Phoenicites* Brongniart, y una inflorescencia o infrutescencia que se ha comparado con *Manicaria* Gaertner (Weber, 1978). Fueron encontrados granos de polen monosulcados, probablemente relacionados con *Arecaceae* (Palmae), en el análisis polínico hecho de algunas muestras de Huepac, sugiriendo también que podrán aportarse más datos biológicos de la palmeras de este lugar en investigaciones futuras.

Otros registros de fósiles relacionados con palmeras, pero los que aún hay que confirmar, incluyen hojas en el sur de Coahuila y en Nuevo León, (com. pers. del grupo Antares, 1992), tallos en Durango (com. pers. Hernández-Campos, 1993) y una posible hástula y una semilla de Puebla.

LITERATURA CITADA

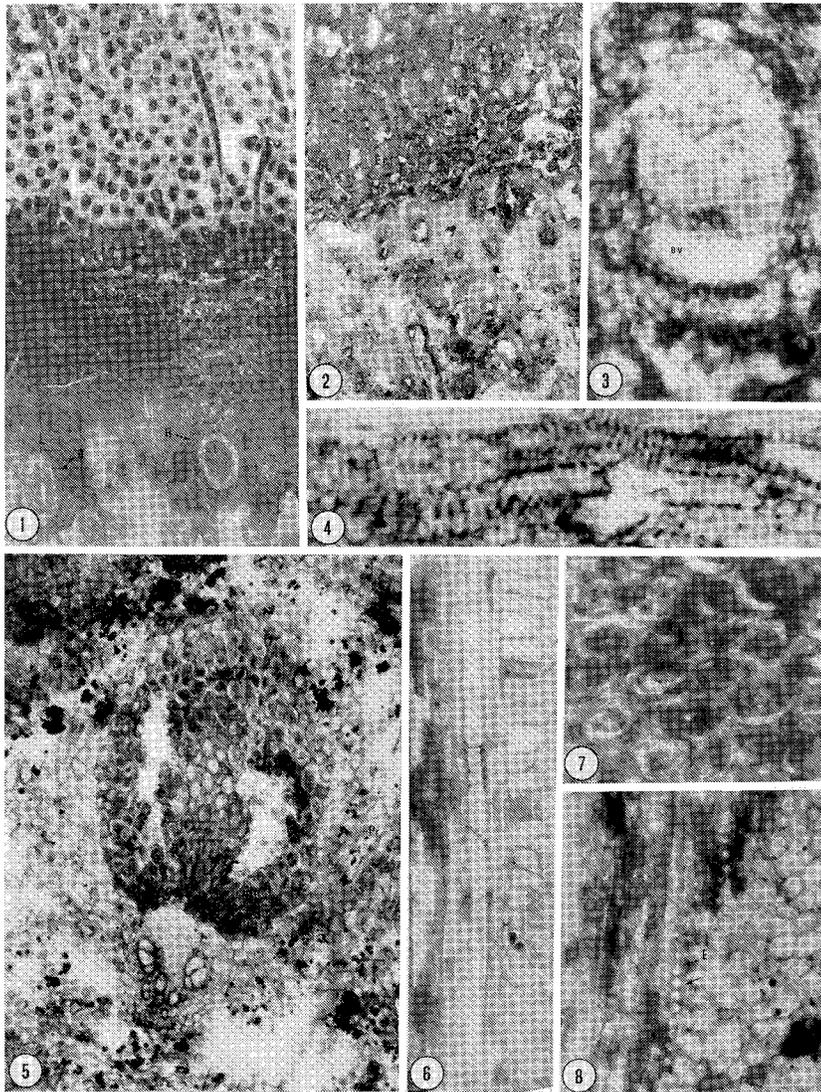
- AMAYA-MARTÍNEZ, R. y V. M.C. GONZÁLEZ. 1993. Las rocas volcánicas de la Formación Tarahumara y su relación con las secuencias volcano sedimentarias en la porción centro-oriental del estado de Sonora. *Memorias del III Simposio de la Geología de Sonora y Áreas adyacentes. Sonora '93*. 29-30 de marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM y Departamento de Geología de la Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora.

- APPLEGATE, S. P. 1986. The El Cien Formation, strata of Oligocene and early Miocene age in Baja California Sur. *Univ. Nac. Autón. México. Instituto de Geología. Revista* 6(2):145-162.
- BASINGER, J. F. y G. W. ROTHWELL. 1977. Anatomically preserved plants from the Middle Eocene (Allenby Formation) of British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 55(14): 1984-1990.
- BERRY, E. W. 1924. The middle and upper Eocene Floras of Southeastern North America. *U.S. Geological Survey. Professional Paper* 92: 51-52, plate XLVII.
- BOJÓRQUEZ, J. A. y J. A. ROSAS. 1988. *Geología de la hoja de Aconchi HI2D13 Municipio de Aconchi, Sonora, México*. Tesis Escuela de Geología, Universidad de Sonora, Hermosillo. pp. 18-25.
- BOUREAU, E. 1947. Sur la présence du *Palmoxylon aschersoni* Schenk dans les couches Tertiaires de la Vallée du Chélib (Algérie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2e série* 19(2): 230-23.
- CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. y J. BARAJAS-MORALES. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal* 15(3): 229-245.
- COHEN, A. D. y W. SPACKMAN. 1980. Phytogenetic organic sediments and sedimentary environments in the Everglades-Mangrove complex of Florida. *Palaeontographica, Abt. B.* 172: 125-149.
- CONWENTZ, H. 1886. *Die Flora des Bernsteins. 2. Die Angiospermen des Bernsteins*. Danzig. 140 p.
- DAGHLIAN, C. P. 1981. A review of the fossil record of Monocotyledons. *The Botanical Review* 47(4): 517-555.
- DAHLGREN, R. M. T. y H. T. CLIFFORD. 1982. *The monocotyledons: a comparative study*. Academic Press, London. 378 p.
- DELEVORIAS, T. 1964. Two petrified angiosperms from the Upper Cretaceous of South Dakota. *Journal of Paleontology* 38(3): 584-586.
- DRABBLE, E. 1904. On the anatomy of the roots of palms. *Transactions of the Linnean Society of London, Botany, Ser. 2, 6*: 427-490.
- ERWIN, D. M. y R. A. STOCKEY. 1991a. Silicified Monocotyledons from the middle Eocene Princeton Chert (Allenby Formation) of British Columbia, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 70: 147-162.
- ERWIN, D. M. y R. A. STOCKEY. 1991b. *Soleredera rhizomorpha* gen. et sp. nov., a permineralized Monocotyledon from the middle Eocene Princeton Chert of British Columbia, Canada. *Botanical Gazette* 152(2): 231-247.
- ERWIN, D. M. y R. A. STOCKEY. 1992. Vegetative body of a permineralized Monocotyledon from middle Eocene Princeton Chert of British Columbia. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 147: 309-327.
- ERWIN, D. M. y R. A. STOCKEY. 1994. Permineralized monocotyledons from the middle Eocene Princeton Chert (Allenby Formation) of British Columbia, Canada: Arecaceae. *Palaeontographica Abt. B.* 234: 19-40
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. 2nd edition. John Wiley & Sons, New York. 547 p.
- FELIX, J. 1883. Die fossilen Hölzer Westindiens. *Samm. Palaeont. Abh.* 1(1): 1-29.
- FELIX, J. y A. H. NATHORST. 1899. Versteinerungen aus den mexikanischen Staat Oaxaca No. Felix, J. Fossile Hölzer von Tlacolula. In: J. Felix, y A. Lenk (eds.) *Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mexiko*. Leipzig. Bd. 2, pp. 46-51.
- FREGUSS, P. 1959. A palm trunk from the lower Miocene coal basin of Salgótarján. *The palaeobotanist* 8(1-2): 19-21.

