



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**DESCRIPCIÓN E IDENTIFICACIÓN DE MADERAS  
GIMNOSPÉRMICAS DEL JURÁSICO, CRETÁCICO,  
PALEOCENO Y MIOCENO DE MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A :**

**CÉSAR RÍOS SANTOS**



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

**Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2016**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

### 1. Datos del alumno

Ríos  
Santos  
César  
58 45 61 97  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
305148573

### 2. Datos del tutor

Dr.  
Sergio Rafael Silvestre  
Cevallos  
Ferriz

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
David Sebastian  
Gernandt

### 4. Datos sinodal 2

Dra.  
María del Socorro  
Lozano  
García

### 5. Datos del sinodal 3

M. en C.  
Josefina  
Barajas  
Morales

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.  
Aurora  
Zlotnik  
Espinosa

### 7. Datos del trabajo escrito

Descripción e identificación de maderas gimnospérmicas del Jurásico, Cretácico, Paleoceno y Mioceno de México.  
155 p.  
2016

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Paleobotánica del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, a través del Taller “Sistemas Vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado” de la Facultad de Ciencias, UNAM, y gracias al financiamiento del proyecto de investigación del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT 221129) y de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, programa PAPIIT (IN 210416) del Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz.

## DEDICATORIA

A mis padres: **Hortensia Santos Medina y Francisco Eduardo Ríos Granados**

A mis hermanos: **Griselda Ríos Santos, Magnolia Ríos Santos, Ernesto Ríos Santos y  
Fabiola Ríos Santos**

A la memoria de mis abuelas: **María Cruz Granados Flores y Felipa Medina Martínez**

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer de manera muy especial a mis padres por haberme dado el privilegio de estudiar, por sus valores inculcados, y por todo su esfuerzo, sacrificio, cariño y amor incondicional.

A mis hermanos porque siempre me han apoyado, alentado y dado ejemplos y consejos que han influido en mi vida, asimismo por todo su cariño y amor.

A mi director de tesis, por haberme introducido a la paleobotánica, por su paciencia al esperar el momento en que los fósiles me hablaran, y por todo su apoyo, tolerancia, confianza, consejos y amistad.

A la Dra. Laura Calvillo Canadell por sus enseñanzas, apoyo, entusiasmo, afecto y amistad.

A mis sinodales por haber aceptado la invitación para formar parte de mi jurado y por sus revisiones, discusiones, comentarios y sugerencias.

A los doctores: Sergio Cevallos Ferriz, Laura Calvillo Canadell, Enrique González Torres, Hilda Flores Olvera, Helga Ochoterena Booth, Socorro Lozano García, Margarita Caballero Miranda y Elena Centeno García, por todas sus clases apasionadas del Taller “Sistemas Vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”, las cuales fueron pieza fundamental en mi formación paleontológica y botánica.

Al Dr. Francisco Vega Vera, al M. en C. René Hernández Rivera, al M. en C Viacheslav Yu. Shalisko, a las personas y autoridades del Museo Paleontológico del poblado de San Juan Raya, por haber proporcionado y facilitado parte del material fósil que fue estudiado en el presente trabajo. También al M. en C. Javier Avendaño Gil, miembro del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Agulera de Tuxtla Gutierrez, Chiapas, por habernos dirigido a la localidad Porvenir Jericó en cuyos estratos recolectamos material fósil.

Al Técnico del Laboratorio de Paleobotánica, Enoch Ortiz Montejo, por haberme apoyado con la laminación de algunos de los ejemplares y por haberme enseñado la técnica de lámina delgada y superficie pulida. Además, por su confianza y amistad extraordinaria.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Paleobotánica: Alma, Ana, Luis Castillo, Luis Flores, Fabi, Isabel, Denise, Andrea, Jerónimo, Marco, La Mala Angie, Aldo, Uxue, Ixchel, Gris, Gina, Mar, Angi Buena, Xochil, etc., por compartir el gusto de los fósiles de plantas y por aquellos momentos memorables tanto en el laboratorio como en campo.

A mis amigos de la Facultad de Ciencias: Fernanda, César y Jesús, por su amistad que inició en el primer semestre de la carrera. Asimismo a mis amigos: Gustavo, Luisinho, Jorge, Tona, Heber, Pepe, Leo, Osman, Adriana, Yez, Sol, Silvia y en general a Los Parrilleros F.C., por su amistad y por haberme regalado los mejores momentos de la carrera. Finalmente, pero no menos importantes, a mis amigas: Stephanie, Tere, Clara, Nancy, Lidia, Vero, Susana, Ana y Atziri, por haberme brindado conocimiento, consejos y muchos momentos agradables.

A mis amigos de toda la vida: Pacheco, Piña, Mario, Oscar y Sergio, por su hermandad y por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme permitido ser parte de su comunidad, por haberme formado académica y personalmente, asimismo por haberme brindado todos sus invaluable servicios. Particularmente quiero agradecer a la Facultad de Ciencias y al instituto de Geología por haberme abierto sus puertas y permitido usar sus instalaciones para la realización de esta investigación, también a esta última institución por haberme brindado la beca del licenciatura.

## INDICE DE CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>2</b>
Características generales de las gimnospermas .....	2
Registro fósil de gimnospermas en el Mesozoico y Cenozoico de México.....	4
Anatomía de la madera de gimnospermas .....	9
<b>2. ESTUDIOS PREVIOS</b> .....	<b>14</b>
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>15</b>
<b>4. OBJETIVO</b> .....	<b>16</b>
<b>5. HIPÓTESIS</b> .....	<b>16</b>
<b>6. MATERIAL Y MÉTODO</b> .....	<b>16</b>
<b>Localidades</b> .....	<b>17</b>
Localidad 1. Rosario Nuevo, Oaxaca .....	17
Localidad 2. Porvenir Jericó, Chiapas. ....	19
Localidad 3. San Juan Raya, Puebla .....	22
Localidad 4. Fronteras, Sonora. ....	24
Localidad 5. Cuenca de Parras, Coahuila .....	27
Localidad 6. Cuenca de Tecolotlán, Jalisco. ....	30
<b>Trabajo de laboratorio</b> .....	<b>31</b>
Técnica de lámina delgada.....	31
Técnica de sección pulida .....	32
<b>Trabajo de gabinete</b> .....	<b>33</b>
<b>7. RESULTADOS</b> .....	<b>34</b>
<i>Protopodocarpoxyton oaxacensis</i> .....	34
<i>Rosarioxylon fusiformis</i> .....	49
<i>Agathoxylon gillii</i> .....	61
<i>Agathoxylon angosturense</i> .....	64
<i>Agathoxylon jericoense</i> .....	66
<i>Agathoxylon parrensis</i> .....	88
<i>Agathoxylon tecolotlensis</i> .....	91
<i>Taxodioxyton cabullensis</i> .....	101
<i>Shimakuroxyton mexicanum</i> .....	114
<i>Shimakuroxyton</i> sp. cf. <i>S. mexicanum</i> .....	118
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	<b>127</b>
<b>9. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>134</b>
<b>Apéndices</b> .....	<b>153</b>



## RESUMEN

A pesar de que existen reportes de maderas permineralizadas en estratos mesozoicos y cenozoicos de México, son pocos los estudios paleobotánicos basados en maderas fósiles de gimnospermas. En este estudio 10 taxa fósiles de madera provenientes de seis localidades de México son descritos a nivel anatómico e identificados taxonómicamente realizando comparaciones con maderas de especies actuales y fósiles afines. Dos taxa son identificados de la Formación Rosario (Jurásico inferior-medio), Oaxaca, *Protopodocarpoxyton oaxacensis* y *Rosarioxyton fusiformis*, además, otro taxa determinado como *Shimakuroxyton* sp. cf. *S. mexicanum*; tres taxa de la Formación Todos Santos (Jurásico superior), Chiapas: *Agathoxyton gillii*, *Agathoxyton angusturense* y *Agathoxyton jericonse*; un taxa de la Formación San Juan Raya (Cretácico inferior), Puebla, *Shimakuroxyton mexicanum*; un taxa del Grupo Cabullona (Cretácico superior), Sonora, *Taxodioxyton cabullensis*; un taxa de la Formación Las Encinas (Paleoceno) de la Cuenca de Parras, Coahuila, *Agathoxyton parrensis*; y finalmente un taxa de la Cuenca Tecolotlán (Mioceno tardío/Plioceno), Jalisco, *Agathoxyton tecolotlensis*. Todos taxa nuevos para México que evidencian condiciones favorables desde el Jurásico al Mioceno en varias localidades de Mexico que permitieron el crecimiento de plantas leñosas, las cuales probablemente constituyeron comunidades vegetales parecidas en su fisonomía a los bosques de coníferas actuales, pero con una conformación florística diferente, de la cual aún poco se sabe debido a que la mayoría del material fósil es alóctono y en general a los pocos estudios paleobotánicos realizados en esas formaciones. Estos nuevos registros sugieren que la vegetación que hoy existe en esta región geográfica ha tenido una historia reciente, pues todos las maderas aquí identificadas representan taxones extintos que no están relacionadas a ningún grupo vegetal que crece hoy en día en México, a excepción de la madera cretácica de Sonora. Esta claro que falta mucho por investigar y comprender sobre este grupo vegetal, sin embargo, este trabajo contribuye al escaso conocimiento de las gimnospérmicas fósiles que se distribuyeron en lo que actualmente es el territorio mexicano.

**Palabras clave:** México, maderas permineralizadas, taxa fósiles, gimnospermas, nivel anatómico, Formación Rosario, Jurásico inferior-medio, Formación Todos Santos, Jurásico superior, Formación San Juan Raya, Cretácico inferior, Grupo Cabullona, Cretácico superior, Formación Las Encinas, Paleoceno, Cuenca de Parras, Mioceno tardío, taxones extintos.

# 1. INTRODUCCIÓN

## Características generales de las gimnospermas

Las gimnospermas son un grupo plantas vasculares y espermatofitas cuya principal característica distintiva es el desarrollo de óvulos que al momento de la polinización se encuentran expuestos (Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014). Otra característica que también las singulariza es que sus semillas al madurar están desprovistas de tejidos carpelares homólogos a los de las angiospermas, de ahí el nombre del grupo, *Gymnos*, desnudo y *sperm*, semilla (Simpson, 2010).

El hábito de crecimiento que tienen estas plantas es arborescente, arbustivo o de liana, por consiguiente, todas producen madera, también conocida como xilema secundario, un tejido especializado en la conducción de agua, minerales y otros nutrientes, y el cual además ha funcionado como soporte estructural para que las plantas puedan crecer en altura y adquieran un sistema de ejes laterales. La mayoría de estas plantas son terrestres pero existen algunas epífitas; crecen en una amplia variedad de hábitats y climas en la mayor parte del mundo, desde desiertos a selvas tropicales y de humedales a montañas, de hecho representan la vegetación dominante en muchas regiones frías y árticas (Judd, *et al.*, 2002; Mackinnon, 2013). Estas plantas se caracterizan por tener tasas de crecimiento bajas, así como largos periodos entre su polinización y la maduración de sus semillas, en comparación con las angiospermas. La polinización de estas plantas se lleva a cabo por viento en la mayoría de las especies y sólo en unas cuantas por insectos (Christenhusz *et al.*, 2011). Varias especies tienen importancia económica en muchos países ya que de ellas se extrae madera, celulosa, resinas, sustancias medicinales y semillas comestibles; además, algunas especies son producidas con fines ornamentales (Mackinnon, 2013). En este grupo se incluyen las plantas más altas, masivas y longevas del mundo (Judd, *et al.*, 2002).

Gracias al registro fósil se sabe que en el pasado este grupo vegetal en sentido amplio fue más diverso, pues desde el Paleozoico existe evidencia de plantas que ya producían semillas sin un tejido carpelar que las protegiera, ejemplo de estas plantas son las que se han clasificado en las Calamopityales, Buteoxylonales, Lyginopteridales, Medullosales, Callistophytales, Glossopteridales, Caytoniales, Corystospermales, Petriellales, Peltaspermales, Bennettitales, Cordaitales, Gigantopteridales, Vojnovskyales, Czekanowskiales, Iraniales, Pentoxylales, Hermanophytales y Voltziales, todos ellos grupos extintos (Taylor *et al.*, 2013). De todos estos grupos se sabe que algunas fueron arborescentes alcanzando tallas grandes y diámetros de hasta 2 metros (Bell y Hemsley, 2000). Varios autores concuerdan que durante el

Mesozoico las gimnospermas tuvieron su mayor auge. Fue a inicios del Cretácico que comenzaron a declinar en gran medida por el surgimiento de las angiospermas, un grupo de plantas que por sus características morfológicas, genéticas y reproductivas resultaron estar mejor adaptadas para sobrevivir, reproducirse, diversificarse y ampliar sus áreas de distribución.

Hoy en día las gimnospermas vivientes han sido clasificadas en cuatro grupos a nivel de división, Coniferophyta, Cicadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta (Evert y Eichhorn, 2013), sin embargo, éstos también han sido reconocidos en diferentes niveles jerárquicos, subdivisiones, clases, subclases y ordenes (Hill, 2005). De hecho, el nombre del clado que circunscribe a estos grupos también varía de acuerdo a los autores, algunos le han dado nombre de clase (Gymnospermae), mientras que otros de división (Gymnospermophyta), u otros como Christenhusz *et al.* (2011) se han reservado en darle un nombre porque afirman que nunca se podrá saber las relaciones de todos los grupos de gimnospermas actuales y fósiles. Estos mismos autores, al igual que Chase y Reveal (2009) han propuesto que los cuatro subclados que incluyen a los taxa actuales deben ser asignados a nivel de subclase, como a continuación: Cycadidae Pax, Ginkgoideae Engl., Gnetidae Pax y Pinidae Cronquist, Takht. & Zimmerm.

En las últimas décadas, estudios filogenéticos basados en secuencias de genes del genoma de cloroplastos y mitocondrias y de ARN (p. ej. Hasebe *et al.*, 1992; Chaw *et al.* 1997; Ran *et al.*, 2010) han corroborado que las gimnospermas son un grupo monofilético y hermano de las angiospermas. Sin embargo, estudios que han considerado taxones vivos y fósiles (p. ej. Rothwell y Serbet, 1994) han encontrado que este grupo es parafilético. Por lo anterior las relaciones filogenéticas de estas plantas aún no están completamente definidas y seguramente seguirán variando conforme más estudios se hagan al respecto.

A la fecha se han reportado aproximadamente un total de 1026 especies de gimnospermas en todo el mundo: 310 especies de cícadas en 10 géneros, una especie única de ginkgofita, 80-100 especies de gnetofitas en 3 géneros, y 615 de coniferofitas en 70 géneros (Christenhusz *et al.*, 2011). En México existen representantes de estos cuatro grupos, a excepción del único representante de las ginkgofitas, cuya distribución nativa está restringida a China (Gong *et al.*, 2008). Del grupo de las cicadófitas únicamente Zamiaceae está presente con 54 especies en 3 géneros (Nicolalde-Morejón *et al.*, 2014); de las gnetofitas únicamente la familia Ephedraceae está presente con 8 especies en el único género existente (Villanueva-Almanza y Fonseca, 2011); y de las coniferofitas se encuentran representantes de Pinaceae (61 especies en 4 géneros), Cupressaceae (29 especies en 4 géneros), Podocarpaceae (3 especies en 1 género) y Taxaceae (1 especie); lo que suma un total de 94 especies de

coníferas (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014); y un total general de 158 especies de gimnospermas en dicha nación.

### **Registro fósil de gimnospermas en el Mesozoico y Cenozoico de México**

Los reportes o estudios de fósiles de gimnospermas en México se remontan al Paleozoico superior, se desconocen fósiles de plantas más antiguas a este periodo en esta nación. De la Formación Matzitzi (Pérmico inferior) en Puebla, se han identificado impresiones de frondas correspondientes a pteridospermas medulosáceas como *Neuropteris ovata* Hoffmann, *Neuropteris jugosa* Crookall, *Ovopteris communis* Potonié y *Odontopteris osmundaeformis* Zeiller (Silva-Pineda, 1970a). Además, Weber (1997) y Flores *et al.* (2013) de esta misma formación mencionaron hojas de ginkgofitas, similares a las de los géneros fósiles *Rhipidopsis* Schmalhausen y *Ginkgoites* Seward. De la Formación Patlanoaya (Pérmico inferior) también en Puebla, se ha registrado una pteridosperma peltaspérmica, *Supaia merriani* White, y una conífera, *Walchia* sp. (Silva-Pineda 2003). De la Formación Guacamaya también del Pérmico inferior, cuyos afloramientos se encuentran en Hidalgo, Veracruz y Tamaulipas, se ha documentado una flora pobremente preservada pero constituida por pteridospermas, por ejemplo, *Gangamopteris* sp. *Neuropteris* sp. y *Odontopteris* sp.; cicadofitas, *Taeniopteris* sp.; coníferas voltziales, *Walchia* sp.; cordaitales, *Cordaites* sp.; y equisetales y filicales (Carrillo-Bravo, 1965; Silva-Pineda, 1987; Silva-Pineda y Villalobos, 1987). Más recientemente Hernández-Castillo *et al.* (2014) de la Formación Tuzancoa (Pérmico inferior) en Hidalgo (correspondiente a la parte inferior de la Formación Guacamaya según Ochoa-Caramillo, 1996) identificó ramas de una conífera voltzial a las que nombró, *Calnalia hidalguensis*.

Los registros correspondientes al Mesozoico son más frecuentes, de hecho las floras mejor conservadas y conocidas del territorio de México provienen de esa Era. Del Triásico sobresale la Formación Santa Clara, en Sonora, de la cual se han realizado además de estudios geológicos varios estudios paleobotánicos debido a la abundancia, diversidad y buena conservación de los fósiles que se han descubierto en diferentes sitios del centro de tal estado. La diversidad de gimnospermas de esta formación circunscribe Bennettitales, Cycadales, pteridospermas, Ginkgoales y coníferofitas, las cuales se encuentran normalmente asociadas a Filicales y Equisetales. Dado que existe una gran cantidad de taxa fósiles reportadas de esta formación no se mencionan aquí, pero aquellos de gimnospermas pueden ser consultadas en los siguientes trabajos: Silva-Pineda (1961), Weber (1980), Weber *et al.* (1980a), Weber *et al.* (1980b) Weber, (1985), Zambrano y Weber (1985), Weber (1995), Weber y Zamudio-Varela (1995), Weber (1996), Weber (2008). También de este periodo, destaca la Formación

Huizachal cuyos afloramientos se encuentran en Tamaulipas, Hidalgo, Veracruz y Puebla, y de los cuales se han descrito taxones fósiles que también se han reportado de la Formación Santa Clara, pero con una diversidad menor. Los fósiles de plantas que se han identificado corresponden a Bennettiales, pteridospermas y Coniferales, ejemplo de éstas son, *Pterophyllum fragile* Newberry, *Pterophyllum inaequale* Fontaine, *Pterophyllum longifolium* Brongniart, *Otozamites hespera* Wieland, *Otozamites reglei* (Brongniart) Saporta, *Ptilophyllum acutifolium* Morris, *Williamsonia netzahualcoyotlii* Wieland, *Stenopteris* sp. cf. *S. desmomera* Saporta, *Cephalotaxopsis carolinensis* Fontaine, y fragmentos de *Podozamites* sp. y de madera fósil (Mixon *et al.*, 1959; Silva-Pineda, 1963; Silva-Pineda, 1979). Aunque, Weber (1997) confirma que las rocas contenedoras de plantas de la Formación Huizachal en San Mateo-Tlahualompa, Hidalgo, no corresponden al Triásico, ya que la mayoría de los fósiles de plantas procedentes de esa localidad tienen un rango que va del Jurásico inferior al medio. Por otra parte, al sur del país, del Triásico superior, se han mencionado fósiles de vegetales del Rético en San José Ayuquila, Oaxaca en los que se han reconocido un número pequeño de filicales y cicadofitas (Maldonado-Koerdell, 1948). Sin embargo, Silva-Pineda (1978) en un trabajo realizado en estratos de esa región (Ayuquila, Oaxaca) y de Texcalapa, Puebla, describió una paleoflora constituida por Bennettiales, Nilssoniales, pteridospermas, Equisetales y helechos, que en concomitancia con estudios estratigráficos realizados en esa zona confirmaron una edad del Jurásico medio, mas no triásica como lo había indicado Maldonado-Koerdell (1948).

Del Jurásico existen muchos trabajos realizados de diferentes localidades y formaciones sobre todo del centro y sur del país, cuyos sedimentos tuvieron su deposición en una paleocuenca que comprendió parte de los estados de Oaxaca, Guerrero y Puebla. De hecho de esta región se han colectado plantas de una misma formación pero en diferentes sitios, lo que sugiere que estas unidades actualmente tienen grandes extensiones y edades muy similares. Sin embargo, también hay otras formaciones jurásicas de origen continental en otros estados de la Republica mexicana que a la fecha poca atención han recibido, por ejemplo, las capas del subsuelo de la región de Tampico, Tamaulipas (Flores, 1974). Silva-Pineda (1978b) menciona que las paleofloras más abundantes y diversas del Jurásico en México corresponden al Jurásico inferior y medio. Las formaciones del Jurásico inferior que contienen fósiles de plantas son la Formación Rosario (Oaxaca), Conglomerado Cualac (Oaxaca, Guerrero), Formación Huayacocotla (Veracruz, Hidalgo y Puebla) y una unidad no descrita formalmente en Huachinango, Puebla. De la Formación Rosario en el estado de Oaxaca, se ha descrito estructuras vegetativas de cicadofitas, en mayor número correspondientes a Bennettiales y en menor número a Cycadales, por mencionar algunas: *Anomozamites* sp. Schimper, *Cycadolepis mexicana* Wieland, *Otozamites hespera* Wieland, *Pseudecten lanei* Thomas, *Ptilophyllum* sp.

cf *P. acutifolium* Morris, *Pterophyllum rajmahalense* Morris, *Taeniopteris oaxacensis* Person y Delevoryas, *Zamites oaxacensis* (Wieland) Person y Delevoryas, *Zamites tribulosus* (Wieland) Person y Delevoryas, *Zamites lucerensis* (Wieland) Person y Delevoryas, *Zamites diquiyui* Person y Delevoryas, además, estructuras reproductivas, por ejemplo *Williamsonia netzahualcoyotlii* Wieland, y tallos aéreos de este mismo grupo; órganos foliares de Cordaitales, *Noeggerathiopsis hislopii* (Bunbury) Feistmantel y *Pelourdea* sp. Seward; un eje aéreo permineralizado de una conífera, *Araucarioxylon mexicanum* Wieland; y finalmente impresiones de hojas de una posible glossopteridal, *Mexiglossa varia* Delevoryas y Person (Wieland, 1914-1916; Silva-Pineda, 1970b; Delevoryas y Person, 1975; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1984; Silva-Pineda, 1990; Silva-Pineda y Arramberri, 1991; Velasco de León *et al.*, 2013). Respecto al Conglomerado Cualac también se han registrado órganos foliares y reproductivos de Bennettitales como: *Otozamites aguilerai* Wieland, *Otozamites graphicus* Schimper, *Zamites feneonis* Brongniart, *Zamites lucerensis*, *Zamites oaxacensis*, *Zamites tribulosus*, *Otozamites hespera*, *Otozamites mandelslohi* (Kurr) Brongniart, *Otozamites obtusus* (Lindley y Hutton) Brongniart, *Pterophyllum nathorstii* Schenk, *Pterophyllum munsteri* Presl., *Ptilophyllum acutifolium* Morris, *Ptilophyllum cutchense* Morris, *Williamsonia huitzilopochtlii* Wieland, *Williamsonia nathorstii* Wieland, *Williamsonia netzahualcoyotlii*; además coníferas, *Brachyphyllum* sp. (Brongniart) Harris; Cordaitales, *Pelourdea* sp.; ginkgofitas, *Sphenobaiera* sp. Florin y *Baiera* sp. Braun; y pteridorpermas, *Mexiglossa varia* (Silva-Pineda, 1970b; Silva-Pineda y González-Gallardo, 1988; Velasco de León *et al.*, 2013). Con respecto a la Formación Huayacocotla se han indicado fósiles de Bennettitales, por ejemplo, *Zamites* Brongniart, *Otozamites* Braund, *Ptilophyllum* Morris, *Pterophyllum* Brongniart y *Cycadolepis* Saporta; coníferas, *Podozamites* sp.; y filicales (Díaz 1916a; Ochoa-Camarillo *et al.*, 1998). Finalmente de la localidad Huachinango, Puebla, sin una unidad formal descrita, se han referido sólo fragmentos de *Otozamites* y un ejemplar de conífera descrita como *Cheirolepis schim(?)* (Díaz, 1916b), esta última reasignada a *Brachyphyllum* sp. por Weber (1980) (Silva-Pineda y González-Gallardo, 1988). Con respecto al Jurásico medio existen también varias formaciones con plantas fósiles, ejemplo de esas formaciones son la Formación Zorrillo, Formación Taberna, Formación Simón, Formación Otatera (estas cuatro formaciones con afloramientos principalmente en Oaxaca), Formación Tecomazúchil y Formación Otlaltepec, estas dos con afloramientos en Oaxaca y Puebla. De la Formación Zorrillo se han descrito o mencionado cicadofitas: *Nilssonina morrisiana* Morris, *Cycadolepis mexicana* Wieland, *Williamsonia cuauhtemoci* Wieland, *Anomozamites* sp. Schimper, *Otozamites* sp. cf. *O. hennoquei*, *Otozamites hespera* Wieland, *Otozamites aguilerai* Wieland, *Pseudoctenis* sp. Seward, *Pterophyllum spinosum* Person y Delevoryas, *Ptilophyllum* sp. cf *P. acutifolium* Morris,

*Taeniopteris oaxacensis* Person y Delevoryas, *Zamites oaxacensis*, *Zamites tribulosus*, *Zamites lucerensis*, *Zamites diquiyui*, *Williamsonia netzahualcoyotlii*, *Williamsonia huitzilopochtlii*, *Williamsonia oaxacensis* Delevoryas y Gould, *Williamsonia diquiyui* Delevoryas y Gould, tallos de williamsonias; pteridospermas: *Perezlaria oaxacensis* Delevoryas y Gould y *Mexiglossa varia*; y Cordaitales, *Noeggerathiopsis hislopii* y *Pelourdia* sp. (Silva-Pineda, 1970b; Delevoryas y Gould, 1971; Delevoryas y Gould, 1973; Delevoryas y Person, 1975; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda y Gonzales-Gallardo, 1984; Morales-Lara y Silva-Pineda, 1995-96). En contraste, la Formación Taberna tienen poco registros fósiles estrictamente conocidos puesto que la mayor parte de los trabajos que mencionan a esta unidad es con base en la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas donde destacan fósiles de Bennettitales que también han sido descritas de la Formación Rosario, Conglomerado Cualac y Zorrillo sensu stricto, por lo que ya no se mencionan, a excepción de *Anomozamites triangularis* (Nathorst) Pott y McLoughlin y *Anomozamites* sp. cf. *A. intermedium* Antevs, *Pelourdia* sp., *Noeggerathiopsis hislopi*, *Podozamites* sp. cf. *P. kidstoni* Etheridge, *Ginkgoites* sp. Seward, *Ginkgodium* sp. cf. *G. Nathorsti* Yokoyama, *Sphenobaiera* sp. cf. *S. argentinae* (Kurtz) Freguelli, *Baiera* (?), *Mexiglossa varia*, *Trigonocarpus oaxacensis* Wieland (?) y maderas indeterminables, los cuales son registros recientes (Silva-Pineda, 1970; Velasco de León *et al.*, 2013). De la Formación Simón sólo se han documentado semillas medulosáceas de tipo *Trigonocarpus* sp.(?), y escasas bennettitales, *Cycadolepis mexicana* Wieland, (Silva-Pineda, 1970). De la Formación Otatera también son pocos los fósiles de plantas que provienen de esta unidad, ya que sus depósitos refieren sedimentos de ambientes marinos principalmente (Silva-Pineda, 1970b). La Formación Tecomazúchil también contiene una flora fósil diversa, pero no marcadamente distinta a las de las formaciones que ya se mencionaron, los taxa fósiles registrados de ésta son: *Alethopteris branneri* White (pteridosperma medulosácea), *Sagenopteris goeppertiana* Zigno (caytonial), *Pelourdea* sp. (cordaital), *Taeniopteris orovillensis* Fontaine, *Nilssonia pterophylloides* Nathorst, *Otozamites hespera*, *Pterophyllum nathorsti* Schenk, *Ptilophyllum* cf. *P. acutifolium*, *Zamites oaxacensis*, *Zamites lucerensis*, *Zamites truncatus* Zeiller, *Weltrichia mixtequensis* Silva-Pineda *et al.*, *Weltrichia ayuquilana* Delevoryas, *Weltrichia microdigitata* Delevoryas, *Williamsonia oligosperma* Delevoryas, *Williamsonia netzahualcoyotlii* (Bennettitales), y *Mexiglossa varia*, como se mencionó antes posiblemente una glosopteridal (Silva-Pineda, 1969; Silva-Pineda, 1970b; Silva-Pineda, 1978b; Velasco de León, 1990; Delevoryas, 1991; Corona *et al.*, 1995; Silva-Pineda *et al.*, 2011; Velasco de León *et al.*, 2013). Finalmente, la Formación Otlaltepec, es otra unidad con plantas fósiles, sin embargo, son pocos los estudios que se han dedicado a la paleobotánica de esta formación y que han descrito detalladamente el material procedente de sus rocas, resultando únicamente trabajos

que mencionan algunos taxa que fueron identificados de forma desconocida, las cuales corresponden a algunas que ya han sido determinadas en otras formaciones del Jurásico medio del centro de México, por ejemplo: *Otozamites hespera*, *Pterophyllum* sp., *Williamsonia tlazolteotl* Wieland, *Zamites diquiuyi*, *Zamites lucerensis*, *Zamites oaxacensis*, *Zamites tribulosus*, *Zamites truncatus*, y un taxa de Cheirolepidiaceae, *Brachyphyllum* sp. (Velasco de León *et al.*, 2012; Velasco de León y Flores-Barragán, 2012). Es evidente que en todas las formaciones anteriores el grupo dominante de las macrofloras es el de las cicadofitas y secundariamente el de las Coníferales, Cordaitales, Ginkgofitas y Caytoniales, al igual que el otros grupos vegetales que no se mencionaron porque no pertenecen a las gimnospermas.

Del Jurásico superior son escasas las localidades con plantas fósiles, únicamente Weber (1972) mencionó la presencia de una rama de conífera mal preservada perteneciente a *Pagiophyllum* Heer de la Formación La Casita, cerca de Saltillo, Coahuila; y Silva-Pineda (1992) describió del sur de Veracruz dos fragmentos de gimnospermas correspondientes a *Otozamites* Braun de una sección llamada Arroyo El Plátano (Kimeridgiano), y *Podozamites* Braun, de otra sección conocida como El Edén (Titoniano); pero ambos ejemplares sin ser identificados detalladamente debido a su mala preservación.

Respecto al Cretácico, en el territorio mexicano los fósiles de gimnospermas parecen ser menos comunes, al igual que el de las pteridofitas, en tanto que aquellos de angiospermas son más frecuentes. Del Cretácico inferior, fueron mencionadas ramas de coníferas (sin identificar) en rocas, sin asignación estratigráfica, de una localidad en Huajuapán de León, Oaxaca por Ferrusquia-Villafranca y Comas-Rodríguez (1980); material que posteriormente Weber (1980) examinó y clasificó en *Pagiophyllum* Heer emend Harris. También de Oaxaca y de estratos que carecen de una asignación estratigráfica en el Cerro de la Virgen, en Tlaxiaco, Nathorst mencionó una cheirolepidacea, *Pseudofrenelopsis* Nathorst emend. Watson y dos cupresáceas, *Sequoia* sp. cf. *S. ambigua* Heer, y *S.* sp. cf. *S. reichenbachii* (Geinitz) Heer (Felix y Nathorst, 1899 en Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014). Por otro lado, de la Formación Tlayúa, en Puebla, Applegate *et al.* (1984; 2006) reportaron órganos vegetativos con afinidades a los siguientes géneros fósiles: *Zamites* Brongniart, *Araucaria* de Jussieu, *Frenelopsis* Schenk y *Brachyphyllum* Brongniart, así como fragmentos de madera permineralizada. De la Formación Cerro de la Vieja en el estado de Colima, en depósitos sin asignación estratigráfica pero posiblemente del Albiano, Angermann (1907) reportó dos gimnospermas, *Taxodium* Richard y *Frenelopsis* Schenk; sin embargo, Weber (1980) revisando ese mismo material sólo determinó el género *Brachyphyllum* Brongniart y posiblemente *Podozamites* Braun (Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014). También del Cretácico inferior pero de la Formación Sierra Madre, en la localidad de



El Chango, Chiapas, se ha descrito un cono polínico, un cono ovulado, y diferentes tipos de ramas de coníferas, dos de ellos relacionados tentativamente a Pinaceae (Huerta-Vergara *et al.*, 2013), y otros tres estrechamente relacionadas a Cupressaceae (González-Ramírez *et al.*, 2013).

En cuanto al Cretácico superior, sobresale la Formación Olmos (Maastrichtiano) en Coahuila, de la cual se han descrito e identificado escamas de un cono ovulado asociadas a ramas de una conífera, clasificadas como *Aachenia knoblochi* Weber (Weber, 1975) y un cono polínico, *Kobalostrobus olmosensis* Serlin, Delevoryas & Weber que posiblemente está relacionado al cono ovulado antes mencionado y quizá ambos a la familia Pinaceae (Serlín *et al.*, 1980), además, *Raritania* sp. cf. *R. gracilis* (Newberry) Hollick y Jeffrey, *Brachyphyllum macrocarpum* Berry, *Sequoia cuneata* Newberry y *Geinitzia* sp. Endlicher (Weber, 1980) y maderas permineralizadas pertenecientes a *Dadoxylon* Endlicher (Weber, 1972). También del Cretácico superior, en Esqueda, Sonora (Grupo Cabullona) se han descrito ejemplares de ramas con hojas aciculares y escuamiformes, de las cuales se han realizado observaciones anatómicas que sugieren relación a la familia Pinaceae, de igual modo un cono ovulado que se encontró asociado a las ramas antes referidas (Huerta-Vergara *et al.*, 2013; Huerta Vergara, 2014), además, conos en conexión orgánica con ramas que recientemente han sido descritos por Huerta-Vergara y Cevallos-Ferriz (2015) cuya morfología sugiere una relación estrecha con la familia Cheirolepidiaceae (Huerta-Vergara y Cevallos-Ferriz, 2015).

Del Cenozoico únicamente se tienen registros de maderas silificadas correspondientes al Mioceno de Tlaxcala, las cuales se mencionarán más adelante en los estudios previos y a un reporte de hojas escuamiformes (*Juniperus*) en la Formación Atotonilco El Grande (Plioceno) en Hidalgo (Arellano-Gil *et al.*, 2005).

### **Anatomía de la madera de gimnospermas**

El xilema secundario (madera) en las gimnospermas, al igual que en las angiospermas, es producido por el cambium vascular, un meristemo lateral que se desarrolla en tallos, raíces y ramas, tiempo después del crecimiento primario (Beck, 2005). Particularmente, la madera de las gimnospermas tiene una cantidad menor de tipos celulares en comparación con la madera de las angiospermas, es por esto que su estructura es más homogénea (Fig. 1). Los caracteres que la distinguen es la ausencia de vasos (excepto gnetales cuyos vasos tienen un origen distinto al de las angiospermas), la cantidad menor de parénquima, sobre todo de tipo axial, y radios uniseriados (Esau, 1976).

La estructura de este tipo de xilema secundario al igual que el de las angiospermas está constituido por un sistema axial de células orientadas longitudinalmente derivadas de iniciales fusiformes del cambium vascular y por un sistema radial que consiste de células orientadas horizontalmente derivadas de las iniciales radiales del cambium vascular (Fig.1). El sistema axial está representado por traqueidas axiales y parénquima axial, y el sistema radial por parénquima radial y traqueidas transversales, aunque el parénquima axial y las traqueidas transversales no siempre están presentes en la estructura de todas las especies de gimnospermas. Algunas especies también desarrollan canales resiníferos como parte de los dos sistemas (Beck, 2005; Evert, 2006).

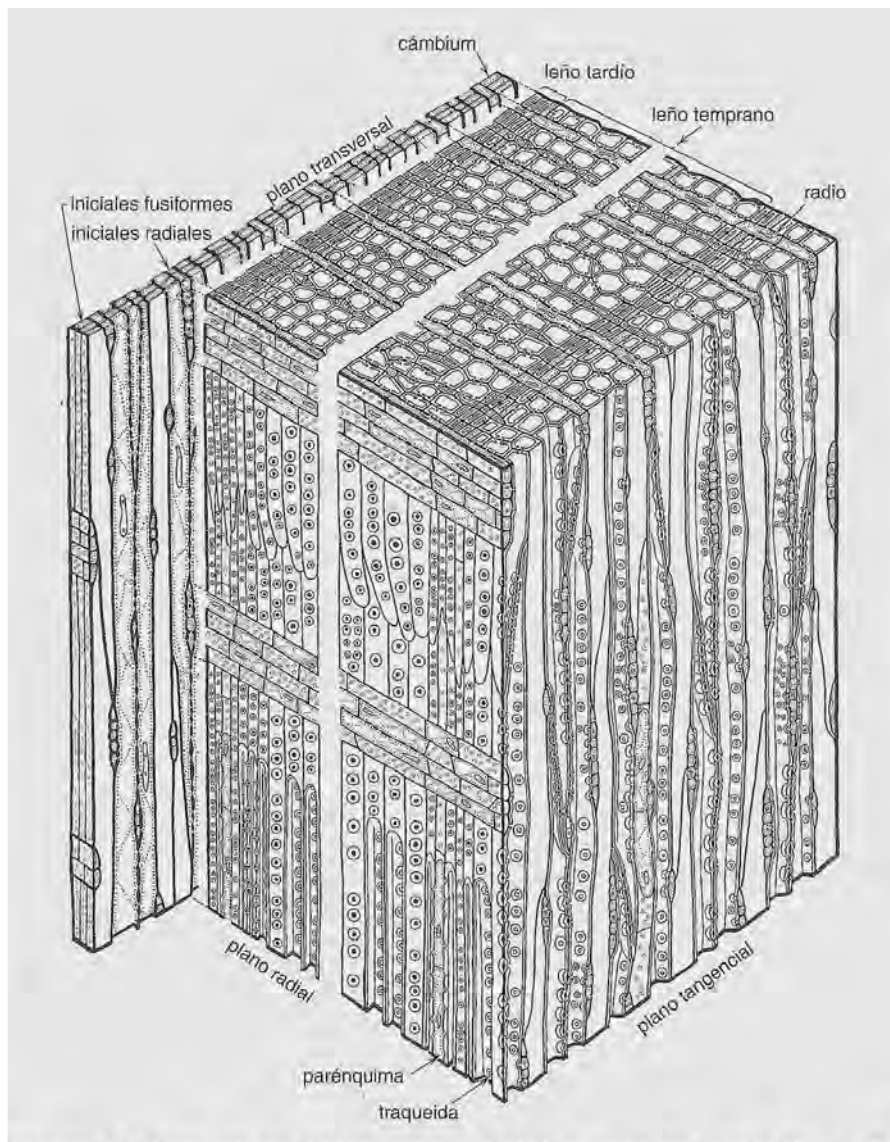


Figura 1. Estructura tridimensional del cambium vascular y del xilema secundario de una especie de conífera. Tomado de Evert (2006).

Las traqueidas son células alargadas con extremos cuneados, sin protoplasto y con paredes lignificadas, su principal función es la conducción de agua y minerales (Beck, 2005).

