



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESCRIPCIÓN E IDENTIFICACIÓN DE
IMPRESIONES FÓSILES DE CONÍFERAS DEL
CRETÁCICO DEL NORTE Y SUR DE MÉXICO, CON
ÉNFASIS EN LA FAMILIA PINACEAE**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ALMA ROSA HUERTA VERGARA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS
FERRIZ**

2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Huerta
Vergara
Alma Rosa
55 54 74 31 47
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
305277699

2. Datos del tutor

Dr.
Sergio Rafael Silvestre
Cevallos
Ferriz

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Jerzy
Rzedowski
Rotter

4. Datos del sinodal 2

Dr.
David Sebastian
Gernandt

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Raúl
Contreras
Medina

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Aurora
Zlotnik
Espinosa

7. Datos del trabajo escrito

Descripción e identificación de impresiones fósiles de coníferas del Cretácico del Norte y Sur de México, con énfasis en la Familia Pinaceae.

100 p
2014

Este trabajo fue financiado por parte de los proyectos **CONACYT 82433** y **PAPIIT 204113** a cargo del Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz y **CONACYT 104515** a cargo de la Dra. Laura Calvillo Canadell.

AGRADECIMIENTOS

Especialmente y con mucho cariño a mis padres Guadalupe y Antonio, por darme el mejor ejemplo siempre, apoyarme en todo momento y hacer que crezca como una mejor persona.

Dr. Sergio Cevallos por enseñarme a escuchar a los fósiles, por su enorme paciencia a lo largo de este camino, y sobre todo por brindarme su amistad y confianza. Gracias Doc, por compartir una visión llena de metas, por motivarme a llevar a cabo una de muchas.

A Enoch Ortíz Montejó por el apoyo y supervisión en la parte técnica, pero sobre todo por su increíble amistad. De verdad muchas gracias amigo, por tu confianza, infinita paciencia y tus fabulosos consejos.

Al Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM y a todo el equipo de paleobotas César, Ana, Fabi, Luis, Isa, Denise, Andrea, Juliana, Mar, y a ti Aldo por tu increíble talento en las reconstrucciones. A todos gracias por sus colectas en campo, por sus comentarios en cada presentación y por compartir momentos divertidos en el Lab.

Dra. Uxue Villanueva por su apoyo en la parte geológica, por la colecta de parte del material de Sonora y el tiempo que dedicó a enseñarme la técnica de polen.

A mi comité conformado por los Drs. Jerzy Rzedowski, David Gernandt, Raúl Contreras y Aurora Zlotnik, por sus valiosísimos comentarios y observaciones del material.

Gracias al Laboratorio de Plantas Vasculares de la Facultad de Ciencias, UNAM por los cortes anatómicos de *Sciadopitys verticillata*.

A mis mejores amigas Miritos, Gaby y Marianita, a quienes les agradezco infinitamente su sincera amistad y aunque seguimos caminos diferentes siempre estarán en mi vida. Gracias damitas, las amo!!.

Dra. Laura Calvillo, por su apoyo al principio de este trabajo.

A mis compañeritos y amigos del grupo de Gaia divers, quienes me han apoyado y ayudado para continuar con una de mis pasiones.

Al Sr. Armando y familia, al Sr. David Beltrán y su Sra. Panchita quienes nos recibieron amablemente en las localidades El Chango, Chiapas y La Cabullona, Sonora. Gracias por su generosa hospitalidad y amistad.

Finalmente a la Facultad de Ciencias, al Instituto de Geología y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de completar este ciclo.

A todos mil gracias por aportarme algo nuevo en mi vida.

A mis padres

Antonio Huerta y Guadalupe Vergara

A mi hermanito

Antonio Huerta

A mis abuelos

Antonio Vergara y Catalina Hernández

José Huerta y Ma. Herlinda Rodríguez, quienes desde el cielo siempre me acompañan



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Descripción e identificación de impresiones fósiles de coníferas del Cretácico del Norte y Sur de México, con énfasis en la Familia Pinaceae


realizado por **Huerta Vergara Alma Rosa** con número de cuenta **3-0527769-9** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en Biología. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

- Propietario: Dr. Jerzy Rzedowski Rotter 
- Propietario: Dr. David Sebastian Gerhardt 
- Propietario Tutor: Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz 
- Suplente: Dr. Raúl Contreras Medina 
- Suplente: Dra. Aurora Zlotnik Espinosa 

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D. F., a 04 de noviembre de 2013
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ÁCT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sindaca: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/indm 

ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	4
RESUMEN	12
I. INTRODUCCIÓN	
1.1 Eventos geológicos durante el Cretácico	13
1.2 Registro fósil de coníferas en el Mesozoico de México	15
1.3 Generalidades de las coníferas	16
1.4 Características generales de Pinaceae	18
1.5 Registro fósil de Pinaceae	19
II. JUSTIFICACIÓN	28
III. OBJETIVO	29
IV. HIPÓTESIS	29
V. MATERIALES Y MÉTODOS	
5.1 Localidad 1. El Chango, Chiapas	30
5.2 Localidad 2. Esqueda, Sonora	32
5.3 Trabajo de campo	34
5.4 Trabajo de Laboratorio	34
5.5 Trabajo de gabinete	36
VI. DESCRIPCIÓN SISTEMÁTICA	37
VII. COMPARACIÓN CON TAXA ACTUALES	61
VIII. DISCUSIÓN	80
IX. REFERENCIAS	91

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Ejemplos de taxa fósiles de Pinaceae	21
----------------	--------------------------------------	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Fotografía panorámica de la localidad El Chango, Chiapas.	30
Figura 2.	Ubicación de la localidad fosilífera El Chango del Cretácico Medio señalando su columna estratigráfica.	31
Figura 3.	Fotografía de la localidad Esqueda, Sonora.	32
Figura 4.	Ubicación de la localidad fosilífera Esqueda del Cretácico Superior, mostrando su columna estratigráfica.	33

ÍNDICE DE LÁMINAS

Lámina 1.	Cono polínico de la localidad El Chango, Chiapas, con microesporangios en ambas superficies de las microesporófilas.	46
Lámina 2.	Cono ovulado de la localidad El Chango, Chiapas, comparada con <i>Keteleeria</i> , <i>Tsuga</i> y <i>Larix</i> .	48
Lámina 3.	Rama con heterofilia de la localidad Esqueda, Sonora, semejante a ramas de Pinaceae.	50
Lámina 4.	Braquiblasto con hojas lineares de la localidad El Chango, Chiapas, semejante a <i>Larix</i> .	52
Lámina 5.	Impresión de rama incompleta de la localidad El Chango, Chiapas, semejante a <i>Keteleeria</i> .	54
Lámina 6.	Impresión de hoja incompleta de la localidad Esqueda, Sonora, parcialmente permineralizada de <i>Pinus</i> .	56
Lámina 7.	Impresión de cono ovulado - <i>Pinus uxueae</i> - de la localidad de Esqueda, Sonora, asociado a las hojas de <i>Pinus enochii</i> .	58
Lámina 8.	Reconstrucción de <i>Pinus enochii</i> y <i>Pinus uxueae</i> de la localidad de Esqueda, Sonora.	60
Lámina 9.	Comparación de CHIS-006 con <i>Larix</i> , <i>Tsuga</i> y <i>Keteleeria</i> .	69
Lámina 10.	Comparación entre la impresión SON-004 y una rama de <i>Pinus</i> actual.	71

Lámina 11.	Comparación de cf. <i>Larix</i> con <i>Sciadopitys verticilata</i> y <i>Larix</i> sp.	73
Lámina 12.	Comparación de <i>Keteleeria</i> fósil con representantes actuales del género.	75
Lámina 13.	Comparación de impresión/permineralización de hojas de <i>Pinus</i> con representantes actuales del género.	77
Lámina 14.	Comparación de impresión de cono de <i>Pinus</i> con un representante actual del género.	79
Lámina 15.	Fósiles de Pinaceae extintos del Maestrichtiano de Coahuila.	90

RESUMEN

La historia de las coníferas en México ha sido poco estudiada debido a su complejidad y escaso registro fósil. El registro fósil es fundamental para ampliar su conocimiento histórico, y en México éste es amplio y diverso; sin embargo, su recolecta es extremadamente escasa. Estas plantas se han recolectado en sedimentos del Mesozoico del Norte y del Cenozoico del Centro y Sur de México. El objetivo de este trabajo es describir e identificar impresiones de siete morfotipos de coníferas provenientes de dos localidades El Chango, Chiapas, y Esqueda, Sonora. El material de El Chango consiste en impresiones de dos ramas con hojas, un cono ovulado y un cono polínico del Albiano-Cenomaniano (± 96 ma), mientras que el de la localidad de Esqueda, Sonora, consiste de dos ramas con hojas y un cono ovulado del Campaniano Tardío (± 72 ma). Caracteres morfológicos observados en las hojas (tipo de hoja, margen, venación, ápice, base y filotaxia), ramas (cicatrices foliares), conos (en los ovulados: escamas ovulíferas; en los polínicos: microesporófilas, posición de los microesporangios), y en un caso excepcional la anatomía de una hoja sugieren afinidad del material con la familia Pinaceae. Los nuevos registros representan las pináceas más antiguas de México, aunque sólo dos se relacionan con el género *Pinus*, otros dos recuerdan a taxa actuales pero sería prematuro asignarlos a ellas por lo que se tomo la precaución de referirlos como cf. *Larix* y cf. *Keteleeria*. Los tres ejemplares sin identificar a género podrían corresponder a Pinaceae o representar taxa cercanamente relacionados a esta familia. La presencia de este material amplía la información histórica y geográfica de Pinaceae, la familia de coníferas más diversa en la actualidad. Solo continuando con su recolecta, descripción e identificación se podrá generar una idea de cómo es que hoy México es el sitio con mayor diversidad de pinos en el mundo, ya que cerca del 40 % de sus especies se concentran en el país.

Palabras clave: Coníferas, Pinaceae, Cretácico, México, Impresiones, Permineralización, Hojas, Conos.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Eventos geológicos durante el Cretácico

Durante el Cretácico ocurrieron distintos eventos geológicos que influyeron en la diversidad biológica y en la distribución espacio-temporal de la flora y fauna. El territorio mexicano formaba parte del sur de Laurasia y limitaba con la región norte de Gondwana (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996). Hace unos 130 ma (Cretácico Temprano) comenzó la fragmentación de Gondwana, cuando África se separó de Sudamérica (López-Ramos, 1981). Durante este periodo se formaron grandes mares interiores y se acumularon sedimentos que formaron rocas involucradas posteriormente en la generación de hidrocarburos (López, 2003; Almeida-Leñero *et al.*, 2003).

Los mares del Jurásico Tardío persistieron durante parte del Cretácico Temprano a lo largo de la cuenca central del sureste y noreste de México. Para el Cretácico Medio los mares cubrieron una porción más amplia del país, aumentando su importancia ya que a lo largo de sus costas se depositaron rocas ricas en hidrocarburos, particularmente a lo largo de la Planicie Costera del Golfo de México (López-Ramos, 1981). La evidencia de la presencia de dichos mares se registra en barras arenosas con facies sedimentarias encontradas en los antiguos brazos de mar relativamente someros (Dabrio, 2010). Para el Cretácico Tardío en las partes nor-occidental y sur-oriental de México, el Macizo de Guerrero-Oaxaca y el Macizo de Chiapas, los mares presentaban distintas profundidades y existían algunas islas como las de Nautla y posiblemente la de Tomatlán al nor-occidente de Colima (Alvarez-Mena, 1975). Existe evidencia de que un mar epicontinental, el Mar Interior Occidental (Kauffman, 1984), dividió América del Norte durante el Cretácico Superior en dos grandes provincias: Aquilepollenites, la cual comprende cuencas cretácicas de Baja California y Sonora, y Normapolles que actualmente comprende varias Formaciones al noreste de México, i.e. Upson y San Miguel (Medus & Almeida-Leñero, 1983;

Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996), las cuales pierden su individualidad al retroceder las aguas del mar epicontinental en el Paleoceno Inferior (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996), quedando los sedimentos expuestos, evento que coincidió con el levantamiento del territorio continental, relacionado con la actividad tectónica que tuvo lugar durante el Cretácico Tardío hasta el Paleoceno. Una vez que la superficie terrestre emergió del mar que la cubría durante el Cretácico Tardío, se inicio la evolución *in situ* de la flora mexicana, ya que se estableció un contacto permanente con los elementos Laurásicos (Challenger, 1998).

Actualmente México cuenta con cuatro principales sistemas montañosos, cada uno proviene de una historia geológica diferente que ha quedado registrada en las rocas: La Sierra Madre Occidental cuyo origen comenzó en el Cretácico Tardío y terminó en el Mioceno Medio; la Sierra Madre Oriental inicia su formación en el Cretácico/Paleoceno y termina en el Mioceno; la Faja Volcánica Transmexicana cuya evolución inicio en el Cenozoico Medio, y la Sierra Madre del Sur de la cual se han hecho pocos estudios, pero se conoce la presencia de sedimentos marinos y lavas del Cretácico que indican la colisión tectónica entre islas oceánicas con el continente (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Challenger, 1998). Otros dos eventos geológicos de gran importancia que ocurrieron durante el Cretácico y Cenozoico Temprano son las deformaciones Servier y Laramide como resultado de cambios en la tectónica de placas que afectaron el margen occidental de Norte América. La deformación Servier ocurrió entre el Albiano y el Campaniano-Maestrichtiano cesando en el Eoceno, mientras que la deformación Laramide empezó cuando terminó la deformación Servier durante el Maestrichtiano cesando entre el Eoceno Temprano y Tardío (González-León *et al.*, 1992).

Finalmente como resultado de los cambios en los escenarios durante la transición Cretácico/Cenozoico se produjeron importantes cambios fisiográficos que influyeron en las condiciones físicas en el continente (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012) que por lo tanto afectaron la

biota. Por ejemplo a partir del Paleógeno se reconocen géneros actuales (e.g., *Inga*, *Senna*, *Chamaecrista* y *Lannea*), mientras que en Cretácico las plantas son extintas y a veces son difíciles de asignar aún a nivel de familia (Cevallos-Ferriz, *et al.*, 2012).

1.2 Registro fósil de coníferas en el Mesozoico de México

En México las coníferas fósiles son poco conocidas y estudiadas, debido a la complejidad del grupo; sin embargo, se han documentado desde la primera mitad del siglo pasado. Estas plantas se han recolectado en sedimentos del Mesozoico del norte y Cenozoico del centro y sur de México. Entre los macrofósiles descritos e identificados están ejemplares recolectados en sedimentos del Triásico Superior de la Formación Santa Clara, Sonora, de impresiones de hojas y pequeñas ramas con hojas del tipo *Elatocladus* T. G. Halle., *Podozamites crassifolia* Newb. y *P. emmonsii* Newb. (Weber, 1980). Del Cretácico Inferior de Lampazos, Sonora, se tienen registros de *Brachyoxylon* Jeffrey (Cevallos-Ferriz, 1992), y de la Formación La Casita, Coahuila, de *Pagiophyllum* Heer (Kimeridgiano/Oxfordiano) (Weber, 1980). Del Cretácico Superior de Coahuila se han identificado a *Aachenia knoblochi* Weber (Weber 1975), *Brachyphyllum macrocarpum* Newb. (Weber, 1972), *Geinitzia* Endlicher (Weber, 1980), *Kobalostrobus olmosensis* Serlin *et al.* (Serlin *et al.*, 1981), *Metasequoia cuneata* (Newb.) Chaney y *Raritania* (Newb.) Hollick *et Jeffrey* y maderas como *Podocarpoxyton* Gothan, *Taxodioxyton* Harting *em.* Gothan y *Dadoxylon* Endlicher (Cevallos-Ferriz, 1992).

Dentro del registro palinológico Rueda-Gaxiola (1967) en su tesis doctoral (no publicada) describe del Cretácico Superior de Coahuila a *Inaperturopollenites minimus*, *I. dubius* Potonié & Venitz, *I. magnus* (Potonié) Thomson & Pflug, *I. irregularis*, *Cupressacites coriaceus* Bolchovitina, *Sequoiapollenites pseudoreticulatus*, *S. lapillipites* Wilson & Webster, *Classopolis nova*, *C. tenuistriatus*, *C. simplex* De Jersey, *Classoidites macroporatus*, *C. crassiramosus*,

Araucariacites sulcatus, *Zonalapollenites igniculus* Potonié, *Abiespollenites* Thiergart, *Pityopollenites* (Seward) Reissinger, *P. rugusaccatus*, *P. longisaccatus*, *P. ovalis*, *Podocarpoidites* Potonié, Thomson & Thiergart, *Rugubivesiculites fluens* Pierce, *R. Triglobosus*, *Granatrivesiculites saccipunctatus* y *Cerebropollenites saccifistulatus*. Tiempo después del Cretácico Superior (Maestrichtiano) de Coahuila se reporta la presencia de *Araucariacites* Cookson ex Couper (*A. australis*), *Taxodiaceapollenites* Kremp ex Potonié (*T. hiatus*), *Classopollis* Pflug (*C. classoides*) y *Cedripites cretaceous* Pocock (Martínez-Hernández *et al.*, 1980^a; Martínez-Hernández *et al.*, 1980^b). López-Higuera y colaboradores (2008) registraron del Cretácico Superior del Grupo Cabullona, Sonora, a *Araucariacites* Cookson ex Couper y *Classopollis* Pflug. Por otro lado Almeida y Martínez (1982) reportan de la Cuenca de Cabullona del Cretácico Superior de Sonora además a *Araucariacites* Cookson ex Couper, a *Pityosporites elongatus* (Norton) Tschudy y *Cedripites parvus* Norton.

1.3 Generalidades de las coníferas

Las coníferas pertenecen al grupo de las gimnospermas, que se caracteriza por tener óvulos sin una capa que los recubra al momento de la polinización, mismos que después de la fecundación y dependiendo el grupo tienen gran variación en cuanto a su ontogenia, maduración y dispersión (Simpson, 2010; Tomlinson & Takaso, 2002). Las coníferas incluyen cerca de 615 especies incluidas en 70 géneros (Farjon & Filter, 2013) de árboles y arbustos que fueron dominantes durante el Mesozoico y que hoy en día están representados por pinos, abetos, cedros etc., algunos de gran importancia económica para el hombre (Raven, 1999; Contreras-Medina & Luna, 2002; Aulenback, 2009). Actualmente las coníferas están ampliamente distribuidas y dominan la vegetación de muchas regiones boreales y bosques de alta montaña (Domènech & Martinell, 1996; Cleal & Thomas, 2009). Se encuentran desde el Ártico hasta el círculo

Antártico, siendo más comunes en regiones templadas y frío templadas, especialmente del Hemisferio Norte (Cronquist, 1969).

Presentan madera de tipo picnoxílica, con radios leñosos uniseriados (a excepción en las especies que presentan canales resiníferos que ensanchan al radio), xilema secundario consistente principalmente de traqueidas elongadas con grandes punteaduras areoladas, llegando a medir hasta 1 cm de largo, y células parenquimatosas (García *et al.*, 2003; Bowes, 2004). Tienen dos tipos de ramas: largas o macroblastos y cortas o braquiblastos (Rodríguez & Porras, 2010). Las hojas son simples con filotaxia alterna, helicoidal u opuestas decusadas, presentan formas aciculares uninervadas, escuamiformes uninervadas, linear aplanadas y uninervadas o aplanadas anchas con varios nervios (Rodríguez & Porras, 2010). Las estructuras reproductivas consisten en estróbilos o conos. Los conos polínicos son estructuras simples, es decir tienen un solo origen, en este caso de microesporófilas (hojas modificadas) unidas al eje principal en arreglo espiralado, decusado o verticilado, cada una de ellas puede portar desde 2 (raramente 1) hasta 20 microesporangios en su superficie abaxial (Cronquist, 1969; Eckenwalder, 2009). El polen incluido en cada microesporangio es variado, puede o no presentar un cuerpo central denso rodeado por dos sacos aéreos que facilitan su dispersión por viento (Domènech & Martinell, 1996). Los estróbilos ovulados probablemente definen mejor a este grupo, son estructuras compuestas ya que consisten en un eje portador de dos tipos de estructuras con origen diferente: brácteas (hojas modificadas) y escamas ovulíferas (derivadas de ramas) (Farjon, 2008; Eckenwalder, 2009). Cada escama ovulífera porta en su superficie adaxial generalmente son dos óvulos; sin embargo, este número varía (Cronquist, 1969).

Las coníferas del Paleozoico y algunas del Mesozoico se incluyen dentro de las Voltziales, todas ya extintas (Ultrechiaceae, Thucydiaceae, Emporiaceae, Majonicaceae, Ulmanniaceae, Bertheliaceae, Ferugliocladaceae y Buriadiaceae). Entre los registros más

antiguos de coníferas se encuentra *Swillingtonia denticulata* en el Pensilvánico (aprox. 300 ma) dentro del grupo de las Voltziales (Cleal & Thomas, 2009; Taylor & Taylor, 2009).