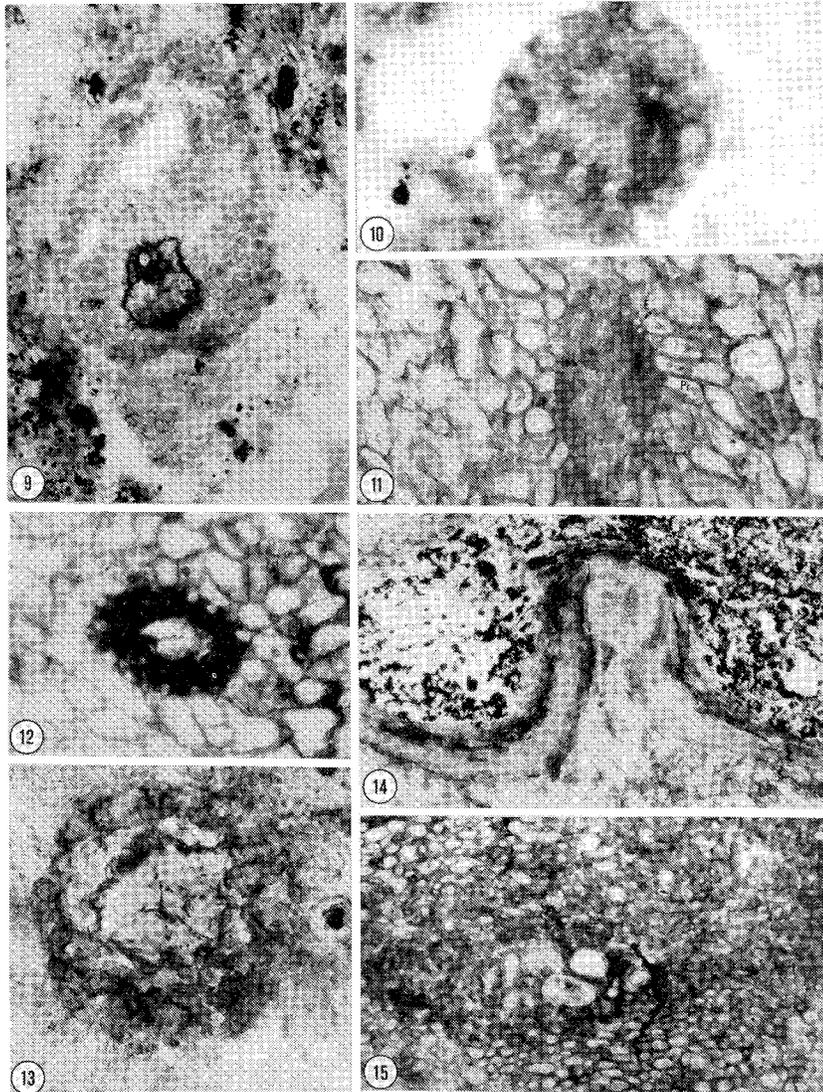
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York. 523 p.
- JOY, K.W., A.J. WILLIS y W.S. LACEY. 1956. A rapid cellulose peel technique in paleobotany. *Annals of Botany* (London). N. S. 20: 635-637.
- KAUL, N. K. 1935. A classification of palms based upon ground-tissue of the stem. *Proceedings 22nd Indian Science Congress, Calcutta*, pp.285-286.
- KENIGUER, J.C. 1970. Sur quelques structures de Palmiers du Mio-Pliocène de Lybie. Quatre-vingt-quatorzième. *Congrès National des Sociétés Savantes. Section des Sciences*. Tome III. pp. 175-189.
- LAKHANPAL, R. N. 1956. *Palmoxylon surangei*, a new species of petrified palms from the Deccan Intertrappean Series. *Palaeobotanist*: 15-21.
- MAHABALÉ, T. S. 1950. Some new fossil plants from the Deccan Intertrappean. *Palaeobotany in India*. VII. *Journal Indian Botanical Society* 29(1): 1-46.
- MAHABALÉ, T. S. 1959. Resolution of the artificial palm genus, *Palmoxylon*: a new approach. *Palaeobotanist* 7(1): 76-83.
- MAHABALÉ, T. S. y N. N. UDWADIA. 1960. Studies on palms: Part IV. Anatomy of palm roots. *Proceedings of the National Institute of Science of India. Part B. Biological Sciences* 26(2): 72-104.
- MIQUEL, F. A. 1853. De Fossile planten van het krijt. *Geol. Kaart Nederlandsche vern*: 1-7, Haarlem.
- MOHL, H. 1824. De palmarum structura. *In: von Martius. Historia Naturalis Palmarum*, 3 vol., Munich.
- MOORE, H. E. y N. W. UHL. 1973. The Monocotyledons: their evolution and comparative biology. VI. Palms and the origin and evolution of Monocotyledons. *The Quarterly Review of Biology* 48: 414-436.
- MOORE, H. E. y N. W. UHL. 1982. Major trends of evolution in palms. *The Botanical Review* 48(1): 1-69.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47(1): 1-146.
- OGURA, Y. 1952. A fossil palm in Kenroku park at Kanazawa. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan*. 8: 223-231.
- PRAKASH, U. y ED. BOUREAU, 1968. Bois fossiles de Palmiers. *Mémoires de la section des sciences du .C.T.H.S., Paris*, 2, pp. 130-146.
- PRAKASH, U. 1960. Studies in the Deccan Intertrappean Flora: two palm woods from the Mohgaon Kalan. *Palaeobotanist* 7(2): 136-142.
- RAMANUJAM, C. G. K. 1953. *Palmoxylon arcotense* sp. nov. , A fossil palm resembling the living genus *Livistona* from South India. *Palaeobotanist*: 89-91.
- RAO, A. R. y V. K. MENON. 1966. A new species of petrified palm stem from the Deccan Intertrappean series. *Palaeobotanist* 14(1,2,3): 256-263.
- READ, R. W. y L. HICKEY. 1972. A revised classification of fossil palm-like leaves. *Taxon* 21(1): 129-137.
- REID, E. M. y M. E. J. CHANDLER. 1933. *The London clay flora*. British Museum of Natural History, London.
- RICH, P. M. 1987. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Triarteia gigantea* and other arborescent palms: implications for mechanical support. *American Journal of Botany* 74(6): 792-802.
- ROLDÁN-QUINTANA, J. 1993. Nuevos datos sobre la geología de la Hoja Dura en Sonora centro-oriental. *Memorias del III Simposio de la Geología de Sonora y Áreas Adyacentes*. Sonora