Estas células se caracterizan por tener contornos circulares, cuadrangulares o poligonales en sección transversal y por estar interconectadas por pares de punteaduras areoladas en las paredes radiales y tangenciales, aunque en las segundas de forma más esporádica y sobre todo restringidas a las traqueidas de etapa tardía (Esau, 1976). La disposición de las punteaduras areoladas sobre las paredes de las traqueidas varía en cada especie, pueden ser opuestas y/o alternas y separadas y/o contiguas; arregladas en una, dos, o más series (IAWA, 2004). Otra característica de las punteaduras es la forma de sus contornos, la cual puede ser de redondeada a poligonal, dependiendo de cada taxón. Los atributos de las punteaduras areoladas principalmente son las características más relevantes de las traqueidas, no obstante, estas células pueden presentar otros atributos poco frecuentes pero no por eso menos importantes, pues el conjunto de estos caracteres es lo que realmente lleva a una mejor identificación. Ejemplo de estas características son las barras de Sanio o también llamadas crásulas (engrosamientos de la lámina media y la pared primaria entre las punteaduras areoladas), trabéculas (engrosamientos que atraviesan el lumen de las traqueidas desde una pared tangencial a otra), engrosamientos espiralados (engrosamientos de las paredes secundarias a lo largo de las traqueidas con forma helicoidal o en espiral), engrosamientos callitroides, (engrosamientos de las paredes secundarias en forma de barras que cruzan las punteaduras areoladas), contenidos resinosos, (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004) y tilides, protusiones de las células del parénquima radial hacia las traqueidas a través de las punteaduras que existen entre estos tipos celulares (Esau, 1976; Chrysler 1908). Las traqueidas axiales son el tipo celular más abundante en la madera de las gimnospermas, constituyendo aproximadamente el 90% (García *et al.*, 2002).

El parénquima axial o longitudinal son células vivas que su principal función es almacenar metabolitos, por lo que estas células normalmente tienen contenidos oscuros (Beck, 2005). La distribución que tienen estas células no es la misma en todas las especies, pues pueden tener una distribución irregular entre las diferentes temporadas de crecimiento (difuso) o en bandas tangenciales, ya sea sobre la madera de la etapa tardía (terminal o limítrofe) o en ambas (metatraqueal) (García *et al.*, 2002). La distribución de estas células algunas veces no es estricta, hay especies que pueden presentar una combinación de las distribuciones anteriormente mencionadas. Estas células tienen normalmente paredes lisas, sin embargo, algunas llegan a presentar paredes con engrosamientos en forma de perlas (nódulos) o punteaduras simples, además, aunque menos ocurrente punteaduras simples en sus paredes radiales y/o tangenciales (Greguss, 1955).

Los radios están constituidos únicamente por células de parénquima y esporádicamente por células de parénquima y traqueidas radiales (Esau, 1976). Las células de parénquima radial se caracterizan por tener forma rectangular y protoplastos vivos en la albura (parte activa de la madera) y contenidos resinosos en el duramen (parte de la madera donde las células están muertas), cristales y hendiduras radiales (depresiones en las paredes horizontales en su unión de éstas con las paredes tangenciales), además, paredes horizontales y tangenciales lisas, punteadas, engrosadas y/o nóduladas (Beck, 2005; García et al., 2002; IAWA, 2004). En corte tangencial estas células tienen contornos que varían en forma, pueden tener contornos circulares, ovalados, triangulares, cuadrados o poligonales. Las traqueidas radiales, al igual que las traqueidas axiales, tienen paredes lignificadas y por ende punteaduras areoladas a lo largo de ellas, cuya función es también transportar agua pero en sentido horizontal (Esau, 1976, Beck, 2005). Estas células pueden poseer engrosamientos helicoidales, dentados o reticulados (IAWA, 2004). La distribución dentro de los radios, es poco variable, pueden estar en los extremos de los radios (traqueidas marginales) o intercaladas entre las células del parénquima radial (traqueidas alternas o diseminadas) (García et al., 2002). En corte tangencial los radios, generalmente son uniseriados (Esau, 1976), pero son pocas las especies que llegan a tener radios parcialmente biseriados, biseriados o multiseriados (Greguss, 1955), este último carácter común cuando los radios están constituidos por canales resiníferos radiales.

Los canales resiníferos (ductos resiníferos o canales intercelulares) son espacios intercelulares normalmente redondeados (orientados en sentido axial o radial) revestidos por células epiteliales (Esau, 1976). La función que tienen estas células es secretar productos secundarios al interior de estos espacios con la función especulativa de proteger a las plantas en respuesta a factores físicos o biológicos (Beck, 2005). Éstas se clasifican en dos tipos: células con paredes delgadas y células con paredes gruesas (García et al., 2002; IAWA, 2004). Por otro, los conductos se ordenan en canales resiníferos normales o fisiológicos y canales resiníferos traumáticos (Barefoot y Hankins, 1982). Los canales normales se caracterizan por ser alargados y por presentarse de manera constante y de forma solitaria en la madera, mientras que los traumáticos se distinguen por tener diámetros más grandes, contornos irregulares y distribución esporádica en bandas tangenciales (Barefoot y Hankins, 1982). Los canales resiníferos normales y traumáticos están restringidos sobre todo a especies de Pinaceae (IAWA, 2004).

Las regiones donde convergen las paredes de las traqueidas axiales y las células radiales son conocidas como campos de cruce, en estas zonas existen punteaduras conocidas

como punteaduras de los campos de cruce que se encargan de comunicar a estos dos tipos celulares (Beck, 2005). Debido a la particularidad que tienen estas punteaduras normalmente tienen valor sistémico alto. En la literatura estas punteaduras han sido clasificadas de siete a nueve tipos diferentes, esto de acuerdo a la forma y a la distribución que presentan en los campos de cruce. Los tipos reconocidos son: tipo cupresóide, tipo podocarpoide (actualmente incluido en el tipo cupresóide), tipo araucarioide, tipo taxodioide, tipo dacrydioide (también conocido como tipo circoporoide), tipo ventana (o tipo fenestroide), tipo pinoide, tipo piceoide y tipo phyllocladoide. Las punteaduras cupresoides se caracterizan por tener aberturas elípticas incluidas dentro de los bordes de las punteaduras, con su eje más largo en una posición que varía de vertical a horizontal y por tener una disposición separada dentro de los campos de cruce (Apéndice 1.D) (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; IAWA, 2004). Las punteaduras tipo podocarpoide son en sí de tipo cupresóide, pero más grandes y con una a dos punteaduras por campo de cruce (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; Philippe y Bamford, 2008). Las punteaduras araucarioides son parecidas a aquellas de tipo cupresóide, sin embargo, se distinguen por ser más numerosas en los campos de cruce y por tener una disposición alterna y apiñada, por lo que a veces sus contornos tienen apariencia poligonal (Apéndice 1.F) (Phillips, 1941; Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Las punteaduras taxodioides son grandes, de circulares a ovaladas, con aberturas que exceden la amplitud de los bordes en la parte más ancha de las punteaduras y con una disposición de una a tres filas en los campos de cruce. (Apéndice 1.E) (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Las punteaduras dacrydioides se caracterizan por ser grandes y circulares, usualmente sin bordes y con una a dos punteaduras por campo (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). Las punteaduras tipo ventana son punteaduras grandes aparentemente simples que ocupan casi todo el campo de cruce, con forma cuadrada o rectangular y con una a máximo dos punteaduras por campo (Apéndice 1.A) (Phillips, 1941; Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Las punteaduras pinoides se distinguen por tener forma irregular y tamaño variable dependiendo del número de éstas por campo de cruce (comúnmente tres o más) además, por ser punteaduras simples o con bordes reducidos (Apéndice 1.B) (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Las punteaduras piceoides se reconocen por ser relativamente pequeñas y tener aberturas estrechas y extendidas generalmente más allá de los bordes de las mismas (Apéndice 1.C) (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Finalmente, las punteaduras tipo phyllocladoide se parecen a las punteaduras tipo ventana, sin embargo, se caracterizan por tener extremos puntiagudos a

subpuntiagudos (Philippe y Bamford, 2008), cabe mencionar que este tipo punteaduras al igual que las de tipo circoporoide y podocarpoide son más frecuentes en maderas fósiles.

Los anillos de crecimiento son incrementos celulares sucesivos producidos por la actividad periódica del cambium vascular (Esau, 1976). Un anillo de crecimiento se conforma por una etapa de crecimiento temprana, conocida también como madera de primavera, y una etapa de crecimiento tardía, también referida como madera de verano (Beck, 2005). Las células que son producidas en la etapa temprana de la madera tienen diámetros más grandes y paredes celulares más delgadas, mientras que las células que son producidas en la etapa tardía tienen diámetros más pequeños y paredes más gruesas. Eso se debe a que las células de la etapa temprana son producidas cuando las condiciones son favorables, es decir, hay disponibilidad de recursos para su crecimiento, mientras que en la etapa tardía por las condiciones adversas en verano e invierno, el cambium vascular disminuye su actividad produciendo una cantidad menor de células y células de diámetros más pequeños (Beck, 2009). La zona en donde se observa el cambio de una etapa a otra recibe el nombre de zona de transición (García *et al.*, 2002). Dependiendo de la transición que tengan los anillos de crecimiento (inconspicua, gradual o abrupta) se conocen tipos de anillos de crecimiento: anillos diferenciados y anillos indiferenciados (García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Los primeros se caracterizan por tener transiciones abruptas o graduales, en tanto que los segundos por poseer transiciones inconspicuas. Un anillo anual normalmente se produce en especies que crecen en regiones templadas, sin embargo, hay especies tropicales que carecen por completo de anillos de crecimiento, ya que la actividad del cambium vascular difícilmente cesa (Beck, 2005). Existen también anillos adicionales denominados falsos cuya su presencia se debe a factores ambientales, por ejemplo, sequías, incendios, daños por insectos u hongos (Beck, 2005; Revert, 2008). Los anillos de crecimiento empleados para identificación de especies a través de la madera son poco diagnósticos debido a que su presencia se encuentra influenciada más por factores ambientales que por factores genéticos.

## **2. ESTUDIOS PREVIOS**

La primera madera fósil de gimnosperma que se describió a nivel anatómico fue la que Wieland (1914-1916) identificó entre muchos fósiles de plantas de la Formación Rosario (Jurásico inferior-medio) en la Mixteca Alta en Oaxaca. Esta madera fue descrita con una estructura tipo araucarioide por lo que fue asignada al género *Araucarioxylon* Kraus bajo una taxa nuevo, *A. mexicanum*, misma que Person y Delevoryas (1982) revisaron mucho tiempo después y confirmaron su clasificación, aunque con reservas debido a que no pudieron revisar todo el material tipo. Posteriormente, Pantoja-Alor (1959) recolectó maderas en Huétamo, Michoacán

de la Formación Mal Paso (Cretácico inferior) identificando únicamente ejemplares del tipo *Araucarioxylon* Kraus. Después, Cevallos-Ferriz (1992) describió la estructura anatómica de ocho maderas del norte de México, una del Cretácico inferior de Lampazos, Sonora y siete maderas del Cretácico superior de la Formación Olmos en Coahuila. La madera de Sonora fue identificada como un representante de *Brachyoxylon* Jeffrey, mientras que las maderas de Coahuila, por presentar atributos semejantes de Podocarpaceae y de la ex familia Taxodiaceae, fueron asignadas respectivamente a *Podocarpoxyylon* Gothan y *Taxodioxyylon* Harting em. Gothan. Otro trabajo es el de Andrade (2003) en el que describió además de fósiles de vertebrados y palinomorfos fósiles, una madera de conífera de la Formación Javelina (Maastrichtiano-Daniano) en Altares, Chihuahua, asignada a *Podocarpoxyylon* Gothan. Un año después Castañeda (2004) de estratos pertenecientes al Bloque Tlaxcala (Mioceno) en el estado de Tlaxcala, describió e identificó junto con maderas de angiospermas dos maderas de coníferas, *Podocarpus mexicanoxyylon* (Podocarpaceae) y *Taxus olveraii* (Taxaceae). Luego, Ortega Chávez y Velasco de León (2012) describieron una madera con características similares de Pinaceae de la Formación Tecomazuchil (Jurásico medio) en el Partideño, Oaxaca, pero a la fecha más información sobre este registro se desconoce. De la misma localidad y formación, Ortega (2013) describió dos taxa fósiles de coníferas, uno con características de Araucariaceae y otro con atributos de Podocarpaceae, el primero relacionado con *Araucarioxyon* y *Agathoxyylon*, mientras que el segundo con *Podocarpoxyylon* y *Phyllocladoxyylon*, sin embargo, ninguno de los ejemplares fue asignado a nivel específico. El último estudio realizado sobre maderas gimnospermas es el de Grajeda (2015) en el que describió siete maderas, dos maderas procedentes de la Formación Otlaltepec (Jurásico medio), Oaxaca, con una estructura tipo araucarioide; y cinco de la Formación Magdalena (Cretácico inferior) en Puebla, también con una estructura tipo araucarioide, pero únicamente estas últimas relacionadas a *Agathoxyylon* y *Araucarioxyylon*, ya que sus caracteres fueron más conspicuos.

### 3. JUSTIFICACIÓN

El xilema secundario es un tejido con probabilidades altas de fosilizar debido a la dureza y resistencia que posee en comparación con la de otros tejidos u órganos vegetales. Por lo tanto, las maderas son de los fósiles de plantas que frecuentemente fosilizan y se descubren en depósitos sedimentarios. Particularmente las maderas que se conservan como permineralizaciones comúnmente preservan los tipos celulares que la constituyeron y los caracteres anatómicos que éstos tuvieron.

Dado que los elementos celulares que conforman al xilema secundario reflejan las relaciones filogenéticas entre las especies leñosas, esto ha permitido el reconocimiento de

taxones mediante el estudio comparativo de este tejido, pues el xilema secundario de aquellas especies que comparten un ancestro común tienen características similares.

En México los estudios de maderas fósiles de gimnospermas son pocos, es por ello que este trabajo pretende documentar a través de este tipo de fósiles parte de las especies que constituyeron la vegetación del Mesozoico y Cenozoico de México, para así contribuir al conocimiento de la conformación florística e historia de las comunidades vegetales que se han desarrollado en esta zona geográfica, así como la historia de las gimnospermas en territorio mexicano.

#### **4. OBJETIVO**

El propósito de este estudio es la identificación taxonómica de 32 fragmentos de madera fósil provenientes de seis localidades de México (ver en Material y Método), con base en la descripción de su anatomía y mediante su comparación con maderas actuales y fósiles.

#### **5. HIPÓTESIS**

1. México es un país considerado megadiverso partiendo de lo anterior se espera que el presente trabajo evidencie una alta paleodiversidad de plantas leñosas en el Jurásico, Cretácico, Paleoceno y Mioceno, y que de algún modo se relacione con la biodiversidad actual.
2. Debido a la estructura que poseen los ejemplares fósiles, al revisarlos a simple vista, se asume que su anatomía estará relacionada con la de las gimnospermas, sobre todo aquellas que provienen de estratos jurásicos y cretácicos, pues el auge de esas plantas ocurrió durante el Mesozoico.
3. En el caso de las maderas fósiles provenientes de la Formación Rosario (Jurásico inferior-medio) se espera que estén relacionadas taxónomicamente con los fósiles de gimnospermas que anteriormente han sido descritos de esa localidad.
4. Con respecto a las maderas procedentes de rocas cenozoicas se espera que presenten mayor relación taxonómica con la madera de especies que actualmente crecen y se distribuyen de forma natural en México.

#### **6. MATERIAL Y MÉTODO**

Las maderas fósiles estudiadas en este trabajo provienen de 6 localidades de México: Rosario Nuevo, Oaxaca; Porvenir Jericó, Chiapas; San Juan Raya, Puebla; Fronteras, Sonora; Cuenca de Parras, Coahuila y Cuenca de Tecolotlán, Jalisco. Únicamente las maderas de Chiapas fueron recolectadas por el autor y alumnos del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de



Geología, UNAM en dos salidas de campo realizadas entre 2012-2013. Las maderas de Oaxaca fueron tomadas de la colección del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM y el resto del material fue proporcionado por investigadores u otras personas que se mencionarán más abajo.

## Localidades

### Localidad 1. Rosario Nuevo, Oaxaca

Esta localidad fosilífera está ubicada al sur del Municipio de Tezoatlán de Segura y Luna, en el poblado del Rosario Nuevo, Oaxaca (Fig.2). El material fósil consistió en cuatro maderas permineralizadas de la Colección del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología-UNAM que fueron recolectadas anteriormente por investigadores del Instituto de Geología en estratos que afloran en las inmediaciones del poblado antes mencionado y que pertenecen a la Formación Rosario. La buena conservación de la mayoría de este material fue la razón principal para estudiarlas.

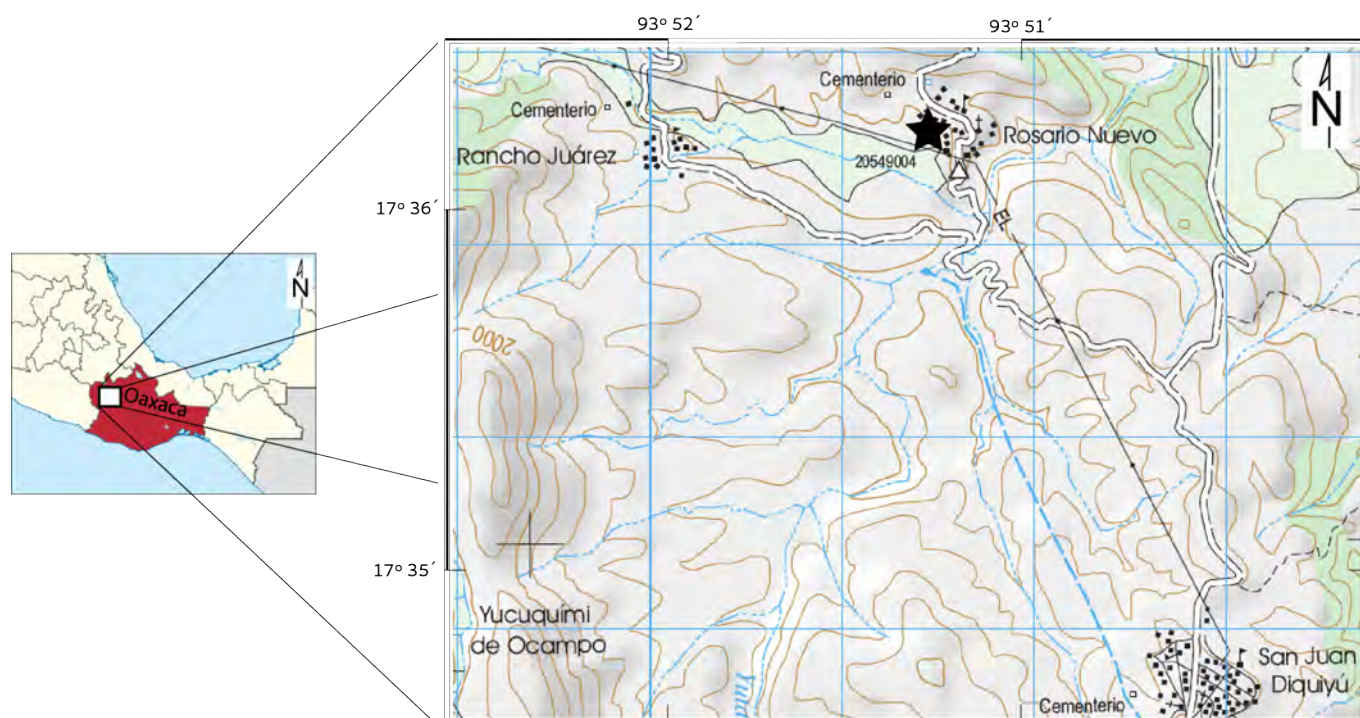


Figura 2. Mapa que muestra la localidad del Rosario Nuevo (estrella), al norte de San Juan Diquiyú y Yucuquími. Tomado de carta topográfica INEGI Tezoatlán de Segura y Luna 2001, clave E14D24, escala 1:50 000.

## Formación Rosario

Esta formación corresponde a un depósito continental que primeramente fue nombrada como “Facies sur” por Erben (1954). Posteriormente Erben (1956a en Gonzáles, 1985) cambió ese nombre a la Formación Rosario. Los afloramientos que tienen esta formación se encuentran en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco, Oaxaca (Velasco de León *et al.*, 2013) en las inmediaciones del pueblo Rosario Nuevo.

La situación estratigráfica de la Formación Rosario varía de acuerdo a los autores que la han estudiado, por ejemplo, Erben (1954a y 1954b) y Morán-Zenteno *et al.* (1993) la han considerado como una sola unidad, mientras que otros como Jiménez (2004) y Rueda-Gaxiola y De Anda-García (2011) han sugerido dividirla en dos formaciones: Formación Rosario (parte inferior) y Formación Conglomerado Prieto (parte superior). La parte inferior de esta unidad sobreyace en discordancia a la unidad Diquiyú, mientras que la parte superior subyace en contacto transicional al Conglomerado Cualac (Morán-Zenteno *et al.*, 1993), también conocido como Formación Cuarcítia Cualac (Jiménez, 2004; Rueda-Gaxiola y De Anda-García, 2011).

La Formación Rosario tiene un espesor que varía de 50 m a 120 m (Erben, 1956b en Gonzáles, 1985). Su litología consiste en arenisca gris, café rojiza y café amarillenta, de grano fino a medio y de estratificación delgada y media; limolita del mismo color y con estratificación delgada; lutitas y lodolitas negras carbonosas con vetas de carbón y lignito; lutita amarillenta, café o gris, a veces con concreciones calcáreas y algo limoníticas de color café amarillento (Silva-Pineda, 1970), además conglomerados locales color café negruzco a gris sin estratificación (Fig. 3). De acuerdo a Morán-Zenteno *et al.* (1993) y Jiménez (2004) la litología de esta formación indica un ambiente de depósito fluvial con llanuras de inundación.

Esta formación se caracteriza por contener en varios niveles fósiles de plantas como lo son impresiones de Cycadales, Bennettitales, pteridospermas y Filicales, y maderas permineralizadas de coníferas (raras), las cuales han sido estudiadas taxonómicamente por varios autores (p. ej. Wieland, 1914-1916; Silva-Pineda, 1978a; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1984; Arramberry Reyna y Silva-Pineda, 1987), para más información consultar en introducción. La edad que se le ha atribuido a la unidad Rosario va del Toarciano (Jurásico inferior) para la parte inferior y Jurásico medio para la parte de en medio y superior, esto con base en la flora que contiene, pues ésta fue relacionada con aquellas de Yorkshire, Inglaterra y de Suabia, Alemania (Erben, 1956b; Gonzáles, 1985).

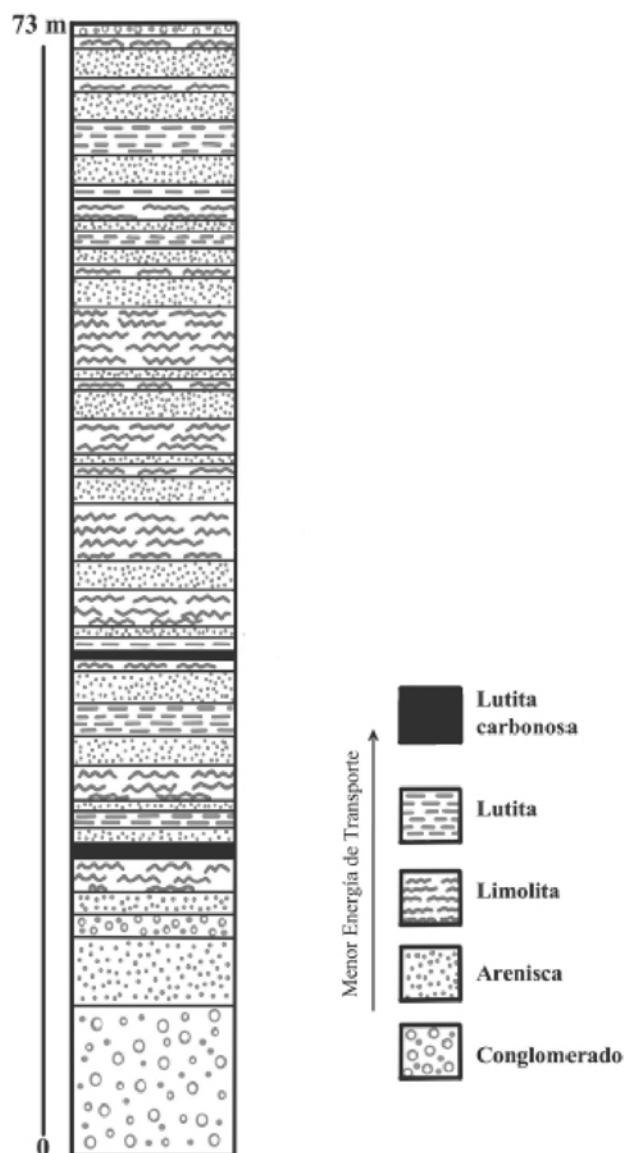


Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Rosario. Tomado y modificado de Velasco de León et al. (2013).

## Localidad 2. Porvenir Jericó, Chiapas.

Esta localidad se encuentra al sur del poblado Porvenir Jericó, en el Municipio Villa Corzo en Chiapas, en las siguientes coordenadas: 16° 15' 37" N y 92° 56' 27" W. El material fósil consistió en 22 maderas silificadas recolectadas por el autor y estudiantes del Laboratorio de Paleobotánica del IGL, UNAM en dos salidas de campo, una en julio 2012 y otra en diciembre 2013.

El estrato contenedor de las maderas fósiles se encuentra aflorando en la zona de inundación del brazo noroeste de la presa Belisario Domínguez (La Angostura) (Fig.4). Éste se encuentra constituido básicamente por areniscas ricas en cuarzo con granulometría de gruesa

a mediana y de color amarillo y rosa. En sus inmediaciones hay estratos de conglomerados, lutitas y otros de areniscas que al igual que el estrato contenedor de las maderas fósiles constituyen a la Formación Todos Santos.

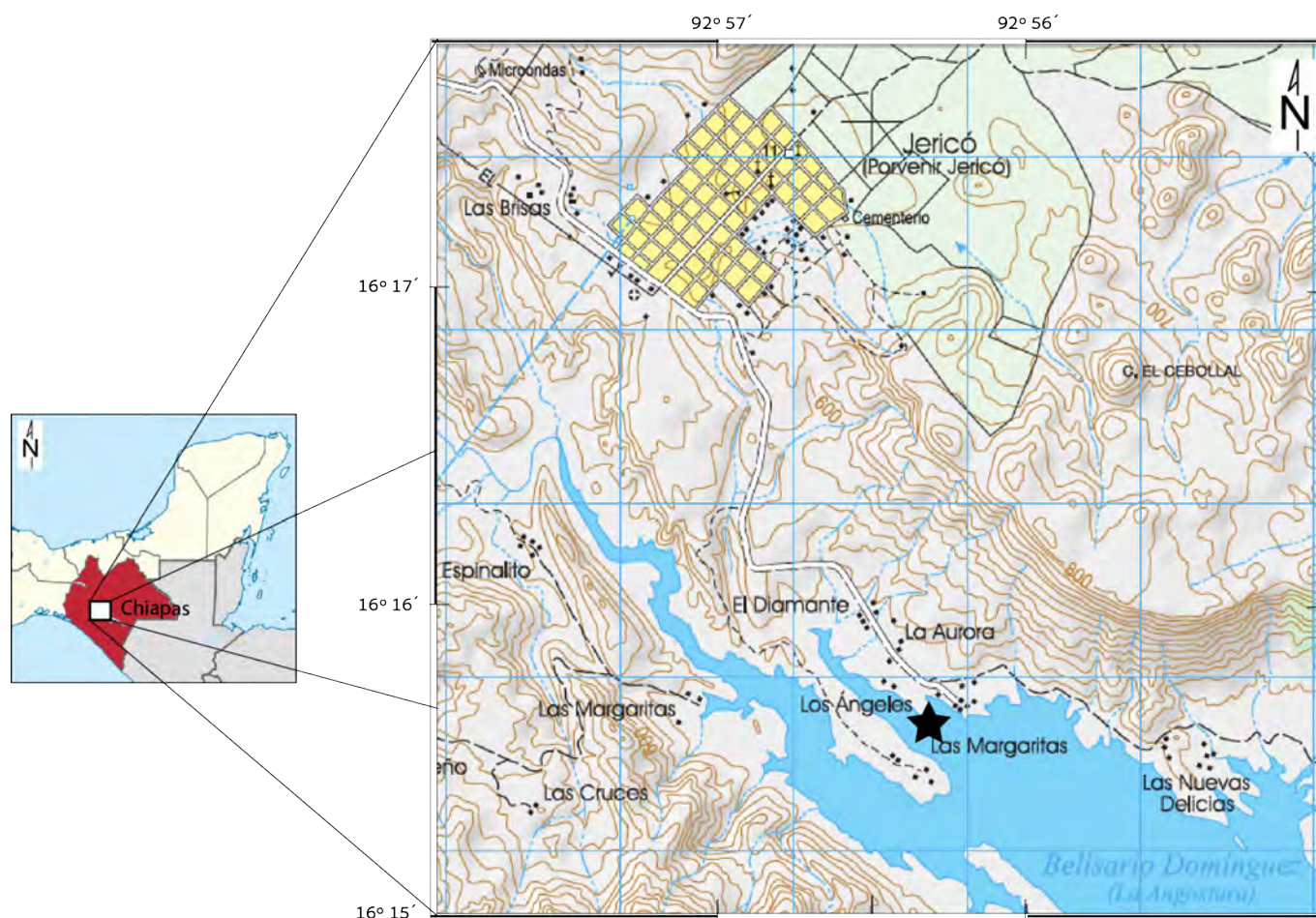


Figura 4. Mapa que muestra el sitio de colecta (estrella) al sur de Porvenir Jericó. Tomado de carta topográfica INEGI Presa Belisario Domínguez 2001, clave E15D71, escala 1:50 000.

### Formación Todos Santos

La Formación Todos Santos, también conocida como Lechos Rojos, fue definida por Sapper en Guatemala (Sánchez-Montes de Oca, 1969). En México esta Formación se encuentra aflorando en una banda delgada (dirección noroeste-sureste) desde el norte de Oaxaca hasta la frontera con Guatemala. En Chiapas sus afloramientos se encuentran en las inmediaciones de Cintalapa, Porvenir Jericó y la región del Chicomuselo, sin embargo, continúan más allá de la frontera con Guatemala (Godínez, 2009).

Cerca de la Presa Belisario Domínguez dicha formación se encuentra sobreyaciendo discordantemente rocas del Pérmico-Triásico, Paleozoico y Proterozoico del Macizo de Chiapas, a la Formación La Silla (Jurásico inferior-superior) y hacia la región del Chicomuselo

estratos del Paleozoico superior; y por otro lado subyaciendo a la Formación San Ricardo que data del Jurásico superior (Kimmeridgiano-Titotiano) y ésta a su vez por estratos correspondientes a la Formación Sierra Madre del Cretácico inferior (Anderson *et al.*, 1973; Castro-Mora *et al.*, 1975; Godínez-Urban *et al.* 2011).

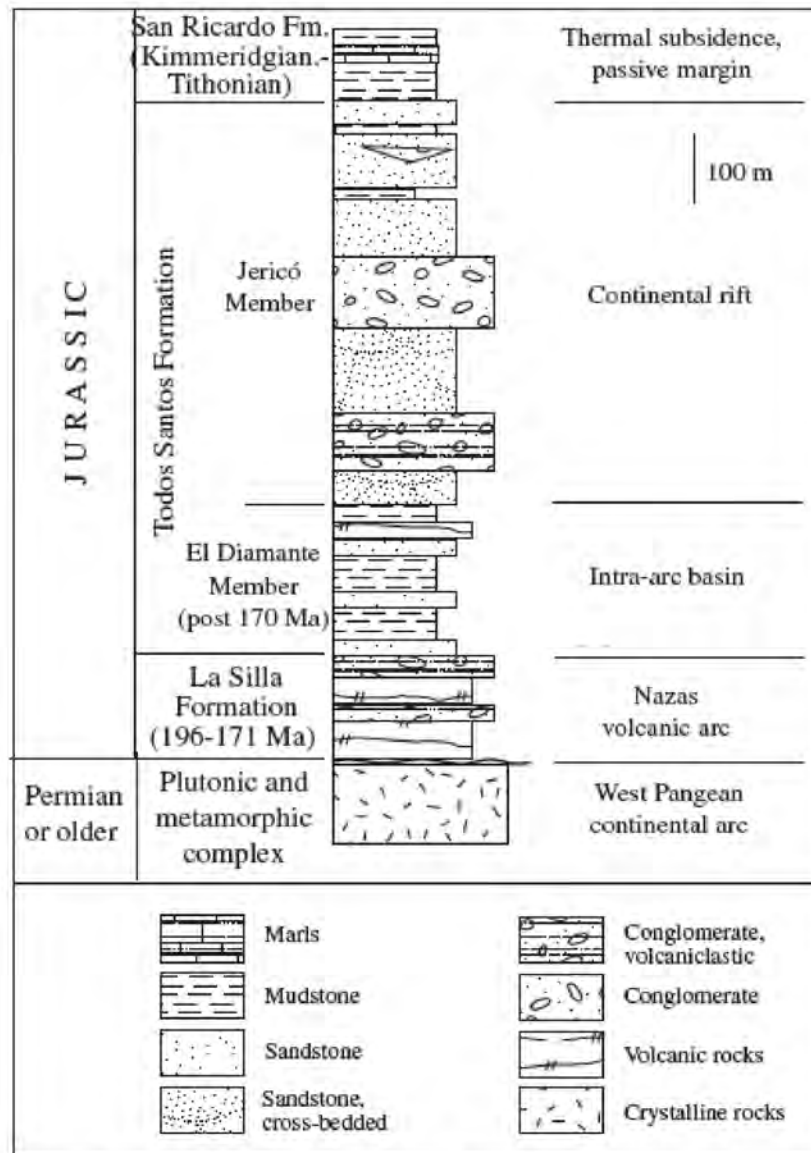


Figura 5. Columna estratigráfica del centro-oeste de Chiapas. Tomado de Godínez-Urban *et al.* (2011).

De acuerdo a Godínez-Urban *et al.* (2011) la Formación Todos Santos se subdivide en dos Miembros, de base a techo: Miembro El Diamante y Miembro Jericó (Fig. 5). El primero constituido por areniscas fluviales, lutitas y un conglomerado menor que contiene detritos volcánico-líticos, además flujos de lava adesítico-basálticos; mientras que el segundo por bancos grandes de arena arcósica y varios intervalos de conglomerados y areniscas guijarrosas. Ambos representando depósitos de abanicos aluviales, sistemas fluviales o

ambientes lacustres continentales, cuya deposición tuvo lugar en una paleotopografía irregular de pilares y cuencas desarrolladas por un ambiente tectónico extensional (Meneses, 1985).

La edad de esta formación ha sido discutida en varias ocasiones debido a que varía conforme se extiende, algunos autores (p. ej. Sapper, 1899 en Böse, 1905; Müllerried, 1957; Richards, 1963, Clemons y Burkart; 1969; Sánchez Montes de Oca, 1969; Viniegra, 1971; Anderson *et al.*, 1973; Silva-Pineda, 1979; Meneses-Rocha, 1985; Blair 1987 y 1988; De la Rosa *et al.*, 1989) le han asignado una edad que va del Triásico superior al Cretácico inferior (Neocomiano), sin embargo, estudios que han datado rocas volcánicas de su base (Castro-Mora *et al.*, 1975) y de la Formación la Silla y el Miembro el Diamante (Godínez Urban, 2009; Godínez-Urban *et al.* 2011) le han asignando una edad de  $170 \pm 3$  a  $148 \pm 6$  Ma ubicándola entre el Jurásico medio y superior.

De esta formación no existen estudios paleobotánicos formales, sólo Müllerried (1937; 1957) de la parte inferior reportó fósiles de plantas continentales como hojas carbonizadas, ramas y trozos de madera silificada, mientras que Blair (1987) menciona la presencia de troncos de coníferas calcificados, carbonizados y silificados con dimensiones de hasta 20 cm de diámetro y 3 m de longitud, en lo que denominó Facies Association A.

### **Localidad 3. San Juan Raya, Puebla**

Esta localidad se encuentra en el Municipio de Tehuacán, Puebla, en las inmediaciones del pueblo San Juan Raya. El material fósil consistió en tres maderas fósiles que fueron proporcionadas por habitantes de San Juan Raya en 2014 con el permiso de las autoridades del Museo Paleontológico San Juan Raya. La ubicación geográfica precisa de estos ejemplares no se conoce, sin embargo, por comunicación personal de algunos pobladores que han hallado maderas fósiles en las inmediaciones de este pueblo, son fósiles que no se encuentran raramente en sedimentos de esta región.

### **Formación San Juan Raya**

La Formación San Juan Raya fue propuesta por Aguilera en 1906, sin embargo, él incluyó como parte de ella otras unidades que actualmente son reconocidas como independientes, por ejemplo la Formación Zapotitlán y la Formación Tehuacán. Posteriormente Calderón-García (1956) restringió más estratigráficamente esta formación como actualmente es reconocida. La formación San Juan Raya forma parte de una secuencia de unidades litoestratigráficas del Cretácico inferior denominada como Cuenca Zapotitlán (Mendoza-Rosales, 2010).

Los principales afloramientos de esta formación se encuentran al suroeste de la ciudad de Tehuacán, entre los poblados de San Sebastián Frontera, San Juan Raya, Santa Ana Teloxtoc y San Lucas Teteletitlán (Mendoza-Rosales, 2010; Serrano-Breñas y Centeno-García, 2014). El espesor de esta formación se desconoce con exactitud debido a que sufrió plegamientos y en la parte superior erosión, pero en una sección que midió Calderón-García (1956) en la barranca de Agua Nueva y en la barranca de Salitrillo alcanzó 1250 m.

La última propuesta estratigráfica de la Formación San Juan Raya, aunque aún informalmente, sugiere que esta formación sobreyace de forma transicional a la Formación Agua del Burro, por lo que ha sido considerada como Miembro inferior de la primera; en conjunto, ésta descansa y cambia lateralmente a la Formación Zapotitlán, hacia el poniente se encuentra interdigitada lateralmente a la Formación Agua del Cordero; y hacia el norte subyace en discordancia a la Formación Cipiapa (Albiano inferior) (Mendoza-Rosales, 2010; Serrano-Breñas y Centeno-García, 2014) ver Figura 6. La litología de dicha formación está representada por una alternancia de conglomerados, areniscas, limolitas, lutitas y calizas boundstone en estratos delgados a gruesos frecuentemente con bioturbación (Mendoza-Rosales, 2010).

La Formación San Juan Raya es reconocida a nivel mundial por su abundante y diverso contenido fósil, el cual está representado por foraminíferos, corales, braquiópodos, gasterópodos, bivalvos, amonites, ostrácodos y equinodermos (para más información de los estudios faunísticos que se han realizado de esta formación consultar Hernández-Ocaña *et al.*, 2015); además por icnitas de dinosaurios y fragmentos de maderas (Quiróz-Barroso, 2012). Particularmente Müellerried (1934) reportó fragmentos de madera carbonizada y silificada en estratos del cerro Salitrillo; Mora (2008) realizó un estudio paleoecológico con bivalvos perforadores de maderas; y Mendoza-Rosales (2010) reportó tallos en posición de crecimiento en las barrancas El Pedernal y Agua La Junta, sin embargo, nadie las ha estudiado.