Las familias actuales junto con algunas ya extintas se han incluido dentro del grupo de las Coniferales (Palissyaceae, Cheirolepidiaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Cupressaceae, Sciadopityaceae, Pararaucariaceae, Pinaceae, Cephalotaxaceae y Taxaceae) (Taylor & Taylor, 2009). Actualmente las coníferas son las gimnospermas más diversas, con alrededor de 550-600 especies agrupadas en aproximadamente 70 géneros (Contreras-Medina y Luna, 2002; Eckenwalder, 2009; Farjon, 2010; Cleal & Thomas, 2009); el número de familias reconocidas ha variado a lo largo de la historia. Por ejemplo, Farjon (2008, 2010) reconocía 8 familias (Sciadopityaceae, Cupressaceae, Taxaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Pinaceae, Phyllocladaceae y Cephalotaxaceae). Sin embargo, Christenhusz y colaboradores (2011) proponen una nueva clasificación en la cual se reconocen tres ordenes con seis familias actuales de coníferas: Pinales (Pinaceae), Araucariales (Araucariaceae y Podocarpaceae) y Cupressales (Sciadopityaceae, Cupressaceae y Taxaceae).

1.4 Características generales de Pinaceae

Pinaceae es la familia de coníferas más grande y de mayor importancia económica y ecológica del Hemisferio Norte, el número de especies varía de acuerdo al autor por ejemplo Farjon (2005) reconoce 225 spp. y en 2010 reconoce 232, Farjon & Filter (2013) reconocen 231 especies incluidas en 11 géneros: *Abies*, *Cathaya*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Nothotsuga*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga* y *Tsuga* (Eckenwalder, 2009; Farjon, 2005, 2010). Incluye árboles (raramente arbustos) en su mayoría perenifolios, generalmente monoicos. Hojas simples, de lineares hasta aciculares dispuestas en arreglo espiralado (Cronquist, 1969; Simpson, 2010), sus estróbilos polínicos consisten de un eje central con numerosas microesporófilas unidas a él en

arreglo espiralado, cada una con dos sacos polínicos en la base de la superficie abaxial, generalmente estas estructuras reproductivas son axilares o terminales en ramas cortas (Cronquist, 1969). Los granos de polen generalmente con dos sacos aéreos, aunque *Larix* y *Pseudotsuga* no tienen sacos aéreos y *Tsuga* solo posee uno) (Eckenwalder, 2009). Los estróbilos ovulados consisten de un eje rodeado de escamas ovulíferas sostenidas por brácteas dispuestas en arreglo espiralado, sobre cada escama ovulífera contiene dos óvulos en su superficie adaxial. Posterior a la polinización las escamas fértiles se vuelven leñosas, dando como resultado conos leñosos (Campos, 1993; Pérez, 2008). Las semillas pueden ser aladas o no, con 2-24 cotiledones (Pérez, 2008). En el caso de algunos géneros (e.g., *Pinus*) las ramas cortas (braquiblastos) suelen presentar modificaciones, dando como resultado ramas cortas especializadas, cada una compuesta por una pequeña vaina escamosa con un número específico de hojas (de una hasta ocho, dependiendo de la especie), que en conjunto recibe el nombre de vaina de fascículo (Farjon & Styles, 1997; Simpson, 2010; Raven, 1999).

1.5 Registro fósil de Pinaceae

El registro fósil de la familia Pinaceae esta ampliamente distribuido. *Compsostrobus* es uno de los registros más antiguos que se ha relacionado como posible miembro de esta familia y data del Triásico Superior (Aulenback, 2009; Taylor & Taylor, 2009). En México son pocos los registros relacionados a Pinaceae. Rueda-Gaxiola (1967) describe con afinidad a esta familia palinomorfos del Cretácico Superior de Coahuila como *Zonalapollenites igniculus*, *Abiespollenites* sp., *Pityopollenites rugusaccatus*, *Pityopollenites longisaccatus*, *Pityopollenites ovalis*, *Rugubivesiculites triglobosus* y *Cerebropollenites saccifistulatus*. Por otro lado Weber (1975) describió escamas ovulíferas como *Aachenia knoblochi* y algunas impresiones de ramas relacionadas a esta familia de la Formación Olmos Coahuila (Maestrichtiano). Sin embargo,

Serlin *et al.* (1981) discuten la posibilidad de que *A. knoblochi* esté relacionada con un cono de conífera extinta, encontrado en los mismos sedimentos cretácicos, descrito como *Kobalostrobus olmosensis*. De ser el caso ambos taxones estarían representando un grupo extinto de coníferas, y lo que Weber describió como Pinaceae, tendría que ser removido de este grupo taxonómico. Esta discusión deja poco esclarecido lo que se ha descrito como Pinaceae en México.

La tabla 1 representa un ejemplo mínimo del registro fósil identificado y/o relacionado con Pinaceae, dentro del cual se destaca el género *Pinus* en diversificación y distribución geológica.

El registro fósil en México durante el Cenozoico no es mucho mejor y sigue siendo dominado por reportes de granos de polen en los que dominan *Pinus* y *Picea*; sin embargo, sigue siendo escaso y es solo hasta el Oligoceno y después que su presencia se hace más constante e importante (Martínez- Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996). Aun más en el Plio/Pleistoceno *Picea* es cada vez más escaso y *Pinus* más importante, además de que otros taxa como *Juniperus* y *Cupressus* se vuelven un elemento esperado en los estudios palinológicos. Esta situación contrasta con la presencia de las coníferas y en especial de *Pinus* en latitudes mayores en América del Norte. Investigadores como Axelrod, Brown, Lesquereux, MacGinitie, Axelrod, Brown y Lesquereux, repetidamente reportan a coníferas en el Eoceno de los Estados Unidos, y sus reportes incluyen microfósiles que de alguna forma atestiguan la presencia de los taxa en el área, en contraste con el polen que pudo haber sido transportado cierta distancia y no necesariamente indica autoctonía. Esta aparente diferencia en el tiempo de aparición de las coníferas en latitudes altas vs latitudes bajas en América del Norte sirve para replantear lo que se ha sugerido con respecto al desplazamiento de la flora boreotropical del Norte hacia México, los elementos de esta flora en al que las coníferas participaban, llegan a latitudes bajas aproximadamente unos 20 millones de años después de que aparecen el latitudes altas. Los

procesos responsables de esta dicronía en el establecimiento de las plantas en lugares geográficos distintos son aun buscados. Algunos ejemplos de taxa encontrados en los Estados Unidos se listan en la Tabla 1. Se recomienda visitar la página http://ucmpdb.berkeley.edu/cgi/ucmp_query2 de la Universidad de California para tener una idea de la cantidad de material (11805 registros) que aun existe por identificar, solo de los Estados Unidos. Además la página http://ucmpdb.berkeley.edu/cgi/ucmp_query2 tiene los registro que ellos tienes sobre *Pinus* de América del Norte lo que complementa aun la inmensa información que hay del grupo en latitudes altas y contrasta con lo escaso del registro del grupo en México.

TABLA 1

Ejemplos de taxa fósiles de Pinaceae

Taxón	Referencia	Estructura	Tiempo geológico	Lugar
AACHENIA (5,6)	Knobloch, 1973	Escamas ovulíferas	Cretácico (Senoniano)	Aachen, Alemania
<i>A. knoblochi</i> (9)	Weber, 1975	Escamas ovulíferas	Cretácico Superior (Maestrichtiano)	Coahuila, México
ABIES (6,10)	Miller, 1754			
<i>A. aburaensis</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Medio [Mioceno Temprano Tardío]	Hokkaido, Japón
<i>A. deweyensis</i> (14)	Axelrod, 1998	Ramas con cicatrices foliares	Eoceno	Thunder Mt., ID, Idaho
<i>A. firmoides</i> (1)	Watari, 1956		Oligoceno Temprano	Iwate, Japón
<i>A. hokiensis</i> (1)	Ozaki, 1979		Mioceno Tardío	Aburato, Japón
<i>A. honshuensis</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Temprano	Yamagata, Japón
<i>A. klamathensis</i> (13)	Axelrod, 1944	Semillas, escamas ovulíferas	Mioceno	Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>A. laticarpus</i> (12)	MacGinitie, 1933	Semillas aladas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada; Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>A. nevadensis</i> (13)	Axelrod, 1995	Escamas ovulíferas	Mioceno	Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>A. n-suzukii</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Medio [Mioceno	Hokkaido, Japón

			Temprano Tardío]	
<i>A. protofirma</i> (1)	Tanai, 1961		Mio-Plioceno	Okayama, Japón
<i>A. sanzugawaensis</i> (1)	Huzioka y Uemura, 1974		Mioceno Tardío	Akita, Japón
<i>A. scherri</i> (12)	Axelrod, 1976	Hojas, semillas aladas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada
<i>A. ugoensis</i> (1)	Huzioka y Uemura, 1973		Mioceno Tardío	Akita, Japón
ABIESPOLLENITES (6)	Thiergart ex Raatz, 1937	Polen		
<i>A. giganticus</i> (1)	Takahashi, 1979	Polen	Mioceno Medio	Corea del Sur
<i>A. minus</i> (1)	Takahashi y Sugiyama, 1990	Polen	Cretácico Tardío (Santoniano)	Iwate, Japón
<i>A. yonilensis</i> (1)	Takahashi, 1979	Polen	Mioceno Medio	Corea del Sur
ABIOCAULIS (6)	Suzuki, 1910			
<i>A. verticillatus</i> (7)	Alvin, 1960	Ramas con hojas	Cretácico	Bélgica
<i>A. yezoensis</i> (8)	Suzuki, 1910	Tallo	Cretácico Superior	Hokkaido, Japón
ABIETINEAEPOLLENITES (5, 6)	Delcourt y Sprumont, 1955	Polen		
<i>A. microreticulatus</i> (4)	Groot y Penny, 1960	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
ABIETOXYLON (5)	Houlbert en Lecointre, 1910	Madera		
<i>A. falunense</i> (5)	Houlbert, 1910	Madera	Cenozoico	Turena, Francia
ALISPORITES (4)	Daugherty, emend. Potonié y Kremp, 1956	Polen		
<i>A. grandis</i> (4)	(Cookson) Dettmann, 1963	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
<i>A. validus</i> (4)	Phillips y Felix 1971	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
AMBOYSTROBUS				
<i>A. cretacicum</i> (7)	Gandolfo <i>et al.</i> , 2001	Cono polínico	Cretácico Superior (Turoniano)	Nueva Jersey
AMYDROSTROBUS (5)(Pinaceae?)	Harris, 1935	Cono polínico		Scoresby Sound, Groenlandia.
<i>A. groenlandicus</i> (5)	Harris, 1935	Cono polínico		Este de Groenlandia
ARCHAEOLARIX (5)	Teslenko, 1970			
<i>A. argunensis</i> (5)	Teslenko, 1970	Rama con conos	Cretácico Inferior	Siberia, Rusia
BELONODENDRON (5)	Marck, 1863			
<i>B. densifolium</i> (5)	Marck, 1863			
CEDRIPITES (6)	Wodehouse, 1933	Polen		
<i>C. anatolicus</i> (1)	Takahashi y Jux, 1991	Polen	Mioceno Temprano (Burdigaliano Tardío)	Anotalia, Turquía
<i>C. cretaceous</i> (4)	Pocock, 1962	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
<i>C. pseudodeodaraeformis</i> (1)	Takahashi y Jux,	Polen	Mioceno Temprano	Anatolia,

	1991		(Burdigaliano Tardío)	Turquía
<i>C. sacculatus</i> (1)	Takahashi, 1979	Polen	Mioceno Medio	Corea del Sur
<i>C. sanrikuensis</i> (1)	Takahashi y Sugiyama, 1990	Polen	Cretácico Tardío	Iwate, Japón
CEDROXYLON (6)	Kraus en Schimper, 1870	Madera		
<i>C. cedroides</i> (3)	Gothan	Madera	Cretácico Inferior?	King Charles Land, Escocia
<i>C. hornei</i> (3)	Seward y Bancroft	Madera	Jurásico Superior	Sutherland, Escocia
<i>C. parenchymatosum</i> (1)	Nishida, Nishida y Sugiyama, 1993	Madera	Cretácico Tardío	Iwate, Japón
<i>C. shimakurae</i> (1)	Nishida y Nishida, 1986	Madera	Cretácico Tardío (Turoniano-Santoniano)	Saghalien, Rusia
<i>C. simplex</i> (1)	Ogura, 1944	Madera	Pleistoceno	Iwate, Japón
<i>C. transiens</i> (3)	Gothan	Madera	Cretácico Inferior	King Charles Land, Noruega
			Jurásico Superior	Spitzbergen, Noruega
<i>C. yoshidae</i> (1)	Nishida, 1967		Cretácico Temprano	Iwate, Japón
CEDRUS (10)	Trew, 1755			
<i>C. alaskensis</i> (7)	Arnold, 1953	Madera	Cretácico Inferior	Alaska
CEREBROPOLLENITES (6)	Nilson, 1958	Polen		
<i>C. mesozoicus</i> (4)	(Couper) Nilson, 1958	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
COLCHIDIA (5)	Kolakovsky y Šakryl, 1968	Hojas		
<i>C. angustissima</i> (5)	Kolakovsky y Šakryl, 1968	Hojas	Mioceno (Sarmatiano)	Abjasia
COMPSOSTROBUS (<i>Pinaceae?</i>) (7)	Delevoryas y Hope, 1973	Conos ovulados	Triásico Superior	Carolina del Norte, Estados Unidos
<i>Compsostrobus neotericus</i> (5,7)	Delevoryas y Hope, 1973	Conos ovulados	Triásico Tardío	Carolina del Norte, Estados Unidos
ELATOXYLON (5)	Hartig, 1848			
KETELEERIA (6, 10)	Carrière, 1866			
<i>K. ezoana</i> (1)	Tanai, 1961	Conos, escamas ovulíferas, semillas	Mioceno Medio [Mioceno Temprano Tardío]	Hokkaido, Japón
<i>K. robusta</i> (1)	Miki, 1957	Escamas ovulíferas, Semillas	Plioceno	Gifu, Japón
KETELEERIOXYLON	Šilkina, 1960	Madera		
<i>K. kamtschatkiense</i>	Blokhina <i>et al.</i> , 2006	Madera	Cretácico (Turoniano/Coniaciano)	Kamchatka, Rusia
LARICITES (5,6)	(Endlicher) Göppert, 1850			
<i>L. woodwardii</i> (5)	Göppert, 1850		Cuaternario	Norfolk,

				Inglaterra
LARICOPSIS (<i>se ha comparado con Larix</i>) (5)	Fontaine, 1889	Ramas	Cretácico Inferior	
LARICOXYLON (5)	Greguss, 1967	Madera		
<i>L. nogradense</i> (5)	Greguss, 1967	Madera	Mioceno (Sarmatiano)	Hungría
LARIX (6, 10)	Miller, 1754			
<i>L. altoborealis</i> (7)	LePage y Basinger, 1995	Ramas con hojas y conos ovulados	Eoceno Medio	Isla Axel Heiberg, Canadá
<i>L. fernleyii</i> (13)	Axelrod, 1995	Ramas, hojas y semillas	Mioceno	Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>L. leonardii</i> (14)	Axelrod, 1998	Tallos, hojas y semillas	Eoceno	Thunder Mt., ID, Idaho
<i>L. onbaraensis</i> (1)	Tanai y Onoe, 1961		Mio-Plioceno	Okayama, Japón
MESOLARIX (5)	Jähnichen et Kahlert, 1972	Brotos		
<i>M. mongolica</i> (5)	Jähnichen et Kahlert, 1972	Brotos	Jurásico Superior-Cretácico Inferior	Bayankhongor, Mongolia
PALAEOSTROBUS ≡ <i>Krannera Corda 1866</i> (5)	Renger, 1866	Conos		
<i>P. mirabilis</i> (<i>Krannera mirabilis Corda</i>)	Renger, 1866	Conos	Cretácico (Cenomaniano)	Bohemia, República Checa
PAPANINIA (5)	Fedin, 1943	Conos		
<i>P. involucrata</i> (5)	Fedin, 1943	Conos		Tierra de Francisco José, Rusia
PHLEBOXYLON (5)	Hartig, 1848	Madera	Terciario	Alemania
PICEA (6, 11)	Dietrich, 1824			
<i>P. coloradensis</i> (14)	Axelrod, 1987	Conos ovulados	Eoceno	Thunder Mt., ID, Idaho
<i>P. garoensis</i> (1)	Tanai et Suzuki, 1972	Madera, hojas y semillas	Mioceno Temprano	Hokkaido, Japón
<i>P. hiyomensis</i> (1)	Tañan y Suzuki, 1963		Mioceno Temprano	Hokkaido, Japón
<i>P. kaneharai</i> (1)	Tanai et Onoe, 1961		Plioceno	Tottori, Japón
<i>P. kanoi</i> (1)	Huzioka, 1964		Mioceno Temprano	Aomori, Japón
<i>P. koribai</i> (1)	Miki, 1948		Plioceno; Mioceno	Gifu, Japón
<i>P. lahontense</i> (12)	MacGinitie, 1933	Semillas aladas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada; Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>P. latibracteata</i> (1)	Miki, 1957		Plioceno	Gifu, Japón
<i>P. magna</i> (14)	MacGinitie Chaney & Axelrod, 1959	Semillas, hojas	Eoceno	Thunder Mt., ID, Idaho
<i>P. miocenica</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Temprano	Gifu, Japón
<i>P. nakauchii</i> (1)	Matsumoto, Ohsawa y Nishida, 1994		Mioceno Medio Tardío	Hokkaido, Japón

<i>P. palaeomaximowiczii</i> (1)	Watari, 1956		Del Mioceno Temprano al Medio	Yamagata, Japón
<i>P. sohmae</i> (1)	Suzuki, 1991		Plioceno	Fukushima, Japón
<i>P. sonomensis</i> (12)	Axelrod, 1944	Semillas aladas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada; Purple Mt. Flora of Western Nevada, Central California
<i>P. sugaii</i> (1)	Tanai et Onoe, 1959		Mioceno Temprano	Fukushima, Japón
<i>P. ugoana</i> (1)	Huzioka, 1964		Mioceno Temprano	Akita, Japón
<i>P. tomizawaensis</i> (1)	Suzuki, 1991		Pleistoceno	Miyagi, Japón
PICEOPHYLLUM (6)	Ogura, 1932			
<i>P. simplex</i> (1)	Ogura, 1932		Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
PICEOSTROBUS (6)	Palibin, 1932	Conos		
<i>P. neustruevii</i> (5)	Palibin	Conos	Oligoceno	Orenburgskaya, Rusia
PICEOXYLON (6)	Gothan, 1905	Madera		
<i>P. iwatense</i> (1)	M. Nishida, Nishida y Sugiyama. 1993	Madera	Cretácico Tardío (Santoniano-Campaniano)	Iwate, Japón
<i>P. macroporosum</i> (1)	Nishida y Nishida, 1995	Madera	Cretácico Tardío (Turoniano)	Hokkaido, Japón
<i>P. pseudoscleromedullosum</i> (1)	Nishida, Nishida, Yoshida y Kaiho, 1995	Madera	Cretácico Tardío (Maestrichtiano Tardío)	Hokkaido, Japón
<i>P. transiens</i> (1)	Shimakura, 1937	Madera	Cretácico Tardío (Turoniano-Senoniano)	Hokkaido, Japón
<i>P. wakimizui</i> (1)	Watari, 1941	Madera	Mioceno Temprano Tardío	Iwate, Japón
PINICUTIS (5)	Schneider, 1969			
<i>P. hexacytica</i> (5)	Schneider, 1969	Cutículas dispersas	Mioceno Medio	Schlabendorf cerca de Lübbenau Lausitz
PINITES (6)	Lindley y Hutton, 1832			
<i>P. fujii</i> (1)	Yasui, 1928		Terciario Tardío	Aichi, Japón
PINOSTROBUS (5)	Feismantel ex Stopes, 1915	Conos	Cretácico y Terciario	
PINOXYLON (5)	Knowlton en Ward, 1900	Madera		
<i>P. dacotense</i> (5)	Knowlton	Madera	Jurásico	
<i>P. mabatiense</i> (1) = <i>Keteleeria mabatiensis</i> , Watari, 1956	Watari, 1941	Madera	Mioceno Temprano Tardío	Iwate, Japón
<i>P. yabei</i> (1)	Shimakura, 1936	Madera	Jurásico Medio	Manchuria, China
PINUS (6, 11)	Linnaeus, 1753			
<i>P. arnoldii</i> (7, 15)	Miller, 1973	Conos ovulados	Eoceno	Columbia Británica, Canadá
<i>P. avonensis</i> (15)	Miller, 1969	Conos ovulados	Eoceno Tardío	Little Falls, WA