- '93. 29-31 de marzo de 1993. Instituto de Geología, UNAM, Departamento de Geología, Universidad de Sonora, Hermosillo.
- ROMERO, E. J. 1968. *Palmoxylon patagonicum* n. sp. del Terciario Inferior de la Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghliniana Revista de la Asociación Paleontológica Argentina* 5(10): 417-432.
- SAHNI, B. 1943. A new species of petrified palm stems, *Palmoxylon sclerodermum* sp. nov. from the Deccan Intertrappean Series. *Journal Indian Botanical Society* 22(2-4): 209-224.
- SAHNI, B. 1964. *Revisions of Indian Fossil Plants. Part III Monocotyledons*. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow (India). 89 p.
- SCHENK, A. 1882. Die von den Gebrüderm Schlagewelt in Indien gesammelten fossilen Hölzer. *Bot. Jahrb.* 3: 353-358.
- SCHIMPER, W. P. 1870. *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif*, 2. Paris. 552 p.
- STENZEL, K. G. 1904. Fossile Palmenhölzer. In V. Uhlig y G. von Arthaber (1903). *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 15. K.U.K. Hof-und Universitäts-Buchhändler, Wien und Leipzig. 287 p.
- STEVENS, N. E. 1912. A palm from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Science* 34(174): 421-437.
- STOCKMANS, F. y Y. WILLIÈRE. 1943. Palmoxylons Paniséliens de la Belgique. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. Mémoire No. 100*. 76 p.
- TIDWELL, W. D. 1970. Pre-Cretaceous flowering plants: further evidence from Utah. *Science* 170: 547-548.
- TIDWELL, W. D. 1972. Fossil palm materials from the Tertiary Dipping Vat Formation of Central Utah. *The Great Basin Naturalist* 32(1): 1-15.
- TIDWELL, W. D. 1973. Three new species of *Palmoxylon* from the Eocene Green River Formation, Wyoming. *The Great Basin Naturalist* 33(2): 61-76.
- TIDWELL, W. D. 1975. *Common fossil plants of western North America*. Brigham Young University Press, Provo, Uta. 197 p.
- TOMLINSON, P. B. 1961. *Anatomy of the monocotyledons. II Palmae*. Clarendon Press, Oxford. 345 p.
- TOMLINSON, P. B. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 85-107.
- TOMLINSON, P. B. 1991. *The structural biology of palms*. Oxford University Press, New York. 477 p.
- TRIVEDI, B.S. y S.R. Surange. 1968. *Palmoxylon cordatum*, a new species of petrified palm stems from the Deccan Intertrappean series of India. *Palaeobotanist* 17: 258-264.
- UHL, N.W. 1972. Leaf anatomy in the Chelyocarpus alliance. *Principes* 16: 101-110.
- UHL, N. W. y J. DRANSFIELD. 1987. *Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold E. Moore*. Jr. Allen Press, Lawrence, Kansas. 610 p.
- VERMA, C. L. 1974. Occurrence of fossil *Nypha* root from the Deccan Intertrappean beds of M. P., India. *Current Science* 43(9): 289-290.
- WAGNER, P. 1977. Vessel types of the monocotyledons: a survey. *Botaniska Notiser* 130: 383-402.
- WALKER, J. W. y A. G. WALKER. 1984. Ultrastructure of lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Annals Missouri Botanical Garden* 71: 464-521.
- WATERHOUSE, J. T. y C. J. QUINN. 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77: 73-93.
- WEBER, R. 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 33: 5-19.