La edad que se le ha dado a esta formación con base en su contenido fósil es del Cretácico inferior (Aptiano) (Buitrón y Barceló-Duarte, 1980), sin embargo, Mendoza-Rosales (2010) le ha sugerido un rango que se extiende del Barremiano Superior al Aptiano inferior. En el registro fósil y litológico que presenta esta formación Durán (2007 en Rojas Zuñiga y Gio Argáez, 2016) propuso que su deposición se llevó a cabo en un ambiente de depósito marino costero entre la línea de costa y la zona arrecifal. Por otro lado, Serrano-Breñas y Centeno-

García (2014) propusieron para la misma un sistema clástico marino somero dominado por tormentas.

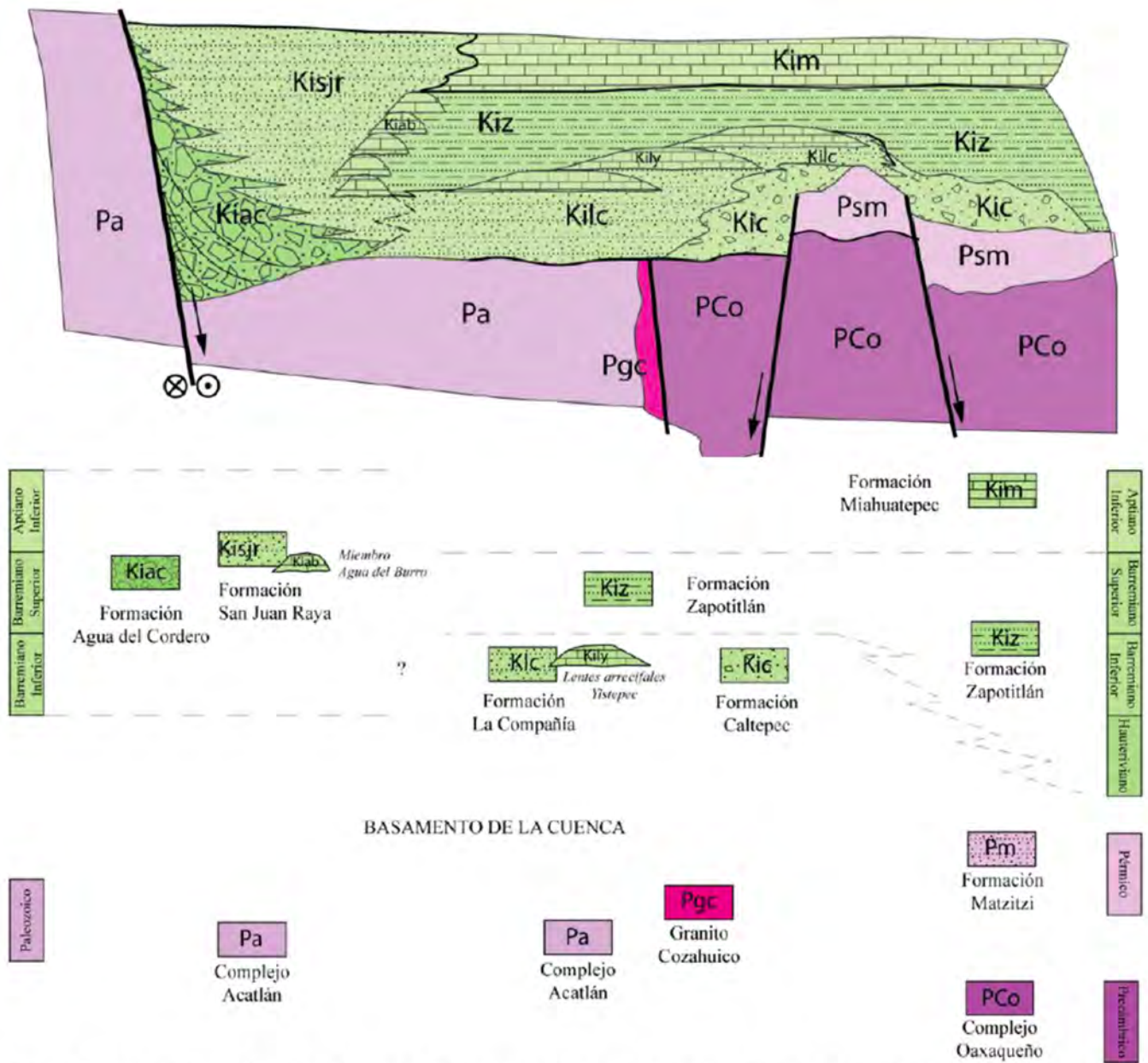


Figura 6. Litoestratigrafía de la Cuenca Zapotitlán (no está a escala). Tomado de Mendoza-Rosales (2010).

#### Localidad 4. Fronteras, Sonora.

La ubicación de esta localidad se encuentra a un kilómetro al este del poblado de Fronteras en el Municipio de Fronteras, en el estado de Sonora, en las siguientes coordenadas: 30° 53' 17" N, 109° 32' 15" W. El material fósil consistió en una madera silificada colectada en 2012 por el M. en C. René Hernández Rivera del Instituto de Geología UNAM. De acuerdo a este investigador (com. pers., 2014) el material fósil fue recuperado de un estrato arenoso perteneciente al Grupo Cabullona, aproximadamente a 100 m al este del sitio 1 de colecta de Duarte (2013) quién estudio restos de dinosaurios en esta misma localidad (Fig.7).



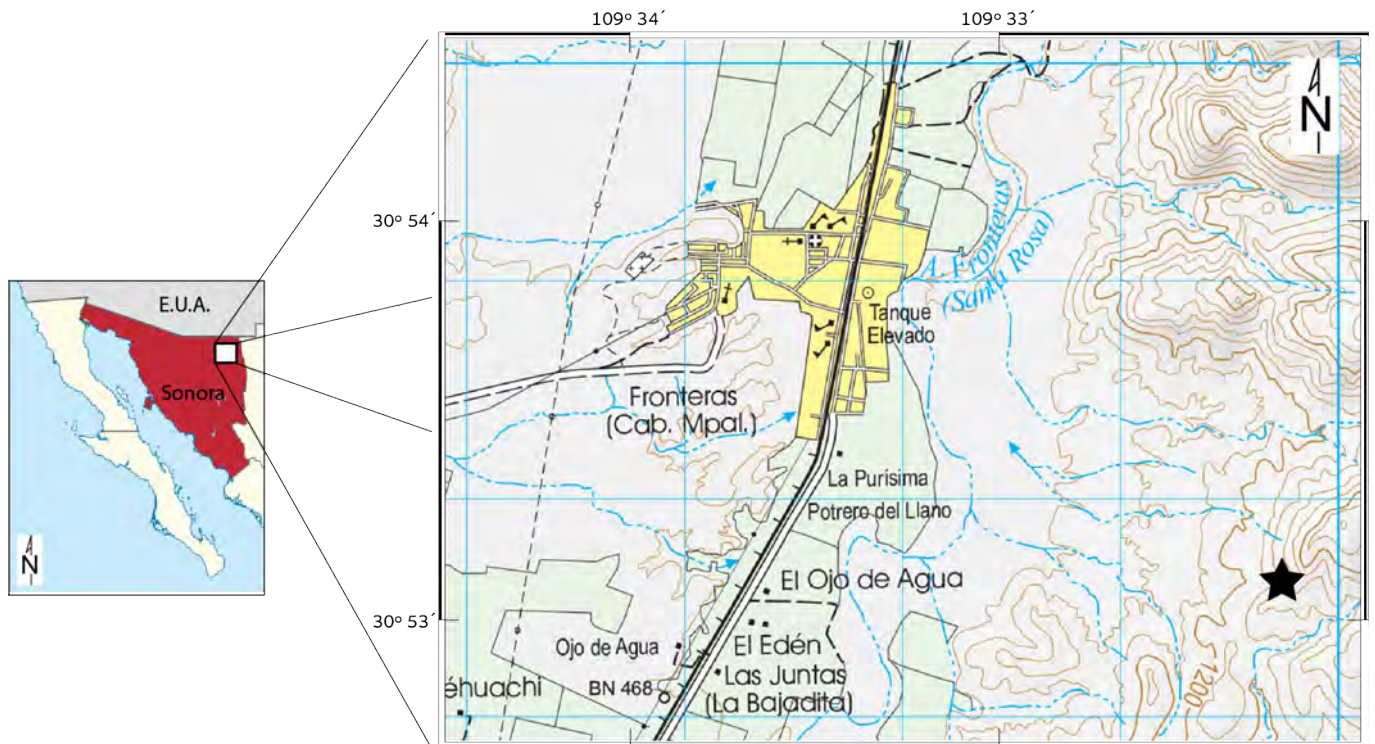


Figura 7. Mapa que muestra el poblado de Fronteras y el sitio de colecta (estrella). Tomado de Carta topográfica INEGI Fronteras 2003, clave H12B55, escala 1:50 000.

### Grupo Cabullona

El término Grupo Cabullona fue introducido por primera vez por Taliaferro (1933) cuando describió una secuencia no marina de aproximadamente 2.5 km de espesor expuesta en la cuenca Cabullona en la región de Naco-Agua Prieta al noreste de Sonora. Él dividió a este grupo en cinco formaciones, de la base hacia arriba: Snake Ridge, Camas Sandstone, Packard Shale, Upper Red Beds y Rhyolite tuff, asignándoles una edad del Cretácico Tardío con base en fósiles de dientes y huesos de dinosaurios, gasterópodos y pelecípodos. Posteriormente, González-León (1994) y González y Lawton (1995) realizaron cambios a esa estratigrafía y nomenclatura, en la que se excluyó a la formación superior (Rhyolite tuff) e inferior (Snake Ridge) y en la que se propuso las siguientes formaciones en orden ascendente: Corral de Enmedio, Camas Sandstone, Packard Shale, Lomas Coloradas (Fig. 8), además una unidad litoestratigráfica nueva, El Cemento Conglomerate, correspondiente lateralmente a las Formaciones Lutita Packard y Lomas Coloradas al norte de la cuenca Cabullona.

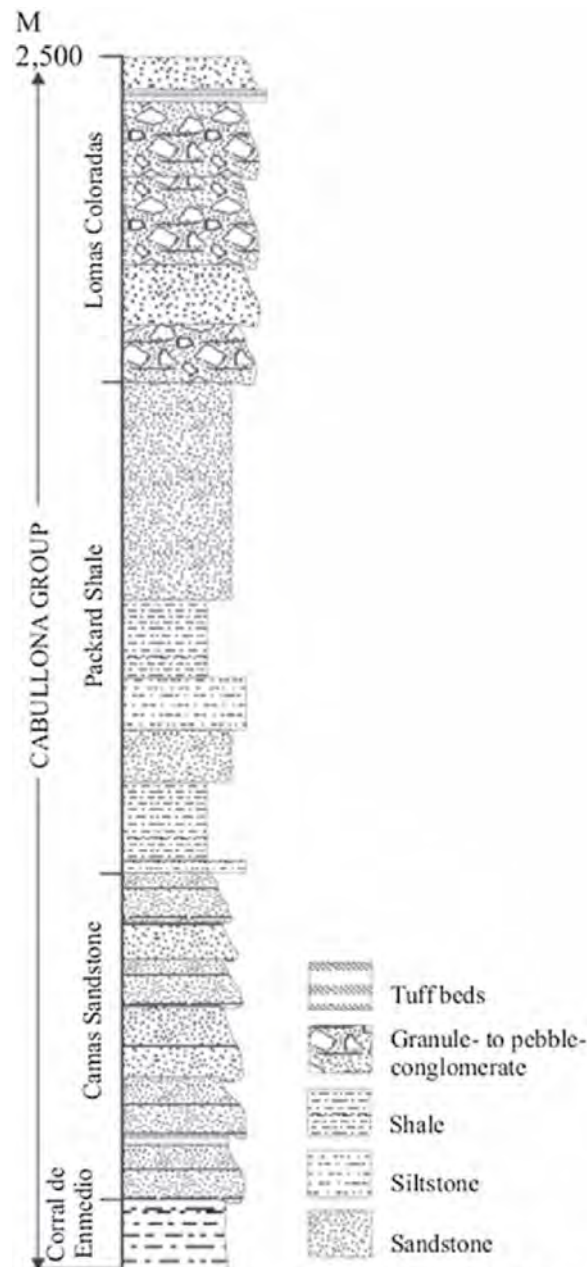


Figura 8. Columna estratigráfica del Grupo Cabullona. Tomado de Serrano-Breñas et al. (2014).

La Formación Corral de Enmedio tiene un espesor de aproximadamente 115 m y se constituye por lutitas, limolitas, areniscas lenticulares y estratos lenticulares de caliza. La Formación Camas Sandstone tiene un espesor de 620 m y está conformada principalmente por areniscas grises, lutitas y lentes conglomeráticos locales. La Formación Packard Shale tiene un espesor de aproximadamente 1070 m y está subdividida en ocho miembros cuya litología en general está representada por lutitas, limolitas y areniscas. La Formación Lomas Coloradas tiene un espesor de 700 m y se conforma por limolitas rojas con nódulos calcáreos, areniscas con estratificación cruzada y conglomerados. Finalmente el Conglomerado Cemento tiene un espesor de al menos 790 m y está conformada por conglomerados y areniscas en su mayoría,

y por limolitas y lodolitas en menos proporción (González-León y Lawton, 1995; Lucas *et al.*, 1995). Las Formaciones Corral de Enmedio, Camas Sandstone, Packard Shale y Lomas Coloradas están representadas por depósitos deltaicos, lacustres y fluviales, mientras que el Conglomerado Cemento por un abanico aluvial (González-León y Lawton, 1995; Lucas *et al.*, 1995).

Los fósiles que se han encontrado del Grupo Cabullona pertenecen a organismos de ambientes continentales y dulceacuícolas (Lucas *et al.*, 1995), a saber: huesos y dientes de dinosaurios, huesos de tortugas, vertebras de peces, estromatolitos, carofitas, ostrácodos, bivalvos, gasterópodos, hojas de plantas y fragmentos de maderas silificadas (González-León y Lawton, 1995; Lucas *et al.*, 1995; Duarte, 2013; Serrano-Brañas *et al.*, 2014), además icnodinosauritas (Servín, 2013). Cabe resaltar que los reportes especialmente de maderas silificadas provienen de las formaciones Corral de Enmedio, Camas Sandstone y Lomas Coloradas (González-León y Lawton, 1995; García y Barragán y Jaques-Ayala, 2011). En cuanto estudios paleopalinológicos destaca el de Almeida y Martínez-Hernández (1982) en el que reportaron de la Formación Corral de Enmedio palinomorfos de algas, gimnospermas y angiospermas, y esporas trilete (p. ej. *Cyathidites minor*, *Sterioporites* sp., *Chomotriletes fragilis*, *Monocolpopollenites* sp., *Eucomiidites* sp., *Circulina parva*, *Araucariacites* sp., *Pityosporites elengatus*, *Cedripites parvus*, *Retitricolpites minutes*, *Sporopollis* sp., *Botryococcus* sp., y *Palambages* sp.); además, otros palinomorfos característicos de ambientes lacustres como *Botryococcus* sp., *Palambages* sp., *Schizosporis* sp. e *Inaperturites* sp.; recientemente Villanueva-Amadoz *et al.*, (2015) reportó de una sección superior del Grupo Cabullona en Esqueda: *Alnipollenites trina*, *Aquilapollenites* sp., *Erdtmanipollis* sp., *Fraxinopollenites variabilis*, cf. *Libopollis* sp., *Liliacidites complexus*, *Momipites* sp., *Rousea* sp., *Striatopollenites paranea*, *Triporopollenites plektosus* y *Tschudypollis retusus*.

El amplio registro fósil que se tiene de este grupo y la litología del mismo indican una edad que varía del Campaniano Tardío (posiblemente Satoniano Medio) al Maastrichtiano (González-León y Lawton, 1995; Villanueva-Amadoz *et al.*, 2015) y ambientes lacustres.

#### **Localidad 5. Cuenca de Parras, Coahuila**

Esta localidad está ubicada al oeste de Nuevo León y al sureste del estado de Coahuila, al norte de la ciudad de Saltillo, en las siguientes coordenadas: 25° 48' 45.5" N y 101° 08' 58.2" W. El material fósil consistió en una madera silificada colectada en 2013 por el Dr. Francisco Vega Vera del Instituto de Geología UNAM. De acuerdo a este investigador (com. pers.) el material fósil fue recuperado de la colina este del cerro San Francisco en un estrato

correspondiente a la parte superior de la Formación Las Encinas cerca de la carretera federal 47 Saltillo-Castaños (Fig.9).

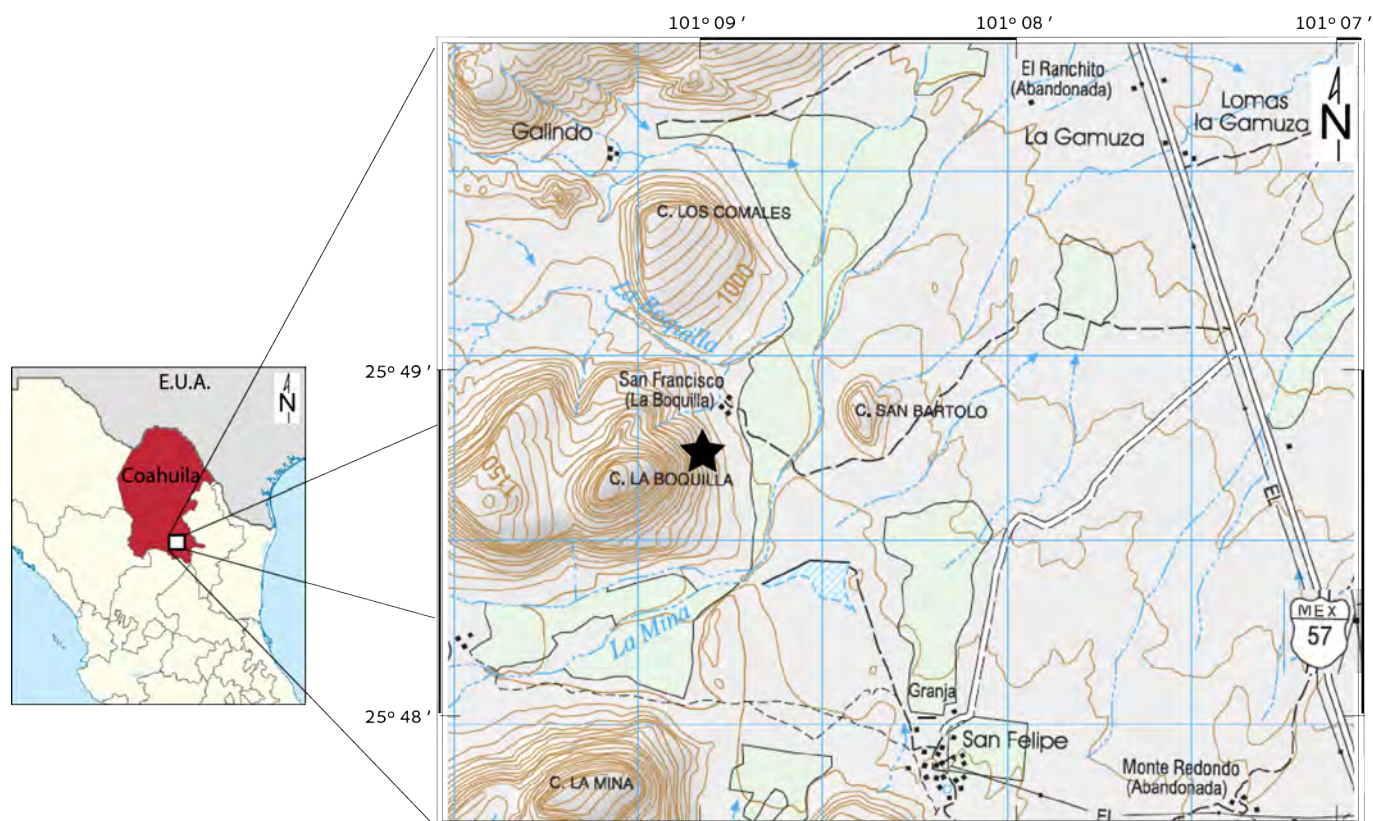


Figura 9. Mapa que muestra el sitio de colecta del ejemplar fósil (estrella) al noroeste de San Felipe y al suroeste de La Gamuza. Tomado de Carta topográfica INEGI Fraustro 2002, clave: G14C13, escala 1:50 000.

## Formación Las Encinas

La Formación Las Encinas fue definida por Murray *et al.*, (1962) cuando propuso elevar la Formación Difunta a grupo, conformada por siete formaciones, en orden ascendente: Cerro del Pueblo, Cerro Huerta, Cañón del Tule, Las Imágenes, Cerro Grande, Las Encinas y Rancho Nuevo, estas en la cuenca de Parras. Este grupo se extiende desde el este de Torreón (Coahuila) hasta el noroeste de Monterrey (Nuevo León) y sur de Monclova (Coahuila) (Vega-Vera *et al.*, 1989). La edad de este grupo en la cuenca de Parras va del Campaniano al Paleoceno, esto con base en su registro fósil (McBride *et al.*, 1974).

La Formación Las Encinas es la penúltima formación (de base a techo) del grupo Difunta. Dicha formación descansa sobre la Formación Cerro Grande y antecede a la Formación Rancho Nuevo (Fig. 10) Los afloramientos de esta unidad sólo son conocidas en el sinclinal Las Encinas al norte de Saltillo; el grosor de la misma varía de 82 a 136 m (Murray *et al.*, 1962; McBride *et al.*, 1974).

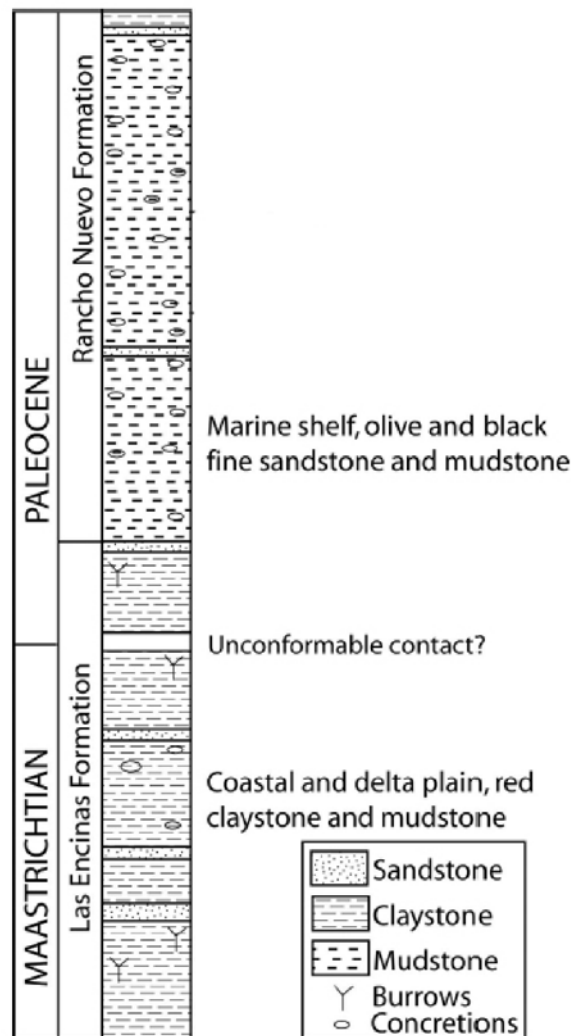


Figura 10. Posición estratigráfica de la Formación Las Encinas. Tomado de Vega-Vera et al. (2007).

Su litología consiste en limolitas calcáreas rojas y lutitas de granos poco finos, areniscas calcáreas rojas, lutitas y lodolitas rojas y verdes, y areniscas de grano mediano a grueso (Murray *et al.*, 1962).

El registro fósil de esta formación incluye solamente en niveles superiores gasterópodos alóctonos de agua dulce identificados como: *Viviparus mcbridei*, *V. cf. V. Leidyi*, *V. cf. V. raynoldsanus* y *Melenatrix cf. M. ypresiana* (Perrilliat *et al.*, 2008) y maderas silificadas acarreadas que en ocasiones llegan a tener grandes dimensiones (Vega-Vera com. pers, 2013). El registro fósil así como la litología de esta formación sugieren depósitos de planicie de costa y planicies deltaicas (McBride *et al.*, 1974). La edad de esta formación es del Maastrichtiano al Paleoceno con base en su posición estratigráfica y en su registro fósil.

## Localidad 6. Cuenca de Tecolotlán, Jalisco.

La Cuenca Tecolotlán se ubica al suroeste de la ciudad de Guadalajara entre los municipios de Tecolotlán y Juchitlán, Jalisco, en la Sierra Madre Occidental dentro del Eje Volcánico Transversal de México (Miller y Carranza-Castañeda, 1998). El material fósil consistió en un pequeño fragmento de madera silificada proporcionado por el M. en C. Viacheslav Yu. Shalisko profesor de la Universidad de Guadalajara. De acuerdo a este maestro (com. pers. 2015) esta madera fue colectada por el Dr. Antonio Vázquez García en estratos de la Cuenca de Tecolotlán. Sin embargo, el sitio de colecta y el nivel estratigráfico de esta madera se desconocen. Por estudios estratigráficos que se han hecho en la cuenca es muy probable que provengan de los estratos neogénos descritos previamente.

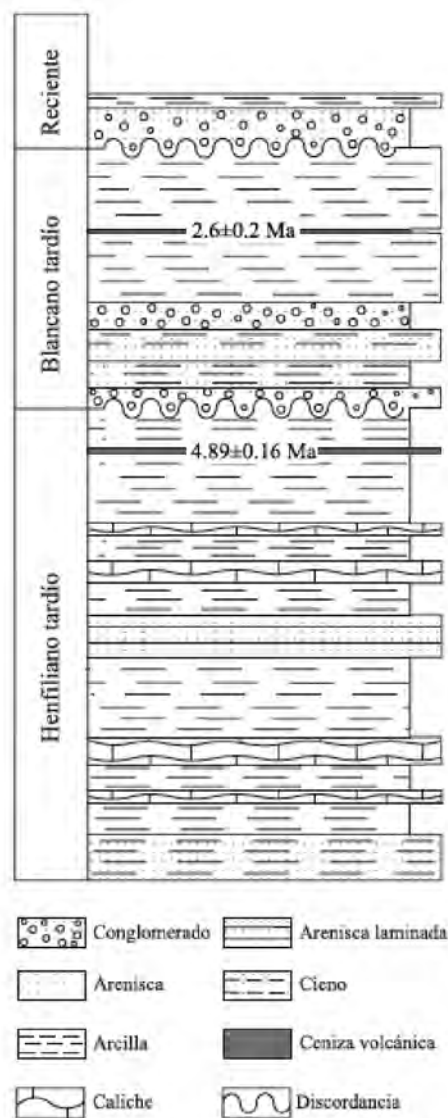


Figura 11. Secuencia estratigráfica de la Cuenca de Tecolotlán. Tomado de Carbot-Chanona et al. (2009).

De acuerdo a Carranza-Castañeda (2006) los sedimentos de la cuenca de Tecolotlán están representados por una secuencia fluviolacustre de 80 m de espesor dividida en dos secciones. La primera expuesta entre las rancharías de Santa María y Los Corrales, en tanto que la segunda en el área de San José-La Hacienda. La sección inferior está constituida por estratos de arcilla oxidada, arena arcillosa finogranulada, grava, caliche y arcillas con cenizas volcánicas en la parte superior; mientras que la sección superior por estratos de arena finogranulada y grava, con una capa de cenizas volcánicas (Fig. 11).

De ambas secciones se han recuperado un gran número de fósiles de vertebrados y micro vertebrados terrestres, los cuales han evidenciado una diversidad alta de taxa (ver Miller y Carranza-Castañeda, 1998; Carranza-Castañeda, 2006; Carbot-Chanona *et al.*, 2009). Registros de plantas fósiles en esta secuencia no se han reportado hasta la fecha. Tanto la asociación faunística así como la datación absoluta de las cenizas volcánicas han sugerido una edad del Henfiliano tardío (Mioceno superior) para la sección inferior y Blancano tardío (Pleistoceno inferior) para la sección superior (Kowallis *et al.*, 1998; Carranza-Castañeda, 2006).

## **Trabajo de laboratorio**

Para la observación de los caracteres anatómicos a todos los ejemplares se les aplicó la técnica de lámina delgada y sólo a un ejemplar la técnica de superficie pulida.

### **Técnica de lámina delgada**

La técnica de lamina delgada aplicada en maderas fósiles consiste en hacer cortes petrográficos análogos a los cortes convencionales que se le hacen a la madera de plantas actuales para su estudio (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial). A continuación se menciona los pasos que se siguieron para su elaboración.

Primero, el ejemplar fósil se enjuagó para retirar el sedimento e identificar el crecimiento celular y los planos de corte de la madera. Después, con una sierra con disco diamantado fue obtenida una sección de entre 1.5 cm a 2 cm de grosor de cada uno de los planos de corte. Posteriormente, de cada sección se obtuvieron un promedio de 5 muestras de 2 x 2 x 1 cm (de sitios diferentes de la misma), que al final sumaron un total de 15 muestras por ejemplar. Luego, con una máquina desbastadora de plato giratorio y con polvos abrasivos de carburo de silicio de granulometría 120, 240, 320 y 400 se rectificó y pulió una de las caras de 2 x 2 cm de cada

una de las muestras, utilizando agua como lubricante y los polvos abrasivos en el orden antes mencionado. Después, para eliminar la humedad de las muestras se colocaron en una parrilla de calentamiento a 100 °C por 1 h. Secas las muestras fueron colocadas sobre una superficie plana con su cara pulida hacia arriba. Después, a cada una se le agregaron dos gotas de resina Locctite y puesto inmediatamente un portaobjetos previamente devastado con abrasivo 120 para una buena adhesión; para lograr que el portaobjetos descendiera lo más cerca posible a la muestra le fueron aplicados movimientos circulares, por encima de éste, haciendo al mismo tiempo presión hacia abajo pero evitando la formación de burbujas. Para que la resina tuviera un efecto mejor las muestras se colocaron, conforme estas se iban montando, en una lámpara de rayos UV por 10 min. Transcurridas 15 h, las muestras se desbastaron del lado contrario al que fueron montadas con polvo abrasivo de calibre 100 en la máquina desbastadora hasta dejarles un espesor de aproximadamente 2 mm; posteriormente esas mismas muestras fueron finalmente desbastadas y pulidas manualmente sobre una placa de vidrio y con polvos abrasivos más finos (400, 600 y 1000) hasta que tuvieran un grosor de entre 25 a 40  $\mu\text{m}$ , utilizando agua como lubricante y enjuagando tanto la muestra como el vidrio entre cada uso de abrasivo. Después, las muestras se secaron en una parrilla de calentamiento a 20°C por 30 min. Por último, las muestras ya adelgazadas fueron cubiertas con un cubreobjetos de 20 mm x 20 mm siguiendo los mismos pasos que para el montaje de estas muestras a los portaobjetos. 15 h después las muestras cubiertas fueron limpiadas con una navaja de afeitar y acetona para retirar el excedente de resina.

Por medio de esta técnica a partir de los 32 ejemplares fósiles se obtuvieron 582 láminas delgadas

### **Técnica de sección pulida**

La técnica de superficie pulida consiste en cortar de un ejemplar fósil una sección de cualquier plano que se desee, rectificarlo y pulirlo para la observación de sus caracteres macroscópicos.

En este estudio sólo una de las maderas de San Juan Raya se obtuvo una sección transversal pulida debido a que no se le pudieron observar anillos de crecimiento en láminas delgadas.

Para la obtención de la superficie pulida, primero se enjuagó la madera fósil para identificar el plano de corte transversal. Luego, con una sierra de disco diamantado se obtuvo una sección transversal entre 1.5 cm a 2 cm de grosor. Posteriormente, una de sus superficies se rectificó sobre una máquina desbastadora y con polvo abrasivo de carburo de silicio de granulometría 100. Luego, la misma superficie se pulió con discos Pad de diamante Easy-Cut



de calibre 200, 400, 800, 1500 y 3000 montados en un esmeril Bosh utilizando agua como lubricante, los discos en orden decreciente en granulometría y enjuagando la superficie entre cada uso de disco. Finalmente, la sección se enjuagó y se colocó en una parrilla de calentamiento a 100 °C por 1 hora para retirar la humedad.

### **Trabajo de gabinete**

Las observaciones de las láminas delgadas se llevaron a cabo usando un microscopio óptico Carl Zeiss Primo Star y en algunos casos un microscopio estereoscópico Carl Zeiss SteREO discovery V8, para la observación de los caracteres anatómicos y realizar su descripción. Las observaciones de la superficie pulida se realizaron en un microscopio estereoscópico Carl Zeiss Stemi DV4. Para el reconocimiento de los caracteres anatómicos y terminología de la madera se utilizó Phillips (1941), Barefoot y Hankins (1982), García *et al.* (2002) y IAWA (2004). En cuanto a los caracteres cuantitativos se obtuvieron 150 mediciones por cada atributo, esto a partir de 5 láminas delgadas, 30 mediciones por cada una. De los datos obtenidos se obtuvo su promedio y sus valores mínimos y máximos. Éstos se expresaron en su mayoría de la siguiente manera: promedio(mínimo-máximo), y en casos esporádicos, con la intención de expresar mejor su distribución: mínimo-promedio-máximo(máximo ocasional), mínimo-máximo(máximo ocasional) o simplemente mínimo-máximo. La observación y la medición de los caracteres fue realizada sobre todo en la madera temprana.

Para la ilustración de los caracteres se obtuvieron microfotografías con una cámara Canon PowerShot A640. Para la identificación taxonómica de las maderas fósiles se realizaron comparaciones con la estructura anatómica de maderas de especies actuales y fósiles utilizando únicamente literatura. Para las comparaciones con maderas de especies actuales se usó: Greguss (1955), García *et al.* (2002), García *et al.* (2004), entre otros; mientras que para las comparaciones con maderas fósiles se recurrió a Bamford y Philippe (2001), Philippe y Bamford (2008), Zheng Shaolin *et al.* (2008) y otros artículos científicos.

## 7. RESULTADOS

De las 32 maderas fósiles laminadas en este trabajo 14 fueron estudiadas a detalle y de esas 10 taxa fósiles fueron identificados.

De las cuatro maderas de la localidad de Rosario Nuevo, Oaxaca, dos taxa nuevos fueron identificados, uno de ellos con base en dos ejemplares. Además, de esta misma localidad una madera con afinidad a un taxa nuevo de San Juan Raya (Puebla) que también fue identificado en este estudio. De de las 22 maderas recolectadas en la localidad de Porvenir Jericó, Chiapas, sólo cinco estaban bien preservadas y de ellas tres taxa fueron identificados como nuevos, dos de estos con base en dos ejemplares. De las tres maderas de San Juan Raya, Puebla, sólo dos tuvieron buena preservación y de ambas únicamente un taxa fue determinado como nuevo, mismo que se refirió antes. Finalmente, de las maderas de Fronteras (Sonora), Cuenca de Parras (Coahuila) y Cuenca de Tecolotlán (Jalisco) fue identificado un taxa nuevo por cada ejemplar.

Todo el material aquí descrito tiene como reposorio La Colección Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM.

### **Sistemática Paleobotánica**

**Orden:** Desconocido

**Familia:** Protopinaceae Steward y Rothwell.

**Género:** *Protopodocarpoxyton* Eckhold.

**Especie tipo:** *Protopodocarpoxyton bedfordense* (Stopes) Kräusel.

**Especie:** *Protopodocarpoxyton oaxacensis* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 1.1 y 1.2).

**Localidad:** Rosario Nuevo, Oaxaca.

**Horizonte estratigráfico:** Formación Rosario, Jurásico inferior-medio.

**Número de ejemplares:** 2, IGM-OAX1 (Apéndice 2.A) y IGM-OAX2 (Apéndice 2.B).

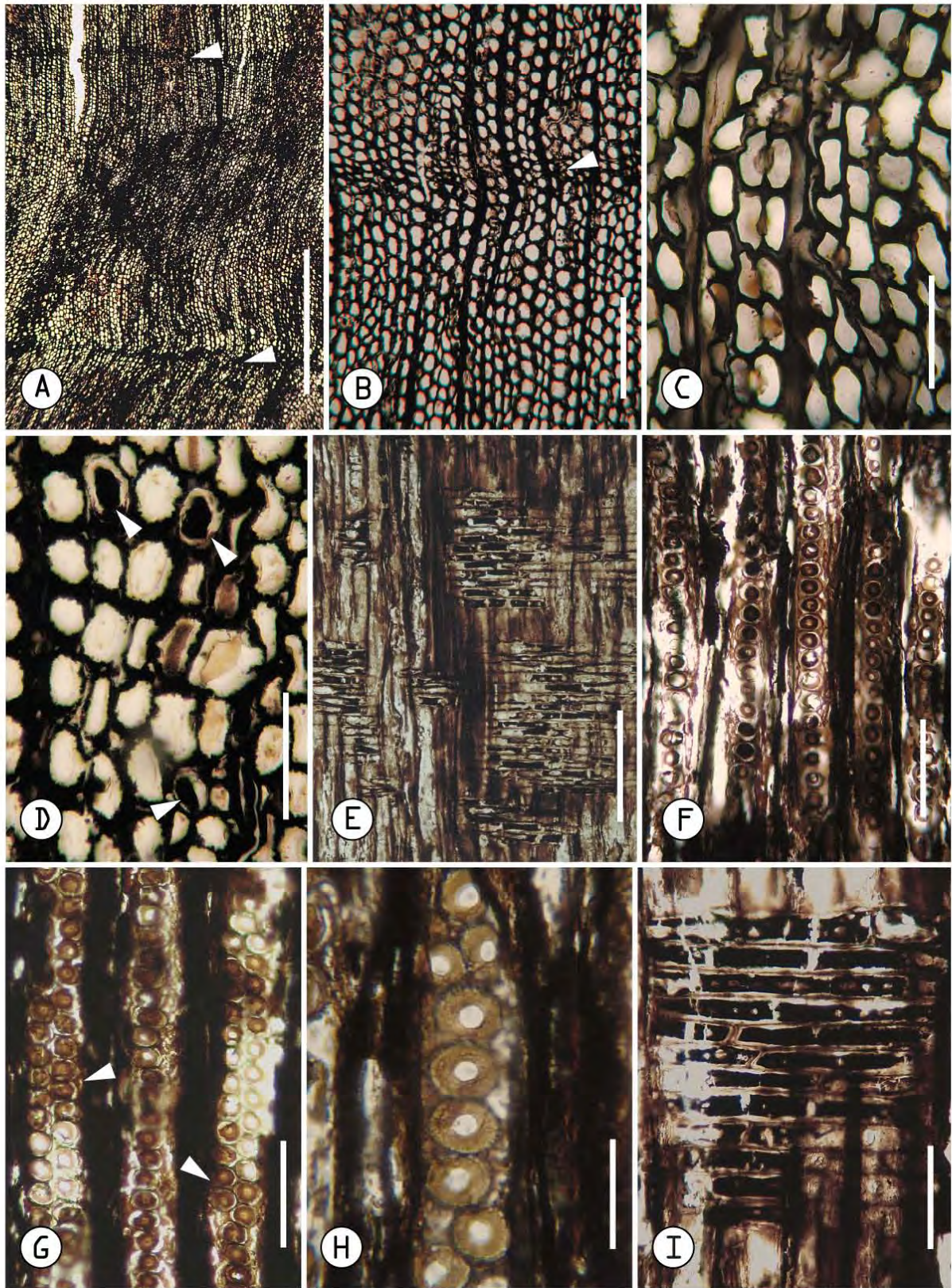
**Láminas delgadas:** 43 en total (IGM-LPB-OAX1: 101-122 y IGM-LPB-OAX2: 201- 221).