<i>P. baileyi</i> (7, 15)	Axelrod, 1998	Hojas	Eoceno, Oligoceno	Idaho, Estados Unidos
<i>P. balfouroides</i> (13)	Axelrod, 1980	Semillas aladas	Mioceno	Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>P. belgica</i> (1)	Alvin, 1960	Conos ovulados	Cretácico Temprano	Formación Wealden, Bélgica
<i>P. bifoliata</i> (1)	Ueda y Nishida, 1982		Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. cliffwoodensis</i> (15)	Miller y Malinky, 1986	Conos ovulados	Cretácico Tardío	Nueva Jersey, Estados Unidos
<i>P. crossi</i> (7)		Fascículos y conos	Oligoceno	
<i>P. driftwoodensis</i> (15)	Stockey, 1984	Conos ovulados	Eoceno Medio	Smitjthers BC
<i>P. escalantensis</i> (15)	Banks, Ortiz-Soto-Mayor y Hartman, 1981	Conos ovulados	Oligoceno	Avon, MT
<i>P. flabellifolia</i> (1)	Ogura, 1932	Hojas	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. haboroensis</i> (7)	Stockey y Nishida, 1986	Hojas	Cretácico Superior	Hokkaido, Japón
<i>P. hokkaidoensis</i> (1)	Endo y Okutsu, 1939		Eoceno	Hokkaido, Japón
<i>P. hokkaidoensis</i> (1)	Stockey y Ueda, 1986 (Homonymia)	Hojas	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. mesothunbergii</i> (1)	Matsuo, 1970		Cretácico Tardío	Ishikawa, Japón
<i>P. miocenica</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Medio	Hokkaido, Japón
<i>P. mutoi</i> (1)	Saiki, 1996		Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. oishi</i> (1)	Ishida, 1970		Mioceno Medio	Ishikawa, Japón
<i>P. oligolepis</i> (1)	Miki, 1975		Pleistoceno	Hyogo, Japón
<i>P. pachydermata</i> (1)	Ueda y Nisha, 1982	Hojas	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. palaeopentaphylla</i> (1)	Tanai y Onoche, 1961		Mio-Plioceno	Okayama, Japón
<i>P. princetonensis</i> (7, 15)	Stockey, 1984	Conos ovulados	Paleógeno	Columbia Británica, Canadá
<i>P. protodiphylla</i> (1)	Miki, 1957	Hojas	Mioceno y Oligoceno	Hyogo, Japón
<i>P. pseudoflabellifolia</i> (1)	Ueda y Nishida, 1982	Hojas	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. pseudostrobifolia</i> (1)	Ogura, 1932	Hojas	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. pseudotetraphylla</i> (1)	Ueda et Nishida, 1982	Hojas	Cretácico Tardío (Senoniano)	Hokkaido, Japón
<i>P. quinquefolia</i> (2,16)	Hollick y Jeffrey, 1909	Hojas	Cretácico	
<i>P. similkameenensis</i> (2)	Miller, 1973	Hojas	Eoceno	
<i>P. strobipites</i> (7)	Wodehouse, 1933	Polen	Mioceno	
<i>P. sturgisii</i> (12)	Cockerell, 1908	Escamas ovulíferas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada
<i>P. tiptoniana</i> (13)	Chaney y Axelrod,	Hojas	Mioceno	Purple Mt. Flora

	1959			of Western Nevada
<i>P. triphylla</i> (16)	Hollick y Jeffrey, 1909	Hojas	Cretácico Superior, Oligoceno	Androvette Clay Pit, NY; Martha's Vineyard, Mass.
<i>P. trifolia</i> (1)	Miki, 1939		Plioceno	Aichii; Gifu, Japón
<i>P. wolfei</i> (14)	Miller, 1974	Conos ovulados	Eoceno Medio/Oligoceno Temprano	Thunder Mt., ID
<i>P. yezoensis</i> (2)	Stopes y Kershaw, 1990	Hojas	Cretácico Superior	Japón
PINUSPOLLENITES (5)	Raatz ex Potonié, 1958			
<i>P. constrictus</i> (4)	(Singh) Wingate, 1980	Polen	Cretácico Inferior (Albiano)	Sur de Oklahoma, Estados Unidos
<i>P. labdacus</i> (5)	Potonié, 1958	Polen	Mioceno	Alemania
PINUXYLON (5)	Gothan, 1905	Madera		
<i>P. microporum</i> (1)	Ogura, 1944	Madera	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. woolardii</i> (7)	Tidwell et al, 1986	Madera	Mioceno	Oregon, Estados Unidos
PITYANTHUS (5)	(Nathorst) Seward, 1919	Conos polínicos		
PITYITES (5)	Seward, 1919	Brotos y conos		
PITYOCLADUS (5)	(Nathorst) Seward, 1919	Brotos		
<i>P. shangtungensis</i> (1)	Yabe y Oishi, 1928		Jurásico	Shangtung, China
PITYOPHYLLUM (5)	(Nathorst) Seward, 1919	Hojas		
<i>P. krasseri</i> (1)	Yabe y Oishi, 1933	Hojas	Mesozoico	Manchuria, China
PITYOSPERMUM (5)	(Nathorst) Seward, 1919	Semillas		
PITYOSTROBUS = <i>Zamiostrobus Endlicher, 1836</i> (5)	Nathorst ex Dutt, 1916	Conos	Eoceno Inferior	Basin, Inglaterra
<i>P. beardii</i> (7)		Conos ovulados		
<i>P. hallii</i> (7)		Conos ovulados	Cretácico Tardío	Maryland, Estados Unidos
<i>P. endo-riujii</i> (1)	Tomaya y Oishi, 1938	Conos ovulados	Jurásico	Manchuria, China
<i>P. matsubarae</i> (1)	Ohsawa, Nishisa y Nishida	Conos ovulados	Cretácico Tardío	Hokkaido, Japón
<i>P. palmeri</i> (7)		Conos ovulados		
PITYOXYLON (6)	Kraus en Schimper, 1870	Madera		
<i>P. anomalum</i> (3)	Holden	Madera		Nueva Jersey, Estados Unidos
<i>P. chasense</i> (3)		Madera		
<i>P. eiggense</i> (3)	Witham	Madera	Jurásico (Oxfordiano)	Eigg, Escocia
<i>P. foliosum</i> (3)	Holden	Madera		Nueva Jersey,

				Estados Unidos
<i>P. nathorsti</i> (3)	Conwentz	Madera	Cretácico Superior (Senoniano)	Escocia
<i>P. protoscleropitys</i> (3)	Holden	Madera	Cretácico Medio	Nueva Jersey, Estados Unidos
<i>P. pseudotsugae</i> (3)	Gothan	Madera	Cenozoico?	Nevada, Estados Unidos
<i>P. pulchrum</i> (3)	Cramer	Madera	Cenozoico	Isla de Banks, Canadá
<i>P. parryoides</i> (3)	Gothan	Madera	Cenozoico	Renania, Alemania
<i>P. ruffordi</i> (3)	Seward	Madera		Sussex, Inglaterra
<i>P. scituatensiformis</i> (3)	Bailey	Madera	Cretácico Medio	
<i>P. scituatense</i> (3)		Madera		
<i>P. statense</i> (3)		Madera		
<i>P. succinifer</i> (3)	Goeppert	Madera	Oligoceno	Mar Báltico, Europa
<i>P. zezoense</i> (3)	Suzuki	Madera	Cretácico Superior	Japón
PREPINUS (2)	Jeffrey, 1908			
<i>P. statenensis</i> (5)	Jeffrey, 1908	Ramas cortas con hojas	Cretácico Superior	Nueva York, Estados Unidos
<i>P. japonicus</i> (2)	Stopes y Kershaw, 1910	Hojas		
PROTOLARIX (5)	Saporta, 1884	Conos	Jurásico	
PSEUDOARAUCARITES (5)	Vladimirovich <i>et al.</i> , 1967			
<i>P. gorskii</i> (5)	Vladimirovich	Conos	Triásico Inferior	Ural, Rusia
PSEUDOLARICIXYLON (5)	Chudajberdyev, 1958	Madera	Paleógeno (Oligoceno Inferior?)	Iwate, Japón
PSEUDOLARIX (6, 11)	Gordon, 1858			
<i>P. japonica</i> (1)	Tanai y Onoe, 1961		Mio-Plioceno	Okayama, Japón
<i>P. nipponica</i> (1)	Kimura y Horiuchi, 1978		Paleógeno	Iwate, Japón
PSEUDOTSUGA (6, 11)	Carrière, 1867			
<i>P. gondylocarpa</i> (1)	Miki, 1957		Plioceno y Pleistoceno	Hyogo, Japón
<i>P. huziokana</i> (1)	Ozaki, 1974		Mioceno Medio; Mioceno Temprano Tardío	Gifu, Japón
<i>P. mesowilsoniana</i> (1)	Matsuo, 1970		Cretácico Tardío	Ishikawa, Japón
<i>P. sonemensis</i> (12)	Dorf, 1930	Hojas y semillas aladas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada; Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>P. subrotunda</i> (1)	Miki, 1948		Plio-Pleistoceno	Hyog, Japón
<i>P. tanaii</i> (1)	Huzioka, 1964		Mioceno Temprano	Fukushima, Japón
TREMATOXYLON (5)	Hartig, 1848			
<i>T. leunisii</i> (5)	Hartig, 1848	Madera	Cenozoico	Alemania
TSUGA (6, 11)	(Endlicher) Carrière, 1855			
<i>T. aburaensis</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Medio; Mioceno Temprano	Hokkaido, Japón

			Tardío	
<i>T. hokiensis</i> (1)	Ozaki, 1979		Mioceno Tardío	Tottori, Japón
<i>T. mertensioides</i> (12)	Axelrod, 1964	Semillas	Mioceno	Middlegate Basin, Nevada; Purple Mt. Flora of Western Nevada
<i>T. miocenica</i> (1)	Tanai, 1961		Mioceno Medio; Mioceno Temprano, Tardío	Gifu, Japón
<i>T. miosieboldiana</i> (1)	Ozaki, 1974		Mioceno Medio (Mioceno Temprano Tardío)	Gifu, Japón
<i>T. miyataensis</i> (1)	Huzioka y Uemura, 1973		Mioceno Tardío	Akita, Japón
<i>T. oblonga</i> (1)	Miki, 1941		Plioceno	Miyagi, Japón
<i>T. rotundata</i> (1)	Miki, 1957		Plioceno	Hyogo, Japón
<i>T. shimokawaensis</i> (1)	Matsumoto, Ohsawa y Nishida, 1995	Hojas	Mioceno Medio	Hokkaido
<i>T. swedaea</i> (7)	LePage, 2003	Conos ovulados	Eoceno Medio	Isla Axel Heiberg, Canadá
TSUGITES (5)	Fliche, 1896			
<i>T. magnus</i> (5)	Fliche, 1896	Conos	Cretácico (Albiano)	Clermont, Francia

Los números que acompañan a los taxa corresponden con citas que se encuentran en la bibliografía.

II. JUSTIFICACIÓN

El estudio de las tafofloras cretácicas aporta información taxonómica y geográfica de los grupos que divergieron y dominaron durante el Mesozoico, dentro de los cuales se destacan las coníferas. En estados como Sonora y Chiapas se conserva parte de la historia de algunos grupos de coníferas, en este caso se enfatiza en Pinaceae, la familia de coníferas más diversa en la actualidad. México actualmente juega un papel muy importante en la diversificación de las pináceas, destacando el género *Pinus* ya que cerca de un 40% de las especies (47 spp., Farjon & Styles, 1997 ó 49 spp. Gernandt & Perez de la Rosa, 2014) de este género se concentran en el país, lo que hace aún más importante el conocimiento y las contribuciones paleobotánicas del grupo.

III. OBJETIVO

El objetivo del presente trabajo es describir e identificar fósiles conservados como impresiones o permineralizaciones de órganos vegetativos y reproductivos de coníferas de las localidades cretácicas de Esqueda, Sonora, y El Chango, Chiapas, con base en caracteres morfológicos y anatómicos y su comparación con taxa actuales.

IV. HIPÓTESIS

Durante el Cretácico se da una innovación en la vegetación, que estaba dominada por gimnospermas, con la aparición de las angiospermas; sin embargo, son pocos los estudios que se han hecho en México para entender este cambio. El registro fósil del Cretácico en México se había considerado escaso, hasta hace unos años, cuando recolectas demostraron la presencia de ambos grupos, como lo sugería el registro polínico. Reportes basados hojas, escamas ovulíferas y polen, sugerían la presencia de Pinaceae hace 72 ma en Coahuila, que en comparación con otros grupos de gimnospermas en los mismos afloramientos su abundancia relativa es baja. La abundancia y morfología de hojas y conos recolectados en afloramientos de Sonora y Chiapas sugieren que éstas supuestas pinaceas deben representar plantas extintas en distintas localidades, proporcionando datos de una larga historia de la familia involucrando regiones hasta ahora desconocidas en el país.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Localidad 1. El Chango, Chiapas.

Se ubica cerca del municipio Ocozocoautla de Espinosa en el estado de Chiapas, al Sureste de México, en las coordenadas 16° 34' 14" N; 93° 16' 11" W (Figs. 1-2) (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009).



Figura 1. Fotografía panorámica de la localidad El Chango, Chiapas (Cortesía de Enoch Ortíz)

Ocozocoautla de Espinosa se ubica en la parte occidental de Chiapas a una altitud sobre el nivel del mar de 820 m., abarca parte de la Depresión Central y de las montañas del Norte. Colinda con Tecpatán al Norte, Berriozábal, Tuxtla Gutiérrez y Suchiapa al Este, con Villaflores al Sur y con los municipios de Jiquipilas y Cintalapa al Oeste (Vega *et al.*, 2007).

El clima varía de cálido subhúmedo a cálido húmedo, por lo que el tipo de vegetación es de selva media y alta (<http://www.chiapas.gob.mx/municipio/ocozocoautla-de-espinosa>).

Geología. A partir de la exploración petrolera de la Formación Sierra Madre se han hecho estudios geológicos y paleontológicos (Böse, 1905; Sánchez- Montes de Oca, 1969; Alvarez-Mena, 1975; Steele, 1986; Rosales-Domínguez *et al.*, 1997), y con base en la similitud de peces entre localidades fosilíferas de México y Medio Oriente se sugiere una edad comprendida en el Albiano-Cenomaniano (± 96 ma) (Than-Marchese *et al.*, 2011). El material se encuentra preservado en rocas calizas, destacando la presencia de impresiones de distintos grupos de peces (Pycnodontiformes), artrópodos (e.g., crustáceos e insectos), moluscos (e.g., bivalvos y amonites) y especialmente de plantas, entre las cuales predominan las gimnospermas sobre las angiospermas.

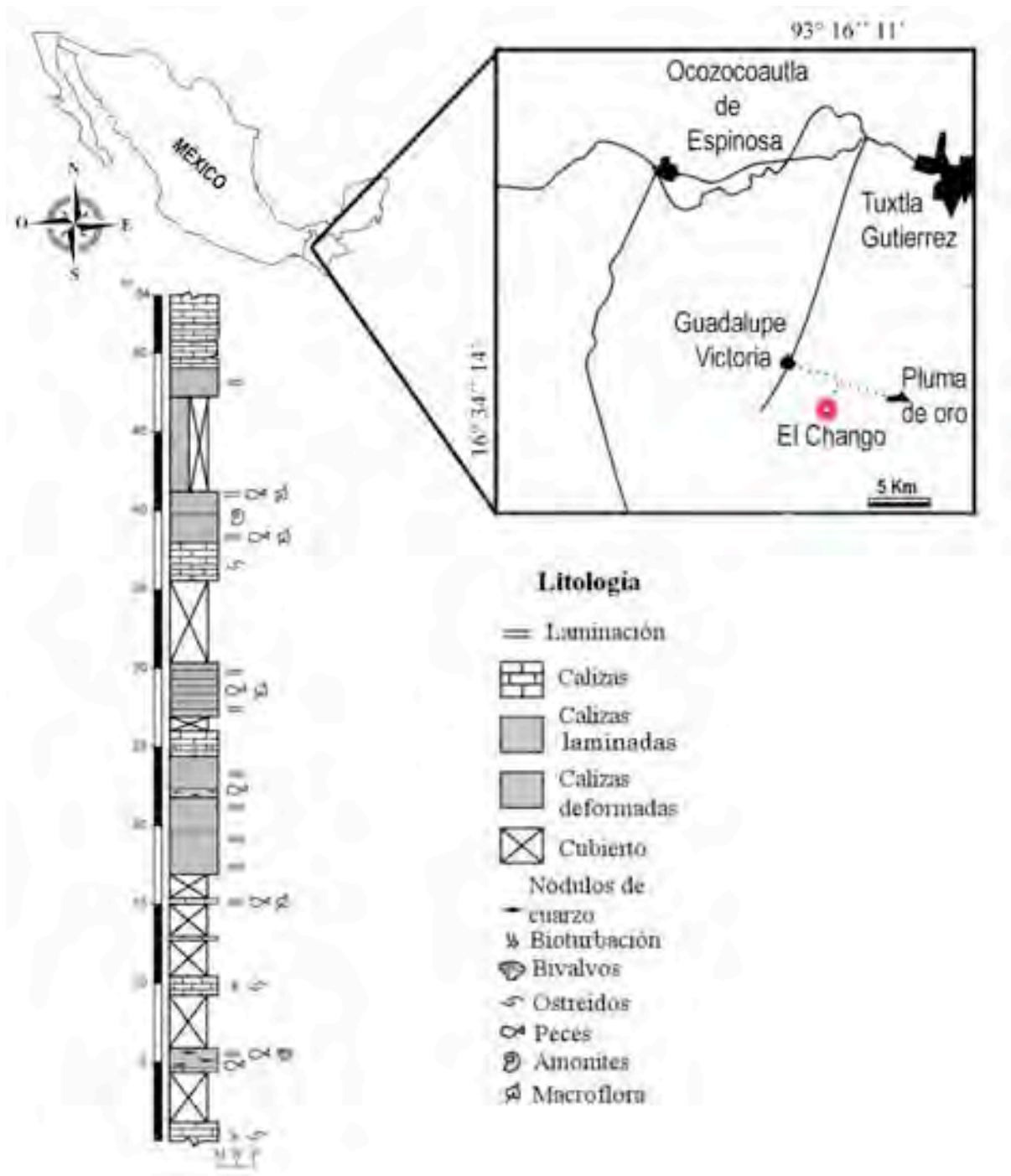


Figura 2. Ubicación de la localidad fosilífera El Chango del Cretácico Medio (tomado y modificado de Alvarado-Ortega *et al.*, 2009), señalando su columna estratigráfica (tomado y modificado de Villanueva-Amadoz, 2013).

5.2 Localidad 2. Esqueda, Sonora.

Se ubica en el municipio de Fronteras en el estado de Sonora, al Noreste de México, en las coordenadas 30° 42' 48' N; 109° 34' 49' W (Figs. 3-4). Se encuentra a unos 1200 ms.n.m. (Villanueva-Amadoz, 2013). Esqueda colinda al noreste con Agua Prieta, al sureste con Nacoziari y al oeste con Bocoachi. El municipio de Fronteras cuenta con clima muy seco templado, con temperatura media anual de 16.9° C y precipitación pluvial media anual de 427.5 milímetros; el tipo de



Figura 3. Fotografía de la localidad Esqueda, Sonora.

vegetación que predomina es matorral subinermes conformado por plantas espinosas e inermes (<http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html>)

Geología. Esqueda pertenece al Grupo Cabullona y de acuerdo a estudios palinológicos la localidad data del Campaniano Tardío (± 72 ma) (Villanueva-Amadoz, 2012, com. pers.). El material de este estudio se encuentra preservado en rocas tipo lutita/limolita; sin embargo, a lo largo de la localidad se encuentra otro tipo de rocas (e.g., calizas) que contienen impresiones de distintas edades geológicas de plantas, huellas de dinosaurios y estromatolitos.