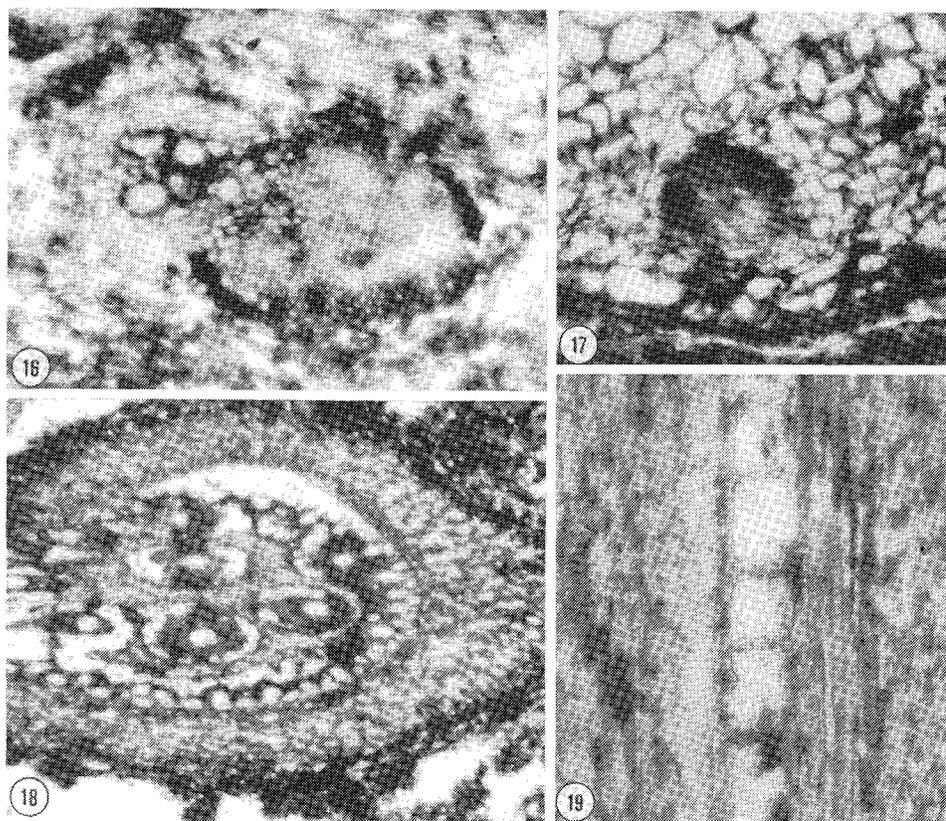
- WEBER, R. 1978. Some aspects of the Upper Cretaceous Angiosperm flora of Coahuila, México. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg 1*: 38-46.
- WEINER, G. y W. LIESE. 1990. Rattans—stem anatomy and taxonomic implications. *IAWA Bulletin N. S. 11*(1): 61-70.
- WEINER, G. y W. LIESE. 1993. Generic identification key to rattan palms based on stem anatomical characters. *IAWA Journal 14*(1): 55-61.
- ZIMMERMAN, M. H. y J. S. SPERRY. 1983. Anatomy of the palm *Raphis excelsa*. IX. Xylem structure of the leaf insertion. *Journal of the Arnold Arboretum 64*: 599-609 p.
- ZIMMERMAN, M. H. y P. B. TOMLINSON. 1972. The vascular system of monocotyledonous stems. *Botanical Gazette 133*(2): 141-155.
- ZIMMERMAN, M. H. y P. B. TOMLINSON. 1974. Vascular patterns in palm stems: variations of the *Raphis principle*. *Journal of the Arnold Arboretum 55*: 402-424.
- ZULLO, V. A. 1984. Cirriped assemblage zones of the Eocene Claibornian and Jacksonian stages, Southeastern Atlantic and Gulf coastal plains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 47*: 167-193.



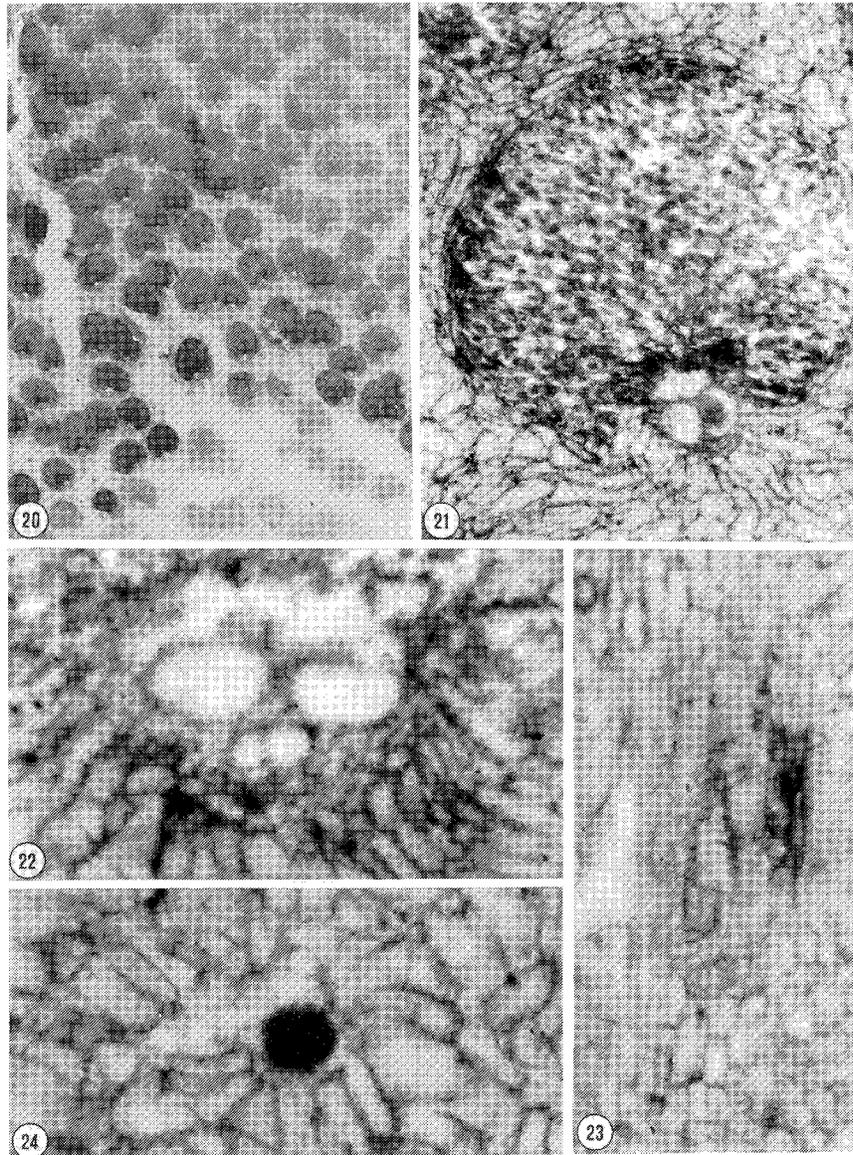
Figs. 1-8. *Palmoxylon vasculare* sp. nov. 1 Superficie pulida de un corte transversal mostrando tallo y raíces, 3x. 2 Corte transversal mostrando zona esclerenquimática y zona interna del atactostele, 7x. 3 Haz vascular de la zona esclerenquimática formado sólo por elementos traqueales, 18x. 4 Corte longitudinal del protoxilema de un haz vascular típico con engrosamientos helicoidales, 15x. 5 Corte transversal de un haz vascular típico, 7x. 6 Corte longitudinal a lo largo del área vascular de un haz vascular típico, 8x. 7 Corte transversal de un haz vascular típico mostrando a las fibras plurilaminadas, 16x. 8 Corte longitudinal de la región fibrosa de un haz vascular típico mostrando estégmatas, 13x.