**Holotipo:** IGM-LPB-OAX1: 101-122.

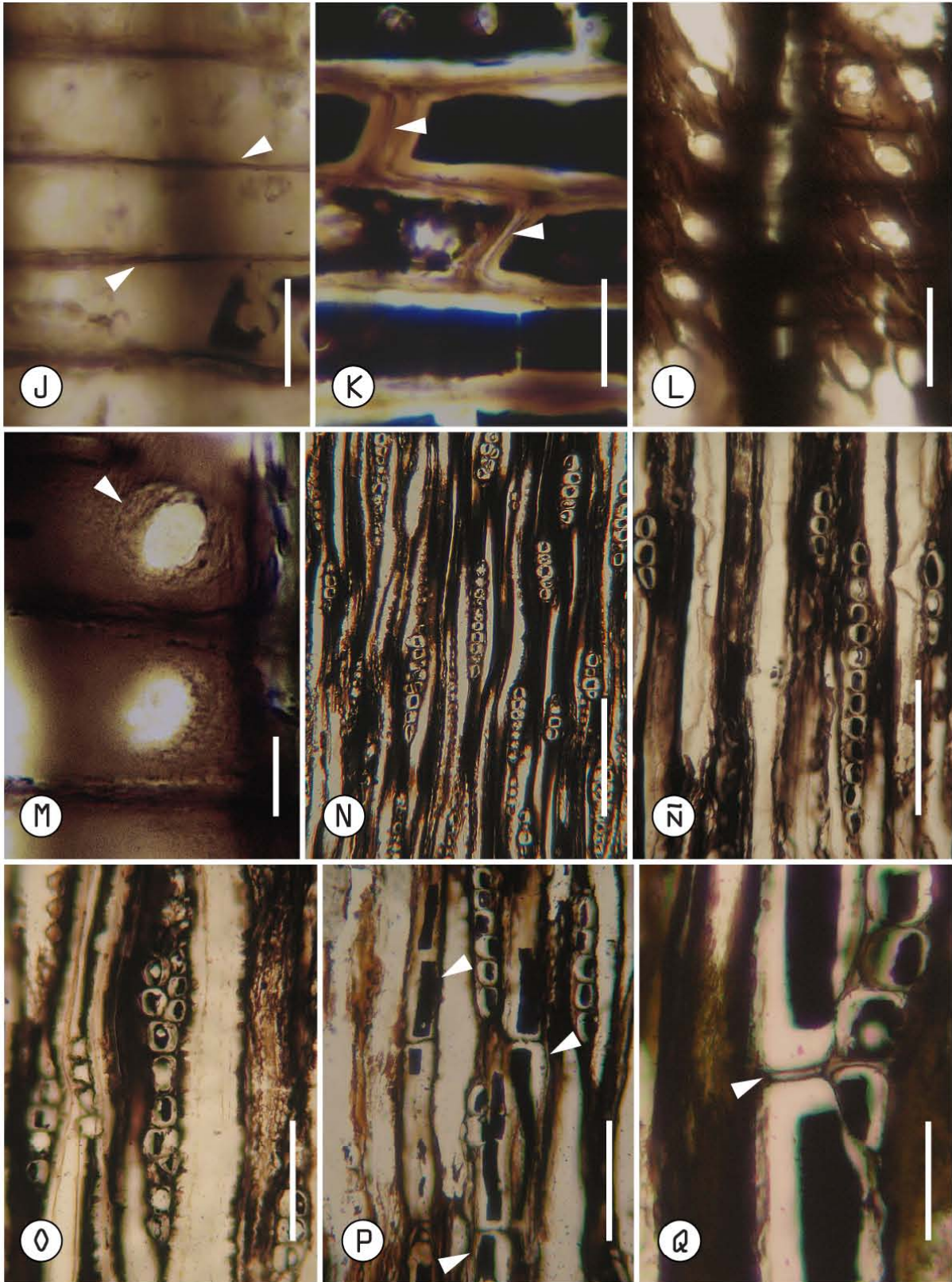
**Epíteto específico:** En referencia a Oaxaca, estado donde se encuentra la localidad fosilífera.

**Diagnosis:** Anillos de crecimiento poco conspicuos; traqueidas con diámetro radial de 47.2(28-65)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo araucarioide y uniseriadas a ocasionalmente biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas; parénquima axial relativamente abundante, con contenidos oscuros y con paredes transversales lisas; radios uniseriados a parcialmente biseriados, con 1-18(28) células de alto y constituidos por células de parénquima; parénquima radial de paredes lisas y con contenidos; punteaduras de los campos de cruce tipo podocarpoide, con 1 a 2 por campo y con diámetro de 11.9(9-17.5)  $\mu\text{m}$ . Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

**Descripción:** Fragmentos de xilema secundario con a lo más 10 cm de diámetro por 12 cm de largo; con un estado de preservación regular. **Anillos de crecimiento** casi indistinguibles (Lám. 1.1.A y B). Las **traqueidas** son de sección cuadrangular en algunas zonas (Lám.1.1C) y redondeada en otras (Lám.1.1D), pero en general sus contornos no están bien preservados. El diámetro radial de estas células es de 47.2(28-65)  $\mu\text{m}$  y el grosor de su pared es de 6(4-10)  $\mu\text{m}$ ; únicamente en sus paredes radiales tiene **punteaduras areoladas** tipo araucarioide, uniseriadas (Lám.1.1F) y ocasionalmente biseriadas (Lám.1.1.G), con contornos y aberturas circulares (Lám.1.1H) con diámetro de 21.1(17-28)  $\mu\text{m}$  y 6.4(5-8)  $\mu\text{m}$  respectivamente. En promedio esta madera presenta 542 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . El **Parénquima axial** es moderadamente abundante y difuso, las células que lo conforman tienen paredes transversales lisas (Lám.1.2Q) y contenidos oscuros que permiten identificarlo fácilmente en los diferentes cortes (Lám.1.1D; Lám.1.2P). Los **Radios** son uniseriados (Lám.1.2N) a parcialmente biseriados (Lám.1.2O) (Lám.1.1E e I), constituidos por parénquima radial de paredes horizontales lisas (Lám.1.2J) y paredes axiales lisas (Lám.1.2K), con contenidos oscuros (Lám.1.2I), diámetro vertical de 20.6(15-28)  $\mu\text{m}$  y contornos de ovalados a cuadrangulares en corte tangencial (Lám.1.2Ñ y O). La altura de los radios es de 1-9-18(28) células y su frecuencia de 6 radios/ $\text{mm}$ . Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo podocarpoide, con una y ocasionalmente dos por campo (Lám. 1.2L y M) y con diámetro de 11.9(9-17.5)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina. 1.1** *Protopodocarpoxyylon oaxacensis* sp. nov. **TR.** A. Vista general del corte transversal; las flechas señalan las etapas tardías de dos anillos de crecimiento. Barra. 1.75 mm. B. Flecha que muestra una etapa tardía indistinguible de un anillo de crecimiento. Barra 290  $\mu$ m. C. Traqueidas de contornos cuadrangulares. Barra 100  $\mu$ m. D. Traqueidas con contornos redondeados. Células del parénquima axial con contenidos oscuros (flechas). Barra 100  $\mu$ m. **RA.** E. Vista general de un corte radial. Barra 240  $\mu$ m. F. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucarioide y uniseriadas. Barra 100  $\mu$ m. G. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucarioide y biseriadas (flechas). Barra 100  $\mu$ m. H. Traqueida con punteaduras areoladas con contornos y aberturas circulares. Barra 40  $\mu$ m. I. Radio constituido parénquima radial con contenidos oscuros. Barra 80  $\mu$ m.



**Lámina. 1.2** *Protopodocarpoxylon oaxacensis* sp. nov. RA. J. Parénquima radial de paredes horizontales lisas (flechas). Barra 20  $\mu$ m. K. Parénquima radial de paredes axiales lisas (flechas). Barra 20  $\mu$ m. L. Vista general de los campos de cruce. Barra 30  $\mu$ m. M. Flecha que señala una punteadura tipo podocarpoide. Barra 10  $\mu$ m. TA. N. Vista general de un corte tangencial que muestra radios uniseriados. Barra 200  $\mu$ m. Ñ. Acercamiento a las células radiales que tienen contornos ovalados y contenidos oscuros. Barra 120  $\mu$ m. O. Radio parcialmente biseriado conformado por parénquima radial de contornos cuadrados. Barra 80  $\mu$ m. P. Parénquima axial con contenidos oscuros (flechas). Barra 80  $\mu$ m. Q. Parénquima axial con paredes transversales lisas (flechas). Barra 30  $\mu$ m.

## Comparación con taxones actuales

El parénquima axial es un carácter poco abundante en maderas de gimnospermas, sin embargo, existen algunas familias de coníferas que lo presentan constantemente, entre éstas se conocen: Cephalotaxaceae, Cupressaceae (incluyendo Taxodiaceae) y Podocarpaceae, y de forma menos frecuente y de tipo fusiforme (células que derivan de iniciales fusiformes sin subsecuente división transversal) en Pinaceae (Barefoot y Hankins, 1982; IAWA, 2004).

Esta madera fósil se diferencia de las maderas de Cephalotaxaceae porque carece por completo de engrosamientos helicoidales en las paredes de sus traqueidas y punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas (IAWA, 2004), y con respecto a Pinaceae porque tiene punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce y punteaduras areoladas tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas, dos caracteres ausentes en las maderas de las pináceas. Por otro lado, la estructura de las maderas de Cupressaceae y Podocarpaceae es similar, pues ambas familias se caracterizan por punteaduras areoladas tipo abietinoide y punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce, aunque algunos miembros de Podocarpaceae tienen punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce como las que posee la madera en estudio.

En general, las punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce generalmente se encuentran en especies de Taxaceae, Cephalotaxaceae, Cupressaceae y Podocarpaceae (IAWA, 2004). Como se mencionó antes las maderas Cephalotaxaceae se distinguen de la madera fósil porque tienen engrosamientos helicoidales en las paredes de sus traqueidas, lo mismo ocurre con la madera de los representantes de Taxaceae, los cuales también se distinguen por tener tales engrosamientos en las paredes de sus traqueidas y parénquima axial ausente (García *et al.*, 2002). Por otro lado, esta madera fósil se distingue de las maderas de Cupressaceae porque tiene punteaduras en los campos de cruce tipo podocarpoide (punteaduras incluidas dentro del tipo cupresoide en maderas de especies actuales) y punteaduras areoladas tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas. Respecto a las punteaduras areoladas tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas, en coníferas actuales únicamente se encuentran en especies de Araucariaceae, sin embargo, dentro de las gimnospermas este carácter no es exclusivo, pues miembros de Cycadales también llegan a presentarlas (Greguss, 1955). No obstante, ambos grupos tienen punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce, por lo tanto, la madera fósil no se pudo relacionar con las maderas de esos taxones.

A causa de que esta madera fósil posee punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce, parénquima axial con paredes transversales lisas y parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales delgadas y lisas, se realizaron comparaciones más detalladas con maderas de Podocarpaceae, pues estas características en conjunto son típicas de dicha familia.

La actual circunscripción de Podocarpaceae incluye 18 géneros y 174 especies (Farjon, 2010). Los géneros son *Acmopyle* Pilg., *Afrocarpus* (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page, *Dacrycarpus* (J. J. Bennett) de Laub., *Dacrydium* Sol. ex G. Forst., *Falcatifolium* de Laub., *Halocarpus* Quinn, *Lagarostrobos* Quinn, *Lepidothamnus* Phil., *Manoao* Molloy, *Microcachrys* Hook. f., *Nageia* Gaertn., *Parasitaxus* de Laub., *Pherosphaera* W. Archer, *Podocarpus* L'Hér. ex Pers., *Prumnopitys* Phil., *Retrophyllum* C. N. Page, *Saxegothaea* Lindl., y *Sundacarpus* (J. Buchholz & N. E. Gray) C. N. Page (Farjon, 2010). En este estudio se comparó con la madera de por lo menos un representante de cada género, a excepción de *Halocarpus*, *Lepidothamnus*, *Parasitaxus*, *Pherosphaera* y *Sundacarpus*, de los cuales hay poca información acerca de su xilema secundario.

*Acmopyle* se constituye por dos especies (Farjon, 2010). La madera fósil fue comparada únicamente con la de *Acmopyle pancheri* (Brongniart & Gris) Pilg. La madera de esta especie difiere de la madera en estudio porque tiene parénquima axial con distribución metatraqueal, traqueidas con engrosamientos helicoidales, punteaduras areoladas tipo abietinoide (aunque a veces con apariencia araucarioide) en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, punteaduras tipo taxodioide en los campos de cruce y radios más bajos con 1-3(6) células de alto (Gracia *et al.*, 2002).

*Afrocarpus* está conformado por cinco especies: *Afrocarpus daweyi* (Stapf) C. N. Page, *Afrocarpus falcatus* (Thunb.) C. N. Page, *Afrocarpus gracilior* (Pilg.) C. N. Page, *Afrocarpus manni* (Hook. f.) Page y *Afrocarpus usambarensis* (Pilg.) C.N. Page (Farjon, 2010). A pesar de que las maderas de estas especies y la madera fósil tienen punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce, éstas difieren de la madera del Rosario Nuevo porque tienen radios frecuentemente más bajos con 1-8 células de alto, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (García *et al.*, 2002) y punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales (Greguss, 1955).

*Dacrycarpus* contiene nueve especies (Farjon, 2010). En este estudio únicamente se pudo comparar con la madera de dos de ellas: *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub. y *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich) de Laub. A diferencia de la madera fósil, la madera de estas especies tienen punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las

traqueidas; además, la madera de la primera especie se caracteriza por tener punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios con 1-7(15) células de alto. Por otra parte, la madera de la segunda especie se diferencia por tener radios que varían de 1-60 células de alto (García, *et. al.*, 2002). Por lo anterior la madera fósil no se pudo relacionar con la madera de estas especies, pues el único atributo en común entre ellas son el tipo de punteaduras de los campos de cruce.

*Dacrydium* es el segundo género más grande de la familia y se constituye por 22 especies (Farjon, 2010). Aquí sólo se comparó con la madera de cinco de ellas: *Dacrydium araucarioides* Brongniart & Gris, *Dacrydium balansae* Brongniart & Gris, *Dacrydium cupressinum* Sol. ex G. Forst., *Dacrydium elatum* (Roxb.) Wall. Ex Hook, y *Dacrydium lycopodioides* Brongniart & Gris. Todas las maderas de estas especies contrastan con la madera fósil porque poseen punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y punteaduras en su mayoría simples en los campos de cruce, tipo dacrydioide o circoporoide (Greguss, 1955).

*Falcatifolium* esta constituido por seis especies (Farjon, 2010), En este estudio sólo fue posible comparar la madera de *Falcatifolium taxoides* (Brongniart & Gris) de Laub. La madera de esta especie se distingue de la madera fósil porque tiene radios más bajos con 1-6(8) células de alto, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras grandes en los campos de cruce, similares a las de tipo dacrydioide o circoporoide, y células del parénquima axial con punteaduras simples en las paredes radiales y tangenciales (Greguss, 1955).

*Lagarostrobos* es un género monotípico. La madera de *Lagarostrobos franklinii* (Hook. f.) Quinn (Farjon, 2010), en contraste con la madera fósil, tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales, radios relativamente bajos con 1-8(20) células de alto y punteaduras tipo taxodioide o casi tipo ventana en los campos de cruce (García *et al.*, 2002).

*Manoao* también se constituye por una sola especie. El xilema secundario de *Manoao colensoi* (Hook.) Molloy (Farjon, 2010), a diferencia de la madera fósil, posee, trabéculas, parénquima axial ausente o escaso, punteaduras tipo taxodioide (García, *et al.*, 2002) o fenestroide en los campos de cruce y punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas (Greguss, 1955).

*Microcachrys* es un tercer género monoespecífico, conformado por *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook. f. (Farjon, 2010). La madera de este representante vivo se diferencia



de la madera fósil por tener parénquima axial ausente o escaso, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales y tangenciales de las traqueidas, radios más bajos con 1-8(12) células de alto y punteaduras de los campos de cruce tipo taxodioide (García, *et al.*, 2002) o pinoide (Greguss, 1955).

*Nageia* incluye cinco especies (Farjon, 2010), En este estudio únicamente se comparó la madera de *Nageia wallichiana* (Presl) Kuntze. La madera de dicha especie se diferencia de esta madera permineralizada por tener punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios con 1-40 células de alto, y punteaduras tipo dacrydioide (Greguss, 1955) o taxodioide (García *et al.*, 2002) en los campos de cruce.

*Podocarpus* es el género más grande con 97 especies (Farjon, 2010), del total sólo la madera de 14 especies (*Podocarpus bracteatus* Blume, *Podocarpus coriaceus* Rich., *Podocarpus cunninghamii* Colenso, *Podocarpus elatus* R. Br. ex Endl., *Podocarpus elongatus* (Aiton) L'Herit. ex Pers., *Podocarpus glomeratus* D. Don, *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & A. B. Jacks., *Podocarpus latifolius* (Thunb.) R. Br. ex Mirb., *Podocarpus longifoliolatus* Pilg., *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Sweet, *Podocarpus milanjanus* Rendle, *Podocarpus nakaii* Hayata, *Podocarpus neriifolius* D. Don, *Podocarpus oleifolius* D. Don, *Podocarpus rumphii* Blume, *Podocarpus spinulosus* (Sm.) R. Br. ex Mirb, y *Podocarpus totara* G. Benn. Ex D. Don) fueron comparadas aquí. Las maderas de estas especies se distinguen de la madera fósil porque tienen punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial con punteaduras en las paredes longitudinales, radios más bajos con 1-10 células de alto, barras de Sanio (p. ej. *Podocarpus elatus*, *Podocarpus henkelii*, *Podocarpus macrophyllus* y *Podocarpus totara*), asimismo por tener parénquima axial con paredes transversales lisas a ligeramente noduladas (p. ej. *Podocarpus latifolius* y *Podocarpus macrophyllus*) y punteaduras simples en las paredes horizontales del parénquima radial (*Podocarpus latifolius*, *Podocarpus macrophyllus*, *Podocarpus neriifolius* y *Podocarpus totara*) (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002). A pesar de las diferencias arriba mencionadas, hay que destacar que la única semejanza fuerte entre la madera fósil y estas especies se encuentra en las punteaduras de los campos de cruce (tipo podocarpoide con 1 ó 2 por campo).

*Prumnopitys* lo constituyen nueve especies (Farjon, 2010), en este estudio sólo se comparó con la madera de cinco: *Prumnopitys andina* (Pilg.) de Laub., *Prumnopitys ferruginea* (G. Benn. ex D. Don) de Laub., *Prumnopitys ferruginoides* (R. H. Compton) de Laub., *Prumnopitys montana* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) de Laub. y *Prumnopitys taxifolia* (Banks & Sol.

ex D. Don) de Laub. Las maderas de estas especies se caracterizan por tener punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios relativamente más bajos con 1-8 células de alto y punteaduras tipo taxodioide, dacrydioide o raramente podocarpoide en los campos de cruce (García *et al.*, 2002; Greguss, 1955). Por tales razones no fue posible referir la madera fósil a ninguna especie de *Prumnopitys*.

*Retrophyllum* incluye cinco especies (Farjon, 2010), pero en este estudio sólo se comparó con la madera de *Retrophyllum minus* (Carrière) C. N. Page. Ésta se diferencia de la madera fósil porque tiene punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, de triseriadas a pluriseriadas y con disposición desordenada, barras de Sanio (García *et al.*, 2002), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios con 1-20(40) células de alto y punteaduras tipo taxodioide en los campos de cruce (Greguss, 1955).

*Saxegothaea* es otro taxón monotípico constituido por *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Farjon, 2010). La madera de esta especie se diferencia de la madera fósil porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, parénquima radial con paredes horizontales punteadas, radios más bajos con 1-4(6) células de alto, y hasta 6 punteaduras tipo cupresoide por campo de cruce (García *et al.*, 2002).

Por las comparaciones realizadas, las maderas de Podocarpaceae que tienen más similitud con la madera fósil son: *Afrocarpus daweyi*, *Afrocarpus gracillior*, *Afrocarpus manni*, *Podocarpus latifolius*, *Podocarpus milanjanus*, *Podocarpus oleifolius* y *Podocarpus rumphii*, ya que presentan punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce, con 1 ó 2 por campo. En la Tabla 1.1, se compara la estructura anatómica de la madera fósil con la madera de esas tres especies de *Afrocarpus*, mientras que en la Tabla 1.2 con la madera de las cuatro especies de *Podocarpus* antes mencionadas. Como se puede observar en ellas, todas las maderas actuales difieren principalmente de la madera fósil porque presentan punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, es decir con disposición separada (verticalmente) y opuesta cuando son biseriadas (a excepción de *Podocarpus oleifolius* D. Don la cual llega a presentar punteaduras areoladas con apariencia araucarioide), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y radios más bajos en cuanto a células de alto se refiere, salvo la madera de *Podocarpus rumphii* que puede tener radios con hasta 30 células de alto como cercanamente sucede en esta madera fósil. Por dichas características, la madera fósil no pudo ser relacionada con ninguna especie de Podocarpaceae ni de otra gimnosperma actual.

## Comparación con taxones fósiles

Protopinaceae es un familia parataxonómica propuesta por Kräusel en la primera mitad del siglo pasado para circunscribir especímenes de madera sobre todo del Triásico y Jurásico, con caracteres combinados y transicionales de coníferas modernas, o bien, con características que no están presentes en ninguna forma existente (Steward y Rothwell, 1993). Bodnar y Artabe (2007) mencionan que dicha familia es un grupo no natural que incluye maderas de gimnospermas del Mesozoico que tienen punteaduras tipo araucarioide (primitivas) o “protopinoide” (mixtas) en las paredes radiales de las traqueidas y atributos de coníferas modernas. Es de señalar, que las punteaduras “protopinoideas” son las que reúnen propiedades de las del tipo araucarioide (alternas y contiguas) junto con las del tipo abietinoide (opuestas y espaciadas) (Boureau, 1956, consultado en Bodnar y Artabe, 2007). En cuanto a los géneros incluidos en Protopinaceae admitidos por Kräusel y los propuestos por otros autores como Vogellehner pueden ser consultados en Imandei e Imandei (2005).

En el registro fósil las maderas que tienen una estructura anatómica similar al ejemplar fósil han sido descritas en *Podocarpoxyton* Gothan y *Protopodocarpoxyton* Eckhold principalmente. *Podocarpoxyton* y la nueva madera fósil tienen punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce y parénquima axial frecuente, sin embargo, dicho género se diferencia de la madera fósil por tener punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas (Philippe y Bamford, 2008). Por tal motivo se excluyeron comparaciones con este género y por consiguiente comparaciones con maderas de México descritas en tal género, por ejemplo, *Podocarpoxyton* sp. Gothan del Cretácico superior de Coahuila (Cevallos-Ferriz, 1992) y Chihuahua (Andrade, 2003) y *Podocarpus mexicanoxylon* del Mioceno de Tlaxcala (Castañeda, 2004).

*Protopodocarpoxyton* y la nueva madera fósil tienen en común anillos de crecimiento más o menos marcados, células del parénquima radial con paredes lisas, ausencia de canales resiníferos y sobre todo punteaduras tipo podocarpoide en los campos de cruce (Bamford y Philippe, 2001; Philippe *et al.*, 2002; Philippe y Bamford, 2008). A pesar de que la madera de México tiene únicamente punteaduras areoladas tipo araucarioide en sus paredes radiales y parénquima axial relativamente abundante, fue asignada a este género fósil ya que es el único género que tiene caracteres en común con la madera fósil. Para esta asignación se siguió la propuesta de Vogellehner 1967 (nunca hecha formalmente), Bamford y Philippe (2001) y Philippe *et al.* (2002), las cuales mantienen a *Protopodocarpoxyton* Eckhold como nomen conservandum y a *Protopodocarpoxyton bedfordense* (Stopes) Kräusel como tipo conservado; además, a *Protopodocarpoxyton jurassicum* Eckhold y *Protopodocarpoxyton blevillense* (O.

Lign.) Eckhold como ex sintipos que resultaron ser incoherentes para el género, ya que las punteaduras de sus campos de cruce de esas especies nunca concordaron con la diagnosis genérica original, la primera especie descrita con 1 a 3 “ooporos” y la segunda con 12 punteaduras tipo araucarioide. Debido a esa inconsistencia varias especies fueron erróneamente asignadas al género (Philippe *et al.*, 2002; García *et al.*, 2006). Es por esto que la madera jurásica de México solamente se comparó con *Protopodocarpoxyylon bedfordense* (Stopes) Kräusel del Cretácico inferior de Inglaterra, *Protopodocarpoxyylon pedrottii* Biondi del Cretácico inferior de Italia y *Protopodocarpoxyylon haciniensis* García Esteban & Palacios del Cretácico inferior de España (Tabla 1.3).

*Protopodocarpoxyylon bedfordense* y la madera de México tienen punteaduras areoladas uniseriadas con disposición contigua, parénquima radial con paredes lisas, parénquima axial difuso y ausencia de punteaduras en las paredes tangenciales; sin embargo, difieren porque la primera especie tiene traqueidas con diámetro de 15-20 x 20-28  $\mu\text{m}$ , parénquima radial con paredes engrosadas, punteaduras de los campos de cruce grandes (oculiporos) con una punteadura por campo y radios con 2-4 células de alto (Biondi, 1978).

*Protopodocarpoxyylon pedrottii* y la nueva madera fósil tienen en común anillos de crecimiento indistinguibles, punteaduras areoladas en las paredes radiales en su mayoría uniseriadas y en menor proporción biseriadas, tipo araucarioide, células del parénquima radial con paredes delgadas y lisas, y radios uniseriados a parcialmente biseriados con 1-18 células de alto; no obstante, *Protopodocarpoxyylon pedrottii* se diferencia de la nueva madera jurásica porque tiene punteaduras areoladas con disposición alterna y opuesta, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y parénquima axial ausente (Biondi, 1978).

*Protopodocarpoxyylon haciniensis* y la nueva madera fósil tienen anillos de crecimiento indistinguibles, parénquima axial difuso con contenidos oscuros, punteaduras areoladas uniseriadas y biseriadas generalmente contiguas en las paredes radiales de las traqueidas (tipo araucarioide), radios uniseriados a parcialmente biseriados con contenidos oscuros, parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales lisas, y ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales; sin embargo, la primera madera a diferencia de la segunda tiene traqueidas con diámetro más grande (57.8  $\mu\text{m}$  en promedio), radios más bajos (con 7(1-14) células de alto) y punteaduras descritas como “oculiformes” (referidas posiblemente a las punteaduras de tipo cupresoide) en los campos de cruce, con una a cuatro punteaduras por campo (García *et al.*, 2006).

A pesar de las similitudes anatómicas que existen entre la madera fósil de México con las especies de *Protopodocarpoxyton* consideradas arriba, esta madera de Oaxaca se singulariza por tener punteaduras areoladas únicamente con disposición contigua y alterna (tipo araucarioide) en las paredes radiales de las traqueidas, radios relativamente altos en cuanto células se refiere, 1-9-18(28), y un número bajo de punteaduras por campo de cruce, con 1(2) punteaduras; por tales características, así como por su edad y ubicación geográfica este ejemplar se describe como una especie nueva, *Protopodocarpoxyton oaxacensis* sp. nov.

**Tabla 1.1** Comparación anatómica de *Protopodocarpoxylyon oaxacensis* sp. nov. con la madera de tres especies afines de *Afrocarpus* (Podocarpaceae).

	<i>Afrocarpus daweyi</i>	<i>Afrocarpus gracilior</i>	<i>Afrocarpus manni</i>	<i>Protopodocarpoxylyon oaxacensis</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>				
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	1000	1900	542
Contornos en corte transversal	Cuadrados	cuadrados	cuadrados	cuadrados y redondeados
Diámetro, en µm	¿?	30-35	¿?	47.2(28-65)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>				
Uniseriadas	+	+	+	+
Biseriadas	+	+	-	+/-
Triseriadas	-	-	-	-
Disposición	separadas verticalmente y opuesta cuando son biseriadas	separadas verticalmente y opuesta cuando son biseriadas	separadas verticalmente	contiguas verticalmente y alterna cuando son biseriadas
Contornos	circulares	circulares	circulares	circulares
Diámetro, en µm	¿?	13-14	13-16	21.1(17-28)
Aberturas	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>	¿?	+	+	-
Diámetro, en µm		9-10	13-14	-
<b>Parénquima axial</b>	difuso	difuso	difuso	difuso
Paredes transversales lisas	+	+	+	+
Paredes transversales noduladas	-	-	-	-
Paredes longitudinales	¿?	¿?	punteadas	¿?
Contenidos resinosos	+	+	¿?	+
<b>Radios</b>				
Altura, en células	¿?	1-8(16)	1-8(12)	1-9-18(28)
Uniseriados	+	+	+	+
Par. Biseriados		-	-	+/-
Células de parénquima radial				
Paredes horizontales	lisas	lisas	lisas y ocasionalmente punteadas	lisas
Paredes axiales	lisas	lisas	lisas	lisas
Contenidos oscuros	+	+	-	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>				
Podocarpoide	+	+	+	+
Punteaduras por campo	1-2	1(2)	0-1(2)	1(2)
Diámetro, en µm	¿?	8-14	6-9	11.9(9-17.5)
<b>Canales</b>	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (+/-) carácter ocasional, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 1.2** Comparación anatómica de *Protopodocarpoxylon oaxacensis* sp. nov. con la madera de cuatro especies afines de *Podocarpus* (Podocarpaceae).

	<i>Podocarpus latifolius</i>	<i>Podocarpus milanjanus</i>	<i>Podocarpus oleifolius</i>	<i>Podocarpus rumphii</i>	<i>Protopodocarpoxylon oaxacensis</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>					
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	4200	4800	900	550	542
Contornos en corte transversal	redondeados y poligonales	cuadrados	cuadrados	redondeados	cuadrados y redondeados
Diámetro, en µm	20-25	27-32	40-45	35	47.2(28-65)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>					
Uniseriadas	+	+	+	+	+
Biseriadas	-	-	+	-	+/-
Multiseriadas	-	-	+	-	-
Disposición	separadas verticalmente	separadas verticalmente	separadas verticalmente y a veces contiguas y alternas	separadas verticalmente	contiguas verticalmente y alternas cuando son biseriadas
Contornos	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares
Diámetro, en µm	15-18	13-18	18-24	25	21.1(17-28)
Aberturas	elípticas	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>					
	+	+	+	+	-
Diámetro, en µm	8-10	13-16	8-10	16	
<b>Parénquima axial</b>	difuso	difuso	difuso	difuso	difuso
Paredes transversales lisas	+	+	+	+	+
Paredes transversales noduladas	+/-	-	-	-	-
Paredes longitudinales	¿?	¿?	¿?	¿?	¿?
Contenidos resinosos	¿?	+	+	+	+
<b>Radiales</b>					
Altura, en células	1-8(10)	1-5(16)	1-5(24)	1-30	1-9-18(28)
Uniseriados	+	+	+	+	+
Parciales Biseriados	+/-	+/-	-	-	+/-
<b>Células de parénquima radial</b>					
Paredes horizontales	lisas y ocasionalmente punteadas	lisas	lisas	lisas	lisas
Paredes axiales	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Contenidos oscuros	-	+	-	+	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>					
Podocarpoide	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	1-2(3)	1-2	1-2	1-2	1(2)
Diámetro, en µm	6-8	6-12	5-10	12	11.9(9-17.5)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (+/-) carácter ocasional, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 1.3** Comparación anatómica de *Protopodocarpoxylo* *oaxacensis* sp. nov. con cuatro especies de *Protopodocarpoxylo* Eckhold.

	<i>Protopodocarpoxylo</i> <i>bedfordense</i> , Cretácico inferior, Inglaterra	<i>Protopodocarpoxylo</i> <i>pedrotii</i> , Cretácico inferior, Italia	<i>Protopodocarpoxylo</i> <i>haciniensis</i> , Cretácico inferior, España	<i>Protopodocarpoxylo</i> <i>oaxacensis</i> sp. nov., Jurásico inferior-medio, México
<b>Anillos de crecimiento</b>	distinguidos	indistinguidos	indiferenciados	indiferenciados
<b>Traqueidas longitudinales</b>				
Contornos en corte transversal	redondeados	cuadrangulares y redondeados	poligonales	cuadrangulares y redondeados
Diámetro, en µm	20-28	37-49	57.8(45.3-74.6)	47.2(28-65)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>				
Uniseriadas	+	+	+	+
Disposición	¿?	contiguas	contiguas	contiguas
Biseriadas	¿?	+	+	+/-
Disposición	¿?	contiguas, opuestas y alternas	contiguas	contiguas y alternas
Contornos	circulares	circulares y poligonales	circulares y ovalados	circulares
Diámetro, en µm	¿?	18-20	20.5(17.2-23.8)	21.1(17-28)
Aberturas	circulares	circulares	ovalados y circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>				
Diámetro, en µm	¿?	+	-	-
<b>Parénquima axial</b>	difuso	ausente	difuso	difuso
Paredes transversales Lisas	¿?	¿?	+	+
Paredes transversales engrosadas	¿?	¿?	+	-
Paredes transversales noduladas	¿?	¿?	-	-
Contenidos resinosos	¿?	¿?	+	+
<b>Radios</b>				
Altura, en células	2-4	6-7(1-18)	7(1-14)	1-9-18(28)
Uniseriados	+	+	+	+
Par. Biseriados	-	+	+	+/-
Células de parénquima radial				
Paredes horizontales	¿?	lisas	lisas	lisas
Paredes axiales	¿?	lisas	lisas	lisas
Contenidos oscuros	¿?	¿?	+	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>				
Podocarpoide	+	+	"oculiforme"	+
Punteaduras por campo	1	1-2(1-6)	1-4	1(2)
Diámetro, en µm	¿?	14	¿?	11.9(9-17.5)
<b>Canales</b>	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (+/-) carácter ocasional, (¿?) carácter desconocido



**Género:** *Rosarioxylon* gen. nov. Ríos-Santos.

**Especie tipo:** *Rosarioxylon fusiformis* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 2.1, 2.2 y 2.3).

**Localidad:** Rosario Nuevo, Oaxaca.

**Horizonte estratigráfico:** Formación Rosario, Jurásico inferior-medio.

**Números de ejemplares:** 1, IGM-OAX3 (Apéndice 2.C).

**Láminas delgadas:** 38 en total (IGM-LPB-OAX3: 301-338).

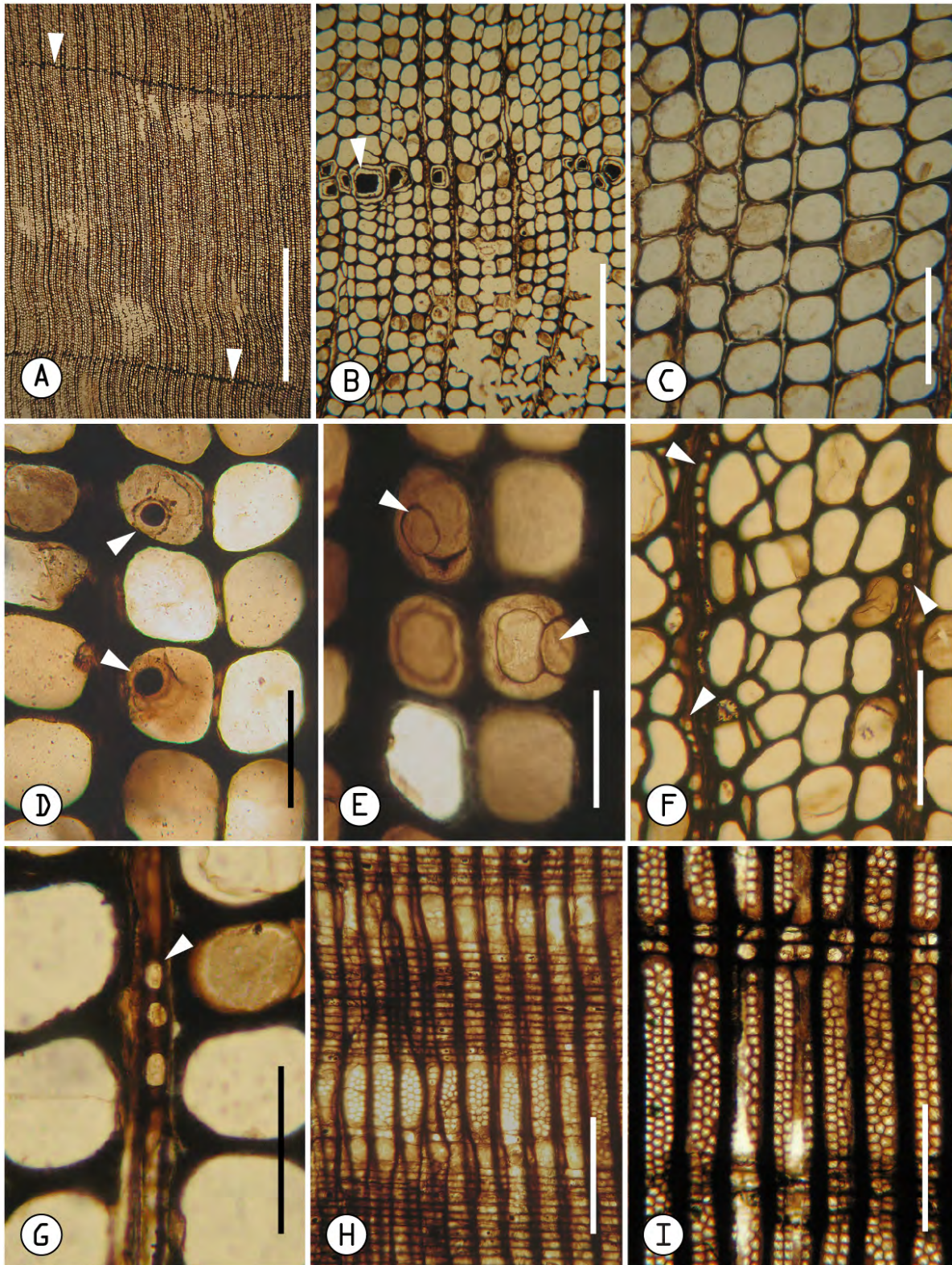
**Holotipo:** IGM-LPB-OAX3: 301-338.

**Etimología:** El nombre genérico hace referencia a la Formación Rosario. El epíteto específico alude a las aberturas fusiformes y oblicuas que poseen las punteaduras areoladas de las paredes radiales de las traqueidas.