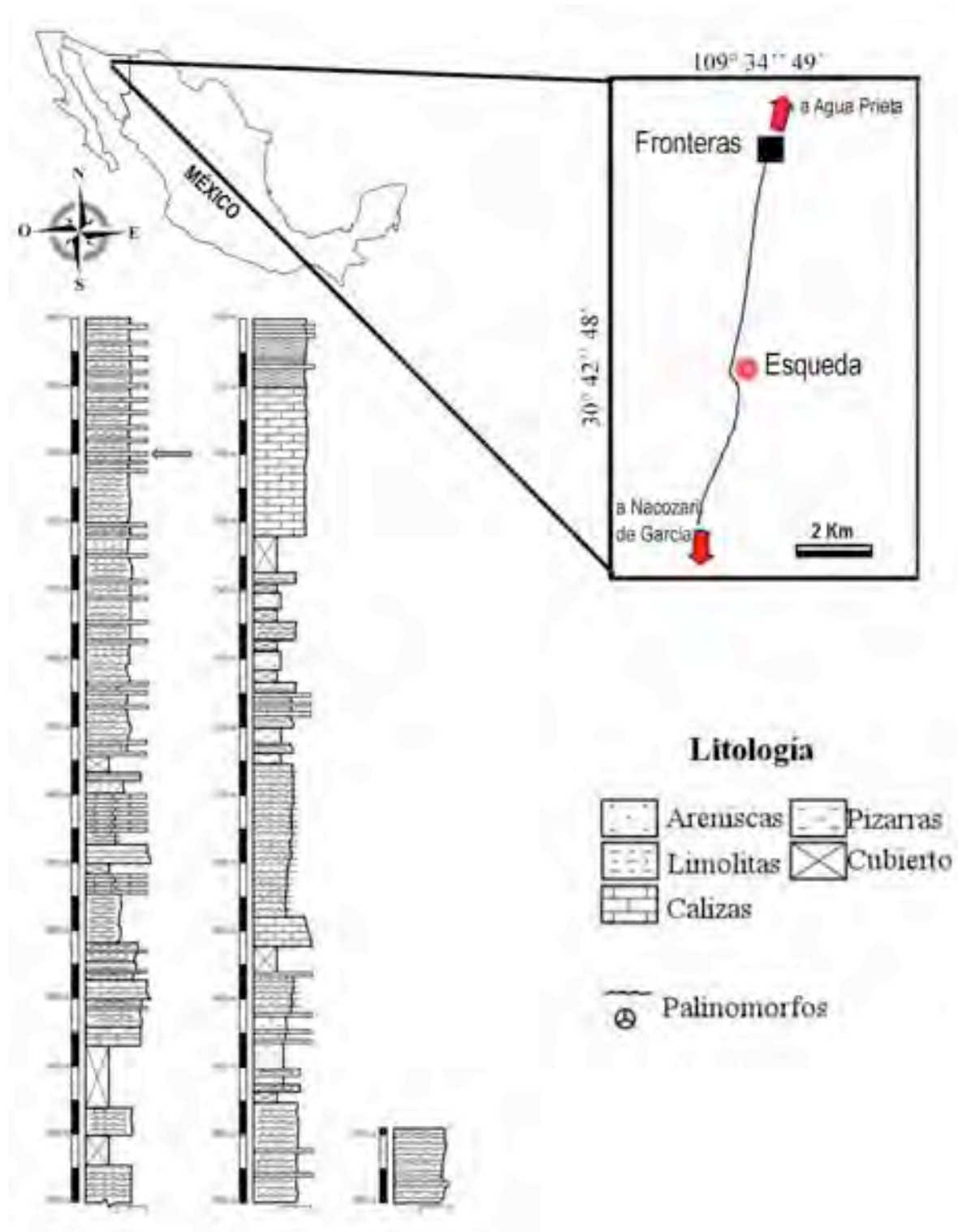


Figura 4. Ubicación de la localidad fosilífera Esqueda del Cretácico Superior, mostrando su columna estratigráfica (tomado y modificado de Villanueva-Amadoz, 2013).

5.3 Trabajo de campo

El material utilizado para el presente estudio fue recolectado por el equipo de paleobotánica del Instituto de Geología a lo largo de siete colectas en el período del 2006 al 2013 de la localidad El Chango, Chiapas, y de dos colectas en el período del 2011 al 2013 de la localidad de Esqueda, Sonora.

5.4 Trabajo de Laboratorio

I. Preparación del material fósil. Una vez que el material fue recolectado se trasladó y depositó en el Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM. Para su reducción en tamaño se eliminó el excedente de roca con una cortadora de disco diamantado Buehler® Isomet y se limpió con un percutor Paleo Tool® ME-9100 con la finalidad de observar con mayor claridad el contorno de las hojas y conos. De la localidad “El Chango” se cuenta con una muestra de aproximadamente 500 ejemplares, la cual se clasificó por morfotipos (en algunos casos se establecieron afinidades a familias). De esta colección se seleccionaron, con base en sus caracteres morfológicos cuatro ejemplares que representan cuatro morfotipos. En contraste, de la localidad “Esqueda” se cuenta con una muestra de 69 ejemplares, de las cuales se seleccionaron cinco ejemplares que representan tres morfotipos. De esta última localidad se encontró una muestra con la impresión de una rama (Son-001) y un cono ovulado (Son-002), sin conexión orgánica, de manera que ambos ejemplares fueron separados con una cortadora de disco diamantado, y pulidos con abrasivos de distintos gruesos (Griff 180, 320, 400 y 600, 1000 y 1500). Dichos cortes revelaron que en el interior la rama había otro tipo de fosilización, aparte de las impresiones, el material se permineralizó.

II. Extracción de moldes de caucho. En el caso de una impresión de cono ovulado (Son-002) se extrajeron dos moldes de caucho para la observación en positivo de las características morfológicas. La muestra fue cubierta con separador lubrisil 3A-RP (Lubricante de silicón), se dejó secar durante 24 hrs. Posteriormente se preparó caucho de silicón P-85 color blanco que se vertió en la pieza fósil y se dejó vulcanizar por 36 hrs. Transcurrido ese lapso se separó el caucho del fósil.

III. Elaboración de láminas delgadas. De la muestra Son-001 se prepararon 40 láminas delgadas de la sección permineralizada. Se realizaron cortes longitudinales y transversales del ejemplar con un disco de corte diamantado obteniendo pequeñas piezas, las cuales se desbastaron en un plato giratorio con abrasivos de distintos groesos (Griff del 500 al 1000) obteniendo superficies lisas y exentas de deformaciones de cada corte. Para fijar dichas piezas se prepararon portaobjetos esmerilando con Griff 400 en la superficie sobre la cual se fijaron las piezas. Una vez que se prepararon los portaobjetos para el montaje, las piezas fósiles se secaron a una temperatura de 150°C por 60 minutos para eliminar la humedad. Posteriormente con resina Locctite se fijaron las piezas al portaobjetos procurando que no quedaran burbujas. Transcurridas 24 hrs se hizo un nuevo corte para cada pieza montada con una maquina de disco de corte diamantado más pequeña para eliminar el exceso de material y reducir el grosor de las muestras. Al terminar los cortes a cada muestra se le dio un acabo grueso con un plato giratorio utilizando Griff 320 y un acabado fino manualmente con Griff del 600 al 1000. Finalmente sobre un calentador a 100° C por 15 minutos se dejaron secar y se cubrieron las piezas montadas a temperatura ambiente con cubre objetos fijándolos con resina locctite.

IV. Observación de caracteres. El material seleccionado (nueve impresiones fósiles) y los moldes de caucho fueron observados bajo un microscopio estereoscópico Zeiss® Stemi DV4 y bajo iluminación ultravioleta en un microscopio estereoscópico Zeiss® Discovery V8. En este caso la luz UV permitió observar texturas y relieves tanto de los fósiles como en los moldes de caucho. Dicho material fue fotografiado con una cámara Canon® Powershot A640 de 10 megapíxeles. En el caso de las observaciones de las láminas delgadas se utilizó un microscopio óptico Olympus BH-2 y un petrográfico Zeiss® Scope A1. Este material fue fotografiado con una cámara Canon® EOS 1000 D y otra Canon® Powershot A640 de 10 megapíxeles. Las medidas que se tomaron del material fósil se tomaron con un calibrador vernier análogo.

5.5 Trabajo de gabinete

I. Aplicación y procesamiento de imágenes digitales. Las imágenes iluminadas con luz ultravioleta se obtuvieron directamente con el Programa Axio Vision Release® 4.8.2. Los moldes digitales que se presentan de los ejemplares Chis-006 y Son-002 se obtuvieron con el programa ENVI® 4.7. y para el mejoramiento de imágenes y la elaboración de las láminas fotográficas se utilizó Corel® PaintShop Photo Pro X3.

II. Comparación del material fósil con taxa actuales. La descripción e identificación de los órganos reproductivos y vegetativos fósiles se basó en la comparación con taxa actuales tomando en cuenta los caracteres diagnósticos de las familias de coníferas, haciendo énfasis en las semejanzas y diferencias entre el material fósil y el actual. Para ello se

consultó bibliografía referente al tema y se revisaron ejemplares herborizados del Herbario Nacional de México (MEXU).

VI. DESCRIPCIÓN SISTEMÁTICA

La forma de presentar los resultados es un trabajo de aprendizaje que reconoce que este ejercicio no representa la publicación válida del material. Por lo tanto el nombre científico que se asigna en el presente trabajo es provisional, hasta ser publicado formalmente de acuerdo a los artículos 12 y 32-45 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

Clase: Equisetopsida

Subclase: Pinidae

Orden: Incertae sedis

Tipo 1 (Lám. 1, A - D).

Edad: Albiano-Cenomaniano (± 96 ma).

Localidad: El Chango, localizada entre los $16^{\circ} 34' 14''$ Lat N y los $93^{\circ} 16' 11''$ Long W.

Estratigrafía: Formación Sierra Madre.

Holotipo: CHIS-003.

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de Muestras: 1

Diagnosis: Cono polínico simple pedunculado; eje central rodeado de microesporófilas en arreglo helicoidal; microesporófilas con ápice agudo, ligeramente curvadas; 2 microesporangios en la superficie adaxial de cada microesporófila.

Descripción: Impresión de cono polínico simple de 8 mm de largo por 4.2 mm en su parte más ancha (Lámina 1, A). La base tiene un pedúnculo muy corto aparentemente incompleto de 0.3 mm de largo por 0.4 mm de ancho (Lámina 1, B). Entre 18 y 20 microesporófilas que rodean en arreglo helicoidal el eje principal (Lámina 1, C). Cada microesporófila mide entre 2 y 3 mm de largo por 0.5 mm de ancho; tienen un ápice agudo y están ligeramente curvadas hacia la parte distal del cono. Dos microesporangios se sitúan en la superficie adaxial de las microesporófilas en posición axilar (Lámina 1, D); Se contó un total de 17 microesporangios; sin embargo, es posible que sean más. Cada microesporangio mide aproximadamente 1 mm de diámetro.

Orden: Pinales

Familia: Incertae sedis

Tipo 2 (Lám. 2, A - D).

Edad: Albiano-Cenomaniano (± 96 ma).

Localidad: El Chango, localizada entre los 16° 34' 14" Lat N y los 93° 16' 11" Long W.

Estratigrafía: Formación Sierra Madre.

Holotipo: CHIS-006.

Repositorio: "Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología" (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de Muestras: 1

Diagnosis: Cono ovulado ovoide, ligeramente globoso; compuesto por escamas ovulíferas con arreglo helicoidal, lisas, curvadas en la parte distal.

Descripción: Impresión de cono ovulado con forma de ovoide a ligeramente globosa, de 35.6 mm de largo por 27.5 mm en su parte más ancha (Lámina 2, A). Entre 14 y 17 escamas ovulíferas

lisas (Lámina 2, B), ligeramente curvadas en la parte distal de cada escama (Lámina 2, C) dispuestas en arreglo helicoidal. Cada escama ovulífera mide entre 4 y 7 mm de largo por 10 - 12.5 mm de ancho (Lámina 2, D).

Familia: Pinaceae

Tipo 3 (Lám. 3, A - C).

Edad: Campaniano Tardío (± 72 ma).

Localidad: Esqueda, localizada entre los 30° 42' 48' Lat N y los 109° 34' 49' Long W.

Estratigrafía: Grupo Cabullona.

Holotipo: SON-004

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de muestras: 3 (SON-003, SON-004 y SON-005)

Diagnosis: Rama portando hojas aciculares y escuamiformes en arreglo helicoidal.

Descripción: Impresión de rama de 124.6 mm de largo por 9.8 mm de ancho (Lámina 3, A), portando aproximadamente 30 hojas aciculares y al menos 50 hojas escuamiformes en arreglo helicoidal (Lámina 3, B). Las hojas aciculares miden entre 24 mm y 29 mm de largo por 8 mm de ancho, mientras que las hojas escuamiformes (Lámina 3, C), miden entre 2 y 3 mm de largo por 3 mm de ancho.

Género: cf. *Larix* Mill. (Lám. 4, A - E).

Edad: Albiano-Cenomaniano (± 96 ma).

Localidad: El Chango, localizada entre los 16° 34' 14' Lat N y los 93° 16' 11' Long W.

Estratigrafía: Formación Sierra Madre.

Holotipo: CHIS-001

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de Muestras: 1

Diagnosis: Braquiblasto de tres hojas lineares, aplanadas, simétricas, con ápice obtuso, margen dentado, venación paralela poco marcada; vaina segmentada horizontalmente con una ligera inclinación.

Descripción: Impresión de braquiblasto con 3 hojas de 78.2 mm de largo en total (Lámina 4, A). Hojas lineares, aplanadas, simétricas, con ápice obtuso, margen entero (Lámina 4, B), dentado (Lámina 4, C) y venación paralela poco marcada. Las hojas sobresalen de una pequeña rama o braquiblasto de 7 mm de largo por 53 mm; segmentado de lo ancho en 5 fragmentos con una ligera inclinación de ancho, esto sugiere que dicha rama tenía crecimiento indeterminado (Lámina 4, D). Las medidas del largo de cada hoja son: hoja izquierda (completa) mide 73 mm, la hoja del centro mide 31 mm y la hoja derecha mide 64.5 mm, y en los tres casos midieron 2 mm de ancho. Con luz ultravioleta se observó una estructura similar a una acícula, sugiriendo la posibilidad de estar relacionada a la acícula fragmentada de en medio, siendo parte de esta misma, alcanzando una longitud total de 65.5 mm, una longitud muy aproximada a la acícula completa (Lámina 4, E).

Género: cf. *Keteleeria* (Lám. 5, A - E).

Edad: Albiano-Cenomaniano (± 96 ma).

Localidad: El Chango, localizada entre los 16° 34' 14" Lat N y los 93° 16' 11" Long W.

Estratigrafía: Formación Sierra Madre.

Holotipo: CHIS-002.

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de Muestras: 1

Diagnosis: Rama incompleta portando hojas en arreglo helicoidal; hojas aciculares, simétricas, margen entero, base ensanchada, ligeramente curvadas, venación paralela poco marcada,

Descripción: Impresión de rama incompleta de 31 mm de largo por 16 mm de ancho (Lámina 5, A). El eje principal porta entre 30 y 40 hojas aciculares casi simétricas en arreglo helicoidal (Lámina 5, C-D). Las hojas miden aproximadamente 10 mm de largo y entre 0.7 y 1 mm de ancho en la parte basal (Lámina 5, B); ápice agudo, margen entero y liso, ligeramente curvadas hacia la parte distal de la rama (Lámina 5, E). La venación de las hojas es paralela y poco marcada.

Familia: Pinaceae

Género: *Pinus*

Subgénero: *Strobus*

Especie: *Pinus enochii* Huerta-Vergara sp. nov.

(Lám. 6, A - I).

Edad: Campaniano Tardío (± 72 ma).

Localidad: Esqueda, localizada entre los 30° 42' 48' Lat N y los 109° 34' 49' Long W.

Estratigrafía: Grupo Cabullona.

Holotipo: SON-001

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de muestras: 1

Etimología: El epíteto específico *enochii*, hace referencia a Enoch Ortíz Montejó, técnico del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM en reconocimiento a su trabajo, apoyo en la recolecta, y preparación del material; especialmente por la elaboración de láminas delgadas y moldes de caucho.

Diagnos: Rama doblada portando hojas aciculares y cicatrices foliares; hojas con margen entero, un haz vascular central, y entre 6-8 canales resiníferos medios.

Descripción: Impresión-permineralización de rama larga doblada de 178 mm de largo por 10 mm de ancho (Lámina 6, A), portando numerosas hojas aciculares y cicatrices foliares a lo largo de la rama (Lámina 6, A-B). Cada acícula mide aproximadamente 0.8 mm de ancho, el largo se desconoce debido a que ninguna esta completa. Con las láminas delgadas se observó que cada hoja tiene forma romboide en corte transversal (Lámina 6, C), cutícula gruesa, epidermis con células rectangulares (mal conservadas, difíciles de medir), entre una y dos capas de hipodermis con células rectangulares con contenidos oscuros, parénquima del mesófilo plicado, tejido conjuntivo con células de contorno irregular; entre el mesófilo y el tejido conjuntivo se distinguen claramente dos tipos de tejidos, entre los cuales aparece poco visible la endodermis, no se distinguen las bandas de caspari (Lámina 6, E), un haz vascular al centro de la hoja dejando ver un conjunto de fibras, el xilema y floema, sólo se distinguen por las tonalidades en las muestras (Lámina 6, F), y entre 6 y 8 canales resiníferos medios (Lámina 6, D). El xilema y floema no están preservados, estando representados por espacios en las muestras; sin embargo, se observan las fibras del floema. La esquina adaxial de cada hoja exhibe un ángulo de 90° sugiriendo fascículos de 4 hojas (Lámina 6, I), este arreglo es poco común por lo que no se descarta que pudieran ser fascículos de 5 hojas y la medición que se hizo se deba a que los cortes de las láminas no resultaran completamente transversales o a distorsiones en el proceso de

fosilización. Aparentemente se observan las vainas agrupando algunas hojas en la base (Lámina 6, H). En corte longitudinal se observan anillos de Florin arreglados en hileras paralelas al margen de la hoja (Lámina 6, G; Lámina 13 G, H).

Especie: *Pinus uxueae* Huerta-Vergara sp. nov.

(Lám. 7, A - F).

Edad: Campaniano Tardío (± 72 ma).

Localidad: Esqueda, localizada entre los $30^{\circ} 42' 48'$ Lat N y los $109^{\circ} 34' 49'$ Long W.

Estratigrafía: Grupo Cabullona.

Holotipo: SON-002

Repositorio: “Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología” (National Paleontological Collection), Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Número de muestras: 1

Etimología: El epíteto específico *uxueae*, hace referencia a la Dra. Uxue Villanueva-Amadoz, quien recolectó el material de Esqueda para la realización de este trabajo, así mismo aportó información geológica de las localidades Esqueda, Sonora y El Chango, Chiapas.

Diagnosis: Cono ovulado oblongo; escamas ovulíferas dispuestas helicoidalmente; umbos dorsales con apófisis cónicas poco prominentes y cúspides elevadas.

Descripción: Impresión de cono ovulado (Lámina 7, A) inmaduro con forma oblonga, de 52 mm de largo por 27 mm en su parte más ancha (en la base). Compuesto de aproximadamente 16 escamas ovulíferas en arreglo helicoidal (Lámina 7, B-C). Cada escama ovulífera esta compuesta de umbos dorsales con apófisis cónicas poco prominentes con extensión de 2 mm con cúspides elevadas (Lámina 7, D-F). No se observan brácteas.

Lámina 1. Cono polínico de la localidad El Chango, Chiapas, con microesporangios en ambas superficies de las microesporófilas.

A.- Impresión de cono polínico.

B.- Pedúnculo corto.

C.- Impresión de contraparte del fósil exhibiendo numerosas microesporófilas.

D.- Microesporangios en la superficie adaxial de las microesporófilas.

Escala de A, B, C, D, = 0.25 cm.

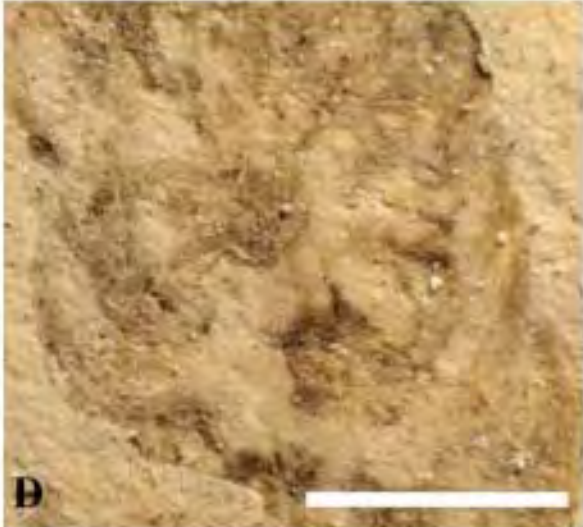
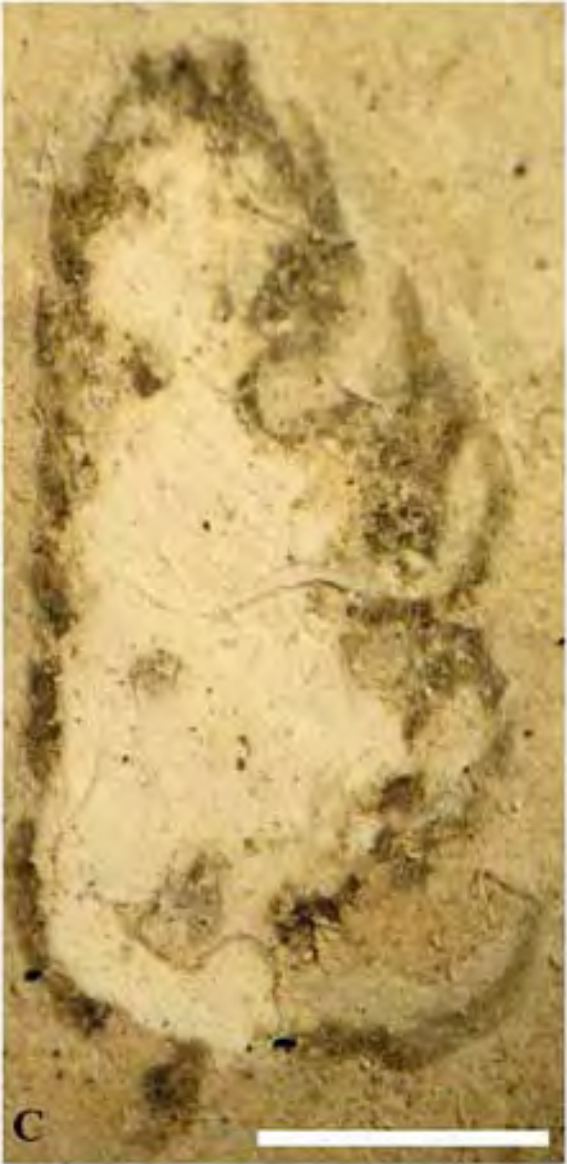
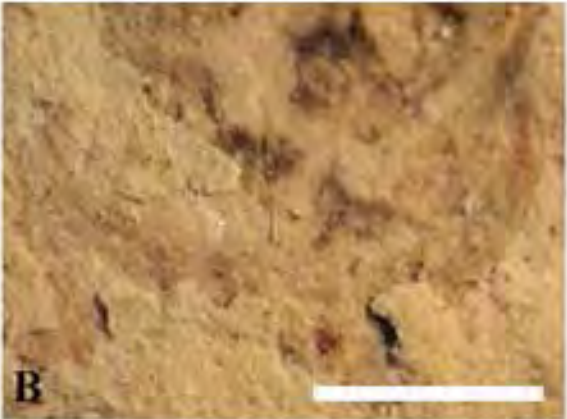


Lámina 2. Cono ovulado de la localidad El Chango, Chiapas, comparada con *Keteleeria*, *Tsuga* y *Larix*.