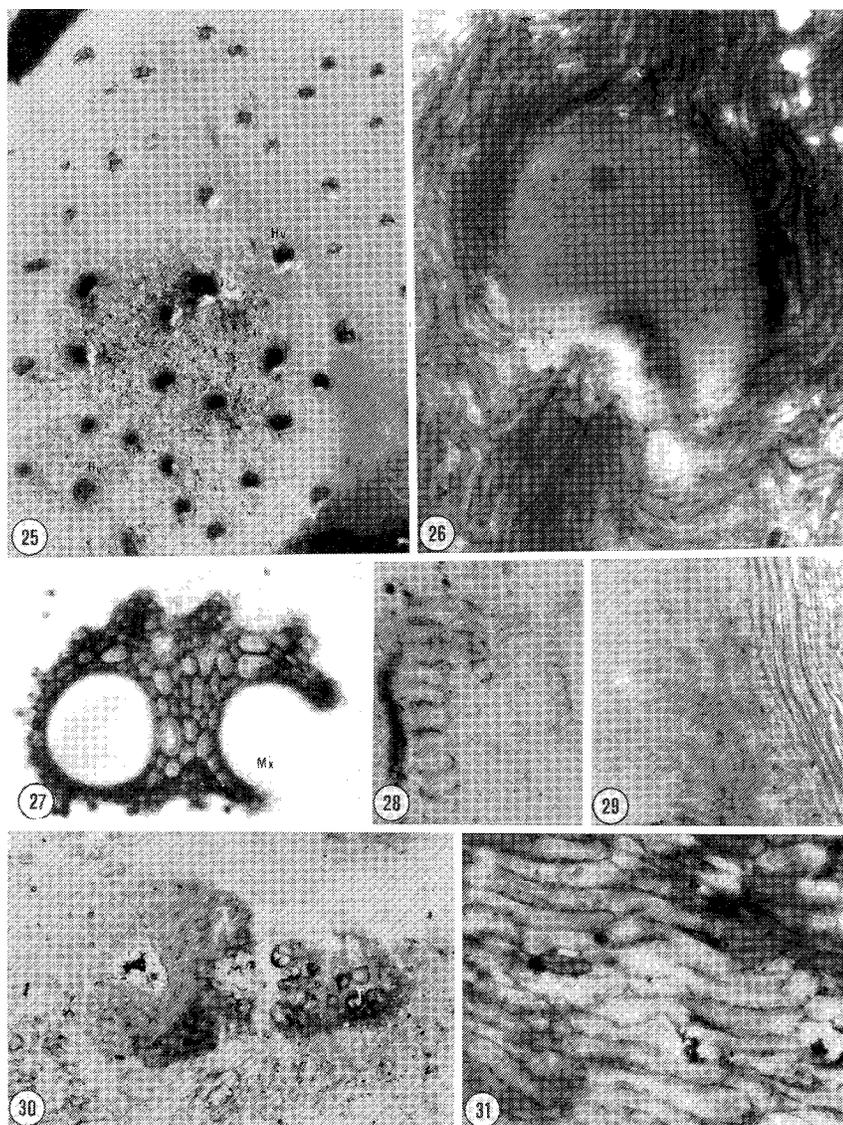
Figs. 9-15. *Palmoxyton vasculare* sp. nov. **9** Corte transversal de un haz vascular típico con la región vascular con forma triangular, 7x. **10** Corte transversal de un haz fibroso, 28x. **11** Corte oblicuo de un haz fibroso con estégmatas en la periferia, rodeado por parénquima radial. **12** Haz fibroso simulando un canal axial, 28x. **13** Corte transversal de un canal axial, 61x. **14** Corte transversal del pecíolo mostrando hipodermis y protuberancia en forma de quilla con un haz vascular, 44x. **15** Corte transversal del haz vascular disociado del pecíolo, 13x.



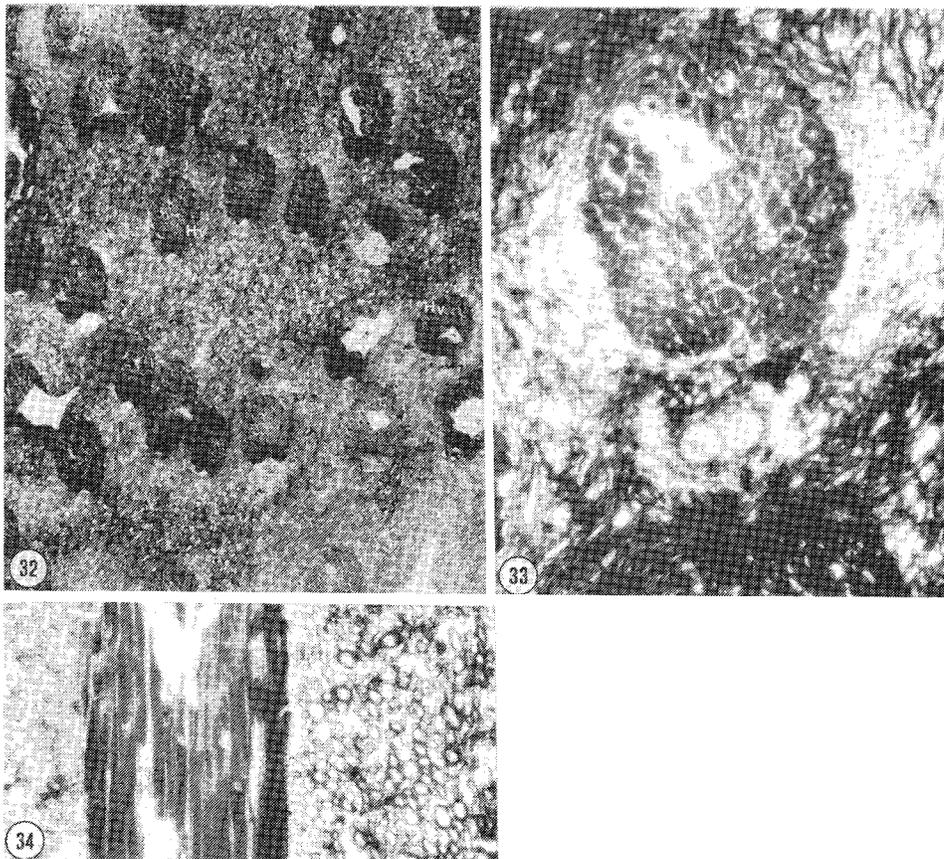
Figs. 16-19. *Palmoxyton vasculare* sp. nov. 16 Corte transversal del peciolo mostrando un haz vascular semejante al típico del tallo, 28x. 17 Corte transversal de un haz fibroso en el peciolo, 28x. 18 Corte transversal de una raíz, 3x. 19 Corte longitudinal de una raíz mostrando un segmento de un vaso con elementos de vaso con placa de perforación simple y transversa, 10x.