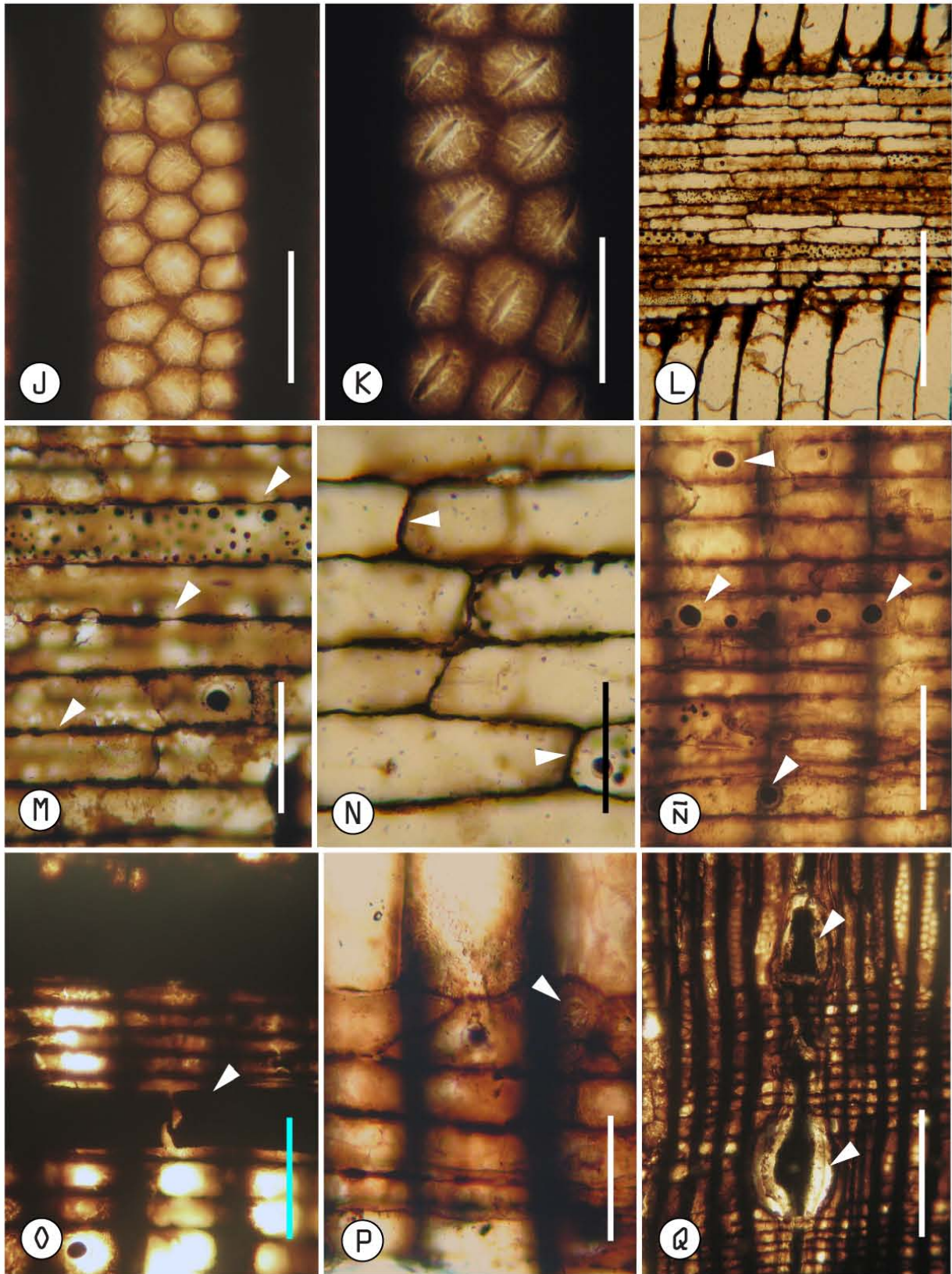
**Diagnosis genérica:** Traqueidas de sección cuadrada y de paredes más gruesas en los vértices; punteaduras areoladas pluriseriadas en las paredes radiales; punteaduras areoladas con contornos de redondeados a poligonales y con aberturas fusiformes; parénquima axial tangencialmente zonado; radios multiseriados, altos y constituidos por parénquima radial, traqueidas radiales e idioblastos; punteaduras de los campos de cruce tipo ventana a tipo dacrydioide.

**Diagnosis específica:** Traqueidas de sección cuadrada, con diámetro radial de 68(47-97)  $\mu\text{m}$ , con contenidos esféricos oscuros y con tílides; punteaduras areoladas de uniseriadas a tetraseriadas tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas; punteaduras areoladas con contornos redondeados a poligonales y con diámetro de 19(15-25)  $\mu\text{m}$  y con aberturas fusiformes oblicuas; parénquima axial tangencialmente zonado con una célula de ancho por lo general; células del parénquima axial con paredes transversales lisas y con contenidos oscuros; radios de uniseriados a tetraseriados, con 16(1-75) células de alto y constituidos por parénquima radial, traqueidas radiales e idioblastos; parénquima radial con paredes horizontales engrosadas y punteadas y axiales lisas y a veces engrosadas; traqueidas radiales marginales; idioblastos con diámetros grandes y con contenidos oscuros; punteaduras de los campos de cruce tipo ventana y a veces dacrydioide, con 1-2 punteaduras por campo. Ausentes anillos de crecimiento, canales resiníferos y punteaduras areoladas en las paredes radiales.

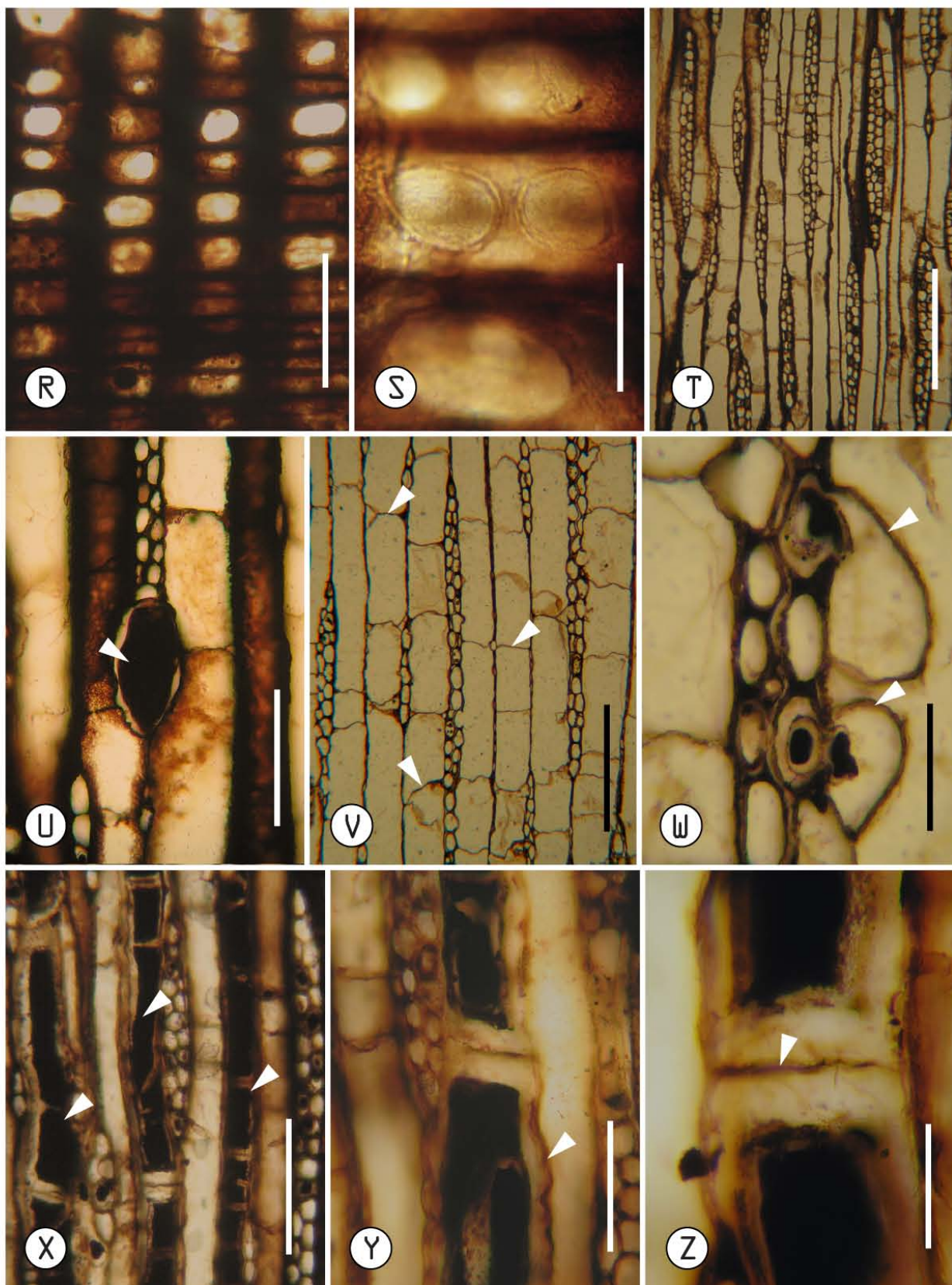
**Descripción:** Fragmento de xilema secundario con 4 cm de diámetro y 9 cm de largo y con un excelente estado de preservación. **Anillos de crecimiento** ausentes. Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos cuadrados (Lám.2.1C); ocasionalmente en su interior hay contenidos esféricos oscuros (Lám.2.1D) y frecuentes tílides (Lám.2.1E; Lám.2.3V y W), el diámetro radial de las traqueidas es de 68(47-97)  $\mu\text{m}$  y el grosor de su pared de 5(2-11)  $\mu\text{m}$ , aunque en los vértices de las células el grosor es normalmente mayor (Lám.2.1C). Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen punteaduras areoladas de uniseriadas a tetraseriadas, en su mayoría biseriadas y triseriadas (Lám.2.1I), con disposición contigua y alterna, aunque ocasionalmente un poco separadas; los contornos de éstas son de redondeados a poligonales (Lám.2.2J) con diámetro de 19(15-25)  $\mu\text{m}$  y el de sus aberturas son fusiformes y oblicuas (Lám.2.2K) con 1.8(1-3)  $\mu\text{m}$  de ancho en el centro. Esta madera en promedio tiene 227 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . El **parénquima axial** está distribuido tangencialmente en bandas (tangentially zonate) de una célula de amplio generalmente (Lám.2.1A; Lám.2.1B); estas células se caracterizan por tener contenidos oscuros, diámetro radial de 80(42-167)  $\mu\text{m}$  y paredes transversales lisas (Lám.2.3Z) y longitudinales rectas (Lám.2.3X) y onduladas esporádicamente (Lám.2.3Y), algunas de estas células llegan a estar infladas (Lám.2.2Q). Los **radios** son de uniseriados a tetraseriados, aunque en su mayoría biseriados (Lám.2.3T), constituidos por parénquima radial, traqueidas radiales e idioblastos. Las células de parénquima radial (Lám.2.2L) tienen paredes tangenciales lisas a ligeramente engrosadas (Lám.2.2N) y horizontales engrosadas y punteadas (Lám.2.2M), razón por la cual se observan punteaduras simples en corte transversal (Lám.2.1F; Lám.2.1G); además, estas células tienen contenidos oscuros (Lám.2.2Ñ), diámetro vertical de 27.2(17-37.7)  $\mu\text{m}$  y contornos ovalados en corte tangencial (Lám.2.3W). Las traqueidas radiales son esporádicas y se encuentran principalmente en los márgenes de los radios (Lám.2.2P). Los idioblastos generalmente tienen contenidos oscuros, contornos ovalados en corte tangencial y diámetros grandes que varían de 75 a 200  $\mu\text{m}$  (Lám.2.2O; Lám.2.3U), muy similares a las células del parénquima axial debido al tamaño y los contenidos oscuros que tienen. La altura de los radios es de 16(1-75) células (Lám.2.3T) y presentan una frecuencia de 6(4-9) radios/mm. Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo ventana y a veces tipo dacrydioide, con una punteadura y ocasionalmente dos por campo, raras veces éstas con ligeros rebordes (Lám.2.3R y S), el diámetro de las punteaduras en eje horizontal es de 26.5(15-43)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 2.1** *Rosarioxylon fusiformis* sp. nov. **TR.** A. Vista general del corte transversal. Dos bandas de parénquima axial con contenidos oscuros (flechas). Barra 3.6 mm. B. Acercamiento a la banda unicelular, la flecha muestra una célula de parénquima axial. Barra 400  $\mu$ m. C. Traqueidas longitudinales con contornos cuadrados, lúmenes redondeados y paredes más gruesas en sus vértices. Barra 150  $\mu$ m. D. Contenidos esféricos oscuros en dos traqueidas (flechas). Barra 70  $\mu$ m. E. Flechas que muestran dos traqueidas longitudinales con tílides. Barra 70  $\mu$ m. F. Células de parénquima radial con punteaduras simples en sus paredes horizontales (flechas). Barra 150  $\mu$ m. G. Acercamiento a una célula de parénquima radial con tres punteaduras simples tipo ventana en su pared horizontal (flecha). Barra 100  $\mu$ m. **RA.** H. Vista general del corte radial que muestra a grandes rasgos la conformación de los radios. Barra 400  $\mu$ m. I. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucaroide, biseriadas y triseriadas. Barra 200  $\mu$ m.



**Lámina 2.2 *Rosarioxylon fusiformis* sp. nov. RA.** J. Punteaduras areoladas tipo araucarioide (disposición alterna y contigua) y con contornos redondeados a poligonales,. Barra 60  $\mu\text{m}$ . K. Punteaduras areoladas con aberturas fusiformes y oblicuas. Barra 40  $\mu\text{m}$ . L. Radio constituido por parénquima radial. Barra 270  $\mu\text{m}$ . M. Células de parénquima radial con paredes horizontales engrosadas y punteadas. Las flechas señalan los sitios de las punteaduras simples. Barra 60  $\mu\text{m}$ . N. Células de parénquima radial con paredes tangenciales lisas y ligeramente engrosadas (flechas). Barra 50  $\mu\text{m}$ . Ñ. Contenidos oscuros y esféricos en el parénquima radial (flechas). Barra 80  $\mu\text{m}$ . O. Radio con un idioblasto que tiene contenido oscuro (flecha). Barra 110  $\mu\text{m}$ . P. La flecha señala una punteadura areolada de una traqueida radial marginal. Barra 55  $\mu\text{m}$ . Q. Parénquima axial inflado (flecha). Barra 270  $\mu\text{m}$ .



**Lámina. 2.3** *Rosarioxylon fusiformis* sp. nov. RA. R. Punteaduras de los campos de cruce tipo ventana. Barra 80  $\mu\text{m}$ . S. Acercamiento a dos punteaduras tipo ventana con un ligero reborde. Barra 25  $\mu\text{m}$ . **TA.** T. Radios. Barra 320  $\mu\text{m}$ . U. Idioblasto con contenido oscuro en el margen de un radio (flecha). Barra 150  $\mu\text{m}$ . V. Traqueidas longitudinales con tílides (flechas). Barra 185  $\mu\text{m}$ . W. Flechas que muestra tílides provenientes de dos células de parénquima radial. Barra 40  $\mu\text{m}$ . X. Células del parénquima axial con contenidos oscuros y paredes longitudinales rectas (flechas). Barra 160  $\mu\text{m}$ . Y. Célula del parénquima axial con su pared longitudinal ondulada (flecha). Barra 110  $\mu\text{m}$ . Z. Flecha que señala las paredes transversales lisas de dos células de parénquima axial. Barra 30  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con taxones actuales.

En las gimnospermas actuales no hay especie conocida que su madera esté constituida por traqueidas que en sus paredes radiales tengan punteaduras areoladas tipo araucarioide, pluriseriadas y con aberturas fusiformes; y campos de cruce con punteaduras tipo ventana y ocasionalmente tipo dacrydioide.

Por un lado, el que la madera fósil presente traqueidas con paredes más engrosadas en los vértices, contenidos resinosos y punteaduras areoladas multiseriadas tipo araucarioide con contornos poligonales y aberturas fusiformes en sus paredes radiales sugiere afinidad con Araucariaceae ya que las especies de esta familia son las únicas que poseen esos caracteres (Greguss, 1955). No obstante, las punteaduras de los campos de cruce tipo ventana, el parénquima axial distribuido en bandas unicelulares y los radios multiseriados impiden relacionarla con esa familia. IAWA (2004) señala que las punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas con disposición alterna también ha sido observada, aunque sólo en ciertas circunstancias, en especies de Pinaceae (p. ej. *Cedrus* spp. y *Keteleeria* spp.), pero a diferencia de las punteaduras de las araucariáceas éstas siempre son circulares y más grandes (IAWA, 2004). Otro grupo, que también poseen punteaduras areoladas tipo araucarioide en las paredes radiales de sus traqueidas son las Cycadales, pero éstas a diferencia de la madera fósil tienen punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce, por lo tanto, esta madera no se se puede relacionar a las Cycadales (Greguss, 1955).

Phillips (1948) y Barefoot y Hankins (1982) mencionan que las punteaduras de los campos de cruce grandes, simples o casi simples y en un número menor de 3 por campo, como las que tiene este ejemplar fósil, son características de *Phyllocladus* Rich. ex Mirb., *Dacrydium* Sol. ex G. Forst., *Sundacarpus amarus* (Blume) C. N. Page, *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold & Zucc. y algunas especies de *Pinus* L.

De acuerdo a Farjon (2010) *Phyllocladus* se constituye por cuatro especies y representa a una familia monogénica, Phyllocladaceae, sin embargo, Christenhusz *et al.* (2011) reconocen a este taxa dentro de Podocarpaceae. En este estudio por cuestiones de practicidad nos referiremos a este género dentro de Phyllocladaceae, pero eso no quiere decir que estemos de acuerdo con esa clasificación. De acuerdo a Greguss (1955) la madera de *Phyllocladus aspleniifolius* (Labill) Hook., *Phyllocladus glaucus* Carr., y *Phyllocladus alpinus* Hook, posee punteaduras grandes tipo ventana, similares a las de la madera en estudio. Es importante mencionar que las últimas dos especies son consideradas por Farjon (2010) sinónimos de *Phyllocladus toatoa* Molloy y *Phyllocladus trichomanoides* D.Don var. *alpinus*

(Hook.) Parl., respectivamente). A pesar de la similitud antes mencionada, la madera de éstas especies se diferencian de la madera fósil porque tienen punteaduras areoladas uniseriadas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas y con aberturas circulares, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y radios uniseriados a parcialmente biseriados normalmente con 1-12 células de alto (Greguss, 1955).

Como se mencionó en las comparaciones de *Protopodocarpoxylon oaxacensis*, en este mismo trabajo, el género *Dacrydium* (Podocarpaceae) está conformado por 22 especies (Farjon, 2010). La mayoría de las especies circunscritas en él se caracterizan por tener punteaduras en los campos de cruce tipo dacrydioide (a veces con ligeros rebordes) y sólo ligeramente fenestroides en pocas especies. No obstante, el que las maderas de este género tengan punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales impide relacionarlas con la madera fósil. Barefoot y Hankins (1982) menciona que este género posee punteaduras simples y grandes, es probable que él haya considerado eso debido a que las punteaduras dacrydioides o circoporoides han sido descritas como grandes, sin rebordes y poco numerosas por campo, aunado a que en ese tiempo algunas especies con punteaduras tipo ventana o fenestroide en sus campos de cruce estaban clasificadas dentro de *Dacrydium*, por ejemplo, *Manoao colensoi* (Hook.) Molloy y *Lagarostrobos franklinii* (Hook. f.) Quinn (Podocarpaceae). Estas especies difieren también de la madera fósil porque tienen punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas con aberturas redondeadas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y radios que varían de 1-12 células de alto (Greguss, 1995; García *et al.*, 2002).

*Sundacarpus* es un género monoespecífico también de Podocarpaceae constituido por *Sundacarpus amarus*. Desafortunadamente, la comparación con la madera de esta especie no fue posible debido a que no existe información sobre su anatomía.

*Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold & Zucc. (Sciadopityaceae) es la única especie que constituye a *Sciadopitys* (Farjon, 2010). La madera de esta especie difiere de la madera fósil porque tiene parénquima axial ausente o escaso, punteaduras areoladas uniseriadas tipo abietinoide con aberturas circulares en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y radios con 1-7(10) células de alto (García *et al.*, 2002).

*Pinus* es el género más grande de Pinaceae con 113 especies (Farjon, 2010). De acuerdo con García *et al.* (2002) las especies de *Pinus* que producen madera con punteaduras tipo ventana en los campos de cruce son: *Pinus albicaulis* Engelm., *Pinus ayacahuite* Ehrenb.

ex Schldl., *Pinus caribaea* Morelet, *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *Pinus densiflora* Siebold & Zucc., *Pinus flexilis* E. James, *Pinus kesiya* Royle ex Gordon, *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., *Pinus latteri* Mason, *Pinus massoniana* Lamb., *Pinus merkusii* Jungh. & de Vriese, *Pinus monticola* Douglas ex D. Don, *Pinus mugo* Turra, *Pinus nigra* J. F. Arnold, *Pinus parviflora* Siebold & Zucc., *Pinus peuce* Griseb., *Pinus resinosa* Aiton, *Pinus strobiformis* Engelm., *Pinus strobus* L., *Pinus sylvestris* L., *Pinus tabuliformis* Carrière, *Pinus thunbergii* Parl., y *Pinus wallichiana* A. B. Jacks. Las maderas de estas especies al igual que la madera fósil tienen traqueidas radiales; sin embargo, difieren de la madera fósil porque tienen canales resiníferos normales tanto axiales como radiales, parénquima radial de paredes horizontales normalmente lisas, punteaduras areoladas a lo mucho biseriadas y de tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y parénquima axial escaso o ausente (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Por lo tanto, no existe ninguna especie de *Pinus* ni de otro género de gimnosperma actual que desarrolle madera con la combinación de caracteres que posee esta madera fósil.

### **Comparación con taxones fósiles**

Como se mencionó antes, este espécimen tiene una estructura anatómica que no se parece a la de ninguna especie de gimnosperma actual. Tiene cierto parecido a las maderas de Araucariaceae por las punteaduras areoladas que tiene en las paredes radiales de sus traqueidas, y a Pinaceae, Podocarpaceae y Sciadopityaceae por las punteaduras tipo ventana que poseen algunos de sus representantes en sus campos de cruce, aunque de estas últimas tres familias tiene todavía más parecido a la primera porque al igual que algunos de sus representantes posee traqueidas radiales. Por lo tanto, esta madera fue comparada con géneros que han sido incluidos en Protopinaceae, también con otros que no se tiene claro su clasificación, y con *Araucarioxylon mexicanum* Wieland 1914-1916 del Jurásico Medio de México, la única madera fósil similar de dicho país.

Los géneros fósiles que tienen punteaduras de los campos de cruce y/o punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas parecidas a las de la nueva madera fósil son: *Protophyllocladoxylon* Kräusel, *Xenoxylon* Gothan, *Protopinuxylon* Eckhold, *Protosciadopityoxylon* Zhang, Zheng & Ding, *Phyllocladoxylon* Gothan, *Sciadopityoxylon* Schmalhausen, *Pinoxylon* Knowlton, *Pinuxylon* Gothan 1905 y *Pinuxylon* Kräusel 1870.

De acuerdo a Philippe y Bamford (2008) *Protophyllocladoxylon* Kräusel (*P. leuchsii* Kräusel como especie tipo) se caracteriza por tener punteaduras tipo araucaroide en las paredes de las traqueidas y punteaduras de los campos de cruce tipo phyllocladioide, además,



canales resiníferos ausentes. A pesar de que la madera fósil también tiene punteaduras tipo araucaroide en las paredes radiales de sus traqueidas y ausencia de canales resiníferos, difiere principalmente de dicho género porque no tiene punteaduras tipo phyllocladioide en los campos de cruce.

*Xenoxylon* Gothan (*Xenoxylon latiporosum* (Cramer) Gothan como especie tipo) se distingue por tener traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucaroide o protopinoide en las paredes radiales, mismas que cuando son uniseriadas son grandes, generalmente aplanadas arriba y abajo y elongadas transversalmente, además porque tiene radios uniseriados, punteaduras de los campos de cruce tipo ventana con una y ocasionalmente dos por campo y canales resiníferos ausentes (Zheng *et al.*, 2008). Si bien es cierto, la madera de Oaxaca también tiene punteaduras tipo ventana con una y ocasionalmente dos por campo y canales resiníferos ausentes, sin embargo, las punteaduras areoladas contiguas, aplanadas y elongadas horizontalmente de las paredes radiales de las traqueidas típicas de *Xenoxylon* están ausentes en la madera en estudio, además, la presencia de radios de uniseriados a tetraseriados y heterocelulares y parénquima axial tangencialmente zonado en la madera de México no permiten relacionarla con este género.

*Protopinuxylon* Eckhold se singulariza por tener anillos de crecimiento más o menos marcados, punteaduras areoladas transicionales (referidas tal vez como mixtas) en las traqueidas, *Abietineentüpfelung* (punteaduras que pueden ser redondeadas o no en las paredes tangenciales de las células radiales), canales axiales normales y sólo radiales en áreas traumáticas, punteaduras grandes (ooporos) en los campos de cruce, y traqueidas radiales y parénquima axial ausentes (Philippe y Bamford, 2008). Por tales características la madera fósil de Oaxaca no puede ser relacionada con este género, pues todos los atributos antes mencionados están ausentes en ella.

*Protosciadopityoxylon* Zhang, Zheng & Ding, con *Protosciadopityoxylon liaoningense* Zhang, Zheng & Ding como especie tipo, se distingue por presentar anillos de crecimiento distinguibles, punteaduras areoladas uniseriadas verticalmente aplanadas y transversalmente elongadas, radios uniseriados únicamente constituidos por células de parénquima con espacios intercelulares y con paredes tanto horizontales como tangenciales lisas, punteaduras tipo fenestroide y ocasionalmente subtaxodioide en los campos de cruce, con una y ocasionalmente dos punteaduras por campo, además, parénquima axial y canales radiales ausentes (Zheng *et al.*, 2008). Philippe y Bamford (2008) mencionan que este género tiene punteaduras areoladas tipo protopinoide. La nueva madera fósil difiere de dicho género porque no tiene anillos de crecimiento, punteaduras areoladas exclusivamente uniseriadas y aplanadas verticalmente,

radios uniseriados y constituidos sólo por parénquima radial cuyas paredes son lisas, y punteaduras tipo subtaxodioide en los campos de cruce; por consiguiente la madera fósil tampoco puede ser relacionado con este género.

*Phyllocladoxylon* Gothan, con *Phyllocladoxylon muelleri* (Schenk) Gothan como especie tipo, se caracteriza por tener traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas a triseriadas en las paredes radiales, separadas o ligeramente en contacto y con contornos circulares, punteaduras grandes en los campos de cruce con una y algunas veces dos por campo, células radiales con paredes lisas, parénquima axial difuso o ausente, y barras de Sanio y canales resinosos ausentes (Philippe y Bamford, 2008). Aunque la madera fósil de México tiene punteaduras areoladas triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas con contornos redondeados a poligonales, punteaduras grandes tipo ventana y presencia de parénquima axial, no puede ser asignada a este género debido a que tiene radios heterogéneos y multiseriados, células de parénquima radial con paredes horizontales punteadas y parénquima axial tangencialmente zonado.

Respecto a *Sciadopityoxylon* Schmalhausen, Philippe y Bamford (2008) lo reportan como posible sinónimo de *Xenoxylon* Gothan, por lo que comparaciones detalladas con este género fueron excluidas.

En cuanto a *Pinoxylon* Knowlton, basado en *Pinoxylon dacotense* Knowlton como especie tipo, Philippe y Bamford (2008) mencionan que su diagnosis original está pobremente definida y que por ello han surgido problemas taxonómicos. Medlyn y Tidwell (1979) afirman que *Pinoxylon* Knowlton es similar a *Protopiceoxylon* Gothan ya que ambos tienen canales traumáticos axiales, traqueidas radiales y punteaduras areoladas mixtas en las paredes radiales de las traqueidas, pero a la fecha no hay una propuesta que defina la situación confusa de estos dos taxones. Particularmente *Protopiceoxylon* Gothan se caracteriza por tener punteaduras pequeñas en los campos de cruce, entre 2-4 punteaduras por campo. Debido a que la madera de Oaxaca no tienen canales traumáticos y punteaduras pequeñas en los campos de cruce, comparaciones con maderas que han sido incluidas en estos géneros no fueron realizadas.

*Pinuxylon* Gothan se reconoce porque tiene punteaduras areoladas grandes, sin aplanamientos en sus contornos y pluriseriadas con disposición opuesta, punteaduras tipo ventana en los campos de cruce, canales resiníferos tanto radiales como axiales, células epiteliales con paredes delgadas o raramente gruesas, traqueidas radiales sin dientes, y parénquima axial a veces ausente (Philippe y Bamford, 2008). En contraste la madera de

Oaxaca no tiene canales resiníferos ni punteaduras areoladas opuestas en las paredes de las traquiedas. Cabe indicar, que también existe otro género con el mismo nombre (*Pinuxylon*) pero propuesto por Kräusel en 1870. Éste se caracteriza por tener anillos de crecimiento distinguibles, radios uniseriados y fusiformes, punteaduras tipo ventana o casi tipo ventana en los campos de cruce y canales axiales y radiales normales (Zheng *et al.*, 2008). Es por este último carácter que la madera de México tampoco se puede relacionar con este género.

Por último, *Araucarioxylon mexicanum* Wieland es la única especie fósil con varios caracteres en común con la madera en estudio, por ejemplo, traqueidas con punteaduras areoladas pluriseriadas y con contornos redondeados a poligonales, radios altos y biseriados, y punteaduras grandes en los campos cruce. No obstante, la madera que se describe en este estudio se distingue porque tiene radios más altos, traqueidas longitudinales mas anchas y radios constituidos por células de parénquima, traqueidas radiales e idioblastos (ver Tabla 2.1). Particularmente por estas diferencias no se pudieron relacionar positivamente. El hecho de que ambas proceden de la misma formación y que compartan algunas características hace pensar que quizá hayan sido producidas por el mismo taxón, sin embargo, con la poca información que se tiene de la madera descrita por Wieland no se puede afirmar esta hipótesis. Una futura revisión del material original será necesaria para confirmar o refutar si estas maderas fueron producidas por una misma especie, aunque Person y Delevoryas (1982) en una revisión del material colectado por Wieland en la Mixteca Alta, mencionaron que la mayoría del material tipo de dicho taxón estaba extraviado. Si al revisar tal material tipo se llegara a determinar que ambas maderas corresponden a un mismo taxa, el material que fue descrito por Wieland tendría que someterse a un cambio nomenclatural ya que *Araucarioxylon* Kraus actualmente es un género ilegítimo, debido a que *Agathoxylon* Harting fue el primer género que se erigió para incluir maderas con características típicas de las araucariáceas (Röbber *et al.*, 2014). Además, porque las características anatómicas que poseen estas maderas mexicanas no concordarían con las de dicho género, pues en lugar de tener punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce y radios constituidos únicamente por células de parénquima, poseen punteaduras tipo ventana a dacrydioides en los campos de cruce y radios constituidos por parénquima radial, traqueidas radiales e idioblastos. Por lo anterior y por todas las comparaciones realizadas esta madera fósil de Oaxaca es asignada a un género y especie nuevos, *Rosarioxylon fusiformis* gen. y sp. nov.

**Tabla 2.1** Comparación anatómica de *Rosarioxylon fusiformis* gen. y sp. nov. y *Araucarioxylon mexicanum* Wieland 1914-1916.

	<i>Araucarioxylon mexicanum</i> , Jurásico inferior-medio, Oax., México	<i>Rosarioxylon fusiformis</i> gen. y sp. nov., Jurásico inferior-medio, Oax., México
<b>Anillos de crecimiento</b>	–	–
<b>Traqueidas longitudinales</b>		
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	227
Contornos en corte transversal	¿?	cuadrados con paredes engrosadas en sus vértices
Diámetro, en µm	50-70	68(47-97)
Contenidos resinosos	+	+
Tilides	+	+
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>		
Uniseriadas	¿?	+
Biseriadas	+	+
Triseriadas	+	+
Tetraseriadas	+	+
Diámetro, en µm	¿?	19(15-25)
Contornos	redondeados y poligonales	redondeados y poligonales
Aberturas	oblicuas	fusiformes
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>		
Diámetro, en µm	¿?	–
<b>Parénquima axial</b>		
Paredes transversales lisas	¿?	+
Paredes transversales noduladas	¿?	–
Contenidos resinosos	¿?	+
<b>Radios</b>		
Altura, en células	20-30(40)	16(1-75)
Uniseriados	+	+
Biseriados	+	+
Triseriados	¿?	+
Tetraseriados	¿?	+
Parénquima radial		
Paredes horizontales	¿?	engrosadas y punteadas
Paredes axiales	¿?	lisas y a veces engrosadas
Contenidos resinosos	¿?	+
Traqueidas radiales	¿?	+–
Idioblastos	¿?	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>		
Ventana	+	+
Dacrydioide o circoporoide	+	+
Punteaduras por campo	1	1 y ocasionalmente 2
Diámetro, en µm	“desde pequeñas a casi todo el campo”	26.5(15-43)
<b>Canales</b>	–	–

(+) carácter presente, (–) carácter ausente, (+–) carácter ocasional, (¿?) carácter desconocido

**Familia:** Araucariaceae.

**Género:** *Agathoxylon* Harting.

**Especie tipo:** *Agathoxylon cordaianum* Harting.

**Especie:** *Agathoxylon gillii* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 3.1 y 3.2).

**Localidad:** Porvenir Jericó, Chiapas.

**Horizonte estratigráfico:** Formación Todos Santos, Jurásico superior.

**Número de ejemplares:** 2, IGM-CHP1 (Apéndice 2.E) y IGM-CHP2 (Apéndice 2.F).

**Láminas delgadas:** 33 en total (IGM-LPB-CHP1: 101-114 y IGM-LPB-CHP2: 201-219).

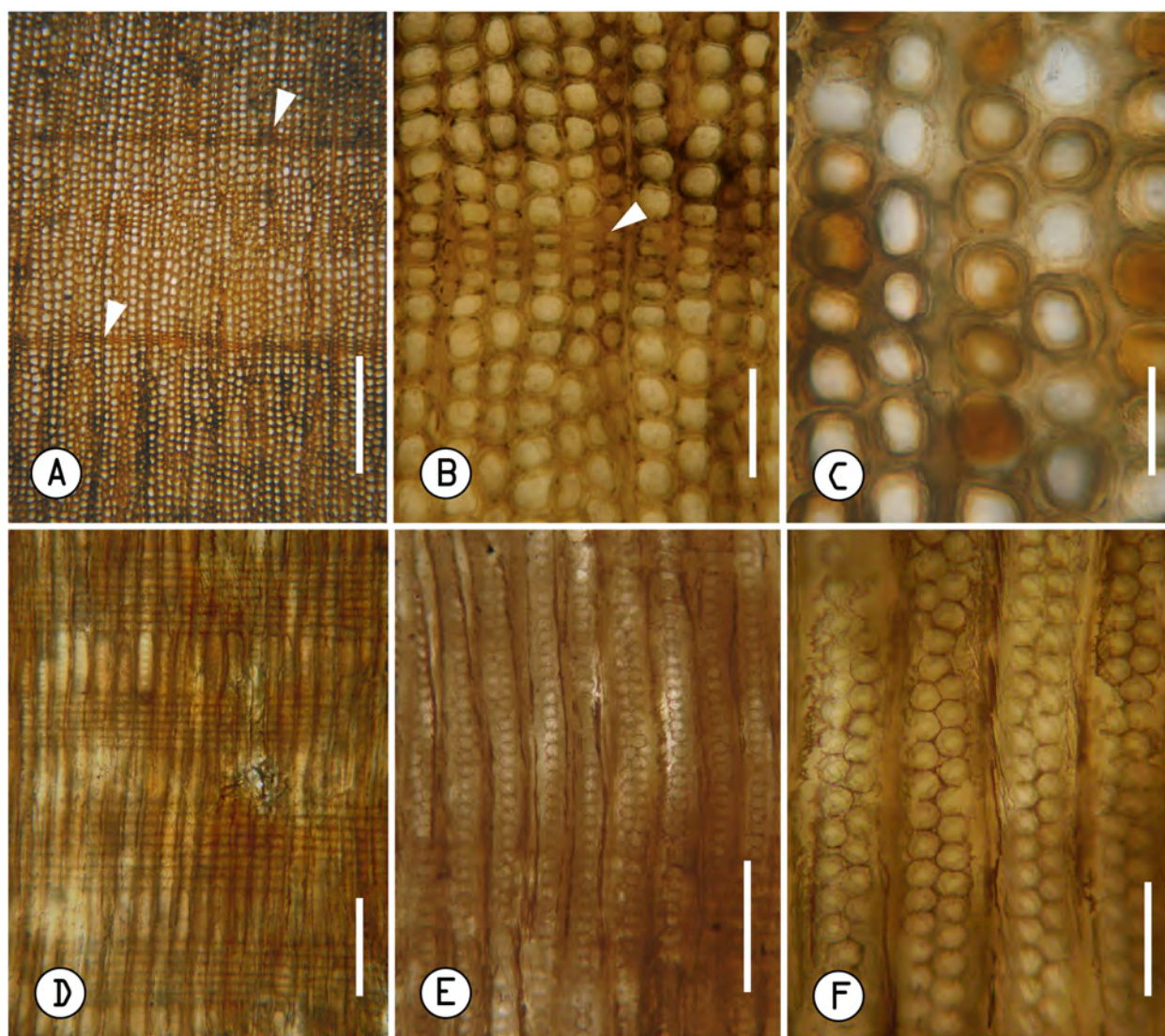
**Holotipo:** IGM-LPB-CHP1: 101-114.

**Epíteto específico:** En honor al M. en C. Javier Avendaño Gil, por habernos guiado a la localidad donde se recolectaron estas maderas silificadas.