A.- Impresión de cono ovulado.

B.- Escamas ovulíferas con iluminación UV.

C.- Molde digital del fósil resaltando la parte curvada de cada escama ovulífera.

D.- Acercamiento de una de las escamas ovulíferas más completas.

Escala de A, B, C, D, = 2 cm.

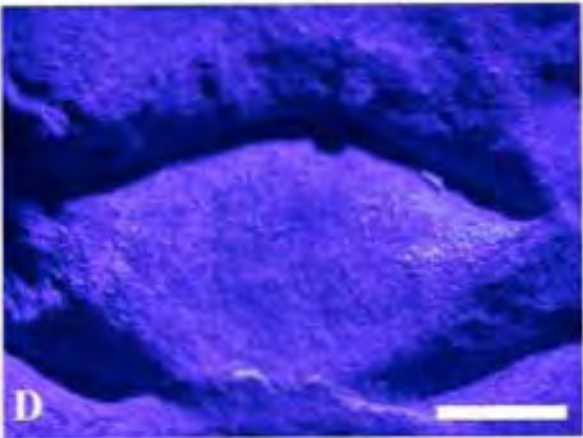
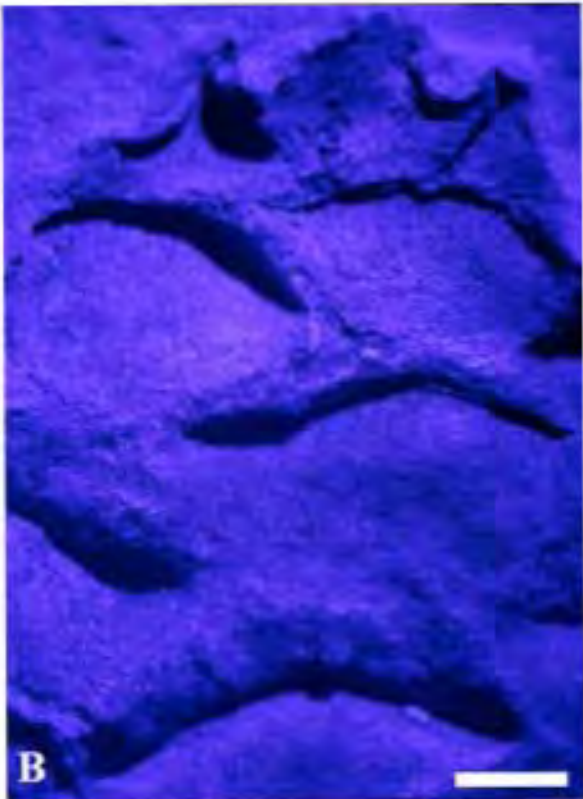


Lámina 3. Rama con heterofilia de la localidad Esqueda, Sonora, semejante a ramas de Pinaceae.

A.- Impresión de rama con heterofilia, mostrando en la parte lateral hojas aciculares.

B.- Hojas aciculares y escuamiformes iluminadas con luz UV.

C.- Acercamiento de una hoja escuamiforme iluminada con luz UV.

Escala de A, B, C = 1 cm.

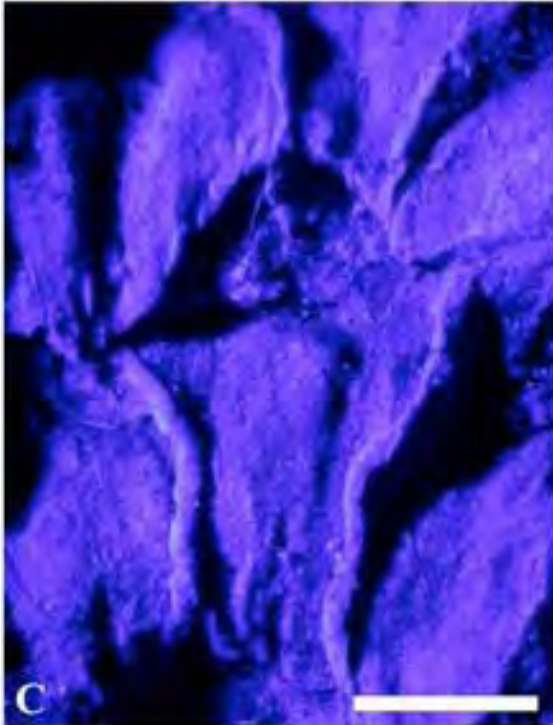


Lámina 4. Braquiblasto con hojas lineares de la localidad El Chango, Chiapas, semejante a

Larix.

A.- Impresión de braquiblasto con tres hojas lineares.

B.- Acercamiento de la hoja linear completa resaltando su ápice obtuso, margen entero.

C.- Acercamiento de una hoja linear iluminado con luz UV resaltando el margen dentado.

D.- Braquiblasto iluminado con luz UV.

E.- Porción de acícula localizada del lado izquierdo del braquiblasto y resaltada con luz UV.

Escala de A = 1 cm; B, C = 0.1 cm; D, E = 0.25 cm.

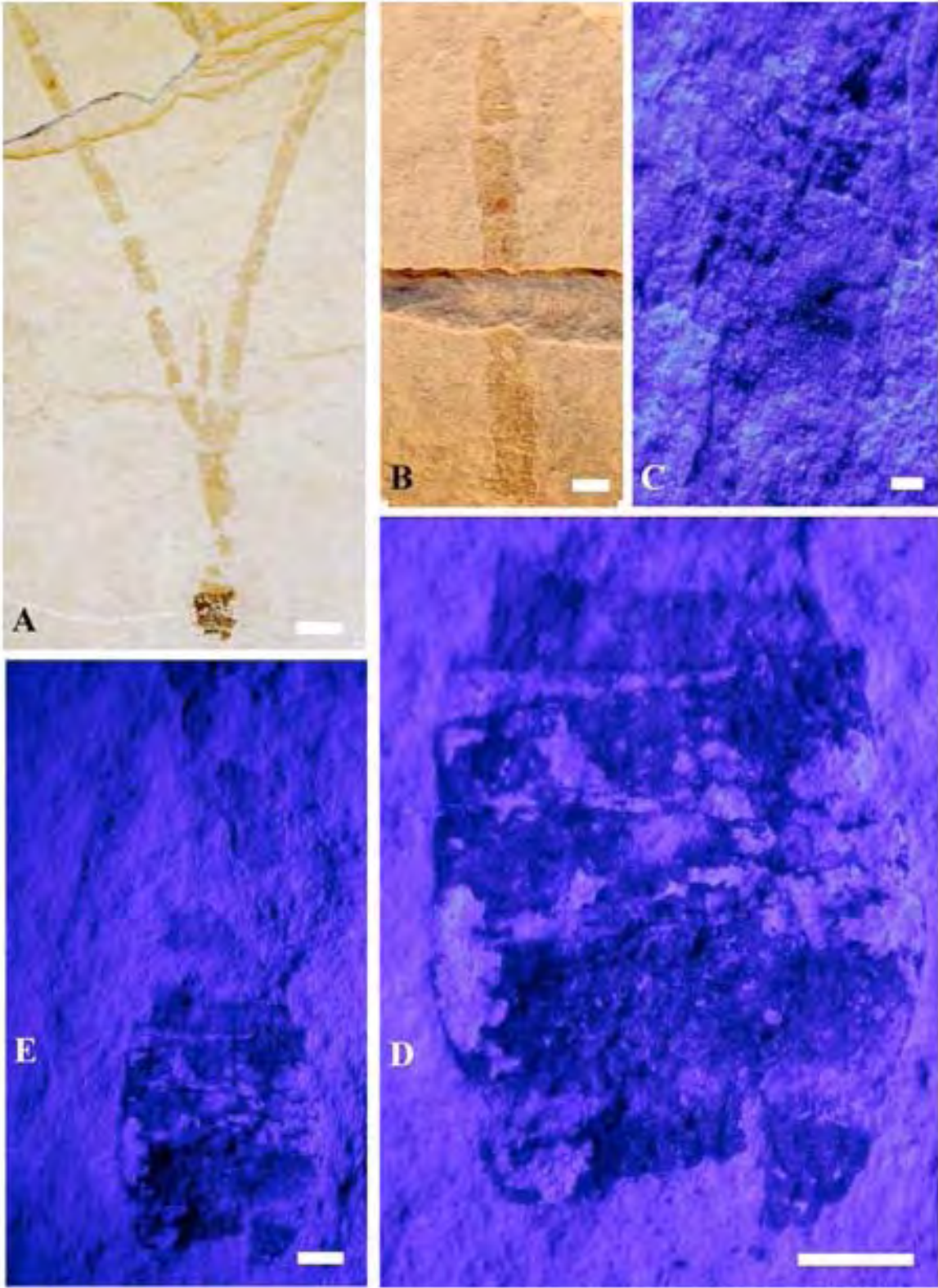


Lámina 5. Impresión de rama incompleta de la localidad El Chango, Chiapas, semejante a *Keteleeria*.

A.- Impresión de rama portando hojas aciculares.

B.- Acercamiento mostrando bases ensanchadas.

C.- Acercamiento de hojas mostrando arreglo helicoidal.

D.- Hojas iluminadas con luz ultravioleta.

E.- Acercamiento mostrando adelgazamiento de las hojas hacia su ápice, margen entero liso, y ligeramente curvadas hacia la parte distal de la rama.

Escala de A = 0.5 cm; B, C, D, E = 0.1 cm.

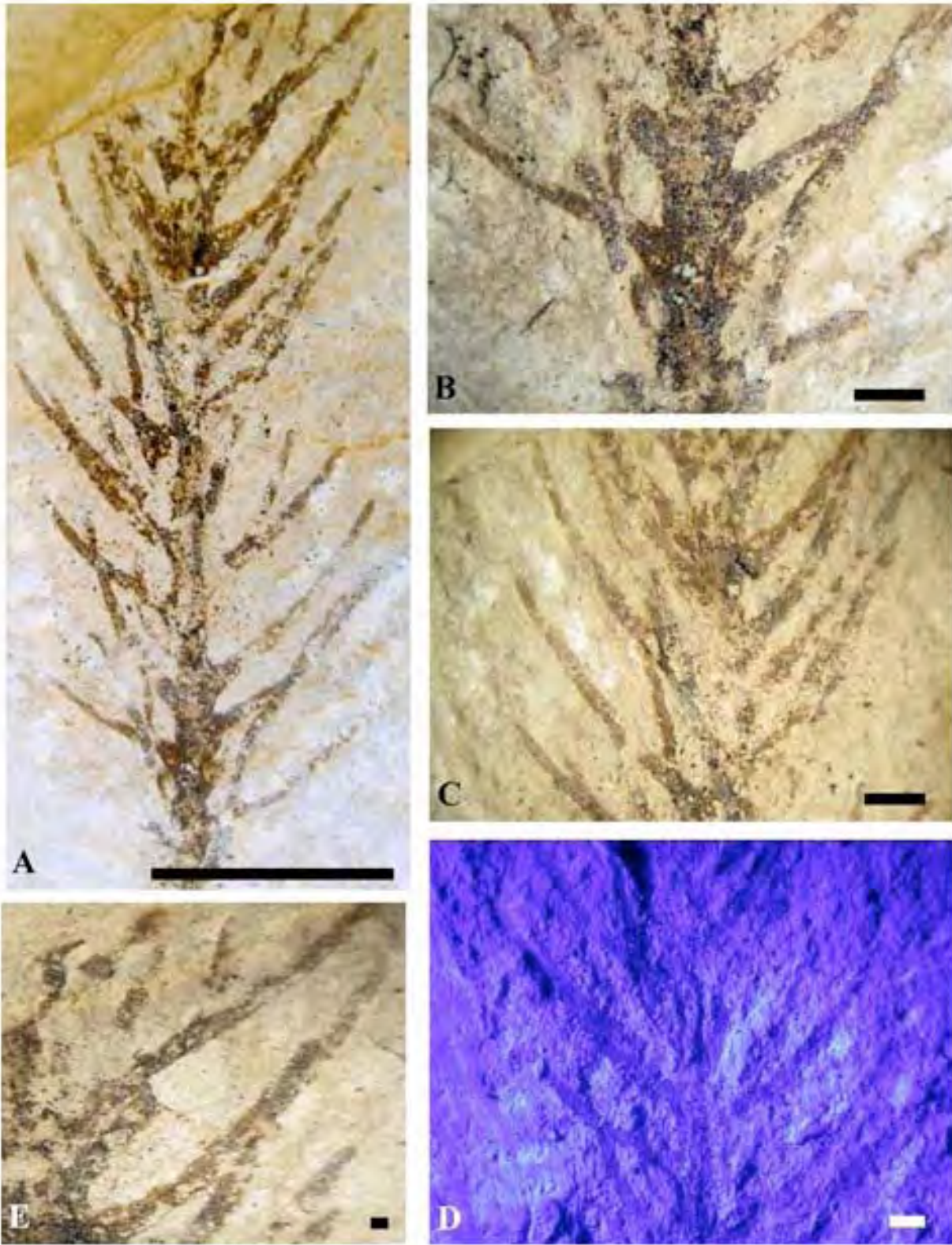


Lámina 6. Impresión de hoja incompleta de la localidad Esqueda, Sonora, parcialmente permineralizada de *Pinus*.

- A.- Impresión-permineralización de rama doblada portando hojas aciculares y mostrando cicatrices foliares.
- B.- Acercamiento de cicatrices foliares a lo largo de la rama.
- C.- Corte transversal de una hoja permineralizada.
- D.- Acercamiento de dos canales resiníferos medios a los lados del haz vascular.
- E.- Corte transversal de acícula permineralizada resaltando cutícula gruesa, epidermis con células rectangulares, hipodermis con células rectangulares y contenidos oscuros, mesófilo plicado y tejido conjuntivo con células irregulares.
- F.- Acercamiento de un haz vascular resaltando fibras del floema.
- G.- Corte longitudinal de acícula con hileras de anillos de Florin paralelos al margen de la hoja.
- H.- Conjunto de bases de fascículos en los que se observa la vaina.
- I.- Corte transversal de hoja mostrando un ángulo de 90° en la esquina adaxial.

Escala de A, B, H = 1 cm; C, D, E, F, I = 0.1 cm; G = 40 μ m.

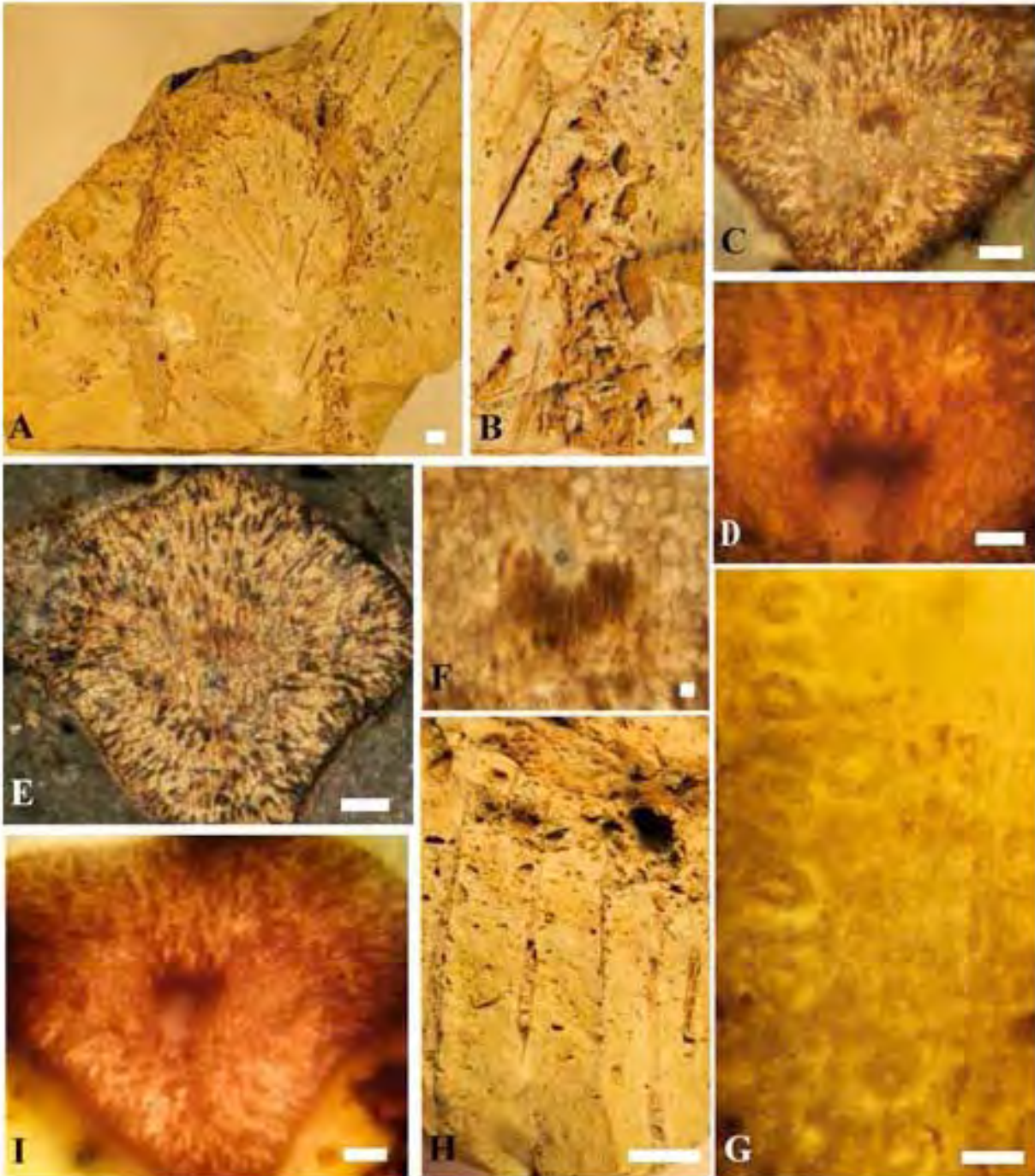


Lámina 7. Impresión de cono ovulado -*Pinus uxueae*- de la localidad de Esqueda, Sonora, asociado a las hojas de *Pinus enochii*.

A.- Impresión de cono ovulado.

B.- Molde de caucho extraído de la impresión, obteniendo en positivo las escamas ovulíferas que tienen arreglo helicoidal.

C.- Acercamiento de las escamas ovulíferas en el fósil.

D.- Conjunto de escamas ovulíferas del molde.

E.- Escama ovulífera (parte inferior) con su recreación en la parte superior.

F.- Molde digital resaltando cúspides elevadas de las escamas ovulíferas.

Escala de A, B, C, D, E, F = 1 cm.