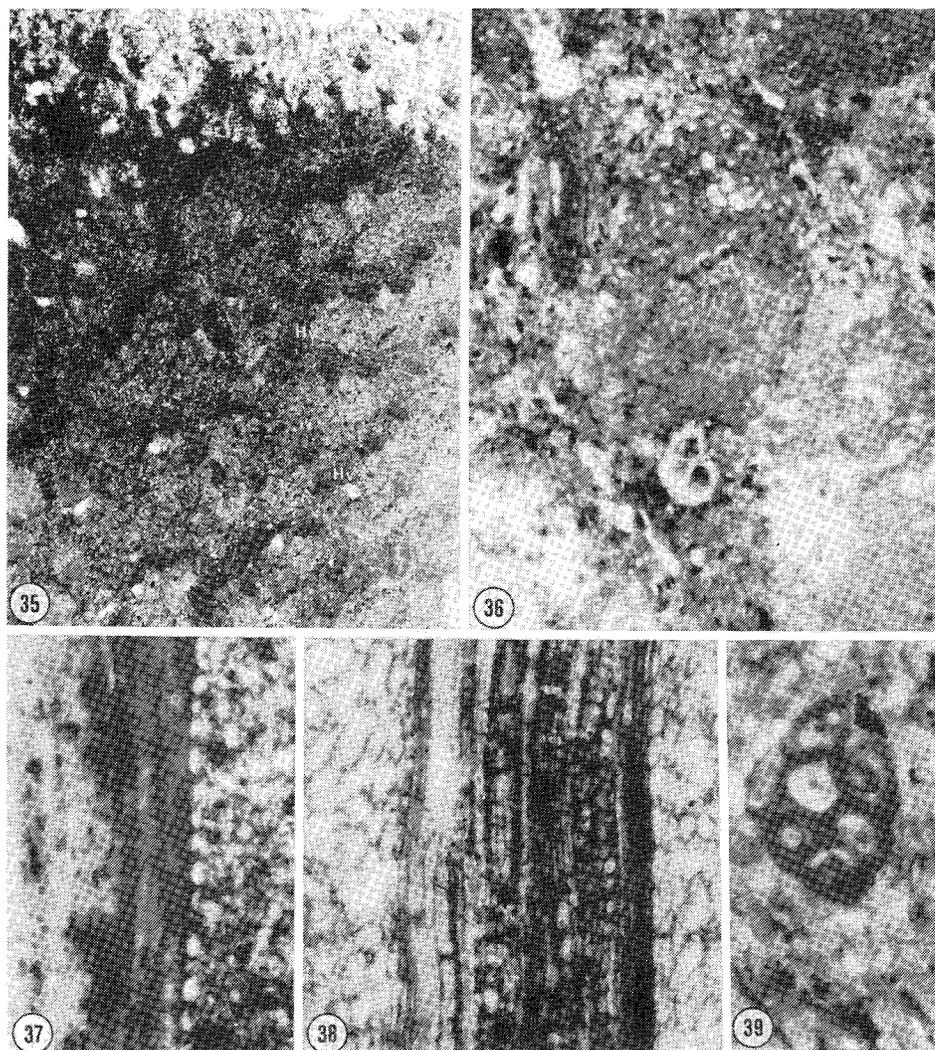
Figs. 20-24. *Palmoxylon livistoniforme* sp. nov. **20** Corte transversal del atactosteles, 4x. **21** Corte transversal de un haz vascular típico con parénquima tabular en la región fibrosa y parénquima radial en la región vascular, 32x. **22** Corte transversal de la región vascular de un haz vascular con parénquima radial, 64x. **23** Corte longitudinal de un haz vascular mostrando elementos traqueales con engrosamientos helicoidales y parénquima radial, 160x. **24** Corte transversal de un haz fibroso rodeado por parénquima radial, 64x.



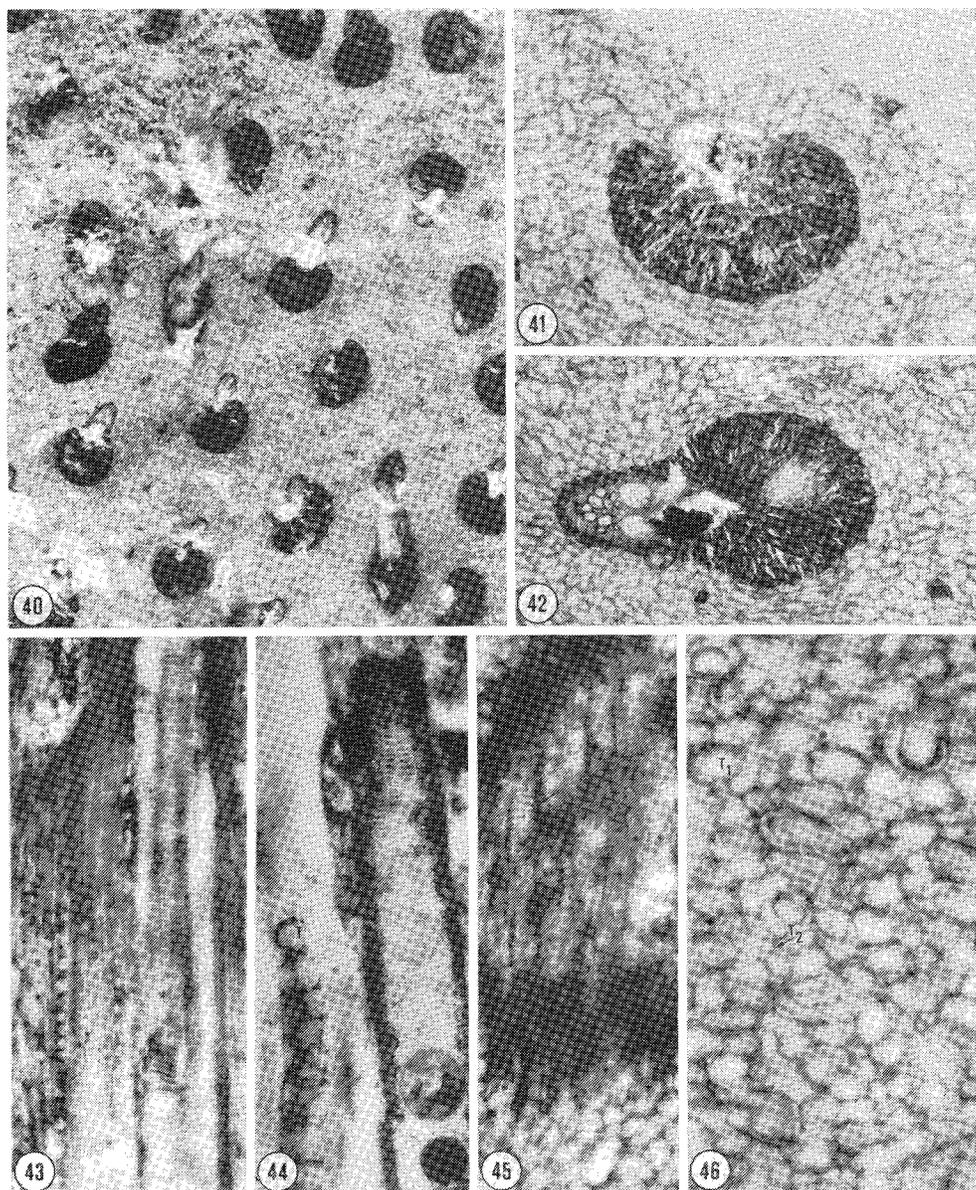
Figs. 25-31. *Palmoxylon longum* sp. nov. **25** Corte transversal del atactostele, 5x. **26** Corte transversal de un haz vascular típico con parénquima radial en la región vascular, 52x. **27** Corte transversal de la región vascular del haz vascular, 260x. **28** Corte longitudinal de la región vascular mostrando elementos traqueales con engrosamientos helicoidales, 325x. **29** Corte longitudinal de un haz vascular, 34x. **30** Corte transversal de una traza foliar, 35x. **31** Corte transversal del parénquima fundamental mostrando células alargadas y ondulantes, 78x.