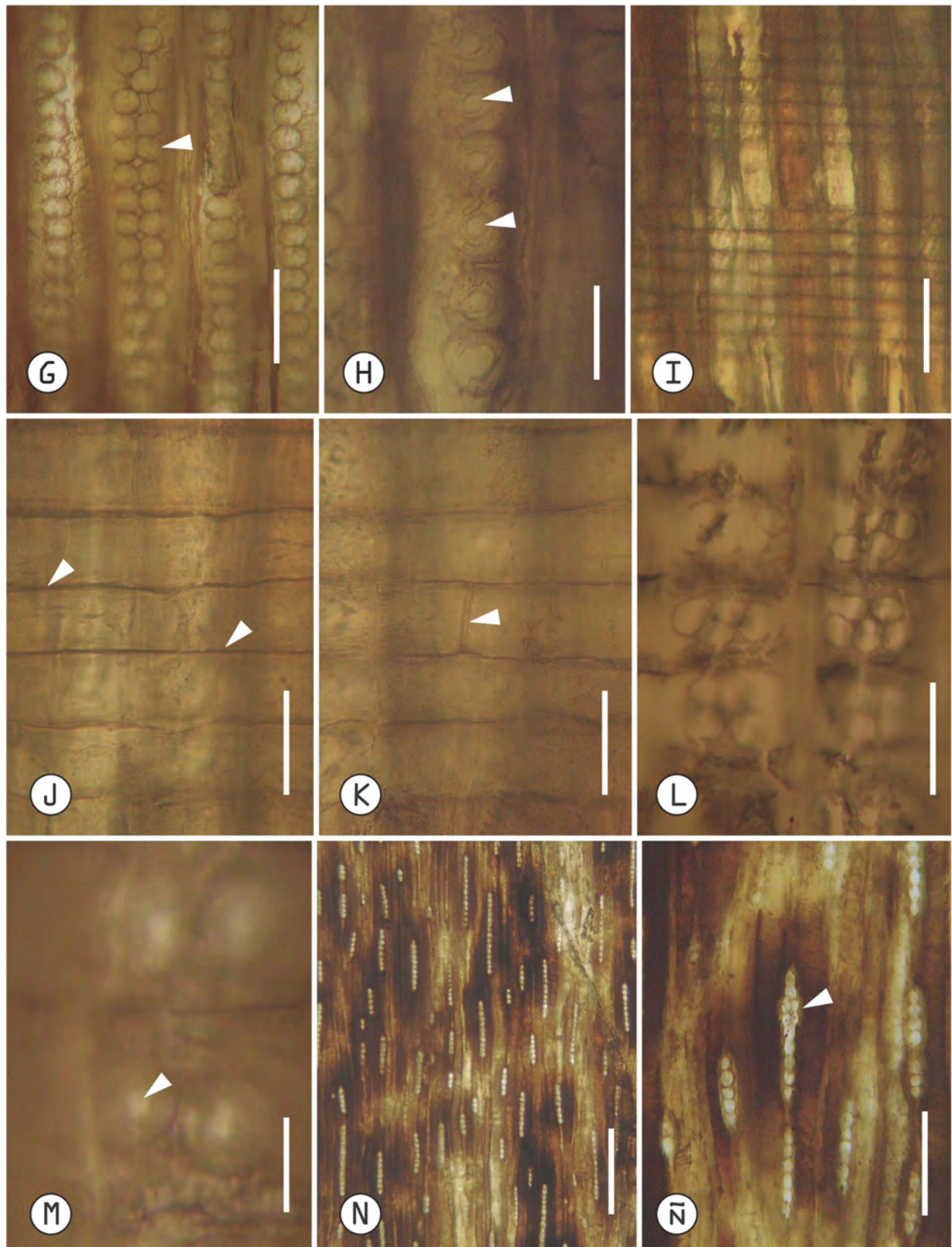
**Diagnosis:** Anillos de crecimiento poco distinguibles; traqueidas de sección redondeada y con diámetro radial de 56(44-67)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo araucarioide y con disposición opuesta, arregladas en una y dos series; punteaduras areoladas con contornos redondeados y poligonales con diámetro de 19(15-23)  $\mu\text{m}$ ; radios uniseriados y rara vez parcialmente biseriados, con 1-15(23) células de alto y constituidos por parénquima radial; parénquima radial de paredes lisas; punteaduras de los campos de cruce tipo araucarioide, con 5(2-8) punteaduras por campo. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

**Descripción:** Fragmentos de xilema secundario con a lo más 5 cm de diámetro por 10 cm de largo; el estado de preservación de esta madera es moderado. **Anillos de crecimiento** poco distinguibles (Lám.3.1A), la etapa tardía está constituida a lo mucho por tres filas de traqueidas (Lám.3.1B). Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos redondeados (Lám.3.1C), las paredes de las traqueidas de la etapa temprana tienen un grosor de 8(4-13)  $\mu\text{m}$  y un diámetro promedio radial y tangencial de 56(44-67)  $\mu\text{m}$  y 56.3(35-79)  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen punteaduras areoladas tipo araucarioide dispuestas en una y dos series (Lám.3.1E y F), aunque algunas veces hay punteaduras biseriadas con disposición opuesta (Lám. 3.2G); los contornos que presentan las punteaduras areoladas son circulares y poligonales (Lám. 3.1F y Lám.3.2G), con diámetro de 19(15-23)  $\mu\text{m}$ , mientras que

el de las aberturas únicamente circulares con diámetro de 5(4-7)  $\mu\text{m}$  (Lám.3.2H). En promedio esta madera tiene 400 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son uniseriados y rara vez parcialmente biseriados (Lám.3.2N y Ñ), constituidos por células de parénquima (Lám.3.2I) de paredes horizontales lisas (Lám.3.2J) y axiales lisas (Lám.3.2K), con diámetro vertical de 24.9(19-35)  $\mu\text{m}$  y con contornos circulares a ovalados en corte tangencial (Lám.3.2Ñ). La altura de los radios es de 1-15(23) células y la frecuencia que presentan es de 5 radios/mm. Las punteaduras de los campos de cruce son tipo araucarioide, con 5(2-8) punteaduras por campo (Lám.3.2L y M) y con diámetro de 9(7-12)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 3.1 *Agathoxylon gillii* sp. nov. TR.** A. Vista general del corte transversal que muestra la presencia de anillos de crecimiento poco distinguibles. Las flechas muestran las etapas tardías de éstos. Barra 580  $\mu\text{m}$ . B. Acercamiento a la etapa tardía (flecha) de un anillo de crecimiento. Barra 160  $\mu\text{m}$ . C. Traqueidas con contornos redondeados. Barra 80  $\mu\text{m}$ . **RA.** D. Vista general del corte radial. Barra 250  $\mu\text{m}$ . E. Traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas y biseriadas. Barra 190  $\mu\text{m}$ . F. Punteaduras areoladas biseriadas tipo araucarioide, algunas con contornos poligonales. Barra 80  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 3.2 *Agathoxylon gillii* sp. nov. RA.** G. Punteaduras areoladas biseriadas con disposición opuesta (flecha) y contornos circulares. Barra 80  $\mu\text{m}$ . H. Aberturas circulares de las punteaduras areoladas (flechas). Barra 30  $\mu\text{m}$ . I. Radios constituidos sólo parénquima radial. Barra 100  $\mu\text{m}$ . J. Células de parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 35  $\mu\text{m}$ . K. Células de parénquima radial con paredes axiales lisas (flecha). Barra 35  $\mu\text{m}$ . L. Campos de cruce con punteaduras tipo araucarioide. Barra 35  $\mu\text{m}$ . M. Acercamiento a las punteaduras de los campos de cruce, la flecha muestra la abertura de una de ellas. Barra 10  $\mu\text{m}$ . **TA.** N. Vista general del corte tangencial donde se observa radios uniseriados. Barra 400  $\mu\text{m}$ . Ñ. Células radiales con contornos de circulares a ovalados. La flecha señala un radio parcialmente biseriado. Barra 170  $\mu\text{m}$ .

**Especie:** *Agathoxylon angosturense* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 4.1 y 4.2)

**Localidad:** Porvenir Jericó, Chiapas

**Horizonte estratigráfico:** Formación Todos Santos, Jurásico superior.

**Número de ejemplares:** 1, IGM-CHP3 (Apéndice 2.G).

**Láminas delgadas:** 37 en total (IGM-LPB-CHP3: 301-337).

**Holotipo:** IGM-LPB-CHP3: 301-337

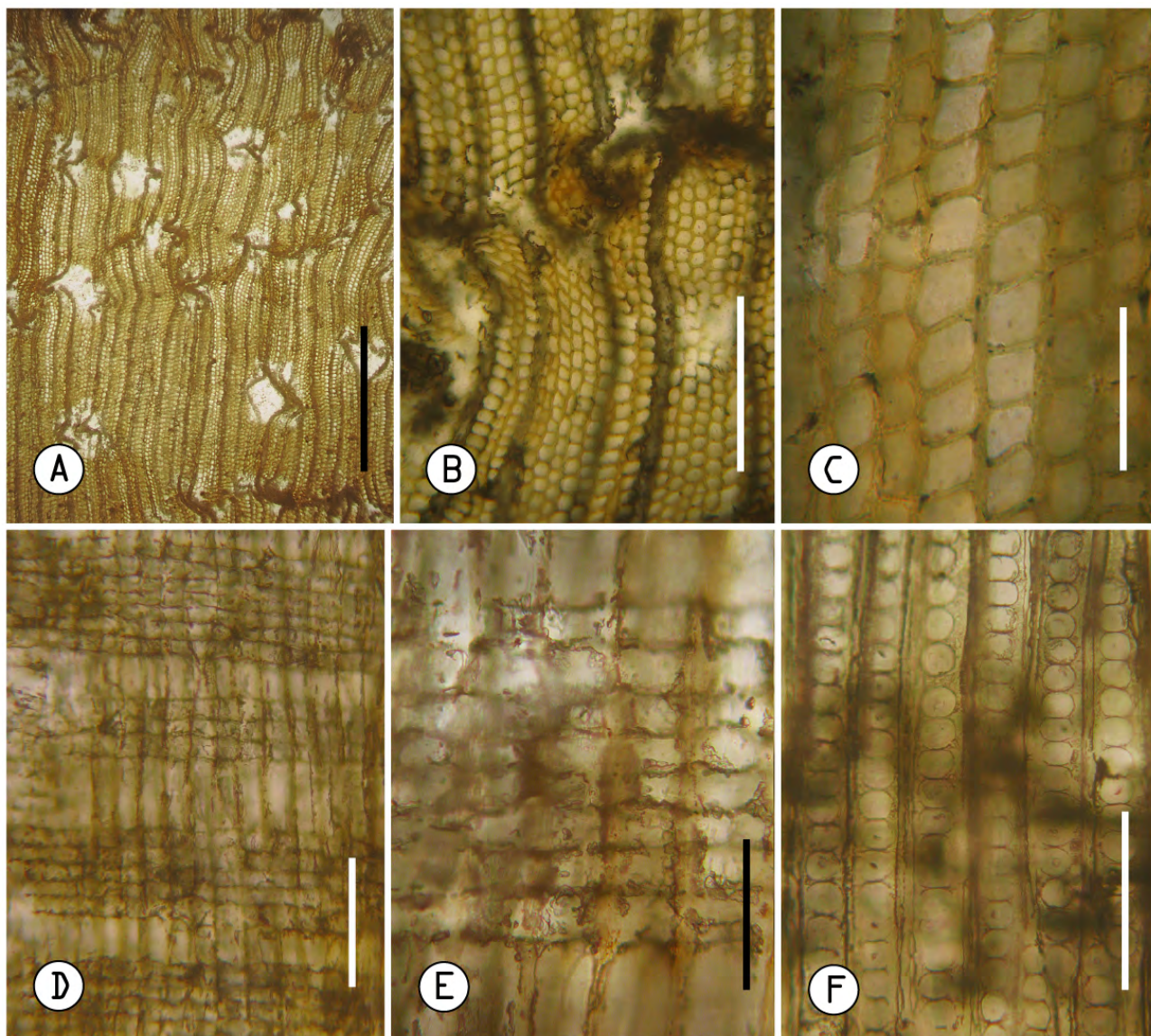
**Epíteto específico:** En referencia a la presa La Angostura, formalmente conocida como presa Belisario Domínguez, ya que en la parte noroeste de ésta se recolectó este espécimen.

**Diagnosis:** Traqueidas de sección cuadrada y con diámetro radial de 38(22-55)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo araucarioide, arregladas predominantemente en una serie y raramente en dos; punteaduras areoladas de contornos circulares y con diámetro de 21.7(18-26)  $\mu\text{m}$ ; radios uniseriados y rara vez parcialmente biseriados, con 1-5-10(15) células de alto, y constituidos por parénquima radial; células del parénquima radial con paredes lisas; punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con 4(2-7) punteaduras por campo; Ausentes anillos de crecimiento, canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

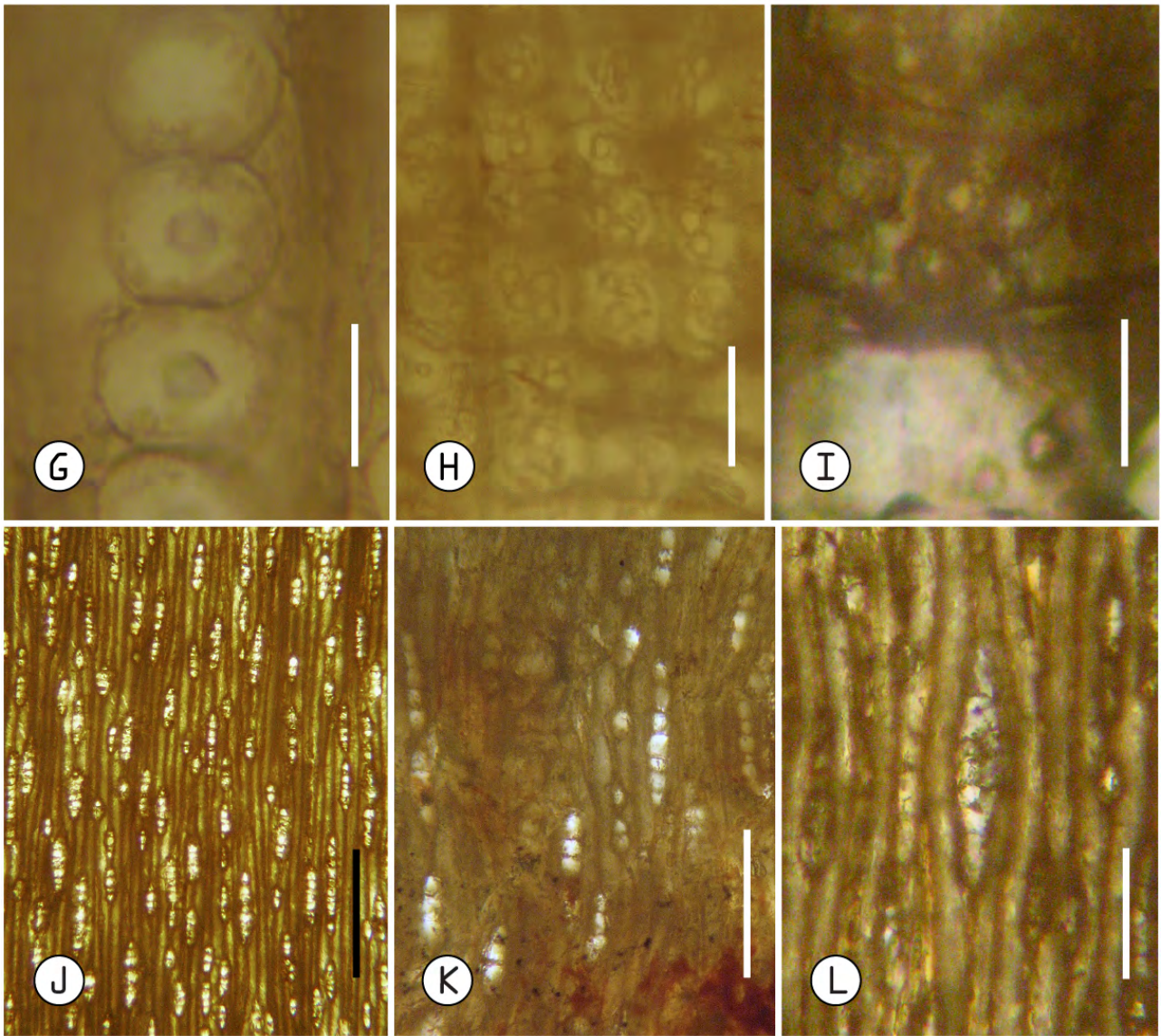
**Descripción:** Fragmento de xilema secundario con 5 cm de diámetro y 8 cm de largo; en un mal estado de preservación. **Anillos de crecimiento** ausentes. Orificios amorfos de 70 a 800  $\mu\text{m}$  de diámetro en sección transversal que al parecer no corresponden a la estructura original del tejido secundario (Lám.4.1A y B). Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos cuadrados (Lám.4.1B y C) y ocasionalmente redondeados, el diámetro radial y tangencial de éstas es de 38(22-55) y 36(20-54)  $\mu\text{m}$  respectivamente, y el grosor de la pared es de 5.1(3-8)  $\mu\text{m}$ . Estas células únicamente en sus paredes radiales ostentan punteaduras areoladas tipo araucarioide uniseriadas (Lám.4.1F) y muy raramente biseriadas, los contornos y aberturas de éstas son circulares (Lám.4.2G) con diámetro de 21.7(18-26)  $\mu\text{m}$  y 3(5-7)  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Esta madera en promedio tiene 697 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** en su mayoría son uniseriados (Lám.4.2J-K) y a veces parcialmente biseriados (Lám.4.2L) y constituidos únicamente por parénquima radial (Lám.4.1D); las paredes del parénquima radial están mal preservadas pero aparentemente son delgadas y lisas (Lám.4.1E). La altura de los radios es de 1-5-10(15) células y su frecuencia es de 7 radios/mm. Las **punteaduras de los campos de**



**cruce** son de tipo araucarioide, con 4(2-7) punteaduras por campo (Lám.4.2H-I) y con diámetro de 8.2(5-11)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 4.1** *Agathoxylon angosturense* sp. nov. TR. A. Vista general del corte transversal que muestra la ausencia de anillos de crecimiento y la presencia de orificios amorfos no pertenecientes a la estructura del tejido secundario. Barra 3 mm. B. Acercamiento a los orificios amorfos. Barra 380  $\mu\text{m}$ . C. Traqueidas con contornos cuadrados. Barra 115  $\mu\text{m}$ . RA. D. Vista general del corte radial donde se puede observar la conformación de los radios. Barra 210  $\mu\text{m}$  E. Células de parénquima radial con paredes mal preservadas pero aparentemente delgadas y lisas. Barra 75  $\mu\text{m}$ . F. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucarioide uniseriadas. Barra 150  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 4.2** *Agathoxylon angosturense* sp. nov. RA. G. Punteaduras areoladas de contornos y aberturas circulares. Barra 20  $\mu$ m. H. Punteaduras de los campos de cruce tipo araucarioide. Barra 26  $\mu$ m. I. Acercamiento a las punteaduras de un campo de cruce a las que se les puede observar su abertura. Barra 16  $\mu$ m. TA. J. Vista general de un corte tangencial. Barra 390  $\mu$ m. K. Acercamiento a los radios uniseriados bajos en altura. Barra 180  $\mu$ m. L. Acercamiento a un radio biseriado. Barra 130  $\mu$ m.

**Especie:** *Agathoxylon jericóense* sp. nov. Ríos Santos (Láminas 5.1 y 5.2).

**Localidad:** Porvenir Jericó, Chiapas.

**Horizonte estratigráfico:** Formación Todos Santos, Jurásico superior.

**Número de ejemplares:** 2, IGM-CHP4 (Apéndice 2.H) y IGM-CHP5 (Apéndice 2.I).

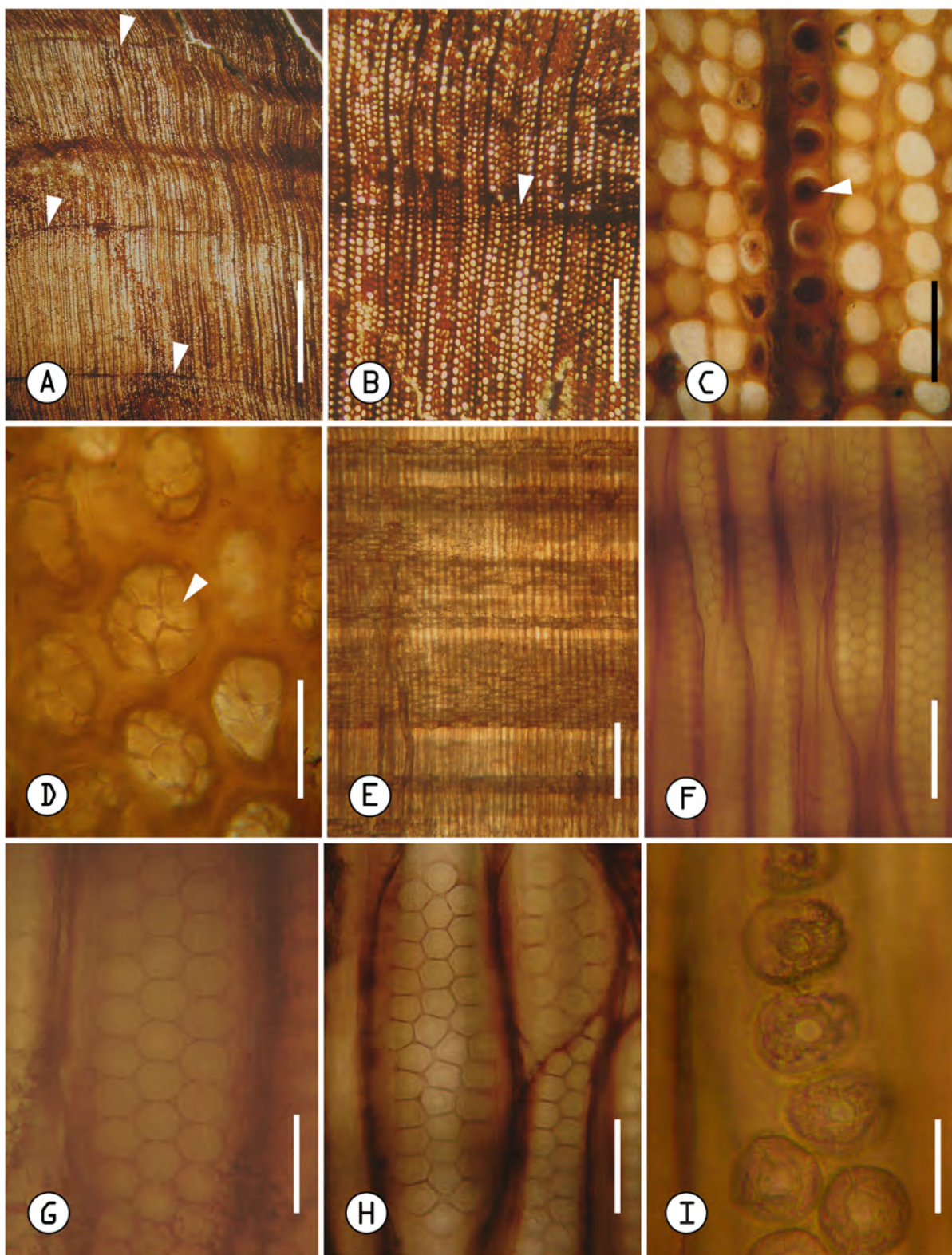
**Láminas delgadas:** 37 en total (IGM-LPB-CHP4: 401-422 y IGM-LPB-CHP5: 501-515).

**Holotipo:** IGM-LPB-CHP4: 401-422.

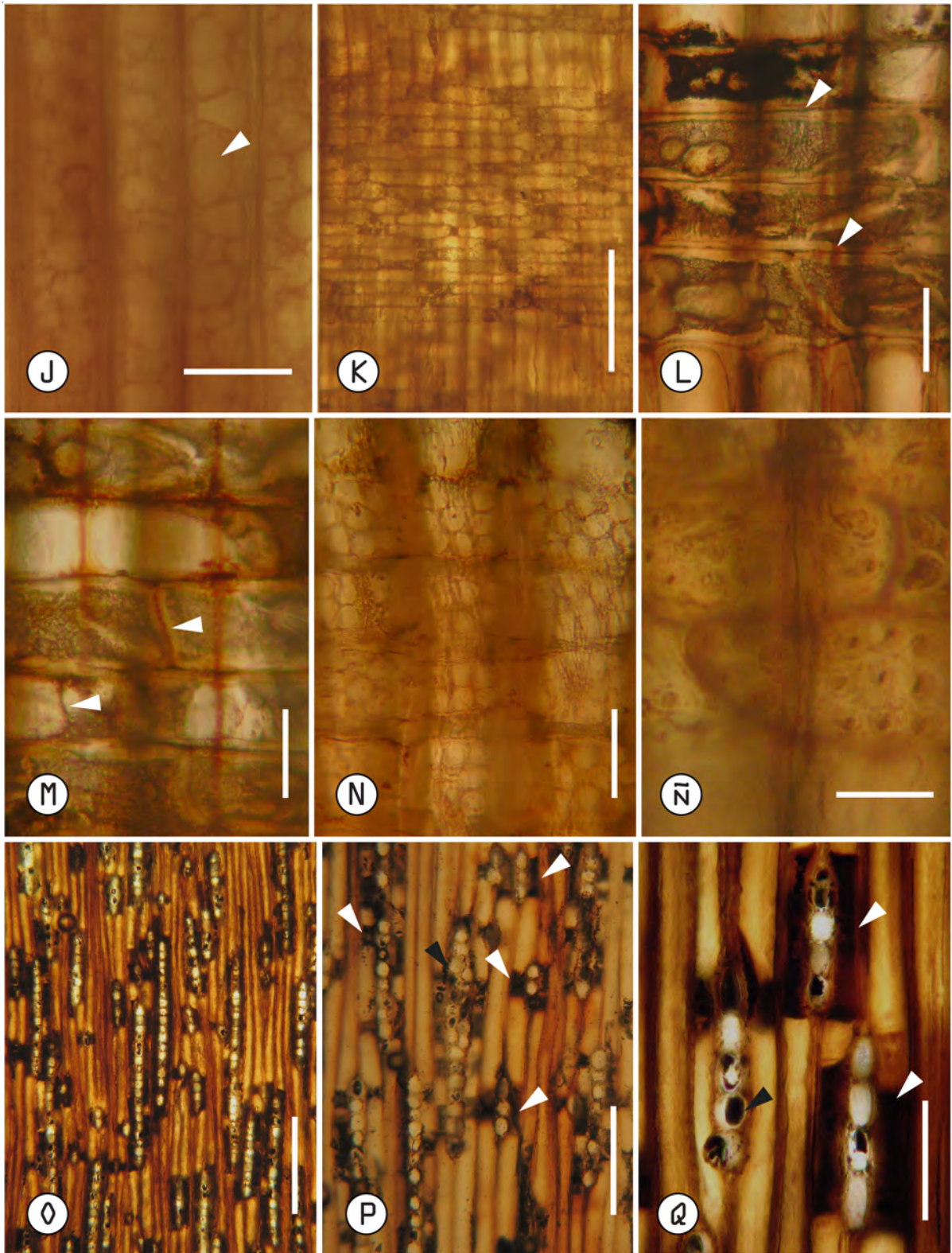
**Epíteto específico:** En referencia a Porvenir Jericó, poblado más próximo al sitio de colecta de estos ejemplares.

**Diagnos:** Anillos de crecimiento poco distinguibles; traqueidas de sección redondeada y con diámetro radial de 46.9(32-63)  $\mu\text{m}$ ; traqueidas con contenidos resinosos y tílides; punteaduras areoladas tipo araucaroide de uniseriadas a tetraseriadas en las paredes radiales de las traqueidas; punteaduras areoladas con contornos circulares a poligonales y con diámetro de 15.8(13-19)  $\mu\text{m}$ ; radios de uniseriados a parcialmente biseriados, con 1-25(39) células de alto y constituidos por células de parénquima; células de parénquima radial con paredes lisas y con contenidos resinosos; punteaduras en los campos de cruce tipo araucarioide con 7(3-12) punteaduras por campo. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

**Descripción:** Fragmentos de xilema secundario de no más de 7 cm de diámetro y 10 cm de largo; en un estado de preservación moderado. **Anillos de crecimiento** poco distinguibles (Lám.5.1A), la etapa tardía está constituida por tres a cuatro filas de traqueidas (Lám.5.1B). Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos redondeados a ocasionalmente poligonales (Lám.5.1C) y meatos esporádicos entre sus paredes; las traqueidas de la etapa temprana tienen grosor de pared de 5.3(3-8)  $\mu\text{m}$ , y diámetro radial y tangencial de 46.9(32-63)  $\mu\text{m}$  y 42.2(30-53)  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen punteaduras areoladas tipo araucaroide de uniseriadas a tetraseriadas, pero en su mayoría biseriadas y triseriadas (Lám.5.1F), los contornos de éstas son de circulares (Lám.5.1G) a poligonales (Lám.5.1H) con diámetro de 15.8(13-19)  $\mu\text{m}$ , en tanto que el de las aberturas son circulares con diámetro medio de 4  $\mu\text{m}$  (Lám.5.1I). En algunas zonas, las traqueidas tienen contenidos resinosos cerca de los radios (Lám.5.1C; Lám.5.2P y Q) y otras poseen tílides (Lám.5.1D; Lám.5.2J). Esta madera en promedio poseen 670 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son uniseriados (Lám.5.2O) a parcialmente biseriados (Lám.5.2P) y están constituidos únicamente por parénquima radial (Lám.5.2K), las células de parénquima radial tienen paredes horizontales delgadas y lisas (Lám.5.2L) y tangenciales lisas (Lám.5.2M), altura de 27.6(18-40)  $\mu\text{m}$ , contenidos resinosos ocasionales parecidos a los de las traqueidas (Lám.5.2L y Q) y contornos ovalados en corte tangencial (Lám.5.2Q). La altura de los radios es de 1-25(39) células y la frecuencia que presentan es de 7(5-10) radios/ $\text{mm}$ . Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo araucaroide (Lám.5.2N y Ñ), con 7(3-12) punteaduras por campo y diámetro de 7(5-10)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 5.1 *Agathoxylon jericoense* sp. nov. TR.** A. Vista general del corte transversal donde se pueden observar anillos de crecimiento poco distinguibles. Las flechas señalan las etapas tardías de la madera. Barra 5 mm. B. Flecha que muestra lo angosto que representa una etapa tardía. Barra 520  $\mu$ m. C. Traqueidas de contornos principalmente redondeados. La flecha señala una traquieda con contenido oscuro. Barra 100  $\mu$ m. D. Traqueidas con tálides, la flecha indica una de ellas. Barra 50  $\mu$ m. **RA.** E. Vista general del corte radial. Barra 560  $\mu$ m. F. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucarioide y biseriadas y triseriadas. Barra 80  $\mu$ m. G. Punteaduras areoladas de contornos circulares. Barra 40  $\mu$ m. H. Punteaduras areoladas de contornos poligonales. Barra 50  $\mu$ m. I. Punteaduras areoladas con aberturas circulares. Barra 15  $\mu$ m.



**Lámina 5.2 *Agathoxylon jericoense* sp. nov. RA.** J. Traqueidas con tíldes. La flecha muestra una tílde ovalada. Barra 65  $\mu$ m. K. Radio conformado exclusivamente por células de parénquima. Barra 310  $\mu$ m. L. Parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). En la parte de arriba se observa una célula de parénquima con contenido obscuro. Barra 30  $\mu$ m. M. Parénquima radial con paredes axiales lisas (flechas). Barra 30  $\mu$ m. N. Vista general de las punteaduras de los campos de cruce tipo araucaroide. Barra. 30  $\mu$ m. Ñ. Acercamiento a las punteaduras de los campos de cruce. Barra 25  $\mu$ m. **TA.** O. Vista general del corte tangencial donde se muestra que los radios son predominantemente uniseriados. Barra 215  $\mu$ m. P. Traqueidas con contenidos oscuros a la altura de los radios (flechas blancas). Radio parcialmente biseriado (flecha negra). Barra 215  $\mu$ m. Q. Células radiales con contornos ovalados y algunas con contenidos oscuros (flecha negra). Las flechas blancas indican los contenidos oscuros que tienen las traqueidas a la altura que convergen con los radios. Barra 60  $\mu$ m.

## Comparación con taxones actuales.

En esta sección se llevan a cabo las comparaciones de las tres maderas fósiles provenientes de Porvenir Jericó, Chiapas debido a que provienen de la misma localidad y porque tienen una estructura xilotómica similar.

Los caracteres anatómicos que comparten son: anillos de crecimiento poco distinguibles, punteaduras areoladas con disposición contigua y alterna (tipo araucarioide) en las paredes radiales de las traqueidas, radios uniseriados y constituidos exclusivamente de parénquima, células de parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales lisas, punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce y parénquima axial y canales resiníferos ausentes.

Las especies de gimnospermas actuales que presentan los atributos anteriores se encuentran clasificadas solamente en Araucariaceae (Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004). Cabe mencionar que especies de Cycadales también presentan punteaduras bordadas tipo araucarioide en las paredes de las traqueidas y punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce; sin embargo, las maderas de este grupo se diferencian por tener traqueidas con engrosamientos en espiral (normalmente), punteaduras areoladas arregladas en numerosas series en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios multiseriados (1-6 series) (Greguss, 1955), y en general parénquima abundante, por lo que este tipo de madera es considerada tipo manoxilica, en contraste con la de las Coniferales cuya madera es de tipo picnoxilica, es decir más densa y con radios más estrechos (Seward, 1917; citado en Fisher y Marler, 2006), por lo tanto sólo se realizaron comparaciones con maderas de Araucariaceae.

Actualmente, esta familia se constituye por 37 especies clasificadas en 3 géneros: *Agathis* Salisb. con 17 especies, *Araucaria* Juss. con 19 especies, y *Wollemia* W. G. Jones *et al.* con sólo una especie (Farjon, 2010), todas restringidas al hemisferio sur (Dettemann y Clifford, 2005). Aquí para las comparaciones anatómicas de las maderas en estudio únicamente se consideraron las maderas de 10 especies de *Agathis* (*Agathis australis* (D. Don) Lindl., *Agathis borneensis* Warb., *Agathis dammara* (Lamb.) Rich. & A. Rich., *Agathis labillardierei* Warb., *Agathis lanceolata* (Sèbert & Pancher) Warb., *Agathis macrophylla* (Lindl.) Mast., *Agathis microstachya* J.F. Bailey & C.T. White, *Agathis moorei* (Lindl.) Mast., *Agathis ovata* (C. Moore ex Vieill.) Warb. y *Agathis robusta* (C. Moore ex F. Muell.) F.M. Bailey), 12 especies de *Araucaria* (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, *Araucaria bidwillii* Hook., *Araucaria columnaris* (J. R. Forst.) Hook., *Araucaria cunninghamii* Aiton ex A. Cunn., *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco, *Araucaria humboldtensis* J. T.

Buchholz, *Araucaria hunsteinii* K. Schum., *Araucaria montana* Brongniart & Gris, *Araucaria muelleri* (Carrière) Brongniart & Gris, *Araucaria rulei* F. Muell. y *Araucaria subulata* Vieill), y la madera de la única especie de *Wollemia* (*W. nobilis* Jones, Hill & Allen).

La madera de las especies de Araucariaceae tienen una estructura anatómica con muchos atributos en común, Greguss (1955) y Phillips (1941) afirman que es muy difícil incluso casi imposible diferenciar la madera de cada uno de los géneros y especies a través de la anatomía de la madera. Por lo tanto, las tres maderas fósiles de Chiapas se compararon indistintamente con la madera de los tres géneros.

La primera de ellas se caracteriza por tener en las paredes radiales de las traqueidas punteaduras areoladas arregladas en una y dos series, tipo araucarioide, algunas veces con disposición opuesta cuando son biseriadas, radios uniseriados y en ocasiones parcialmente biseriados con 1-15(23) células de alto y 5(2-8) punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce.

Las maderas de las especies de Araucariaceae que tienen punteaduras uniseriadas y biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas son: *Agathis dammara*, *Agathis moorei*, *Agathis ovata*, *Araucaria angustifolia*, *Araucaria araucana*, *Araucaria bidwillii*, *Araucaria columnaris*, *Araucaria heterophylla*, *Araucaria humboldtensis*, *Araucaria muelleri*, *Araucaria rulei* y *Araucaria subulata* (García et al., 2002). De estas especies las que poseen un número de punteaduras de los campos de cruce cercano al de esta madera en estudio son: *Araucaria angustifolia*, *Araucaria araucana*, *Araucaria bidwillii*, *Araucaria heterophylla* y *Araucaria muelleri*, con 1-5(9), 1-6(8), 1-6(8), 2-4(8) y 4-6(8) punteaduras por campo de cruce, respectivamente (Greguss, 1955; García et al., 2002) ver Tabla 3.1.

La madera de *Araucaria angustifolia* se diferencia de este ejemplar fósil por tener un número más alto de traqueidas por milímetro cuadrado (1200 traqueidas/mm<sup>2</sup>), trabéculas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios únicamente uniseriados y con hasta 15 células de alto (Greguss, 1955; García et al., 2002).

La madera de *Araucaria araucana* se diferencia de esta madera fósil por presentar un número elevado de traqueidas por milímetro cuadrado (1900-2000 traqueidas/mm<sup>2</sup>), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios únicamente uniseriados y más bajos con 1-8 células de alto (Greguss, 1955; García et al., 2002).

La madera de *Araucaria bidwillii* se diferencia de esta madera fósil por tener un número más alto de traqueidas por milímetro cuadrado (1900 traqueidas/mm<sup>2</sup>), traqueidas con

contenidos resinosos, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios más bajos (con 1-8 células de alto) y con contenidos resinosos (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria heterophylla* es la que tiene un número de traqueidas por milímetro cuadrado más parecido al de esta madera fósil (650 traqueidas/mm<sup>2</sup>, respectivamente), sin embargo, difiere de ésta porque tiene radios con hasta 12 células de alto y con contenidos resinosos (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria muelleri* se distingue de la madera fósil por tener un número mayor de traqueidas por milímetro cuadrado (2100 traqueidas/mm<sup>2</sup>), traqueidas resinosas, trabéculas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios únicamente uniseriados con contenidos resinosos y más bajos en altura, con hasta 10 células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

A pesar de la semejanza de estas especies con esta madera fósil, respecto a la seriación de las punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas y en el número de punteaduras por campo de cruce, éstas difieren por tener un número superior de traqueidas por milímetro cuadrado, radios relativamente más bajos (con a lo más 10 células de alto), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y ausencia de punteaduras areoladas biseriadas con disposición opuesta en las paredes radiales de las traqueidas (ver Tabla 3.1). Por lo anterior, esta madera jurásica de Chiapas no se puede asignar a ninguna especie de las comparadas anteriormente. Además, la combinación de punteaduras areoladas tipo araucaroide y opuestas y contiguas en las paredes radiales de las traqueidas resulta ser un carácter ausente en maderas de Araucariaceae.

La segunda madera en estudio se destaca por tener traqueidas de sección cuadrada, punteaduras areoladas tipo araucaroide predominantemente uniseriadas y raramente biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, radios uniseriados y a veces parcialmente biseriados con 1-5-10(15) células de alto y punteaduras de los campos de cruce tipo araucaroide con 4(2-7) punteaduras por campo.

De acuerdo a Greguss (1955) las especies actuales de Araucariaceae que producen madera con punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas y rara vez biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas son: *Agathis dammara* (considerada en este estudio bajo la descripción de su sinónimo *Agathis alba* (Rumphius) Warb.), *Agathis moorei*, *Araucaria araucana*, *Araucaria humboldtiensis*, *Araucaria muelleri* y *Araucaria subulata* (considerada con la descripción de su sinónimo *Araucaria balansae* Brong. et Gris). Las maderas de estas



especies que poseen un número de punteaduras de los campos de cruce parecido al de la madera fósil son: *Agathis moorei*, *Araucaria araucana*, *Araucaria humboldtiensis* y *Araucaria muelleri*, con 3-4(1-6), 1-6(8), 2-4(6) y 4-6(8) punteaduras por campo, respectivamente (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002), ver Tabla 4.1.

*Agathis moorei* posee radios uniseriados y parcialmente biseriados como la madera fósil, sin embargo, se distingue de ésta última por tener un número mucho mayor de traqueidas por milímetro cuadrado (2100 traqueidas/mm<sup>2</sup>), traqueidas resinosas, parénquima radial con contenidos resinosos, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios más bajos, con 1-5(8) células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria araucana* se parece a la madera fósil porque tienen radios con 1-8 células de alto, pero difiere de ella porque tiene un número mayor de traqueidas por milímetro cuadrado y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria humboldtiensis* también se diferencia de la madera fósil por tener un número más elevado de traqueidas por milímetro cuadrado (1400 traqueidas/mm<sup>2</sup>), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios con 1-4(8) células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria muelleri* se parece a la madera chiapaneca en la altura de los radios, pero se diferencia por tener traqueidas resinosas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y trabéculas (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

De acuerdo a las comparaciones anteriores, las maderas que tienen mayor parecido con la madera fósil son las de *Araucaria araucana* y *Araucaria muelleri*, ya que ambas además de tener punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas y campos de cruce casi con la misma cantidad de punteaduras, tienen radios casi con el mismo número de células de alto (Tabla 4.1), sin embargo, por las diferencias mencionadas en sus comparaciones individuales (p. ej. la cantidad de traqueidas por milímetro cuadrado y la presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas) este material fósil no se puede relacionar por completo con la madera de esas especies.

La tercera madera en estudio se singulariza por tener traqueidas con tílides, y contenidos resinosos ("resin plugs"), punteaduras areoladas de uniseriadas a tetraseriadas, en su mayoría biseriadas y triseriadas, tipo araucarioide y con contornos redondeados a poligonales en las paredes radiales de las traqueidas; radios uniseriados y esporádicos parcialmente biseriados

con 1-25(39) células de alto, parénquima radial con contenidos resinosos ocasionales, y punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce con 7(3-12) punteaduras por campo.