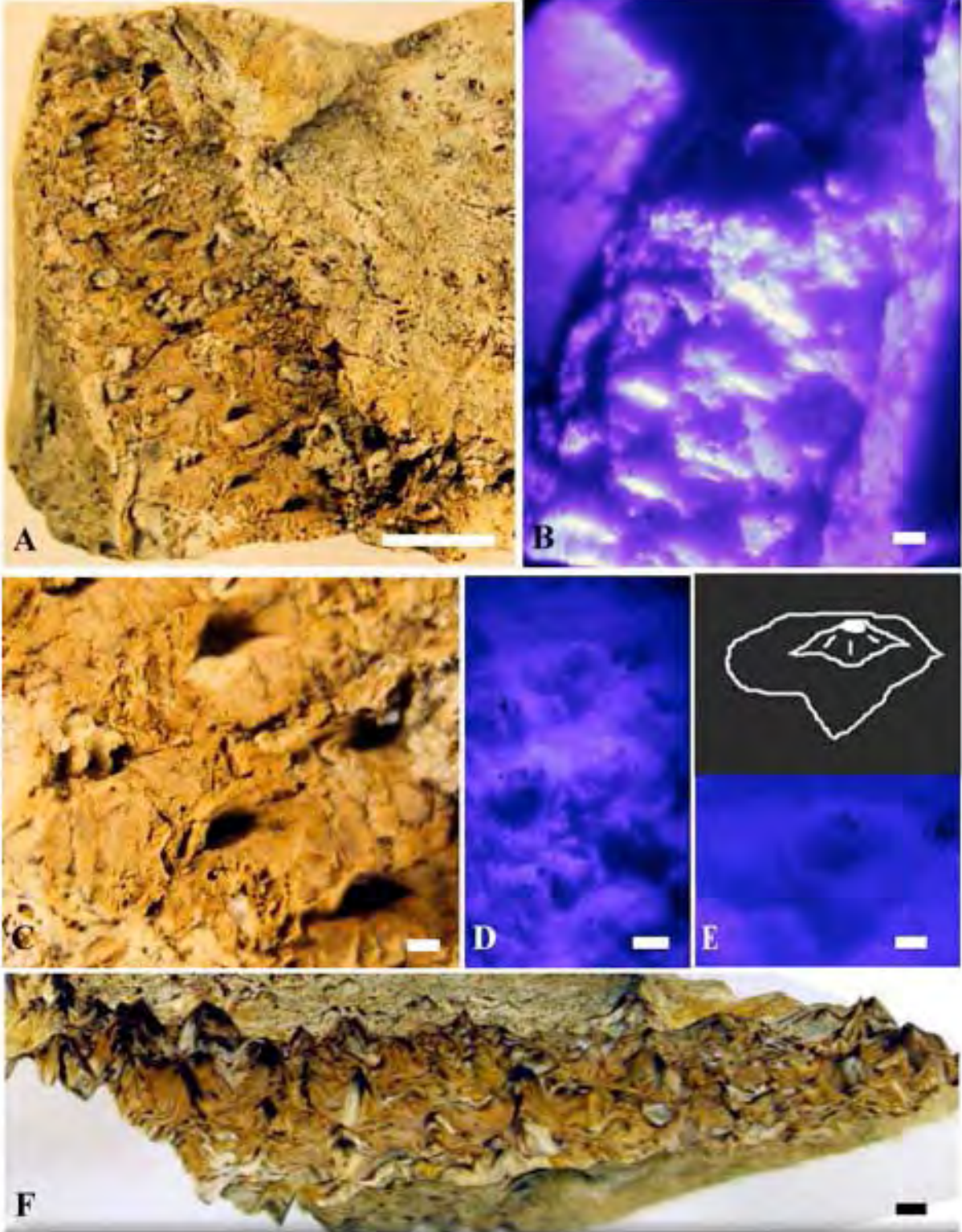
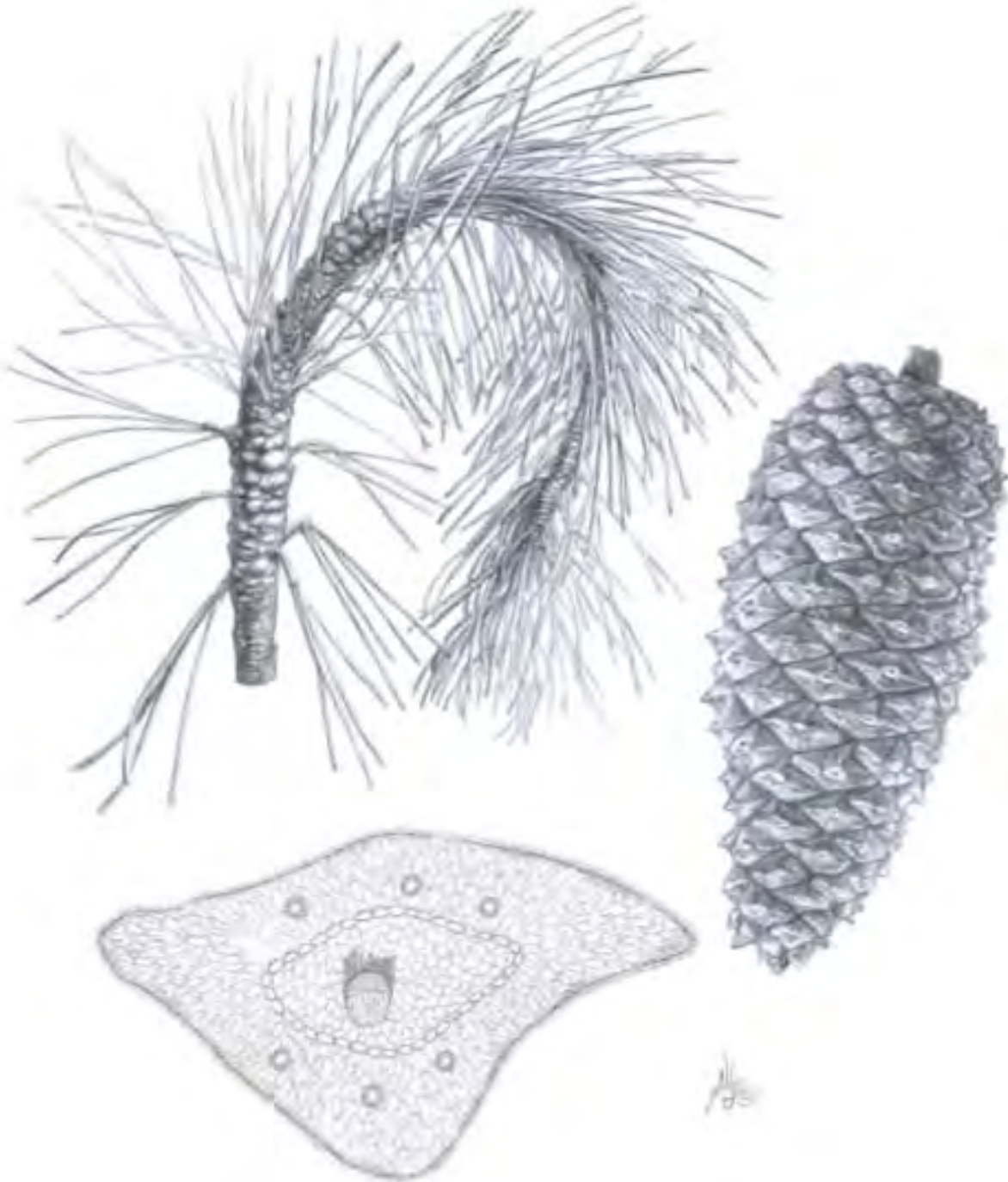


Lámina 8. Reconstrucción de *Pinus enochii* y *Pinus uxueae* de la localidad de Esqueda, Sonora, por Aldo Domínguez de la Torre.

A.- Reconstrucción de la impresión de *Pinus enochii*.

B.- Reconstrucción de la impresión *Pinus uxueae*.

C.- Reconstrucción de la anatomía de *Pinus enochii*.



VII. COMPARACIÓN CON TAXA ACTUALES

La comparación de los nuevos fósiles con órganos semejantes de plantas actuales y fósiles es necesaria para sugerir semejanzas morfológicas entre ellas; es importante remarcar que los nombres y forma de referir a los fósiles están basados en comparaciones morfológicas, y que no se busca establecer relaciones de ancestría-descendencia, sólo marcar parecidos en la reconstrucción de los órganos. Para realizar lo segundo se requiere otro enfoque del trabajo y es deseable, aunque no necesario, entender a la planta completa y adentrarse en su biología.

El ejemplar **CHIS-003** (Tipo 1) no se ha asociado a ninguna familia actual debido a que la posición de los microesporangios está en la superficie adaxial de las microesporófilas. Actualmente las familias Pinaceae, Cupressaceae, Sciadopityaceae, Podocarpaceae y Taxaceae pueden presentar dos microesporangios en la superficie abaxial de las microesporófilas; sin embargo que en el fósil esté invertida esta posición hace que este ejemplar represente a un taxón extinto de coníferas.

La identificación o comparación de estructuras reproductivas resulta complicada debido a las limitaciones que se presentan en cantidad de ejemplares, grado de madurez, y la asociación con otras estructuras en conexión orgánica. Para la identificación de **CHIS-006** (Tipo 2) se considera necesaria la presencia de ejemplares en diferentes estados de desarrollo para poder asociarlo o compararlo directamente a un género de los que aquí se proponen o en su defecto de uno distinto.

En este caso se comparó morfológicamente con los géneros *Larix*, *Tsuga* y *Keteleeria* (Lámina 9, A-D), en cuyos casos se pueden presentar conos con formas de ovoides a globosas, escamas ovulíferas redondeadas, enteras, y dispuestas helicoidalmente. Sin embargo, en *Larix* (Lámina 9, B), la mayoría de las veces se presentan numerosas escamas ovulíferas por cono. En *Tsuga* (Lámina 9, C) son más comunes los conos con formas de ovoides a globosas con una corta longitud. A diferencia de los otros dos géneros algunas características observadas en *Keteleeria*

(Lámina 9, D) se acercan más a las del fósil, como un menor número de escamas ovulíferas con un mayor espaciamiento entre cada escama, además de una marcada curvatura hacia el exterior en la parte distal de cada escama. Cabe destacar que las formas de cono que predominan en este género son erectas, de oblongas a cilíndricas (Farjon, 2010).

CHIS-006 (Tipo 2) podría estar relacionado con cf. *Larix* (**CHIS-001**) y cf. *Keteleeria* (**CHIS-002**), a quienes se les ha propuesto una relación morfológica con *Larix* y *Keteleeria* respectivamente; sin embargo, hasta no encontrar en conexión orgánica ambas estructuras (rama y cono) esta deducción está lejos de ser fidedigna.

Las hojas aciculares y escuamiformes distribuidas a lo largo de un eje en arreglo helicoidal en **SON-004** permiten asociarlo a familia Pinaceae (Lámina 10, A-B). Sin embargo, posiblemente represente un nuevo género, debido a que las hojas tipo 2 (catáfilas) del ejemplar con disposición helicoidal no se encontraron reportadas en algún género actual.

La primera impresión al observar al fósil recuerda a una rama de *Pinus* (Lámina 10, B); sin embargo, es difícil de sostener con observaciones más detalladas. Por ejemplo, aunque las hojas son lineares y parecen aciculares, carecen de vaina; lo que recuerda más una condición de *Picea*. Aunque este tipo de hojas pudieran compararse con las hojas primarias de *Pinus*, el diámetro de la rama sugiere que son hojas sin vaina de una planta madura. Sin embargo, esta última tiene hojas que aunque tienden a ser lineares se curvan ligeramente adaxialmente y son más gruesas, por lo que tampoco se puede asignar al fósil a este género. La presencia de dos tipos de hojas a lo largo de la rama es también semejante a lo que se observa en *Pinus*; sin embargo, las catáfilas del fósil parecen tener una morfología romboidal-curvada que contrasta con las formas escamosas en *Pinus*. Estas diferencias y semejanzas con ambos géneros sugieren que el fósil representa a una planta de Pinaceae extinta con un mosaico de caracteres comunes en la familia que hoy son características de géneros distintos. Aparentemente las hojas primarias de *Pinus*

pueden carecer de vaina como en este ejemplar fósil; sin embargo, el grosor de la rama sugiere que no se trata de este tipo de hojas.

cf. *Larix* (**CHIS-001**) (Lámina 11, B) se comparó y asoció en un principio con el género *Pinus*, ya que ambos taxones presentan hojas agrupadas en ramas cortas; sin embargo, en *Pinus* la forma de las hojas es acicular y la vaina de los fascículos muy delgada y con cicatrices foliares alrededor de la misma. Estas diferencias sugerían una aproximación hacia otro grupo, *Sciadopitys* (Lámina 11, A), género que también se descartó por presentar una gran variación entre las hojas y las ramas. Gracias a cortes anatómicos realizados en *Sciadopitys verticillata* se observaron características que no se presentan en el fósil, como la presencia de dos esteles, cada uno con un haz vascular a lo largo de las hojas, tricomas en la superficie abaxial cubriendo a los estomas; otros caracteres que separan a ambos grupos son: hojas en pseudoverticilos, cada hoja con margen entero, ápice de retuso a emarginado y un surco longitudinal. Otros taxa a considerar son *Cedrus* y *Larix* los cuales al igual que el fósil tienen ramas cortas (braquiblastos), pero en general los de *Cedrus* tienen un crecimiento más activo, alcanzando tallas mayores y los incrementos anuales están mejor marcados que en *Larix*. Las hojas de *Cedrus* tienden a ser falcadas, mientras que las de *Larix* tienden a ser lineares. Las hojas en el braquiblasto de *Cedrus* crecen a partir de la superficie externa del braquiblasto, mientras que éstas en *Larix* se desarrollan a partir del límite superior o parte interior del braquiblasto, como en el fósil. Al final se consieró a *Pseudolarix*, género que también posee ramas cortas con crecimiento indeterminado y caducifolio como en *Larix* y aparentemente como en el fósil. Sus hojas, aunque en largo son similares al fósil, alcanzando alrededor de 7.5 cm, en *Pseudolarix* la hoja es más ancha y se arreglan en verticilos falsos en grupos de ca. 30, que se abren semejando una estrella con sus brazos abiertos, recordando un poco el arreglo de las hojas en *Cedrus*. Desafortunadamente en el fósil el número de hojas por rama corta se desconoce, pero las que se conservaron no se abren radialmente, más

bien se proyectan de manera casi recta respecto al braquiblasto, de manera que recuerdan más la disposición en *Larix*. En *Pseudolarix* las hojas se describen como revoltas, carácter que no se observa en el fósil. Por otro lado el braquiblasto del fósil tiene un tamaño de 7 mm de largo y 5 mm de ancho, medidas que caen dentro del tamaño de las ramas cortas de *Pseudolarix*, que van desde 5 a 35 mm de largo y de 2 a 5 mm de ancho; sin embargo, en la planta actual tienden a ser claramente más largos que en el fósil, posiblemente porque persisten por más tiempo. Los incrementos anuales en el fósil parecen representar 5 años, pero en *Pseudolarix* ramas cortas del mismo tamaño tiene 2 ó 3 años y aquellas que llegan a 5 años son claramente más largas y la distancia entre los límites de los incrementos es mayor (LePage & Basinger, 1995).

Finalmente el fósil se aproximó al género *Larix* (Lámina 11, C), ambas taxa comparten similitudes en su morfología foliar, con hojas lineares, cada hoja con ápice de agudo a obtuso agrupadas en braquiblastos con crecimiento indeterminado. Evidencia de esto son los anillos horizontales que se forman alrededor de la rama corta. Sin embargo, ninguna de estas características representa una apomorfía suficiente como para decidir la relación del fósil y las observaciones deben continuar para lograr una decisión más sólida. Es así como la hoja que aquí se describe como cf. *Larix* plantea varias interrogantes que deben ser atendidas antes de tomar una decisión sobre su lugar en algún linaje. ¿Tiene esta realmente tres hojas, o las tres hojas que se describen son aquellas que soportaron el transporte y enterramiento para llegar al estado fósil? Es posible también que las tres hojas sean aquellas que no se han desprendido del braquiblasto de una planta con hojas deciduas. O ¿se trata de una combinación de estas posibilidades? De la misma manera ¿el braquiblasto del que penden era un elemento decidido, o éste se libero de la rama que lo portaba al ser transportado a la cuenca de depósito?.

cf. *Keteleeria* (**CHIS-002**) se relacionó con el género actual *Keteleeria* (Lámina 12, A-D), que actualmente cuenta con tres especies (*K. fortunei*, *K. davidiana* y *K. evelyniana*). El ejemplar

fósil (Lámina 12, A) comparte características mezcladas con dos de estas especies, con *K. fortunei* (Lámina 12, B) el tamaño de hojas con una longitud menor a 4 cm de largo y con *K. evelyniana* (Lámina 12, D) que presentó más afinidad compartiendo hojas aciculares con ápices entre acuminados y mucronados, dispuestas helicoidalmente a lo largo de un eje. *Keteleeria davidiana* (Lámina 12, C) fue descartada debido a que sus hojas son más anchas con ápices obtusos y/o truncados. Un carácter que difiere del género actual *Keteleeria*, es que en el fósil no se presenta un pecíolo en la base de las hojas, sólo se ensancha la base y se adelgaza hacia el ápice la hoja. Las características filogenéticas que se usan para definir a los grupos hermanos *Keteleeria* y *Abies* no incluyen las de las hojas. Desafortunadamente las descripciones de las hojas de estos dos géneros no definen algún carácter que permita distinguirlos sin dejar duda. Sin embargo, las características de *Keteleeria* como son, la forma acicular ligeramente curvada de la hoja, su ápice puntiagudo y el arreglo espiralado sugiere mayor parecido con el fósil. No obstante, hay que reconocer que aunque estos mismos caracteres se pueden presentar en *Abies*, en este último género es más común encontrar hojas lineares, dísticas con filotaxia alterna, ápice emarginado y la base de las hojas está torcida. Un carácter que acerca morfológicamente al fósil y a *Abies* es que sus hojas son sésiles; sin embargo, el ancestro común tanto de *Abies* como de *Keteleeria* tiene hojas con base decurrente, carácter observado en fósil. De esta manera, la planta fósil tiene un mosaico de caracteres que combina a los de las plantas actuales, pero al encontrar una mayor concentración de caracteres de *Keteleeria* en el fósil, éste se asoció a este género. Hay entonces que resaltar que esta asignación para ser comprobada requiere de la reconstrucción de la planta completa que confirme o rectifique la afinidad taxonómica sugerida.

Sin querer profundizar en las implicaciones filogenéticas que estos fósiles pudieran tener, es necesario resaltar la importancia de conocer plantas o sus órganos fósiles ya que exhiben caracteres en mosaicos que no son comunes o están ausentes entre los taxa actuales. Lograr estos

conceptos entre las plantas fósiles lleva generalmente muchos años, y al reconstruir plantas completas se entienden muchos aspectos de la vida de las plantas del pasado que pueden ser contrastantes con lo que sucede en la actualidad.

Pinus enochii (SON-001) (Lámina 13, A) presenta numerosos caracteres que permiten asociarlo directamente al género *Pinus*, debido a que se distinguen hojas aciculares, aparentemente arregladas en fascículos de 4 o 5 hojas, se observan las vainas (Lámina 13, D; comparar con Lámina 13, E) y las hojas en corte transversal tienen un solo haz vascular (Lámina 13, B; comparar con Lámina 13, C). *Pinus arnoldii* es uno de los ejemplares mejor preservados del Pedernal de Princeton del Eoceno de Alberta, Canadá, y aunque tiene fascículos de 5 hojas como pudiera ser el caso de *P. enochii* se diferencian por que en *P. arnoldii* las hojas tienen dos haces vasculares y sus canales resiníferos son externos (Klymiuk *et al.*, 2011).

Actualmente hay 37 taxa incluidos en el subgénero *Strobis* que presentan un sólo haz vascular (Lámina 12, C) y generalmente fascículos con 5 hojas. Sin embargo, en *P. cembroides*, *P. culminicola*, *P. rzedowskii* y *P. squamata*, se pueden presentar fascículos con 4 hojas.

En cuanto a la hoja de *Pinus enochii* deja algunas interrogantes, si el fascículo ¿era de 4 ó 5 hojas y sí lo que se midió está distorsionado por el proceso de fosilización?

En *Pinus uxueae* (SON-002) (Lámina 14, A) se observan apófisis con umbos dorsales en arreglo helicoidal, caracteres compartidos con *Pinus* (Lámina 14, B). Esta especie probablemente está estrechamente relacionada con *Pinus enochii* (SON-001), a pesar de que no se encontraron en conexión orgánica, ambos ejemplares se encontraron en la misma roca rodada y se relacionaron al mismo género. Sin embargo, al no estar en conexión orgánica se manejan como distintos taxones.

Lámina 9. Comparación de CHIS-006 con *Larix*, *Tsuga* y *Keteleeria*. El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Impresión del fósil CHIS-006.

B.- Rama de *Larix decidua* portando numerosos conos inmaduros.
(http://www.intersemillas.es/uploads/forestales/larix_decidua-conos.jpg)

C.- Conos maduros de *Tsuga diversifolia*. (<http://www.bluerivernursery.com/plants/dwarf-conifers/tsuga-diversifolia.html>)

D.- Conos de *Keteleeria davidiana* var. *formosana*.
(http://conifersaroundtheworld.com/photos/keteleeria_davidiana_var_formosana_developing_cone)



Lámina 10. Comparación entre la impresión SON-004 y una rama de *Pinus* actual. El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Impresión de SON-004.

B.- Rama de *Pinus* mostrando fascículos en la región lateral y cicatrices foliares en la región frontal de la rama (<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema1/1-2tallo.htm>)



Lámina 11. Comparación de cf. *Larix* con *Sciadopytis verticilata* y *Larix* sp. El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Ramas con hojas verticiladas de *Sciadopytis verticilata*. (http://www.uspza.cz/obrazky5/09-pajehlicnik_01_big.jpg)

B.- Impresión de cf. *Larix*.

C.- Rama larga con braquiblasto con relativamente pocas hojas de *Larix* sp. (Cortesía Genaro Hernández Castillo)



Lámina 12. Comparación de *Keteleeria* fósil con representantes actuales del género. El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Impresión de cf. *Keteleeria*.

B.- Rama con conos de *Keteleeria fortunei*.