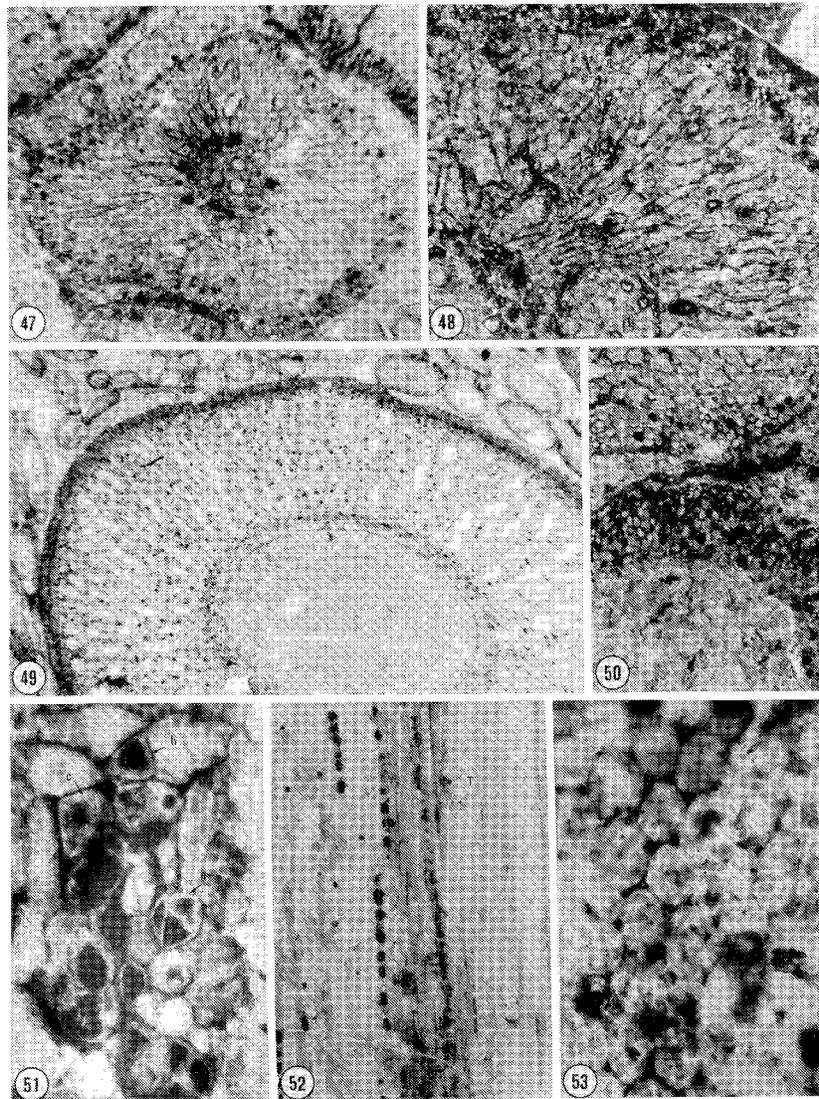
Figs. 32-34. *Palmoxylon commune* sp. nov. 32 Corte transversal del atactostele, 17x. 33 Corte transversal de un haz vascular típico, 77x. 34 Corte longitudinal de la región fibrosa de un haz vascular rodeado por células de parénquima isodiamétricas, 77x.



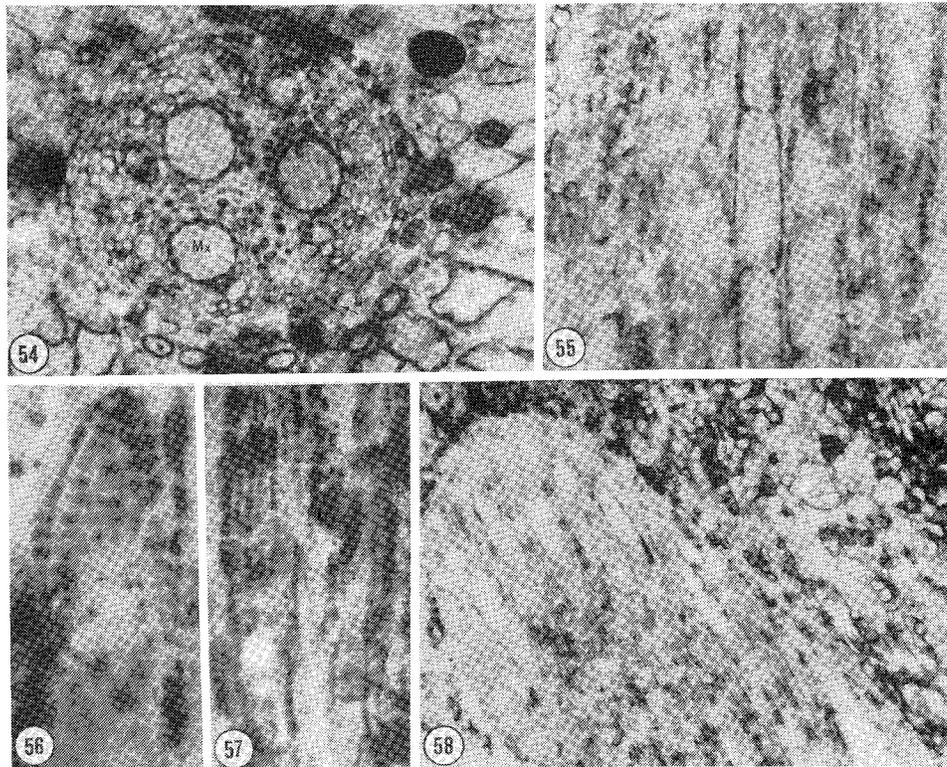
Figs. 35-39. *Palmoxylon fibrosum* sp. nov. **35** Corte transversal del atactosteles, 5x. **36** Corte transversal típico, 66x. **37** Corte longitudinal de la región fibrosa de un haz vascular rodeado por células cuadrangulares, 70x. **38** Corte longitudinal de la región vascular de un haz vascular mostrando elementos traqueales con engrosamientos helicoidales, 43x. **39** Corte transversal de un haz fibroso con fibras plurilaminadas, 200x.