De acuerdo con Greguss (1955) y García *et al.* (2002) las especies de Araucariaceae que desarrollan madera con traqueidas con punteaduras areoladas en las paredes radiales de uniseriadas a tetraseriadas, incluso en más series son: *Agathis australis*, *Agathis labillardierei*, *Agathis lanceolata*, *Agathis macrophylla*, *Agathis microstachya*, *Agathis robusta*, *Araucaria cunninghamii*, *Araucaria hunsteinii* y *Araucaria montana*.

La madera de *Agathis australis* y la madera fósil comparten radios uniseriados a parcialmente biseriados y parénquima radial con contenidos resinosos, pero la madera de la primera especie se diferencia por tener punteaduras en las paredes tangenciales, radios más bajos con 1-10(12) células de alto, trabéculas y normalmente 3-6 punteaduras en los campos de cruce, (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Agathis labillardierei* difiere de la madera fósil porque tiene radios únicamente uniseriados y más bajos con 1-10 células de alto y sólo 2-3(6) punteaduras en los campos de cruce; la única semejanza que hay entre ellas es la presencia de contenidos resinosos en el parénquima radial (García *et al.*, 2002).

La madera de *Agathis lanceolata* y la madera fósil se parecen porque tienen un número similar de traqueidas por milímetro cuadrado, células del parénquima radial con contenidos resinosos y radios uniseriados a parcialmente biseriados, los cuales pueden llegar a ser muy altos (con 1-10(40) y 1-25(39) células de alto, respectivamente). Sin embargo, *Agathis lanceolata* se diferencia porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, 12-16(22) punteaduras en los campos de cruce y parénquima axial excepcionalmente escaso (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Agathis macrophylla* difiere de la madera fósil porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios uniseriados de 1-18 células de alto, parénquima radial con paredes delgadas y engrosadas, 1-3(6) punteaduras en los campos de cruce y parénquima axial (Greguss, 1955).

La madera de *Agathis microstachya* al igual que la madera fósil posee un número parecido de traqueidas por milímetro cuadrado, parénquima radial con contenidos resinosos y radios uniseriados a parcialmente biseriados y altos (con 1-25(40) y 1-25(39) células de alto, respectivamente). Sin embargo, la primera se diferencia de la madera fósil porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, engrosamientos

helicoidales en algunas traqueidas, parénquima axial y normalmente 4-6(12) punteaduras en los campos de cruce (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Agathis robusta* y la madera fósil tienen parénquima radial con contenidos resinosos y traqueidas resinosas; no obstante, *Agathis robusta* se diferencia de la segunda porque tiene ocasionalmente parénquima axial, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, trabéculas, 1-5(18) punteaduras en los campos de cruce y radios más bajos con 1-8 células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria cunninghamii* y la madera fósil se parecen porque tienen radios con contenidos resinosos y 4-8(12) punteaduras en los campos de cruce; sin embargo, la primera se distingue por tener radios únicamente uniseriados y más bajos con 1-6(8) células de alto, trabéculas y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria hunsteinii*, al igual que la madera fósil, tiene radios uniseriados a parcialmente biseriados con contenidos resinosos; no obstante, la madera de *Araucaria hunsteinii* se diferencia porque tiene parénquima axial, radios normalmente con 1-16 células de alto y sólo 2-3(6) punteaduras en los campos de cruce (García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria montana* y la madera fósil tienen una mayor semejanza porque tiene casi un número igual de traqueidas por milímetro cuadrado (650 traqueidas/mm<sup>2</sup>), traqueidas resinosas, parénquima radial con contenidos resinosos y un número muy parecido de punteaduras de los campos de cruce (8-9(14) punteaduras); sin embargo, la primera se singulariza por tener punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios únicamente uniseriados y más bajos (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

De todas las maderas anteriores, las que poseen más similitud con la madera fósil en relación al número de punteaduras por campo de cruce son: *Araucaria cunninghamii* y *Araucaria montana*; en cuanto a la altura de los radios: *Agathis lanceolata* y *Agathis microstachya*; y con respecto a la presencia de contenidos resinosos en las traqueidas son: *Agathis robusta* y *Araucaria montana* (Tabla 5.1). Cabe mencionar que otras especies de esta familia que también tienen contenidos resinosos son: *Agathis moorei*, *Agathis ovata*, *Araucaria muelleri*, *Araucaria rulei* y *Wollemia nobilis*, pero a diferencia de esta madera fósil carecen de punteaduras areoladas pluriseriadas en las paredes radiales de las traqueidas (García *et al.*, 2002; Heady *et al.*, 2002). A pesar de que este carácter es más frecuente en maderas de *Agathis* no es un carácter exclusivo de ninguno de los tres géneros de Araucariaceae, por lo tanto, no ha sido considerado como un carácter diagnóstico (Heady *et al.*, 2002). Considerando

la seriación de las punteaduras areoladas, el número de punteaduras de los campos de cruce, la cantidad de traqueidas por milímetro cuadrado y las traqueidas con contenidos resinosos, la madera que tiene mayor parecido con la madera fósil es la de *Araucaria montana*, sin embargo, la presencia en esta última de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de sus traqueidas y tener radios más bajos, impiden relacionarlas por completo.

### **Comparación con taxones fósiles**

Los géneros fósiles más comunes para incluir maderas fósiles con una estructura similar al de las araucariáceas actuales son: *Agathoxylon* Harting, *Araucarioxylon* Kraus, *Dadoxylon* Endl. y *Dammaroxylon* J. Schultze-Motel (Philippe, 1993). Maderas con este tipo de estructura tienen un amplio rango espacial y temporal, de acuerdo a Rößler *et al.* (2014) su registro fósil se extiende desde Devónico al Holoceno. Estos fósiles al igual que las maderas de las araucariáceas actuales tienen atributos que difícilmente pueden considerarse diagnósticos o de valor sistemático alto (Phillippe, 2011), es por esto que problemas en relación a su identificación, taxonomía y nomenclatura han surgido desde mucho tiempo atrás.

En este estudio se siguió la propuesta de Rößler *et al.* (2014) que coincide con lo considerado por Bamford y Philippe (2001) y Philippe y Bamford (2008). Ésta menciona que el género que debe ser usado legítimamente y el que parece ser el más apropiado para tales maderas es *Agathoxylon* Harting (con *Agathoxylon cordaianum* Harting como especie tipo). Ésta también hace hincapié que para la consistencia del género se tiene que expandir la diagnosis original para que se puedan incluir maderas con y sin parénquima axial, designar un neotipo y hacer combinaciones nuevas bajo *Agathoxylon* de muchas especies que en el pasado han sido clasificadas en *Araucarioxylon*, *Dadoxylon* y entre otros géneros menos comunes y ya inválidos. Por lo anterior las tres maderas fósiles de Chiapas fueron asignadas a *Agathoxylon*. Por consiguiente cada una de estas maderas fósiles fue comparada con maderas previamente identificadas en *Araucarioxylon* y *Agathoxylon* que fueron recolectadas en estratos mesozoicos y que tienen características afines a cada una.

Por un lado, la primera madera fósil se comparó con *Agathoxylon protoaraucana* Gnaedinger & Herbst del Jurásico inferior de Argentina, *Agathoxylon liguaensis* Torres & Philippe del Jurásico inferior de Chile, *Agathoxylon* sp. Vera & Césari del Cretácico inferior de Argentina, *Araucarioxylon kellerense* Lucas & Lacey del Cretácico superior de Chile y Antártida y *Araucarioxylon pichasquense* Torres & Rallo del Cretácico superior de Chile (Tabla 3.2).

*Agathoxylon protoaraucana* tienen cierta similitud con esta madera mexicana porque tiene un número cercano de punteaduras por campo de cruce (4-6(3-9) punteaduras por campo), radios normalmente con menos de 15 células de alto, radios parcialmente biseriados y traqueidas con punteaduras areoladas con disposición alterna y semiopuesta, aunque nunca estrictamente opuesta como en la madera de México; sin embargo, la madera argentina se distingue porque tiene punteaduras areoladas con disposición contigua y separada en las paredes radiales de las traqueidas y con aberturas circulares a lenticulares, y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (Gnaedinger y Herbst 2009).

*Agathoxylon liguaensis* se parece a la primera madera fósil porque tiene un número de traqueidas por milímetro cuadrado similar (300-400 traqueidas/mm<sup>2</sup>) y porque sus punteaduras areoladas poseen una disposición alterna y a veces opuesta en las paredes radiales de las traqueidas; sin embargo, la primera se diferencia porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios únicamente uniseriados y más altos (1-30(56) células de alto) y sólo 1-3 punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce (Torres y Philippe, 2002).

*Agathoxylon sp. Vera y Césari* como la primera madera de Chiapas tienen traqueidas con un diámetro promedio parecido (51 µm y 56 µm, respectivamente) y punteaduras areoladas biseriadas con disposición alterna y opuesta; sin embargo, la primera se diferencia por tener radios con máximo 13 células de alto, 1-6 punteaduras en los campos de cruce y radios únicamente uniseriados (Vera y Césari, 2012).

*Araucarioxylon kellerense* se parece a esta madera fósil de Chiapas porque posee radios uniseriados y parcialmente biseriados con 1-15(25) células de alto; no obstante, se distingue por tener punteaduras areoladas de uniseriadas a triseriadas con una disposición contigua y a veces separada en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y sólo 1-5 punteaduras en los campos de cruce (Nishida *et al.*, 1990; Nishida *et al.*, 1992).

*Araucarioxylon pichasquense* a pesar de tener radios relativamente altos como la primera madera fósil (1-26 células de alto), la primera se distingue por tener un número alto de traqueidas por milímetro cuadrado (1400/mm<sup>2</sup>), traqueidas de menor diámetro, y 5-10 punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce (Torres y Rallo, 1981).

Es evidente, que las anteriores maderas fósiles tienen varios atributos en común con la primera madera de Chiapas, pero como se hizo notar en cada una de sus comparaciones, tienen diferencias anatómicas que no permiten relacionarlas, por lo tanto se decidió describir a

esta madera como una especie nueva, *Agathoxylon gillii* sp. nov. dado que también es una madera que difiere en edad y ubicación geográfica con respecto a las maderas comparadas.

Por otro lado, la segunda madera fósil se comparó con *Agathoxylon matildense* Zamuner & Falaschi del Jurásico medio de Argentina, *Araucarioxylon termieri* (Attimis) Gnaedinger del Jurásico inferior de Argentina, *Agathoxylon* sp. del Cretácico inferior de la Antártida, *Araucarioxylon novaezeelandii* Stopes del Cretácico de Nueva Zelanda y *Agathoxylon* sp. del Cretácico superior de Argentina (Tabla 4.2).

*Agathoxylon matildense* a pesar de que tiene traqueidas con contornos cuadrangulares en corte transversal, punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas en las paredes radiales de las traqueidas y frecuentemente 4 ó 5 punteaduras en los campos de cruce como la madera fósil en estudio, se diferencia por tener radios más bajos (1-4 células de alto), traqueidas con diámetro menor (17.3(10-30)  $\mu\text{m}$ ) y punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce (Zamuner y Falaschi, 2005).

*Araucarioxylon termieri* se parece a la madera fósil en estudio porque tiene traqueidas con contornos cuadrangulares en corte transversal, radios uniseriados a parcialmente biseriados con 2-14 células de alto (aunque normalmente 5-6 células de alto) y 1-8 punteaduras en los campos de cruce; sin embargo, difiere por tener punteaduras areoladas normalmente arregladas en una y dos series en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas con diámetro más pequeño (11-15  $\mu\text{m}$ ) y traqueidas con diámetro más angosto (28(15-37)  $\mu\text{m}$ ) (Gnaedinger, 2006).

*Agathoxylon* sp. del Cretácico inferior de la Antártida únicamente comparte con esta madera fósil traqueidas con contornos cuadrangulares en corte transversal y radios parcialmente biseriados; no obstante, la madera de la Antártida difiere de la mexicana debido a que tiene punteaduras areoladas comúnmente uniseriadas y biseriadas, radios con 1-25 células de alto y con contenidos resinosos, y sólo de 1-4 punteaduras en los campos de cruce, con diámetros más grandes (17-20  $\mu\text{m}$ ) (Ottone y Medina, 1998).

*Araucarioxylon novaezeelandii* tiene en común con esta madera mexicana traqueidas de contornos cuadrangulares en corte transversal y 5-6 punteaduras en los campos de cruce, sin embargo, la primera se particulariza por tener traqueidas con contenidos resinosos y con diámetros menores (25-36  $\mu\text{m}$ ), punteaduras areoladas predominantemente biseriadas y con contornos hexagonales en su mayoría, y radios exclusivamente uniseriados con 3-4 células de alto (Stopes, 1914).

*Agathoxylon* sp. del Cretácico superior de Argentina se parece a esta madera fósil mexicana porque tiene traqueidas con contornos cuadrangulares en corte transversal y con diámetro de 35(25-50)  $\mu\text{m}$ , y punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas; sin embargo, difiere porque tiene radios únicamente uniseriados con 1-5(8) células de alto y sólo 3-5 punteaduras en los campos de cruce (Pujana *et al.*, 2007).

Las anteriores comparaciones demuestran que la especie que mayor similitud tiene con esta madera fósil es *Araucarioxylon termieri*, pero debido a las diferencias que ya se mencionaron arriba no se pueden relacionar por completo, por lo tanto, se decidió describir a esta madera de Chiapas como una especie nueva, *Agathoxylon angosturense* sp. nov., ya que además es un espécimen que difiere en edad y ubicación geográfica.

Finalmente, la tercera madera fósil de Chiapas se comparó con *Agathoxylon liguaensis* Torres & Philippe del Jurásico inferior de Chile, *Araucarioxylon pichasquense* Torres & Rallo del Cretácico superior de Chile y Patagonia, *Araucarioxylon doeringii* Conwentz del Cretácico superior y Paleoceno-Mioceno de Chile, Patagonia y Antártida; *Araucarioxylon biseriatum* Nishida, Nishida & Suzuki del Cretácico de Japón y *Araucarioxylon ohzuanum* Nishida, Ohsawa, Nishida & Rancusi del Cretácico superior de Chile (Tabla 5.2).

*Agathoxylon liguaensis* al igual que esta madera fósil de México tienen contenidos resinosos en las traqueidas y radios normalmente casi con el mismo número de células (1-30 células de alto); sin embargo, la primera se diferencia por tener 300-400 traqueidas por milímetro cuadrado, punteaduras areoladas únicamente uniseriadas y biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas y con disposición alterna y a veces opuesta, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios únicamente uniseriados y con hasta 56 células de alto y sólo 1-3 punteaduras cupresoides en los campos de cruce (Torres y Philippe, 2002).

*Araucarioxylon pichasquense* tiene cierta similitud con la madera mexicana porque tiene radios con 8-26 células de alto y 5-10 punteaduras en los campos de cruce; no obstante, difiere porque tiene traqueidas con diámetro más pequeño (13-30  $\mu\text{m}$ ), punteaduras areoladas de uniseriadas y biseriadas y con contornos únicamente redondeados y radios completamente uniseriados (Torres y Rallo, 1981).

*Araucarioxylon doeringii* tiene en común con esta madera en estudio, traqueidas resinosas, punteaduras areoladas ordenadas normalmente en 1-3 series (raramente en 4 series) y con contornos redondeados a poligonales, y radios uniseriados a parcialmente biseriados con 1-25(40) células de alto; sin embargo, difiere de la madera mexicana porque

tiene 1-5(8) punteaduras en los campos de cruce y porque tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (Nishida *et al.*, 1990).

*Araucarioxylon biseriatum* comparte con esta madera fósil de México traqueidas con contenidos resinosos y punteaduras areoladas ordenadas en 1-3 series en las paredes radiales de las traqueidas; sin embargo, la primera se singulariza por tener radios con 6-42 células de alto, punteaduras areoladas con contornos redondeados a elongados horizontalmente, radios uniseriados y biseriados, y sólo 1-3 punteaduras en los campos de cruce, con diámetro de 15-20  $\mu\text{m}$  (Nishida *et al.*, 1993).

*Araucarioxylon ohzuanum* difiere de esta madera fósil mexicana porque posee únicamente punteaduras areoladas uniseriadas y biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas con contornos redondeados a comprimidos horizontalmente, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial, radios únicamente uniseriados con 2-7(11) células de alto, y 2-4 punteaduras en los campos de cruce, quizá tipo podocarpoide. Por lo contrario, lo único que comparten es la presencia de tílides (Nishida *et al.*, 1992).

Las comparaciones anteriores testifican que *Araucarioxylon doeringii* es la especie que más parecido tiene con esta madera fósil de México, sin embargo, la ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y la mayor cantidad de punteaduras de los campos de cruce en la segunda, no permiten relacionarla por completo con la madera argentina. Por lo tanto, esta madera de Chiapas también se describe como una taxón fósil nuevo, *Agathoxylon jericoense* sp. nov., puesto que también se distingue por su edad y ubicación geográfica.

Aunque las diferencias anatómicas son evidentes entre estas tres maderas del sur de México, cabe la posibilidad que los tres ejemplares hayan pertenecido a una sola especie biológica, debido a que los tres ejemplares fueron recolectados de un mismo estrato y a la variabilidad anatómica que se ha observado que existe en la madera de algunas especies de Araucariaceae (p. ej. de *Wollemia nobilis* en Heady *et al.*, 2002), en las que se ha demostrado que dicha variabilidad depende del estado de crecimiento del tejido secundario (juvenil o maduro) y/o de los órganos donde éste se desarrolla (tallo, rama o raíz). Variabilidad anatómica que también pudo haber existido en un taxa fósil que creció en el Jurásico superior en México. Sin embargo, es difícil confirmar lo anterior ya que los ejemplares en los que están basados estos tres tipos de maderas de Chiapas fueron recolectados aisladamente y sin saber de que parte de la planta o plantas provienen. Además, Stewart y Rothwell (1993), Brea (1997) y



Rößler *et al.* (2014) han mencionado que miembros de pteridorspermas basales, cordaitales, glossopteridales, progymnospermas y coníferas primitivas, tuvieron de igual forma una anatomía araucarioide, por lo anterior, se decidió describirlas como especies distintas hasta que se tengan más pruebas que permitan la reconstrucción de las plantas completas para así poder confirmar o corregir esta decisión.

**Tabla 3.1** Comparación anatómica de *Agathoxylon gilii* sp. nov. con especies relacionadas de *Araucaria* (Araucariaceae).

	<i>Araucaria angustifolia</i>	<i>Araucaria araucana</i>	<i>Araucaria bidwillii</i>	<i>Araucaria heterophylla</i>	<i>Araucaria muelleri</i>	<i>Agathoxylon gilii</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	poco distinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	1200	1900-2000	1900	650	2100	400
Contornos en corte transversal	poligonales	redondeados y poligonales	poligonales	poligonales	poligonales a redondeados	redondeados a poligonales
Diámetro, en µm	¿?	22-24	24-26	18-20	28-35	56(44-67)
Contenidos resinosos	-	-	+--	-	+	-
Trabéculas	+	-	-	-	+	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	+	+	+	+
Biseriadas	+	+	+	+	+	+
Disposición	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna y a veces opuesta
Contornos	redondeadas	redondeados	poligonales	poligonales	poligonales	circulares y a veces poligonales
Diámetro, en µm	10-11	14-15	14	12-13	10-12	19(15-23)
Aberturas	circulares y elípticas	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
Diámetro, en µm	10-11	10-11	¿?	¿?	9-12	-
<b>Parénquima axial</b>						
Parénquima axial	-	-	ausente o escaso	ausente o escaso	ausente o escaso	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-10(15)	1-8	1-8	1-10(12)	1-10	1-15(23)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Parcialmente Biseriados	-	-	+	-	-	+--
Parénquima radial con contenidos	-	-	+	+	+	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	+	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	1-5(9)	1-6(8)	1-6(8)	2-4(8)	4-6(8)	5(2-8)
Diámetro, en µm	7-9	4-5	4-11	4-5	6-7	9(7-12)
<b>Canales</b>						
Canales	-	-	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (+-) carácter ocasional, (+--) carácter raro, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 3.2** Comparación anatómica de *Agathoxylon gillii* sp. nov., con algunas especies afines de *Agathoxylon* Harting y *Araucarioxylon* Kraus.

	<i>Agathoxylon protoaraucana</i> , Jurásico inferior, Argentina	<i>Agathoxylon liguaensis</i> , Jurásico inferior, Chile	<i>Agathoxylon</i> sp. Cretácico inferior, Argentina	<i>Araucarioxylon kellerense</i> , Cretácico superior de Chile y Antártida	<i>Araucarioxylon pichasquense</i> , Cretácico superior, Chile	<i>Agathoxylon gillii</i> sp. nov., Jurásico superior, Chis., México
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles	poco distinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	300-400	¿?	¿?	1400	400
Contornos en corte transversal	cuadrangulares, a veces redondeados	rectangulares	¿?	rectangulares o poligonales	rectangulares o poligonales	redondeados a poligonales
Diámetro, en µm	38(22-45)	60(50-70)	51(31-72)	¿?	13-30	56(44-67)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	+	+	+	+
Biseriadas	+–	+	+–	+	+	+
Triseriadas	–	–	–	+	–	–
Disposición	contigua y separada, y alterna y subopuesta	contigua, y alterna y opuesta	contigua, y alterna y opuesta	contigua y a veces separada, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna y a veces opuesta
Contornos	circulares	deformados	circulares a poligonales	¿?	¿?	circulares y a veces poligonales
Diámetro, en µm	15	14-22	10(6-13)		10-14	19(15-23)
Aberturas	circulares o lenticulares	¿?	circulares	¿?	circulares o elípticas	Circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
Diámetro, en µm	11	¿?		¿?		
<b>Parénquima axial</b>						
<b>Radios</b>						
Altura, en células	2-12(19)	1-30(56)	6(1-13)	1-15(25)	1-26	1-15(23)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Parcialmente Biseriados	+–	–	–	+–	–	+–
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	+	–	+	+	–	+
Cupresoide	–	+	–	–	+	–
Punteaduras por campo	4-6(3-9)	1-3	3(1-6)	1-5	5-10	5(2-8)
Diámetro, en µm	8.8(6.6-11.6)	10(9-11)	6.6(5.8-7.5)	¿?	¿?	9(7-12)
<b>Canales</b>						
	–	–	–	–	–	–

(+) carácter presente, (–) carácter ausente, (+–) carácter ocasional, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 4.1** Comparación anatómica de *Agathoxylon angosturense* sp. nov. con especies afines de *Agathis* y *Araucaria* (Araucariaceae).

	<i>Agathis moorei</i>	<i>Araucaria araucana</i>	<i>Araucaria humboldtensis</i>	<i>Araucaria muelleri</i>	<i>Agathoxylon angosturense</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	indistinguibles	indistinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>					
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	2100	1900-2000	1400	2100	697
Contornos en corte transversal	poligonales	redondeados y poligonales	redondeados y poligonales	poligonales a redondeados	cuadrangulares
Diámetro, en µm	18-30	22-24	20-22	28-35	38(22-55)
Contenidos resinosos	+	-	-	+	-
Trabéculas	-	-	-	+	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>					
Uniseriadas	++	++	++	++	++
Biseriadas	+	+	+	+	+/-
Disposición	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna
Contornos	poligonales	redondeados	redondeados	poligonales	redondeados
Diámetro, en µm	12-18	14-15	11	10-12	21.7(18-26)
Aberturas	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>					
	+	+	+	+	-
Diámetro, en µm	11-12	10-11	6-7	9-12	
<b>Parénquima axial</b>	ausente o escaso	-	-	ausente o escaso	-
<b>Radios</b>					
Altura, en células	1-5(8)	1-8	1-4(8)	1-10	1-5-10(15)
Uniseriados	+	+	+	+	+
Par. Biseriados	+/-	-	-	-	+/-
Parénquima radial con contenidos	+	-	-	+	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>					
Araucaroide	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	3-4(6)	1-6(8)	2-4(6)	4-6(8)	4(2-7)
Diámetro, en µm	10-12	4-5	6-7	6-7	8.2(5-11)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (++) carácter predominante, (+/-) carácter ocasional

**Tabla 4.2** Comparación anatómica de *Agathoxylon angosturense* sp. nov., con especies afines de *Agathoxylon* Harting y *Araucarioxylon* Kraus.

	<i>Agathoxylon matildense</i> , Jurásico medio, Argentina	<i>Araucarioxylon termieri</i> , Jurásico inferior, Argentina	<i>Agathoxylon</i> sp., Cretácico inferior, Antártida	<i>Araucarioxylon novaezeelandii</i> , Cretácico, Nueva Zelanda	<i>Agathoxylon</i> sp., Cretácico superior, Argentina	<i>Agathoxylon angosturense</i> sp. nov. Jurásico superior, Chis., México
<b>Anillos de crecimiento</b>	distinguibles	indistinguibles	distinguibles	distinguibles	indistinguibles	indistinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	¿?	¿?	¿?	¿?	697
Contornos en sección transversal	poligonales a cuadrangulares	cuadrangulares	cuadrangulares a subcirculares	cuadrangulares	rectangulares con bordes redondeados	cuadrangulares
Diámetro, en µm	17.3(10-30)	28(15-37)	¿?	25-36	35(25-50)	38(22-55)
Contenidos resinosos (resin plugs)	-	-	-	+	-	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	++	+	+	+	++	+
Biseriadas	+--	+	+	++	+-	+--
Disposición	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna
Contornos	circulares y suavemente hexagonales	circulares	subhexagonales a subcirculares	hexagonales	circulares a poligonales	circulares
Diámetro, en µm	9.2(10-15)	11-15	15-20	¿?	13	21.7(18-26)
Aberturas	¿?	¿?	subcirculares	¿?	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
Diámetro, en µm						
Parénquima axial	-	¿?	-	-	-	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-4	5-6(2-14)	9(1-25)	3-4	1-5(8)	1-10(15)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Par. Biseriados	-	+--	+	-	-	+--
Parénquima radial con contenidos	-	-	+	-	-	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	-	+	+	+	+	+
Cupresoide	+	-	-	-	-	-
Punteaduras por campo	4-5	1-8	1-4	5-6	3-5	4(2-7)
Diámetro, en µm	6.7 x 4.7	7.5	17-20	¿?	6	8.2(5-11)
<b>Canales</b>						
	-	-	-	-	-	-

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (++) carácter predominante, (+-) carácter ocasional, (+--) carácter raro, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 5.1.** Comparación anatómica de *Agathoxylon jericoense* sp. nov. con la madera de especies afines de *Agathis* y *Araucaria* (Araucariaceae).

	<i>Agathis lanceolata</i>	<i>Agathis microstachya</i>	<i>Agathis robusta</i>	<i>Araucaria cunninghamii</i>	<i>Araucaria montana</i>	<i>Agathoxylon jericoense</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	distinguibles	indistinguibles	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	poco distinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	500	500	2300	2300	650	670
Contornos en corte transversal	poligonales	poligonales	redondeados	poligonales	redondeados y poligonales	redondeados
Diámetro, en µm	45-50	70-80	25-30	20-24	40	46.9(32-63)
Engrosamientos helicoidales	-	+	-	-	-	-
Trabéculas	-	-	+	+	-	-
Contenidos resinosos	-	-	+	-	+	+
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	+	+	+	+
Biseriadas	+	+	+	+	+	+
Triseriadas	+	+	+	+	+	+
Pluriseriadas	+	+	+	+	+	-
Disposición	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna
Contornos	poligonales	poligonales	poligonales	poligonales	poligonales	poligonales y redondeados
Diámetro, en µm	19-20	10-12	8-10	8-9	11-12	15.8(13-19)
Aberturas	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
	+	+	+	+	+	-
Diámetro, en µm	12-14	11-14	8-10	13-14	11-12	-
<b>Parénquima axial</b>	excepcional escaso	+	ausente o excepcional escaso	ausente o excepcional escaso	ausente o excepcional escaso	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-10(40)	1-25(40)	1-8	1-6(8)	1-8(12)	1-25(39)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Par. Biseriados	+ -	+ -	-	-	-	+ -
Parénquima radial con contenidos	+	+	+	+	+	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	+	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	12-16(22)	4-6(12)	1-5(18)	4-8(12)	2-8(14)	7(3-12)
Diámetro, en µm	9-11	7-9	7-9	7-9	10-11	7(5-10)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-	-

(+) caracter presente, (-) caracter ausente, (+-) caracter ocasional

**Tabla 5.2** Comparación anatómica de *Agathoxylon jericoense* sp. nov., con especies afines de *Agathoxylon* Harting y *Araucarioxylon* Kraus.

	<i>Agathoxylon liguensis</i> , Jurásico inferior, Chile	<i>Araucarioxylon pichasquense</i> , Cretácico superior, Chile y Patagonia	<i>Araucarioxylon doeringii</i> , Cretácico sup. y Pale-Mio, Chile, Patagonia y Antártida	<i>Araucarioxylon biseriatum</i> , Cretácico, Japón	<i>Araucarioxylon ohzuatum</i> , Cretácico superior, Chile	<i>Agathoxylon jericoense</i> sp. nov., Jurásico superior, Chis., México
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	indistinguibles	poco distinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	300-400	¿?	¿?	¿?	¿?	670
Contornos en corte transversal	rectangulares	rectangulares o poligonales	redondeados a poligonales	rectangulares	rectangulares o poligonales	redondeados y a veces poligonales
Diámetro, en µm	60(50-70)	13-30	¿?	32-64	20-43	46.9(32-63)
Contenidos resinosos (resin plugs)	+	-	+	+	-	+
Tilosis	-	-	-	-	+	+
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	+	+	+	+/-
Biseriadas	+	+	+	+	+	++
Triseriadas	-	-	+	+	-	++
Tetraseriadas	-	-	+++	-	-	+++
Disposición	contigua, alterna y a veces opuesta	contigua, y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna	contigua y alterna
Diámetro, en µm	14-22	10-14	¿?	10-15	13-18	15.8(13-19)
Contornos	deformados	redondeados	redondeados y poligonales	redondeados, mas o menos elongados horizontalmente	redondeados, mas o menos comprimidos horizontalmente	poligonales y redondeados
Aberturas	¿?	circulares	circulares	¿?	ovaladas	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
	+	¿?	+	-	+	-
Diámetro, en µm	¿?		¿?		10-13	
<b>Parénquima axial</b>						
	-	-	-	-	+	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-30(56)	8-26	1-25(40)	6-42	2-7(1-11)	1-25(39)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Par. Biseriados	-	-	+/-	+	-	+/-
Biseriados	-	-	-	+	-	-
Parénquima radial con contenidos	¿?	¿?	¿?	-	-	+
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	-	+	+	-	-	+
Cupresoide	+	-	-	-	-	-
Otro	-	-	-	¿?	podocarpoide ?	-
Punteaduras por campo	1-3	5-10	1-5(8)	1-3	2-4	7(3-12)
Diámetro, en µm	10(9-11)	¿?	¿?	15-20	8-11	7(5-10)

Canales	-	-	-	-	-	-
---------	---	---	---	---	---	---

(+) carácter presente, (-) carácter ausente, (++) carácter predominante, (+-) carácter ocasional, (? ) carácter desconocido.

**Especie:** *Agathoxylon parrensis* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 6.1 y 6.2).

**Localidad:** Cuenca de Parras, Coahuila.

**Horizonte estratigráfico:** Parte superior de la Formación Las Encinas, Paleoceno.

**Número de ejemplares:** 1, IGM-COA1 (Apéndice 2.M).

**Láminas delgadas:** 32 en total (IGM-LPB-COA1: 101-132)

**Holotipo:** IGM-LPB-COA1: 101-132

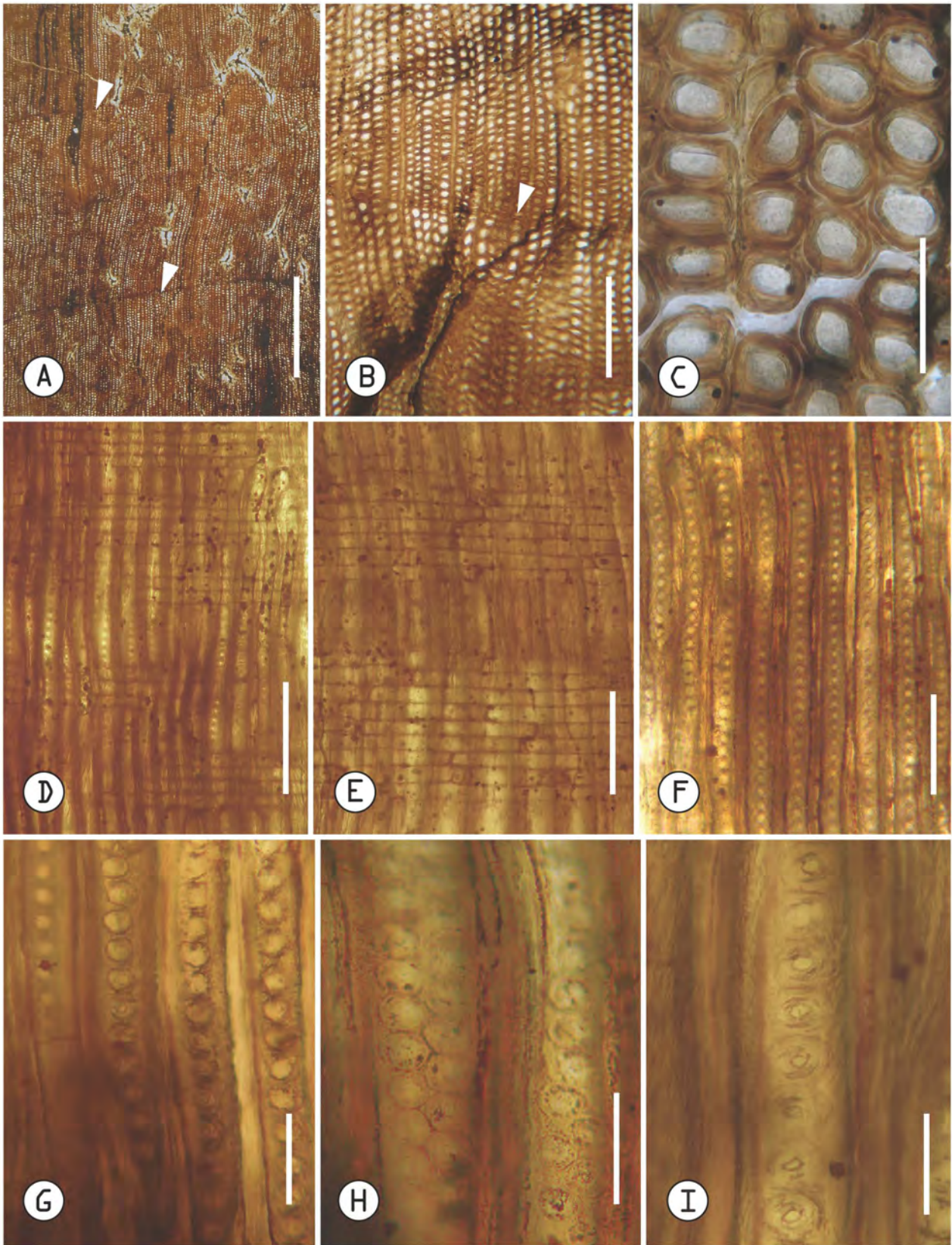
**Epíteto específico:** En referencia a la Cuenca de Parras.

**Diagnosis:** Anillos de crecimiento poco distinguibles; traqueidas de sección redondeada y con diámetro radial de 46.3(31-65)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo araucarioide uniseriadas y rara vez biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas; punteaduras areoladas de contornos redondeados y con diámetro de 21.8(17-26)  $\mu\text{m}$ ; radios de uniseriados y muy esporádicamente parcialmente biseriados, con 1-6-12(18) células de alto y constituidos por parénquima radial; células de parénquima radial con paredes lisas; punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con 4(2-6) punteaduras por campo. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

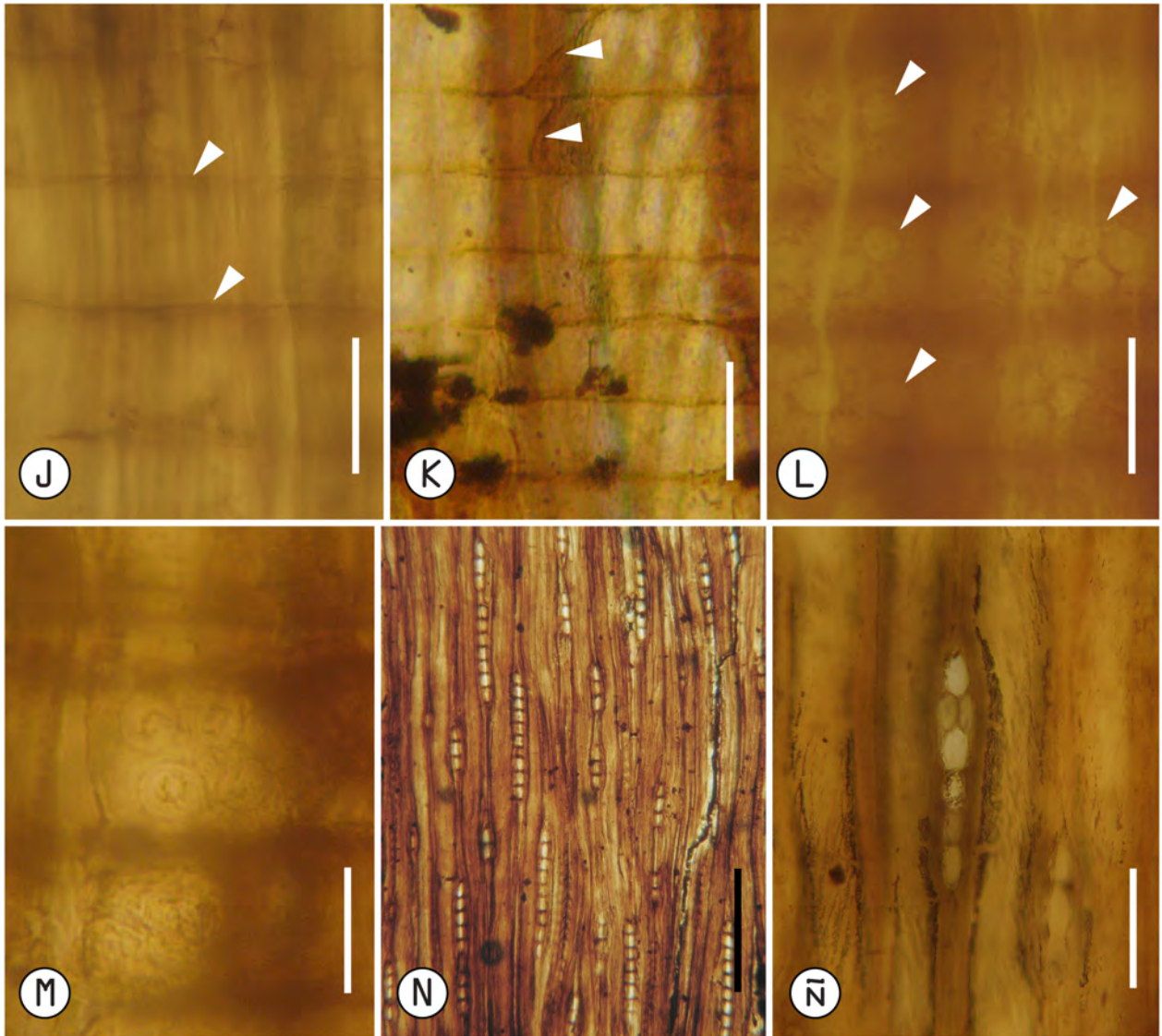
**Descripción:** Fragmento de xilema secundario de 9 cm de diámetro y 14 cm de longitud; en un estado de preservación pobre. **Anillos de crecimiento** poco distinguibles (Lám.6.1A), la etapa tardía está constituida por a lo más tres filas de traqueidas (Lám.6.1B). Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos sumamente deformados, sin embargo, parecen haber sido predominantemente redondeados (Lám.6.1C); el grosor de la pared de las traqueidas de la etapa temprana es de 9.4(5-18)  $\mu\text{m}$ , mientras que el de las traqueidas de la etapa tardía es de 10.6(7-16)  $\mu\text{m}$ ; el diámetro radial y tangencial de las traqueidas de la etapa temprana es de 46.3(31-65) y 65.2(43-90)  $\mu\text{m}$  respectivamente. Estas células únicamente en las paredes radiales tienen punteaduras areoladas tipo araucarioide predominantemente uniseriadas (Lám.6.1F y G) y raramente biseriadas (Lám.6.1H); las punteaduras tienen contornos redondeados (Lám.6.1G) con diámetro de 21.8(17-26)  $\mu\text{m}$  y aberturas de circulares a ovaladas con diámetro de 5.3(4-7)  $\mu\text{m}$  (Lám.6.1I). En promedio hay 412 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son



uniseriados (Lám.6.2N) y muy rara vez parcialmente biseriados (Lám.6.2Ñ), constituidos exclusivamente por células de parénquima (Lám.6.2E), éstas células tienen paredes horizontales lisas (Lám.6.2J) y axiales lisas (Lám.6.2K), con diámetro vertical de 25.8(20-31)  $\mu\text{m}$  y contornos ovalados en corte tangencial (Lám.6.2M). La altura de los radios es de 1-6-12(18) células y su frecuencia es de 4 radios/mm (Lám. 6.2L). Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo araucaroide, con 4(2-6) punteaduras por campo (Lám.6.2J y K) y con diámetro de 9(7-12)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 6.1 *Agathoxylon parrensis* sp. nov. TR.** A. Vista general del corte transversal. Las flechas señalan dos temporadas tardías poco conspicuas de dos anillos de crecimiento. Barra 3.8 mm. B. Flecha que muestra una etapa tardía pobremente desarrollada. Barra 550  $\mu$ m. C. Traqueidas con contornos redondeados. Barra 90  $\mu$ m. **RA.** D. Vista general del corte radial. Barra 225  $\mu$ m. E. Radios constituidos por células de parénquima exclusivamente. Barra 150  $\mu$ m. F. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo araucarioide predominantemente uniseriadas en las paredes radiales. Barra 180  $\mu$ m. G. Punteaduras areoladas uniseriadas con contornos redondeados. Barra 60  $\mu$ m. H. Punteaduras areoladas tipo araucarioide y biseriadas. Barra 60  $\mu$ m. I. Punteaduras areoladas con aberturas circulares a ovaladas. Barra 40  $\mu$ m.