(<http://www.hkherbarium.net/herbarium/html%20text/11Keteleeria%20fortunei%20.htm>)

C.- Rama de *Keteleeria davidiana*. (<http://www.conifers.org/pi/Keteleeria.php>)

D.- Rama con conos inmaduros de *Keteleeria evelyniana*. (<http://www.examiner.com/article/the-keteleeria-the-rare-tree-that-was-stolen-for-christmas>)



Lámina 13. Comparación de impresión/permineralización de hojas de *Pinus* con representantes actuales del género. El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Impresión de *Pinus enochii*.

B.- Corte transversal (más bien oblícuo) de la hoja de *Pinus enochii*.

C.- Corte transversal de la hoja de *Pinus strobus*.
(<http://faculty.unlv.edu/schulte/Anatomy/Leaves/PinusStrobusLeaf3.jpg>)

D.- Vainas de los fascículos de *Pinus enochii*.

E.- Vaina de fascículo actual de *Pinus*, con iluminación UV.

F.- Acercamiento del tejido de transfusión (T) y mesófilo (M) de *Pinus enochii*.

G.- Anillos de Florín en hojas de *Pinus enochii*.

H.- Anillos de Florín en hojas de *Pinus koraiensis* (Vatén & Bergmann, 2012)

Escala de F = 0.2 mm; H: 10 μ .

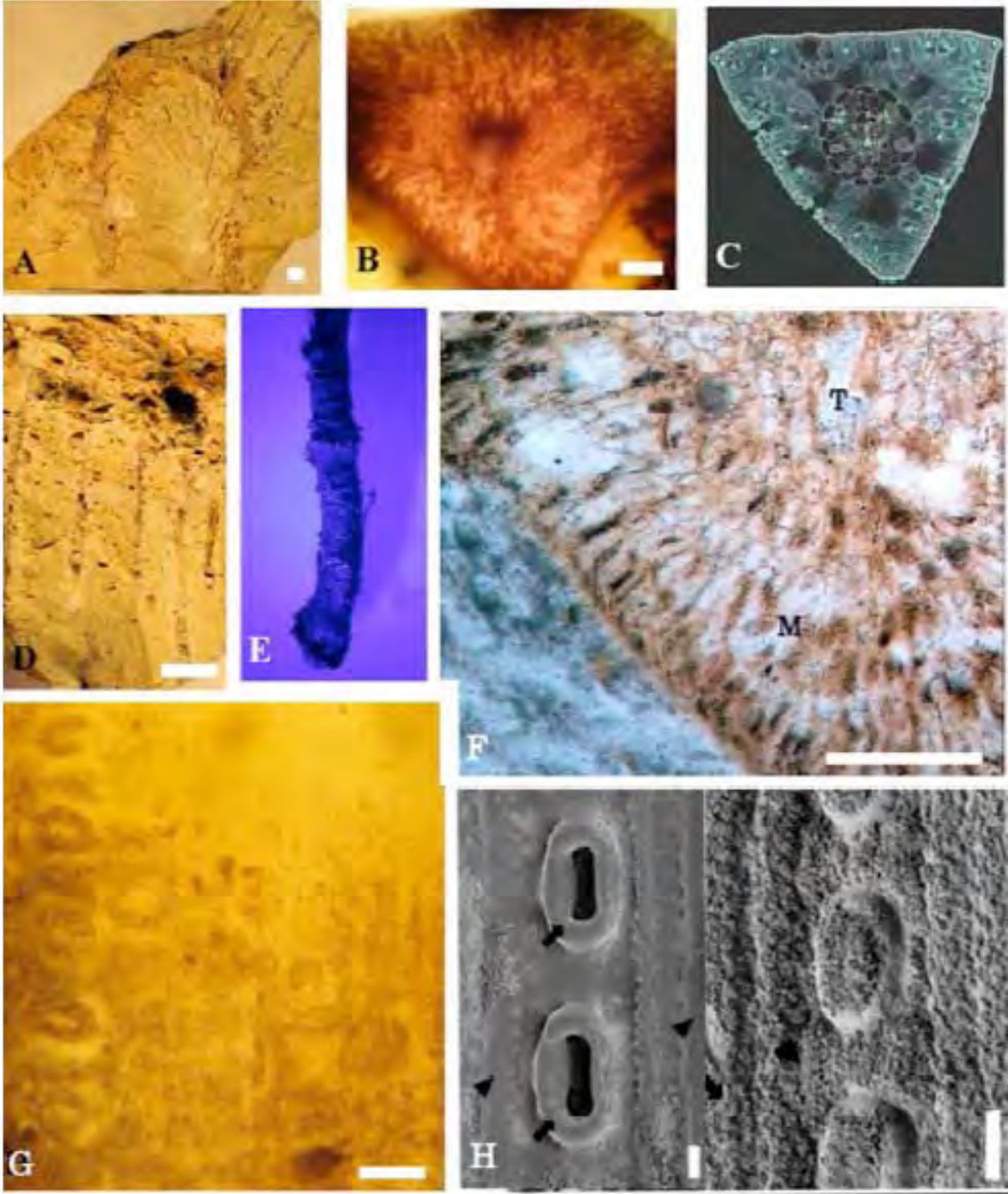


Lámina 14. Comparación de impresión de cono de *Pinus* con un representante actual del género.

El material actual carece de escala por no aparecer ésta en la fotografía original.

A.- Impresión de cono de *Pinus uxuae* mostrando cavidades que corresponden con las escamas ovulíferas.

B.- Cono de *Pinus* sp. mostrando apófisis con umbos dorsales en las escamas ovulíferas.



VIII. DISCUSIÓN

Hoy en día la familia Pinaceae es un grupo muy diverso, que tiene una larga historia evolutiva, en la cual se destaca el género *Pinus*, ya que casi la mitad de las especies de esta familia (232 spp.) pertenecen a él (114 spp.), y su registro fósil inició en el Cretácico Inferior (Farjon & Styles, 1995; Farjon, 2005). Sin duda es necesaria la continuidad de las recolectas y estudios, sobre todo de análisis filogenéticos, que permitan formular como México llegó a ser la región que alberga el mayor número de especies de *Pinus* en el mundo; sin embargo, queda documentado en el presente trabajo su innegable presencia en el Cretácico con al menos un miembro del género y varios de la familia más diversa de coníferas en la actualidad: Pinaceae.

La comparación con las plantas actuales detallada anteriormente, respalda las determinaciones hechas del nuevo material fósil de México, pero es necesario considerar al registro fósil para completar las comparaciones. El linaje de las coníferas puede trazarse al Paleozoico y son más las familias extintas que las que viven en la actualidad. Los que tienen representantes actuales tuvieron una diversidad mayor en el pasado comparada con la actual. Las estructuras reproductoras y su biología han sido muy importantes para distinguir a los diferentes grupos. Los órganos vegetativos de los grupos no han sido muy útiles para diferenciarlos aunque si hay diferencias entre ellos, pero no siempre se conservan caracteres para asignarlos a las familias, o se carecen de estos. Por ejemplo, los géneros *Pityostrobus*, *Obiraostrobus* y *Pseudoaraucaria* están basados en conos que tienen construcción de Pinaceae, pero que no se pueden relacionar con taxa actuales. Su diversidad fue importante durante el Cretácico, pero por ejemplo, solo de *Pityostrobus* se conocían hasta el 2001 25 especies distintas, mientras que de *Pseudoaraucaria* se reportaban 6 (Smith & Stockey, 2001). Otro aspecto importante es que aparentemente solo *Pinus* tiene un registro confiable en el Cretácico, *Pseudolarix* se conoce del Jurásico (Keller & Hendrix, 1997) y otros taxa como *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pseudolarix* y *Tsuga*

son conocidos del Cenozoico en adelante (Keller & Hendrix, 1997; LePage, 2003; Gernandt *et al.*, 2008). Los estudios filogenéticos debaten estos datos sugiriendo que al menos algunos de estos taxa también pudiesen encontrarse en el Cretácico (Gernandt *et al.*, 2008). Las hojas que se encuentran asociadas a los conos generalmente son mencionadas y no se consideran por falta de caracteres diagnósticos (Smith & Stockey, 2001; Ryberg *et al.*, 2012); sin embargo, Leslie y colaboradores (2013) reportan a *Schizolepidopsis canicularis* Leslie *et al.*, un cono ovulado del Aptiano-Albiano (Cretácico Inferior) del que asumen representa una Pinaceae y asociado a este, mas no en conexión orgánica, la presencia de braquibalstos (5-21 mm de largo por 5-10 mm de ancho) con numerosas brácteas triangulares con arreglo helicoidal, aunque ocasionalmente parecen verticiladas, con hojas que se orientan siguiendo la dirección de la rama corta. Este último recuerda un poco a cf. *Larix* (CHIS-001) del Chango, Chiapas, y que será comentado más adelante. Otra hoja importante a considerar la reportan Ryberg *et al.* (2012) quienes describen 2 fragmentos de hoja permineralizadas asociados a *Pinus yorkshirensis* Ryberg *et al.* del Cretácico Inferior de Yorkshire, UK, que serán comparadas con la hojas de Cretácico Superior de Sonora más adelante.

La identificación del material fósil en las coníferas está más enfocado a los caracteres reproductivos, lo que posiblemente explica por que en este estudio también se tiene más confianza en algunas de las determinaciones de conos, sobre todo el ovulado, sobre los conos masculinos y las hojas aisladas. No obstante, los conos que ofrecen mayor confianza en sus determinaciones y son utilizados en los estudios filogenéticos son aquellos que están permineralizados y cuya estructura interna se conoce a detalle. Esta situación complica la comparación del material fósil de este trabajo del que se tienen únicamente impresiones. La historia más reciente de Pinaceae especialmente de los registros del Eoceno al Reciente es

ciertamente más confiable, aunque sigue siendo basada principalmente en material permineralizado.

Hasta ahora lo que se había identificado como Pinaceae en México eran impresiones del Maestrichtiano de Coahuila de escamas ovulíferas identificadas como *Aachenia knoblochi* (Lámina 15, A). y algunas ramas con hojas (Lámina 15, B-C) (Weber, 1975). Weber (1975) propuso que ambas estructuras están relacionadas; sin embargo, Serlín *et al.* (1981) describen a *Kobalostrobus olmosensis* (Lámina 15, D-E) como un cono polínico que posiblemente pertenezca a una familia extinta de coníferas, y discuten la idea de que tanto *A. knoblochi* como *K. olmosensis* estén relacionados a un mismo taxón, lo que deja al registro fósil de pináceas en México poco esclarecido.

Las plantas que aquí se presentan se han relacionado a Pinaceae, sin querer decir que todos los ejemplares descritos pertenezcan estrictamente a esta familia, pero sí sugiriendo cuando menos una estrecha relación morfológica con ella. Se debe esperar a tener más información que confirme esta aproximación, por lo que se han descrito como taxa nuevos. Un caso inusual, es el ejemplar CHIS-003 con microesporangios en la superficie adaxial de las microesporófilas, carácter que no se encuentra en ninguna familia de coníferas actual, ya que en todos los casos los microesporangios se presentan en la superficie abaxial, esto da pie a especular la presencia de una familia extinta en el Cretácico (Albiano-Cenomaniano) de Chiapas.

Entre los ejemplares que pertenecen a Pinaceae pero que no son exactamente iguales a las de hoy en día está SON-004, en el cual se observaron hojas aciculares y un segundo tipo de hojas (como catáfilas), dispuestas helicoidalmente a lo largo de un eje. Este segundo tipo de hojas se pueden observar en los pinos; sin embargo, éstos presentan acículas en vainas (fascículos) que no se observan en el fósil, dando pie a la posibilidad de que los ejemplares (SON-003, SON-004 y SON-005) sean miembros extintos de Pinaceae, o bien representen alguna familia extinta de

coníferas relacionada a éstas. Un caso similar en donde no se distinguen características claramente para descartar o aproximar a Pinaceae lo representan los ejemplares CHIS-001 y CHIS-002, que se componen de un mosaico de caracteres compartidos entre distintos géneros actuales. El primer caso CHIS-001 muestra claramente que la rama corta de la que se desarrollan las hojas tiene crecimiento indeterminado, como lo sugieren los anillos que se interpretan como marcas de períodos de crecimiento distinto, y fascículos con hojas lineares, muy parecido a lo que actualmente se ve en *Larix* y *Cedrus*. De no ser por las pocas hojas aciculares del fósil, éste parecería más cercano a *Larix*. No se puede descartar que se trate de una planta extinta, ya que no se observan con toda claridad todos los caracteres. Es posible que éstos no se hayan preservado. Es importante mencionar la presencia de ramas cortas con catáfilas triangulares y hojas aciculares en la parte distal, asociadas con *Schizolepidopsis caniculrais*, del Cretácico Inferior de Mongolia (Leslie *et al.*, 2013). Aunque la morfología es semejante al fósil de El Chango, Chiapas, las hojas son lineares y las aparentes cicatrices de las catáfilas del braquiblasto de Chiapas son rectangulares, no triangulares y en ambos casos se desconoce el número de hojas en la porción distal. Es interesante la semejanza de éstas partes vegetativas pues aunque no se sabe si realmente las ramas cortas pertenecen a *Schizolepidopsis caniculrais* y se desconoce el cono ovulado del material de Chiapas, en ambos casos se propone que se trata de representantes de Pinaceae, y no necesariamente relacionado con un género actual, aunque se pueda reconocer cierta semejanza. Es necesario continuar buscando fósiles en la localidad del Chango que preserven más información que permita la reconstrucción de la planta completa y así entender con más sustento la posición taxonómica de la nueva planta. Esta situación contrasta con un ejemplar con crecimiento determinado y sin ramas cortas, CHIS-002, que se ha comparado con *Keteleeria*, un género que no se conoce para ese tiempo (Cretácico) y reconociéndose en el registro fósil hasta el Cenozoico. Es posible que alguno de los dos últimos ejemplares mencionados estén relacionados

a CHIS-006, al cual no se le ha relacionado específicamente a un género, pero si se le ha comparado con los géneros *Larix*, *Tsuga* y *Keteleeria*.

Finalmente, el ejemplar SON-002 de Sonora es la impresión de un cono ovulado, que de acuerdo a sus características se relaciona con mayor precisión a *Pinus*. Cabe destacar que hasta ahora no se habían identificado estructuras reproductivas completas de este grupo en México. En el mismo rodado se encontró a SON-001, una rama con hojas permineralizadas que a pesar de no estar en conexión orgánica sugiere que se trata de un eje vegetativo de *Pinus*. El material permineralizado apoya la presencia hacia el final del Mesozoico del subgénero *Strobus*.

No puede dejarse fuera de cuestionamiento si alguna hoja y cono de este estudio representan a la misma planta, y entonces hay que estar abiertos a aceptar la presencia de plantas extintas con caracteres que los hacen diferentes a los taxa actuales y a otras plantas fósiles, aumentando así su potencial contribución a los estudios filogenéticos. Este aspecto de la reconstrucción de plantas es relevante y hay que extremar precauciones para evitar errores. En este trabajo se evita considerar que la hoja y cono de *Pinus* encontradas a centímetros de distancia en la misma muestra de Sonora representen una misma especie. Esto solo podrá aseverarse cuando se encuentren en contacto orgánico, o que estadísticamente se demuestre su procedencia de la misma planta. Esta precaución se ilustra también en el trabajo de *Ryberg et al.* (2012) en donde hojas asociadas a *Pinus yorkshirensis*, un cono ovulado, no se consideran representando a la misma planta. La hoja es, sin embargo, interesante pues está permineralizada y en tamaño y anatomía en corte transversal es similar al de Sonora, aun se piensa que el fascículo era de tres o cuatro hojas, como se ha propuesto para el material de Sonora (4-5 hojas), sin embargo se diferencian por que el material del Reino Unido tiene dos canales internos y en el de Sonora se asumen 8 canales medios, además de que en este último se reportan fibras rodeando al floema, diferenciándolo aun más de las hojas que pudieran ser de *Pinus yorkshirensis*.

El nuevo material fósil descrito aunado con los reportes previos de coníferas en México hace inevitable preguntarse, ¿por qué el registro de este grupo aunque con cierta importancia en el Cretácico del mundo es relativamente escaso en el Cretácico de México, y aún más esporádico en el Cenozoico del país, en el que reaparece con una alta diversidad en el Reciente?. Es interesante cuestionarse por qué desaparecen las coníferas en México de las comunidades fósiles que se han recolectado hasta la fecha o solo están representadas por granos de polen y se carece, o son extremadamente escasos sus macrofósiles durante el Cenozoico. Hay que reconocer que el polen a partir del Oligoceno es cada vez más abundante. Aun más, los pocos macrofósiles que se han recolectado y reportado sugieren la presencia de otros grupos como *Podocarpus* y *Taxus* en el Mioceno de Tlaxcala (Castañeda-Posadas, 2004), otra conífera no identificada del Mioceno de Baja California Sur (Martínez-Cabrera, 2002), y *Juniperus* del Plio-Pleistoceno de Hidalgo (Arellano-Gil *et al.*, 2005) Es difícil tratar de asegurar que lo que se ha llamado *Podocarpus* (*Podocarpoxyton*) en el Cretácico de Coahuila (Cevallos, 1992) sea realmente eso y por lo mismo compararlo con el reporte del Mioceno; en este momento no tiene caso pues nos se conocen las plantas y se pudiera estar discutiendo a distintos taxa y no plantas del mismo linaje. Aun conociendo estos registros la pregunta de qué sucedió en México para que aparentemente las coníferas no participaran en las comunidades del Cenozoico en el país sino hasta tiempos relativamente recientes sigue abierta.

Poco se puede anticipar para ofrecer una respuesta adecuada, pero a manera de hipótesis que sirva para futuros trabajos se propone que son los biomas (los escenarios) los responsables de la distribución restringida de las coníferas en el territorio mexicano durante el Cenozoico. A finales del Cretácico la mayor parte de México estaba cubierta por el mar, y solo conforme este retrocedió las áreas sobre el nivel del mar fueron haciéndose sitios adecuados en donde las

plantas podían prosperar. De hecho los macrofósiles mencionados arriba y estudiados en esta tesis aparecen en zonas que en ese momento ya estaban desprovistas de mar. Una idea que no satisface para explicar la ausencia de coníferas en el Paleoceno, es el hecho de que hace 65 millones de años se llevó acabo la extinción masiva producida por la caída de un cometa en Chicxulub, Yucatán (Gulick *et al.*, 2008; Urrutia & Pérez, 2008; Urrutia *et al.*, 2008; Escobar-Sánchez & Urrutia, 2010; Gulick *et al.*, 2013). Esto indudablemente alteró los biomas, los escenarios, y los organismos tuvieron que reaccionar. Esta propuesta supone entonces que las coníferas no encontraron condiciones favorables para establecerse y continuar participando después de los cambios en la fisiografía y/o el ambiente. Sin embargo, otros linajes continuaron, por lo que esta explicación no parece por sí sola del todo convincente, aunque pudo tener un papel importante en el restablecimiento de la biota durante el Cenozoico. Posiblemente dos de los factores más importantes que intervinieron en esta selección fue que tanto en el Occidente como en el Oriente las Sierras Madres iniciaron su desarrollo en el Cretácico y con ello ofrecieron en el Paleógeno nuevos biomas a altitudes que no existían con anterioridad; al existir estos biomas las características del ambiente también se hicieron distintas y dejaron de ser condiciones cálido-húmedas como en el Cretácico e inició en el Cenozoico un sesgo hacia condiciones cuando menos más frías y seguramente también varió la humedad. Entonces la altitud, la humedad y la temperatura pudieron jugar un papel importante en el establecimiento de poblaciones de coníferas en el norte de México durante el Paleógeno.

Anteriormente se mencionó que es a partir del Oligoceno, finales del Paleógeno, que el registro de *Pinus* y otras coníferas, e.g. *Picea*, es más constante y abundante en México. Aquí hay que llamar la atención, pues hace ca. 32 ma en la Sierra Madre Occidental ocurrió un fenómeno conocido como paroxismo volcánico, con lo cual esta Sierra aumenta considerablemente su altura, modifica los biomas existentes y expone otros, generando nuevas condiciones que

podieron ser importantes para detonar procesos biológicos de diversificación. Para este tiempo los mares habían descubierto prácticamente la mitad Norte de México y el Sur seguía exponiendo nuevas áreas en donde las plantas y animales encontraban condiciones para aumentar sus áreas de distribución.

En contraste con el Norte, los cambios en altitud y la generación de nuevos biomas debido a la gran actividad volcánica en la región suceden durante el Neógeno, y es a partir del Mioceno que las plantas que iban ocupando los nuevos escenarios encuentran espacios nuevos en donde radiar y diversificarse. Posiblemente las coníferas se ven nuevamente beneficiadas de este proceso, en donde por ejemplo el centro de México alcanza hasta ca. 2300 msnm o más al desarrollarse la Faja Volcánica Transmexicana. El resultado de la actividad volcánica y tectónica en el Sur de México hace también que la temperatura, humedad y altitud se sugieran como importantes en el establecimiento de la plantas.

Finalmente, es importante mencionar que durante el Pleistoceno los cambios climáticos impulsados por las glaciaciones pudieron ser otro motivo que generó la diversificación de coníferas en el país, de manera que la diversidad que hoy se documenta pudiera ser resultado de más de un episodio de cambio climático que favoreció procesos biológicos que promovieron la radiación y diversificación en algunos casos, y desaparición en otros grupos de coníferas en el país, o bien la reducción en sus áreas de distribución dentro del territorio mexicano.