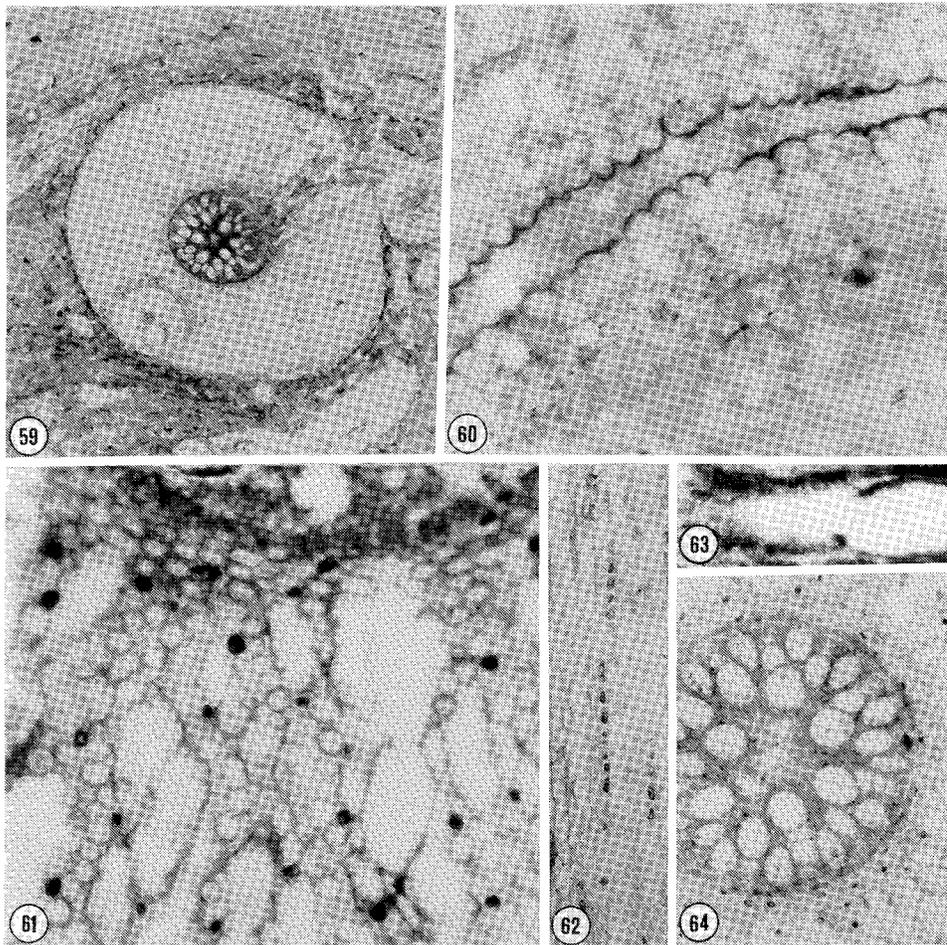
Figs. 40-46. *Palmoxyton polymorphum* sp. nov. **40** Corte transversal del atactosteles, 14x. **41** Corte transversal de un haz vascular típico, 33x. **42** Corte transversal de una haz vascular típico, 36x. **43-45** Corte longitudinal de la región vascular de una haz vascular mostrando engrosamientos helicoidales (43, 156x; 45, 225x) y punteaduras opuestas (44, 200x). **46**. Corte transversal del parénquima fundamental mostrando células de dos tamaños, 196x.



Figs. 47-53. *Rhizopalmoxyton huepaciense* sp. nov. **47** Corte transversal de la raíz tipo (i), 8x. **48** Corte transversal de la raíz tipo (ii), 11x. **49** Corte transversal de la raíz tipo (iii), 3x. **50** Corte transversal mostrando epidermis y córtex externo con células con contenidos oscuros, 33x. **51** Corte transversal del córtex medio mostrando células con contenidos oscuros y distinta constitución, 50x. **52** Corte longitudinal mostrando alineamiento de células con contenidos oscuros y vasos con tílides, 15x. **53** Corte transversal mostrando fibras del córtex interno en la raíz tipo (iii), 83x.



Figs. 54-58. *Rhizophalmoxylon huepaciense* sp. nov. **54** Corte transversal de la raíz tipo (i) mostrando endodermis y vasos de metaxylema, 45x. **55** Corte longitudinal del estele mostrando un vaso con elementos de vaso con placa de perforación simple y transversa, 44x. **56** Elemento de vaso con punteaduras opuestas, 50x. **57** Elementos de vaso con punteaduras transicionales, 44x. **58** Corte oblicuo mostrando células alargadas rodeando a los vasos, 22x.



Figs. 59-64. *Rhizopalmoxylon teguachiense* sp. nov. **59** Corte transversal de la raíz, 15x. **60** Corte transversal de la epidermis y el córtex externo, 32x. **61** Corte transversal del córtex medio mostrando células con contenidos oscuros, y del córtex interno, 23x. **62** Corte longitudinal mostrando células alineadas, 8x. **63** Elemento de vaso con placa de perforación simple y oblicua, 70x. **64** Corte transversal del estele con la médula lisada, 45x.