Lámina 15. Fósiles de Pinaceae extintos del Maestrichtiano de Coahuila.

A.- Impresión de *Aachenia knoblochi*.

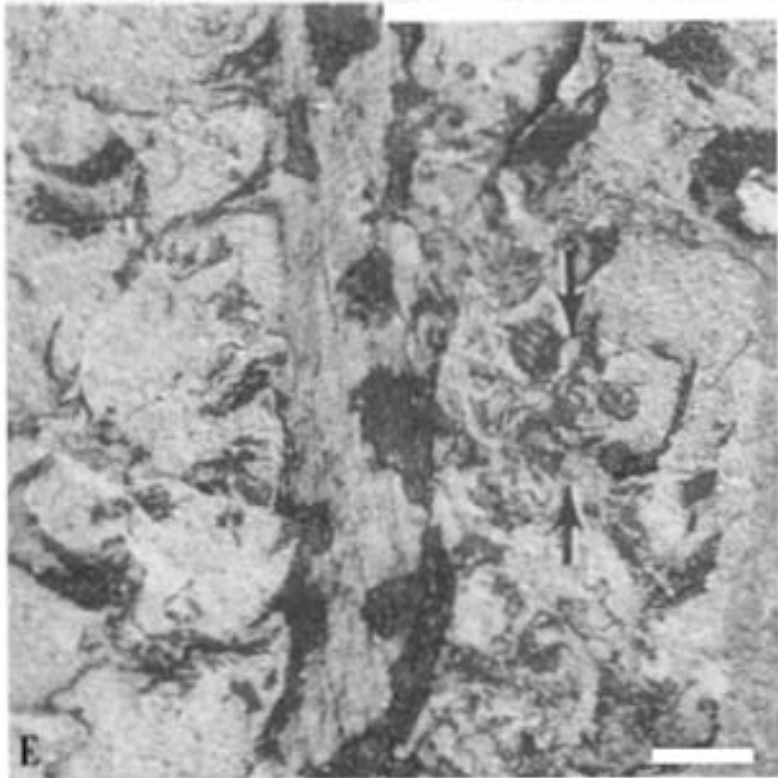
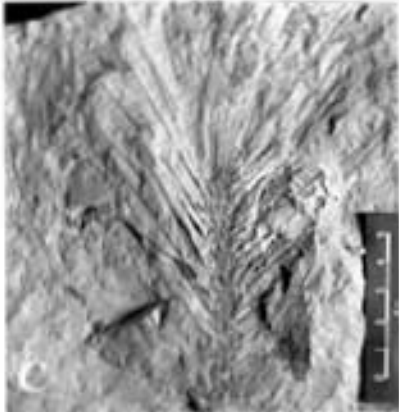
B.- Ramas con hojas de Pinaceae.

C.- Ramas con hojas de Pinaceae.

D.- Cono polínico de *Kobalostrobus olmosensis*.

E.- Acercamiento del cono polínico de *Kobalostrobus olmosensis*.

Escala de A = 4.4 cm; C = B, D, E = 1 cm; C = 5 cm.



IX. REFERENCIAS

- Almeida, L., Martínez-Hernández, E., 1982, Estudio palinológico preliminar del Cretácico Superior de la cuenca de Cabullona, Sonora, México (resumen), *en* III Congreso de Paleobotánica y Palinología: México, Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), 213-227.
- Almeida-Leñero, L., Pérez-Malvárez, C., Vizcaíno-Cook, M., Ruiz, R., 2003, La Teoría de Wegener acerca del desplazamiento horizontal de los continentes, *en* Llorente, J. y Morrone, J. J. (eds.), Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones: México, D. F., Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, 171-180.
- Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damián, E., Blanco-Piñón, A., 2009, The fossil fishes from the Sierra Madre Formation Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico: *Paleontología Electrónica*, 12, 1-22.
- Álvarez-Mena, A., 1975, Estratigrafía del Cretácico en la Región Central de Chiapas: México, D.F., Instituto Politécnico Nacional, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Tesis profesional de Ingeniero Geólogo, 51 p.
- Arellano-Gil, J., Velasco-de León, P., Silva-Pineda, A., Salvador-Flores, R., Beltrán-Romero, F., 2005, Origen y características geológicas del paleo-Lago de Amajac, Hidalgo: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22, 199-211.
- Aulenback, K. R., 2009, Identification guide to the fossil plants of the Horseshoe Canyon Formation of Drumheller, Alberta: Canada, University of Calgary Press, 376 p.
- ¹²Axelrod, D. I., 1985, Miocene floras from the Middlegate Basin, West-central Nevada: *University of California Professional Papers*, 129, 1-293.

- ¹³Axelrod, D. I., 1995, The Miocene Purple Mountain Flora of Western Nevada: University of California Professional Papers, 139, 1-62.
- ¹⁴Axelrod, D. I., 1998, The Eocene Thunder Mountain Flora of Central Idaho: University of California Publications in Geological Sciences, 142, 1-61.
- Böse, E., 1905, Reseña acerca de la geología de Chiapas y Tabasco: Boletín del Instituto Geológico, 20, 5-100.
- Bowes, B. G., 2004, A Colour Atlas of Plant Structure: Barcelona, España, Manson Publishing, 192 p.
- Campos, J. L., 1993, Claves para la Determinación de los Pinos Mexicanos: México, Universidad Autónoma de Chapingo, 70 p.
- Castañeda-Posadas, C., 2004, Maderas terciarias de los alrededores de Panotla, Tlaxcala: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 66 p.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., González-Torres, E. A., Calvillo-Canadell L., 2012, Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México: Acta Botánica Mexicana, 100, 317-350.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., 1992, Tres maderas de gimnospermas cretácicas del norte de México: Anales Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica, 63, 111-137.
- Challenger, A., 1998, Ambiente físico y zonas ecológicas de México, en: Challenger, A. (ed.), Utilización y conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, presente y futuro: México, CONABIO, 269-293.

- Christenhusz, M. J. M., Reveal, J. L., Farjon, A., Gardner, M. F., Mill, R. R., Chase, M. W., 2011, A new classification and linear sequence of extant gymnosperms: *Phytotaxa*, 19, 55-70.
- Cleal, C. J., B. A., Thomas, 2009, *Introduction to Plant Fossils*: Nueva York, Cambridge University Press, 237 p.
- Contreras-Medina R., Luna, I., 2002, On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography: *Australian Systematic Botany*, 15, 193-203.
- Cronquist, A., 1969, *Introducción a la botánica*: México, Compañía Editorial Continental, S.A.: 800 p.
- Dabrio, C., 2010, Plataformas siliciclásticas, en Arche, A. (ed.), *Sedimentología, del proceso físico a la cuenca sedimentaria*: España, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 503-559.
- Domènech, R., Martinell, J., 1996, *Introducción a los fósiles*: Barcelona, Másson, 288 p.
- Eckenwalder, J. E., 2009, *Conifers of the World*: Portland, Oregon, Timber Press, 720 p.
- ¹⁵Erwin, D. M. y Schorn, H., 2006, *Pinus baileyi* (section *Pinus*, Pinaceae) from the Paleogene of Idaho, USA: *American Journal of Botany*, 93, 197-205.
- Escobar-Sánchez, J. E., Urrutia-Fucugauchi, J., 2010, Chicxulub crater post-impact hydrothermal activity evidence from Paleocene carbonates in the Santa Elena Borehole: *Geofísica Internacional*, 49, 97-106.
- Farjon, A., 2005, *Pines*: Leiden, The Netherlands, Brill, 235 p.
- Farjon, A., 2008, *A Natural History of Conifers*: Portland, Oregon, Timber Press, 304 p.
- ¹⁰Farjon, A., 2010, *A handbook of the World's conifers vol. 1*: Leiden, Boston, Brill, 526 p.
- ¹¹Farjon, A., 2010, *A handbook of the World's conifers vol. 2*: Leiden, Boston, Brill, 1111 p.
- Farjon, A., Filter, D., 2013, *An Atlas of the World's Conifers*: Leiden, Boston, Brill, 512 p.

- Farjon, A., Styles B. T., 1997, *Pinus* (Pinaceae): Bronx, New York, The New York Botanical Garden, 293 p.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1993, Geology of Mexico: A synopsis, en Rammamoorthy, T., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (eds.), Biological diversity of Mexico: Origins and distribution: Nueva York, Oxford University Press, 3-107.
- García, E., Casasús, A. G., Oramás, C. P., de Palacios P., 2003, La madera y su anatomía: Madrid, España, Mundi-Prensa/Fundación Conde del Valle Salazar, 327 p.
- Gernandt, D.S., Magallón, S., Cepeda López, G., Zerón Flores, O., Willyard, A., Liston, A., 2008, Use of simultaneous analyses to guide fossil-based calibrations of Pinaceae phylogeny: International Journal of Plant Sciences, 169: 1089-1099.
- Gernandt, D. S., Pérez de la Rosa, J. A., 2014, Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México: Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85, S126-S133.
- González-León, C. M., Roldan-Quintana, J., Rodríguez, E. P., 1992, Deformaciones Sevier y Laramide: Su presencia en Sonora: Boletín del Departamento de Geología de la Universidad de Sonora, 9, 1-18.
- Gulick, S., Barton, P., Christeson, G., Morgan, J., MacDonald, M., Mendoza, K., Urrutia, J., Vermeesch, P., Warner, M., 2008, Importance of pre-impact crustal structure for the asymmetry of the Chicxulub impact crater: Nature Geoscience, 1, 131-135.
- Gulick, S., Christesen, G., Barton, P., Grieve, R., Morgan, J., Urrutia-Fucugauchi, J., 2013, Geophysical characterization of Chicxulub crater: Reviews of Geophysics, 51, 31-52.
- Kauffman, E., 1984, Paleobiogeography and evolutionary response dynamic in the Cretaceous Western Interior Seaway of North America, en Westerman, G. E. G. (ed.), Jurassic-

Cretaceous Biochronology and Paleogeography of North America: Ottawa, Geological Association of Canada, 273-306.

Keller, A., Hendrix, M., 1997, Paleoclimatic analysis of a Late Jurassic petrified forest, southeastern Mongolia: *Palaios*, 12: 282-291.

Klymiuk, A. A., Stockey, R.A., Rothwell, G. W., 2011. The first organismal concept for an extinct species of Pinaceae: *Pinus arnoldii* Miller: *International Journal of Plant Sciences*, 172: 294-313.

LePage, B., 2003, The evolution, biogeography and paleoecology of the Pinaceae base on fossil and extant representatives: *Acta Horticulturae*, 615: 29-52.

LePage, B.A., Basinger J.F., 1995, Evolutionary History of the Genus *Pseudolarix* Gordon (Pinaceae): *International Journal of Plant Sciences* 156: 910-950.

Leslie, A.B., Glasspool, I., Herendeen, P.S., Ichinnorov, N., Knopf, P., Takahashi, M., Crane, P.R., 2013, Pinaceae-like reproductive morphology in *Schizolepidopsis canicularis* sp. nov. From the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Mongolia: *American Journal of Botany*, 100: 2426-2436.

López-Higuera, A., Martínez-Hernández, E., González-León, C. M., 2008, Upper Cretaceous pollen from the Cabullona Basin, northeastern Sonora, México-preliminary results *en* 12th International Palynological Congress, 8th International Organisation of Paleobotany Conference: Bonn, Alemania, Terra Nostra, 172.

López-Ramos, E., 1981, Paleogeografía y tectónica del Mesozoico en México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 5, 158-177.

López-Ramos, E., 2003, Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe, desde el Jurásico hasta el reciente, en Llorente, J., Morrone, J. J. (eds.), *Introducción a la*

Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones: México, D. F., Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 15-22.

Martínez, I., 2001, Las maderas del Oligoceno-Mioceno de la Formación El Cien, Baja California Sur: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 88 p.

^aMartínez-Hernández, E., Almeida-Leñero, L., Reyes-Salas, M., Betancourt-Aguilar, Y., 1980, Estudio palinológico para la determinación de ambientes en la cuenca Fuentes Río-Escondido (Cretácico Superior), región de Piedras Negras, Coahuila: Revista Instituto de Geología, 4, 167-185.

^bMartínez-Hernández, E., Ludlow-Wieches, B., Sánchez-López, M., 1980, Comisión Federal de Electricidad: México, D.F., Ediciones del Sector eléctrico, 64 p.

Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 1996, Palaeocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Tericiario. Algunas evidencias palinológicas: Boletín de la Sociedad Botánica de Mexico, 58, 87-97.

Medus, J., Almeida-Leñero, L., 1982, Des Normapolles du Crétacé Supérieur de Piedras Negras (Coahuila, Mexique): Geobios, 15, 225-229.

Moreno-Bedmar, J.A., Latil, J.L., Villanueva-Amadoz, U., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2013. Biostratigraphical data from the El Chango section, Chiapas (Mexico). Artículo en preparación.

Pérez-Rodríguez, P. M., 2008, Claves de determinación botánica (con énfasis en familias de árboles): Chapingo, México, Universidad Autónoma de Chapingo, 307 p.

- Raven, P., Evert, R., Eichhorn, S., 1999, *Biology of Plants*, 6ª Edición: Nueva York, USA, W. H. Freeman and Company Worth Publishers, 944 p.
- ¹⁶Robison, C., 1977, *Pinus triphylla* and *Pinus quinquefolia* from the Upper Cretaceous of Massachusetts: *American Journal of Botany*, 64, 726-732.
- Rodríguez, B., Porras M. C., 1996, *Botánica sistemática (Compilación)*: Chapingo, México, Universidad Autónoma de Chapingo. 328 p.
- Rosales-Domínguez, M. C., Bermúdez-Santana, J. C., Aguilar-Piña, M., 1997, Mid and Upper Cretaceous foraminiferal assemblages from the Sierra de Chiapas, southeastern Mexico: *Cretaceous Research*, 18, 697-712.
- Rothwell, G.W., Mapes, G, Stockey, R.A., Hilton, J., 2013, Diversity of ancient conifers: The Jurassic seed cone *Brancoftiastrobus digitata* gen. et sp. nov. (Coniferales). *International Journal of Plant Sciences*, 174: 937-946.
- Rueda-Gaxiola, J., 1967, *Contribution à l'étude palynologique et pétrographique du charbon crétacé du Bassin de Sabinas, Coahuila, Mexique*: Francia, Facultad de Ciencias, Universidad Lille, Tesis doctoral, 3 vols. 408 p.
- Ryberg, P.E., Rothwell, G.W., Stockey, R.A., Hilton, J., Mapes, G., Riding, J.B., 2012, Reconsidering relationships among stem and Crown group Pinaceae: Oldest record of the Genus *Pinus* from the Early Cretaceous of Yorkshire, United Kingdom: *International Journal of Plant Sciences*, 173: 917-932.
- Sánchez- Montes de Oca, R., 1969, *Estratigrafía y paleontogeografía del Mesozoico de Chiapas*, en *Seminario sobre Exploración Petrolera, Mesa Redonda 5, Problemas de exploración de la zona sur*: México, Instituto Mexicano del Petróleo, 31.

- Serlin, B. S., Delevoryas, T., Weber, R., 1981. A new conifer pollen cone from the Upper Cretaceous of Coahuila, Mexico: *Review of Paleobotany and Palynology*, 31: 241-248.
- ³Seward, A. K., 2010, *Fossil Plants: A Text-Book for Students of Botany and geology*, Volumen 4: Nueva York, Estados Unidos, Cambridge University Press, 543 p.
- Simpson, M. G., 2010, *Plant Systematics*, 2da ed.: Amsterdam, Elsevier, 752 p.
- Smith, S.Y., Stockey, R.A., 2001, A new species of *Pytostrobus* from the Lower Cretaceous of California and its bearing on the evolution of Pinaceae: *International Journal of Plant Sciences*, 162: 669-282.
- Steele, D. R., 1986, Contributions to the Stratigraphy of Sierra Madre Limestone (Cretaceous) of Chiapas: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 102, 1-175.
- ²Stockey, R. A., Ueda Y., 1986, Permineralized pinaceous leaves from the Upper Cretaceous of Hokkaido: *American Journal of Botany*, 73: 1157-1162.
- ⁷Taylor, T. N., Taylor, E. L., Krings, M., 2009, *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2ª edición: Londres, Elsevier, 1230 p.
- Than-Marchese, B. A., Alvarado-Ortega, J., Carbot-Chanona, G., 2011, Notas adicionales sobre la ictiofauna cretácica de Chiapas (resumen), *en*: Libro de resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología: Puebla, México, Sociedad Mexicana de paleontología, 135.
- Thomlinson, P. B., Takaso, T., 2002, Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach: *Canadian Journal of Botany*, 80: 1250-1273.
- Urrutia-Fucugauchi, J., Chávez-Aguirre, J. M., Pérez-Cruz, L., de la Rosa, J. L., 2008, Impact ejecta and carbonate sequence in the eastern sector of Chicxulub Crater: *Comptes Rendus Geosciences*, 321, 801-810.

- Urrutia-Fucugauchi, J., Pérez, J., 2008, Post-impact carbonate deposition in the Chicxulub impact crater region, Yucatan plataform, Mexico: *Current Science*, 95: 241-252.
- Vatén, A., Bergmann, D. C., 2012, Mechanism of stomatal development: an evolutionary view: *EvoDevo*, 3: 11.
- Vega, F. J., Alvarez, F., Carbot-Chanona, G., 2007, Albian penaeoidea (Decapoda: Dendrobranchiata) from Chiapas, Southern Mexico (resumen), *in* 3rd Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapoda Crustaceans, Museo di Storia Naturale di Milano: *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 35: 6-8.
- Weber, R., 1972, La vegetación Mestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 33: 5-19.
- ⁹Weber, R., 1975, *Aachenia knoblochi* n. sp., an interesting conifer from the Upper Cretaceous Olmos Formation of northeastern Mexico: *Paleontographica*, 152B: 76-83.
- Weber, R., 1980, Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas Mesozoicas de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista* 4: 111-124.

Páginas WEB

- ⁸ Andrews, JR., H. N., “Index of Generic Names of Fossil Plants, 1820-1965”, [354 p.], [EN LÍNEA], 1970, DISPONIBLE EN: <http://pubs.usgs.gov/bul/1300/report.pdf>
- Anónimo, “Esqueda-Sonora”, [1 p.], [EN LÍNEA], 2013, DISPONIBLE EN: <http://www.nuestro-mexico.com/Sonora/Fronteras/Esqueda/>

Earle, C. J., "The Gymnosperm Database", [1 p.], [EN LÍNEA], 2013, DISPONIBLE EN:
www.conifers.org/pi/Pinaceae.php

Gobierno del Estado de Chiapas, "Ocozocoautla de Espinosa", [1 p.], [EN LÍNEA], 2013,
DISPONIBLE EN: <http://www.chiapas.gob.mx/municipio/ocozocoautla-de-espinosa>

H. Ayuntamiento de Fronteras, "Fronteras", [1 p.], [EN LÍNEA], 2013, DISPONIBLE EN:
[http://www.e-](http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html)
[local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html](http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM26sonora/municipios/26027a.html)

H. Ayuntamiento de Ocozocoautla de Espinosa, "Ocozocoautla de Espinosa", [1 p.], [EN
LÍNEA], 2013, DISPONIBLE EN: [http://www.e-](http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM07chiapas/municipios/07061a.html)
[local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM07chiapas/municipios/07061a.html](http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM07chiapas/municipios/07061a.html)).

¹ Ikeya, N., Hirano, H. & Ogasawara, K., "The database of Japanese type specimens described
during the 20th Century (Part 2)", [569 p.], [EN LÍNEA], 2002, DISPONIBLE EN:
<http://www.palaeo-soc-japan.jp/download/SP/SP40.pdf>

Municipios.MX, "Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas", [1 p.], [EN LÍNEA], 2013,
DISPONIBLE EN: [http://www.municipios.mx/Chiapas/Municipio-de-Ocozocoautla-de-](http://www.municipios.mx/Chiapas/Municipio-de-Ocozocoautla-de-Espinosa-en-Chiapas.html)
[Espinosa-en-Chiapas.html](http://www.municipios.mx/Chiapas/Municipio-de-Ocozocoautla-de-Espinosa-en-Chiapas.html)

⁵ Smithsonian Institution, "Index Nominum Genericorum (ING)", [1 p.], [EN LÍNEA], 2014,
DISPONIBLE EN: <http://botany.si.edu/ing/index.cfm>

⁶ uBio, "Pinaceae LINDL.", [1 p.], [EN LÍNEA], 2014, DISPONIBLE EN:
<http://www.ubio.org/browser/details.php?conceptID=&namebankID=4963787&classID=>

103&lineage=1770216|5986515|1690343|1688949|1679163|1681331|1770370|1773850|2
30565|1867841

⁴Wingate, F. H., “Plant microfossils from the Denton Shale member of the Bokchito Formation (Lower Cretaceous, Albian) in Southern Oklahoma”, [93 p.], [EN LÍNEA], 1980, DISPONIBLE EN:
<http://www.ogs.ou.edu/pubsscanned/BULLETINS/Bulletin130mm.pdf>