**Lámina 6.2** *Agathoxylon parrensis* sp. nov. RA. J. Células de parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 25  $\mu$ m. K. Células de parénquima radial con paredes axiales lisas (flechas). Barra 38  $\mu$ m. L. Punteaduras de los campos de cruce tipo araucaroide (flechas). Barra 25  $\mu$ m. M. Campo de cruce con cuatro punteaduras tipo araucaroide a las que se les puede notar su abertura. Barra 18  $\mu$ m. **TA.** N. Vista general del corte tangencial que muestra radios en su mayoría uniseriados. Barra 200  $\mu$ m. Ñ. Acercamiento a un radio parcialmente biseriado. Barra 75  $\mu$ m.

**Especie:** *Agathoxylon tecolotlensis* sp. nov. (Láminas 7.1 y 7.2).

**Localidad:** Cuenca de Tecolotlán, Jalisco.

**Horizonte estratigráfico:** Secuencia fluviolacustre de la cuenca Tecolotlán, Henfiliano tardío-Blanacano tardío (Mioceno-Plioceno).

**Número de ejemplares:** 1, IGM-JAL1 (Apéndice 2.N).

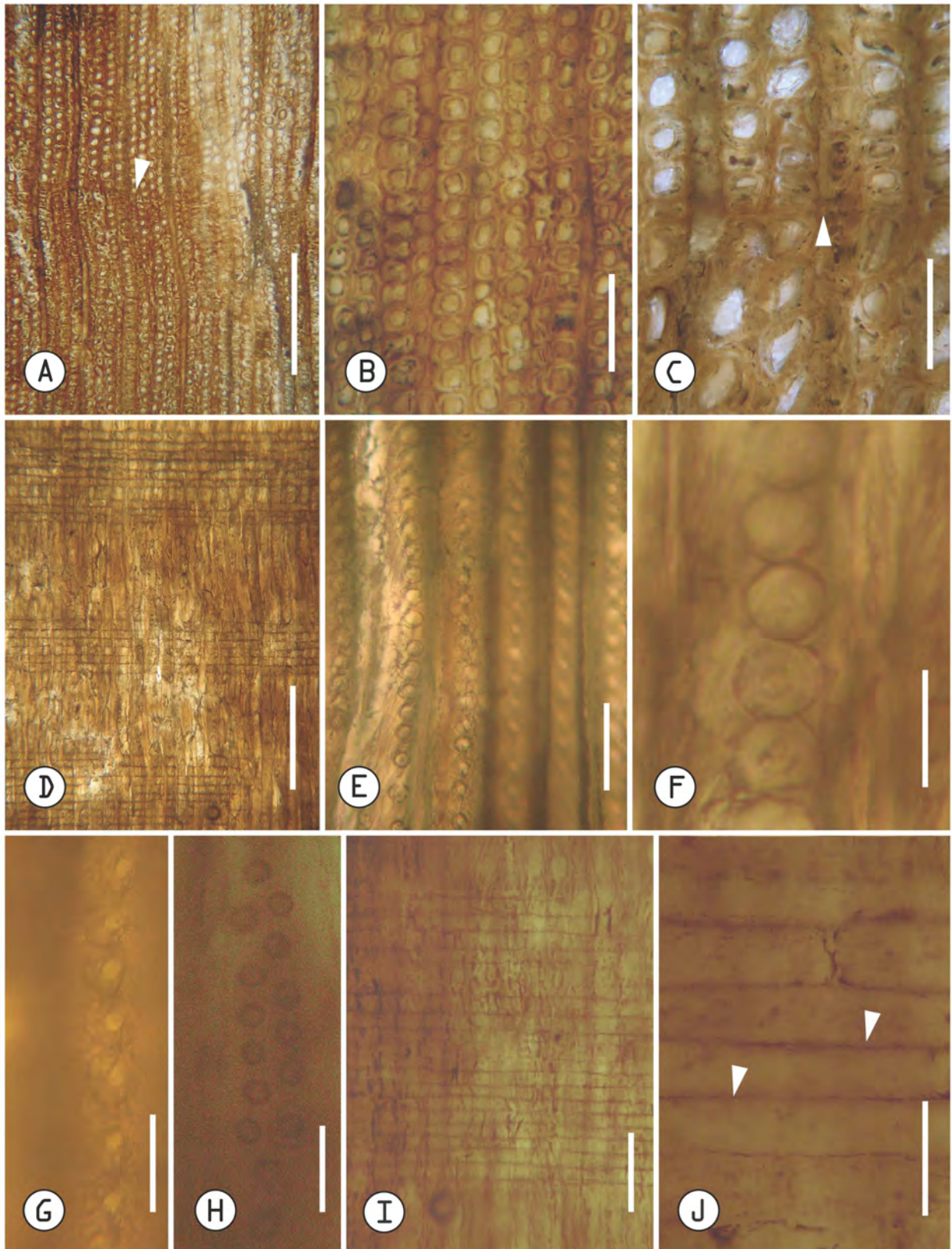
**Láminas delgadas:** 18 en total (IGM-LPB-JAL1: 101-132).

**Holotipo:** IGM-LPB-JAL1: 101-132.

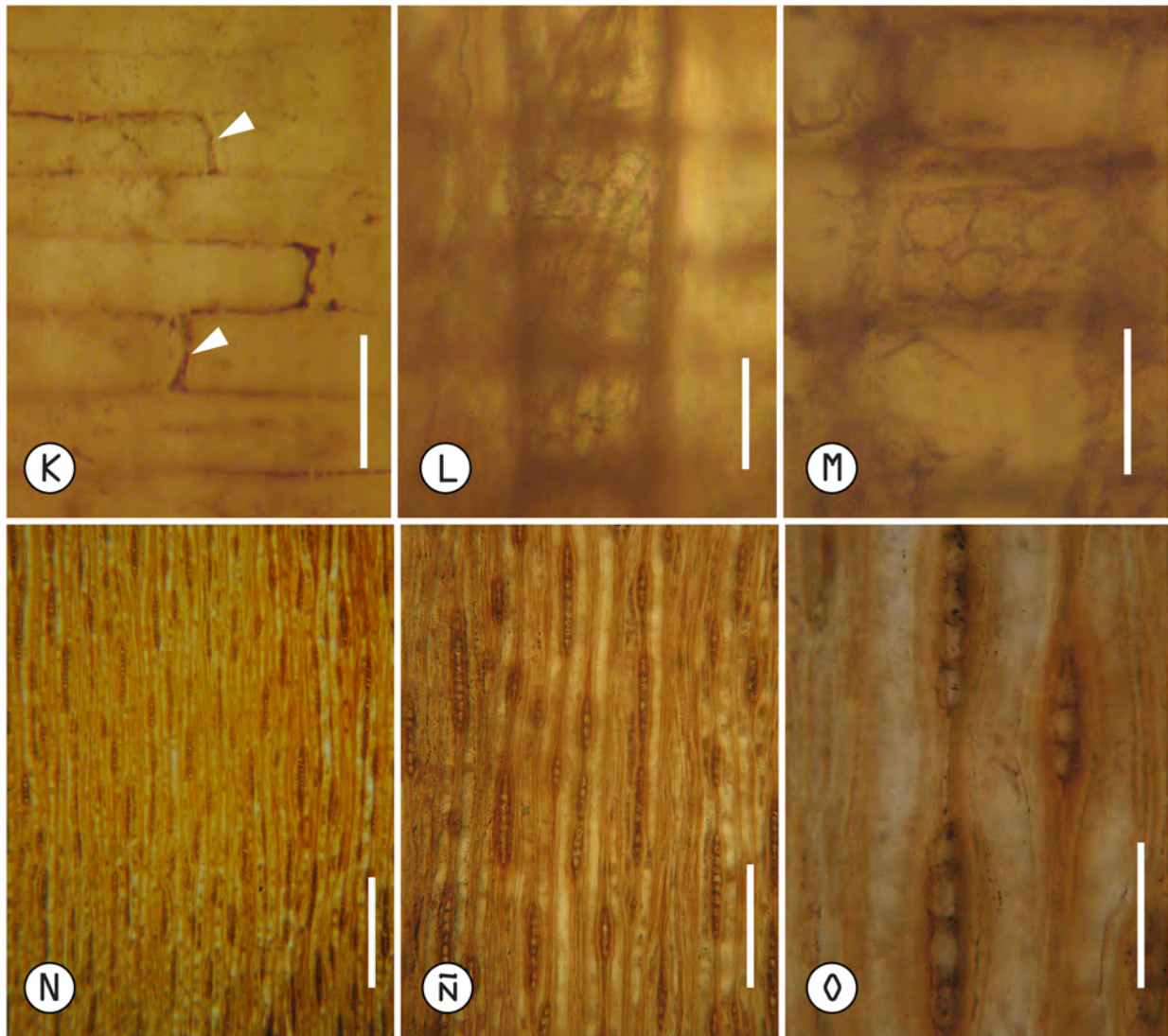
**Epíteto específico:** En referencia a la Cuenca Tecolotlán.

**Diagnosis:** Anillos de crecimiento poco distinguibles; traqueidas de sección redondeada y con diámetro radial de 46.2(30-65)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo araucarioide uniseriadas y rara vez biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas; punteaduras areoladas con contornos redondeados y con diámetro de 17.3(13-23)  $\mu\text{m}$ ; radios de uniseriados a muy rara vez parcialmente biseriados, con 1-12(17) células de alto y constituidos por parénquima radial; células del parénquima radial con paredes lisas; punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con 5(3-6) punteaduras por campo. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

**Descripción:** Fragmento de xilema secundario picnoxílico de 2 cm de diámetro y 4 cm de largo, en un mal estado de preservación. **Anillos de crecimiento** casi indistinguibles (Lám.7.1A), la etapa tardía está representada por a lo más cuatro filas de traqueidas de lumen angosto (Lám.7.1C). Las **traqueidas** tienen contornos redondeados y ocasionalmente cuadrados con vértices redondeados (Lám.7.1B); las traqueidas de la etapa temprana tienen grosor de pared de 8.7(5-13)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial y tangencial de 46.2(30-65)  $\mu\text{m}$  y 43.4(22-57)  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen punteaduras areoladas tipo araucarioide predominantemente uniseriadas con disposición contigua (Lám.7.1E) y muy rara vez biseriadas (Lám.7.1H); los contornos de las punteaduras son redondeados (Lám.7.1F) con diámetro de 17.3(13-23)  $\mu\text{m}$  y el de las aberturas circulares (Lám. 10.1G) con un diámetro de 4.6(2-8)  $\mu\text{m}$ . Esta madera tiene en promedio 697 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son uniseriados (Lám.7.2N y Ñ) y están constituidos exclusivamente por células de parénquima (Lám.7.1I) cuyas paredes horizontales son lisas (Lám.7.1J) y axiales por igual (Lám.7.2K), éstas células tienen diámetro vertical de 27(22-32)  $\mu\text{m}$  y contornos ovalados en sección tangencial (Lám.7.2O). La altura de los radios es de 1-12(17) células y su frecuencia es de 4.5 radios/mm. Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo araucarioide, con 5(3-6) punteaduras por campo (Lám.7.2L y M) y diámetro de 7.5(5-10)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 7.1 *Agathoxylon tecolotlensis* sp. nov. TR.** A. Vista general del corte transversal. La flecha señala la etapa tardía de un anillo de crecimiento poco conspicuo. Barra 500  $\mu\text{m}$ . B. Traqueidas de contornos redondeados y cuadrados con vértices redondeados en corte transversal. Barra 180  $\mu\text{m}$ . C. Etapa tardía representada por pocas traqueidas de lumen angosto. Barra 90  $\mu\text{m}$ . **RA.** D. Vista general del corte radial. Barra 325  $\mu\text{m}$ . E. Traqueidas con punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas en las paredes radiales. Barra 75  $\mu\text{m}$ . F. Punteaduras areoladas tipo araucarioide con contornos circulares. Barra 26  $\mu\text{m}$ . G. Aberturas circulares de las punteaduras areoladas. Barra 25  $\mu\text{m}$ . H. Punteaduras areoladas biseriadas con disposición contigua y alterna. Barra 35  $\mu\text{m}$ . I. Radios constituidos exclusivamente por células de parénquima. Barra 80  $\mu\text{m}$ . J. Células de parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 54  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 7.2 RA. *Agathoxylon tecolotlensis* sp. nov.** K. Células de parénquima radial con paredes axiales lisas (flechas). Barra 55  $\mu\text{m}$ . L. Vista general de los campos de cruce. Barra 27  $\mu\text{m}$ . M. Punteaduras de los campos de cruce tipo araucaroide. Barra 27  $\mu\text{m}$ . TA. N. Vista general del corte tangencial. Barra 600  $\mu\text{m}$ . Ñ. Radios uniseriados. Barra 325  $\mu\text{m}$ . O. Células radiales con contornos ovalados. Barra 80  $\mu\text{m}$ .

### Comparación con taxones actuales

En este apartado se realizan las comparaciones de la madera de Parras, Coahuila y de Tecolotlán, Jalisco porque ambas tienen una estructura anatómica semejante y son ejemplares que fueron colectados de rocas cenozoicas.

Las características que tienen en común estas maderas fósiles son: anillos de crecimiento poco conspicuos, traqueidas con contornos principalmente redondeados, punteaduras areoladas tipo araucaroide y predominantemente uniseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, radios constituidos normalmente con 1-12 células de alto, parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales delgadas y lisas, punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce con 2-6 punteaduras por campo, y canales resiníferos y

parénquima axial ausentes (Tabla 6.1). Cabe recordar las maderas picnoxilicas con los siguientes atributos: 1) punteaduras tipo araucaroide en las paredes radiales de las traqueidas, 2) punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce, 3) radios uniseriados y 4) canales resiníferos y parénquima axial ausentes, son característicos de maderas de la familia Araucariaceae (Barefoot y Hankins, 1982; García *et al.*, 2002; IAWA, 2004), por lo tal motivo, estas maderas también se compararon con maderas de tal familia y juntas a la vez con el apelativo maderas cenozoicas.

De acuerdo a Greguss (1955) las especies de Araucariaceae que tienen traqueidas con punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas y raras veces biseriadas en las paredes radiales son: *Agathis dammara* (con base en su sinónimo *Agathis alba*) *Agathis moorei*, *Araucaria araucana*, *Araucaria humboldtensis*, *Araucaria muelleri* y *Araucaria subulata* (con base en su sinónimo *Araucaria balansae*). De estas seis especies las que tienen mayor similitud con las maderas cenozoicas considerando la altura de los radios en células y/o el número de punteaduras por campo de cruce son: *Agathis moorei*, *Araucaria araucana*, *Araucaria humboldtensis* y *Araucaria muelleri* (Tabla 6.1).

La madera de *Agathis moorei* al igual que las maderas cenozoicas tiene 3-4(1-6) punteaduras en los campos de cruce (García *et al.*, 2002); sin embargo, la madera de la especie actual se caracteriza por tener 2100 traqueidas/mm<sup>2</sup>, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, parénquima radial con contenidos (Greguss, 1955), traqueidas resinosas y radios con 1-5(8) células de alto (García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria araucana* tiene cierta similitud con estas maderas cenozoicas porque tiene normalmente 1-6 punteaduras en los campos de cruce, pero difiere porque tiene mayor cantidad de traqueidas por milímetro cuadrado, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios con 1-8 células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria humboldtensis* tiene al igual que las maderas cenozoicas 2-4(6) punteaduras en los campos de cruce, sin embargo, la primera se distingue por tener 1400 traqueidas/mm<sup>2</sup>, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios con 1-4(8) células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

La madera de *Araucaria muelleri* tiene cierta similitud con las maderas cenozoicas debido a que tiene frecuentemente 4-6 punteaduras en los campos de cruce, no obstante, ésta se diferencia por tener 2100 traqueidas/mm<sup>2</sup>, traqueidas resinosas, parénquima radial con

contenidos resinosos, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios con 1-10 células de alto (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

A pesar de que las maderas actuales tienen semejanza con las maderas cenozoicas tanto en la seriación de las punteaduras areoladas de las traqueidas como en el número de punteaduras por campo de cruce, ninguna tienen la misma estructura que la de las maderas fósiles, básicamente porque estas últimas tienen un número menor de traqueidas/mm<sup>2</sup>, radios más bajos y ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (ver, Tabla 6.1), por tal motivo, no se pudieron relacionar con la madera de ninguna especie de Araucariaceae.

### **Comparación con taxones fósiles**

De acuerdo a Bamford y Philippe (2001), Philippe y Bamford (2008) y Rößler *et al.* (2014), estas maderas deben ser incluidas en *Agathoxylon* Harting (especie tipo: *Agathoxylon cordaianum* Harting) debido a que su estructura anatómica está caracterizada por tener punteaduras areoladas tipo araucaroide en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce, radios uniseriados, y canales resiníferos ausentes. Por consiguiente, estas maderas de México se compararon con las siguientes especies de *Agathoxylon* descritas del Cenozoico: *Agathoxylon antarcticus* (Pool y Cantrill) Pujana, Santillana & Marensi del Paleoceno de Antártida, *Agathoxylon seymourense* Torres, Marensi & Santillana del Eoceno-Oligoceno de Antártida, *Agathoxylon* sp. Feng, Oskolski, Liu, Liao & Jin del Oligoceno-Mioceno de China, *Agathoxylon* sp. Pujana, Panti, Cuitiño, García Massini & Mirabelli del Mioceno de la Patagonia argentina y con una madera tipo araucaroide del Paleoceno de Texas, Estados Unidos descrita por Wheeler y Lehman (2005) (Tabla 6.2).

*Agathoxylon antarcticus* se parece a las maderas cenozoicas de México porque tiene traqueidas con punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas en las paredes radiales, radios que varían de 1-16 células de alto, usualmente 2-4 punteaduras en los campos de cruce y ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas; sin embargo, la primera difiere porque tiene traqueidas más angostas (diámetro con 25.6 µm en promedio), punteaduras areoladas de contornos en su mayoría hexagonales y con diámetro más pequeño (11.1(7-17.2) µm), punteaduras de los campos de cruce con hasta 9 punteaduras, y radios con 4 células de alto en promedio (Pujana *et al.*, 2015a).

*Agathoxylon seymourense* tiene similitud con las maderas cenozoicas porque presenta 1-6 punteaduras en los campos de cruce y radios con 3-14 células de alto normalmente; no obstante, ésta se distingue por tener traqueidas más angostas (34(26-47) µm), punteaduras



areoladas comúnmente uniseriadas y biseriadas y con diámetro menor (14-16  $\mu\text{m}$ ) y radios con hasta 40 células de alto (Torres *et al.*, 1994).

*Agathoxylon* sp. del Oligoceno-Mioceno de China tiene cierta similitud con estas maderas cenozoicas porque tiene radios con 8(3-20) células de alto; sin embargo, esta madera china se diferencia por tener aunque ocasionalmente traqueidas con contenidos resinosos, punteaduras areoladas en las paredes radiales de uniseriadas a triseriadas (aunque algunas veces con disposición opuesta) y 6(3-14) punteaduras en los campos de cruce (Feng *et al.*, 2015).

*Agathoxylon* sp. del Mioceno de la Patagonia argentina se asemeja a la maderas fósiles en estudio porque tiene 2-5 punteaduras en los campos de cruce, sin embargo, se singulariza por tener punteaduras areoladas de uniseriadas a triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, con diámetro más pequeño (8.2(7-10)  $\mu\text{m}$ ) y radios constituidos con 1-5 células de alto (Pujana *et al.*, 2015b)

La madera tipo araucaroide descrita originalmente como Tipo 1, no cuenta con una descripción detallada, por lo que se desconocen muchos de sus caracteres (razón por la cual no fue considerada en la tabla 6.2). Se parece a estas maderas mexicanas porque tiene anillos de crecimiento poco distinguibles, traqueidas con diámetro radial promedio de 51  $\mu\text{m}$  y radios con 5.7(2-16) células de alto, además, por la apariencia estructural que muestra en la lámina ilustrativa de su descripción original (Wheeler y Lehman, 2005).

De las maderas comparadas previamente las que guardan mayor similitud con la maderas cenozoicas son: *Agathoxylon antarcticus*, *Agathoxylon seymourense* y la madera Tipo 1 estadounidense (Tabla 6.2). Sin embargo, las dos primeras tienen una anatomía ligeramente diferente, pues la primera tiene traqueidas y punteaduras areoladas más angostas, radios más bajos y 9 punteaduras como máximo en los campos de cruce, mientras que la segunda, punteaduras comúnmente uniseriadas y biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas y radios más altos con 1-40 células de alto; en tanto que la tercera, no se puede relacionar por completo con las maderas cenozoicas debido a que se desconoce la seriación que tienen sus punteaduras areoladas de las paredes radiales y el número de punteaduras que tienen en los campos de cruce, dos atributos imprescindibles para la identificación de especies. Por lo tanto, una futura revisión del material de Estados Unidos será necesaria para descartar que se trate del mismo taxa fósil, pues el hecho de que esta madera estadounidense provenga de estratos paleocénicos y de una localidad muy cercana al norte de Chihuahua y Coahuila, Big Bend National Park en el sur de Texas, es probable que estas maderas hayan sido producidas

por un mismo taxa, al menos con la madera proveniente de la Formación las Encinas, la cual fue recolectada en sedimentos paleocénicos de esa unidad cuyos afloramientos se encuentran en el sur de Coahuila.

A pesar de que estas maderas cenozoicas de México tienen una estructura muy similar, en este estudio se prefirió asignarlas a dos especies distintas: *Agathoxylon parrensis* sp. nov. y *Agathoxylon tecolotlensis* sp. nov., puesto que provienen de localidades diferentes y de rocas con edades distintas (Paleoceno-Coahuila y Mioceno-Jalisco, respectivamente), además, porque taxones actuales con este tipo estructura son difíciles de distinguir únicamente con caracteres anatómicos de la madera debido a su homogeneidad. De igual forma se sugiere hacer nuevas recolecciones en ambas localidades para confirmar que estas maderas aisladas representen especies distintas. Estos registros son importantes ya que forman parte de los escasos registros de maderas tipo araucarioide posteriores al Cretácico superior en Norteamérica.

**Tabla 6.1** Comparación anatómica de *Agathoxylon parrensis* sp. nov. y *Agathoxylon tecolotlensis* con especies relacionadas de *Agathis* y *Araucaria* (Araucariaceae).

	<i>Agathis moorei</i>	<i>Araucaria araucana</i>	<i>Araucaria humboldtensis</i>	<i>Araucaria muelleri</i>	<i>Agathoxylon parrensis</i> sp. nov.	<i>Agathoxylon tecolotlensis</i> sp. nov.
<b>Anillos de crecimiento</b>	indistinguibles	distinguibles	indistinguibles	indistinguibles	poco distinguibles	casi indistinguibles
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	2100	1900-2000	1400	2100	412	697
Contornos en corte transversal	poligonales	redondeados y poligonales	redondeados y poligonales	poligonales a redondeados	redondeados	redondeados y cuadrados
Diámetro, en µm	18-30	22-24	20-22	28-35	46.3(31-65)	46.2(30-65)
Contenidos resinosos	+	-	-	+	-	-
Trabéculas	-	-	-	+	-	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	++	++	++	++	++	++
Biseriadas	+	+	+	+	+++	+++
Disposición	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna
Contornos	poligonales	redondeados	redondeados	poligonales	redondeados	redondeados
Diámetro, en µm	12-18	14-15	11	10-12	21.8(17-26)	17.3(13-23)
Aberturas	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
	+	+	+	+	-	-
Diámetro, en µm	11-12	10-11	6-7	9-12		
<b>Parénquima axial</b>	ausente o escaso	-	-	ausente o escaso	-	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-5(8)	1-8	1-4(8)	1-10	1-12(18)	1-12(17)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Parcialmente biseriados	+-	-	-	-	+++	-
Parénquima radial con contenidos	+	-	-	+	-	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	+	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	3-4(1-6)	1-6(8)	2-4(6)	4-6(8)	4(2-6)	5(3-6)
Diámetro, en µm	10-12	4-5	6-7	6-7	9(7-12)	7.5(5-10)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-	-

(+) caracter presente, (-) caracter ausente, (++) caracter predominante, (+-) caracter ocasional, (++-) caracter raro

**Tabla 6.2** Comparación anatómica de *Agathoxylon parrensis* sp. nov. y *Agathoxylon tecolotlensis* con maderas fósiles de *Agathoxylon* Harting del Cenozoico.

	<i>Agathoxylon antarcticus</i> , Paleoceno, Antártida	<i>Agathoxylon seymourense</i> , Eoceno-Oligoceno, Antártida	<i>Agathoxylon</i> sp., Oligoceno-Mioceno, China	<i>Agathoxylon</i> sp., Mioceno, Patagonia, Argentina	<i>Agathoxylon parrensis</i> sp. nov. Paleoceno, Coah., México	<i>Agathoxylon tecolotlensis</i> sp. nov. Mioceno, Jal., México
<b>Anillos de crecimiento</b>	distinguidos	poco distinguidos	poco distinguidos	¿?	poco distinguidos	casi distinguidos
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	600-850		¿?	412	697
Contornos en corte transversal	redondeados y poligonales		redondeados	¿?	redondeados	redondeados y cuadrados
Diámetro, en µm	25.6(9.3-49.5)	34(26-47)	39(28-52)	¿?	46.3(31-65)	46.2(30-65)
Contenidos resinosos	-	-	+ -	-	-	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	++	+	+	+ - -	++	++
Biseriadas	+	+	++	++	+ - -	+ - -
Triseriadas	-	-	+	+ -	-	-
Disposición	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, alterna y a veces opuesta	contigua, y alterna	contigua, y alterna	contigua, y alterna
Contornos	redondeados y hexagonales	redondeadas	redondeadas y poligonales	redondeados	redondeados	redondeados
Diámetro, en µm	11.1(7-17.2)	14-16	9.6-21.9	8.2(7-10)	21.8(17-26)	17.3(13-23)
Aberturas	circulares	¿?	circulares	¿?	circulares	circulares
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
Diámetro, en µm	-	-	¿?	¿?	-	-
<b>Parénquima axial</b>						
Radios	-	-	-	¿?	-	-
<b>Radios</b>						
Altura, en células	4(1-16)	3-14(1-40)	8(3-20)	1-5	1-6-12(18)	1-6-12(17)
Uniseriados	+	+	+	+	+	+
Parcialmente biseriados	-	-	+ - -	-	+ - -	-
Parénquima radial con contenidos	-	-	-	-	-	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Araucaroide	+	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	2-4(1-9)	1-6	6(3-14)	2-5	4(2-6)	5(3-6)
Diámetro, en µm	7.5	6-8	¿?	7	9(7-12)	7.5(5-10)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-	-

(+) caracter presente, (-) caracter ausente, (++) caracter predominante, (+-) caracter ocasional, (+- -) caracter raro, (¿?) carácter desconocido.

**Familia:** Cupressaceae.

**Género:** *Taxodioxylon* Harting emend. Gothan.

**Especie tipo:** *Taxodioxylon goeppertii* Harting.

**Especie:** *Taxodioxylon cabullensis* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 8.1 y 8.2).

**Localidad:** Fronteras, Sonora.

**Horizonte estratigráfico:** Grupo Cabullona, Cretácico superior.

**Número de ejemplares:** 1, IGM-SON1 (Apéndice 2.L).

**Láminas delgadas:** 24 en total (IGM-LPB-SON1: 101-124).

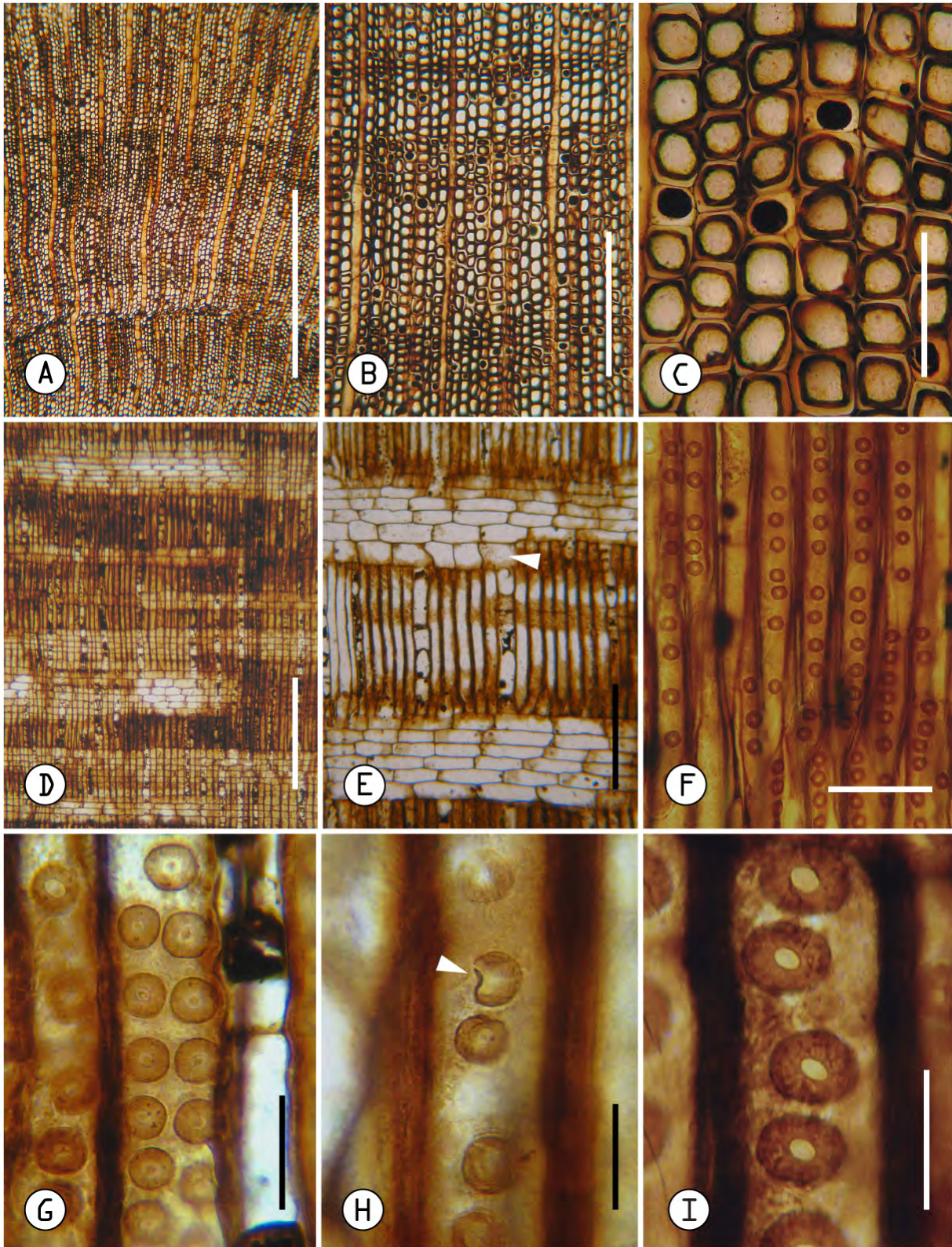
**Holotipo:** IGM-LPB-SON1: 101-124.

**Epíteto específico:** En referencia a la Cuenca Cabullona.

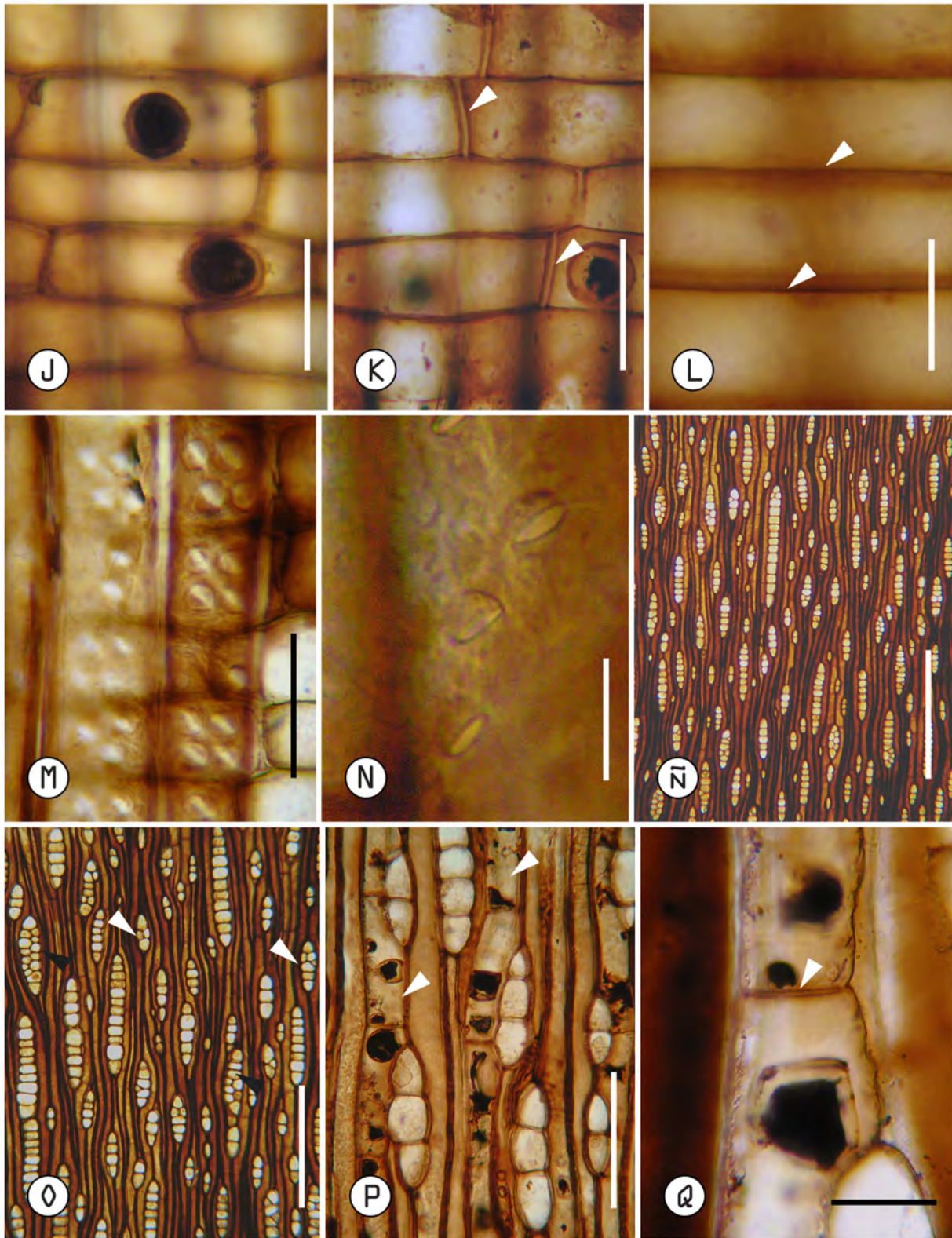
**Diagnosis:** Anillos de crecimiento conspicuos; traqueidas de sección cuadrangular y con diámetro radial de 38.3(25-62)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas tipo abietinoide predominantemente uniseriadas (ca 99% del total de punteaduras) en las paredes radiales de las traqueidas; muescas raras en los bordes de las punteaduras areoladas (notched borders); punteaduras areoladas con contornos redondeados y diámetro de 12.8(10-16)  $\mu\text{m}$ , y con aberturas ovaladas; parénquima axial abundante, difuso, con contenidos oscuros y con paredes transversales lisas; radios constituidos por células de parénquima, uniseriados a biseriados y con 1-18(25) células de alto; parénquima radial con contenidos oscuros y paredes lisas; punteaduras de los campos de cruce tipo cupresoide, raras veces tipo taxodioide, con 2-4(1-9) punteaduras por campo y dispuestas a lo más en 2 columnas. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales y punteaduras en las paredes tangenciales.

**Descripción:** Fragmento de xilema secundario de 10 cm de diámetro y 5 cm de largo, en un estado de preservación excelente. **Anillos de crecimiento** distinguibles (Lám.8.1A), los cuales varían de 0.17 a 4.82 mm de amplitud; la transición de la etapa temprana a la tardía es gradual en la mayoría de los anillos (Lám.8.1.B). Las **traqueidas** tienen contornos cuadrados en sección transversal (Lám.8.1.C); el diámetro radial de las traqueidas de la etapa temprana y tardía es de 38.3(25-62)  $\mu\text{m}$  y 27.1(17-43)  $\mu\text{m}$  respectivamente, mientras que el grosor de su pared es de 3.9(2-7)  $\mu\text{m}$  para las traqueidas de la etapa temprana y de 4.6(2-7.5)  $\mu\text{m}$  para las traqueidas de la etapa tardía. Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen

punteaduras areoladas tipo abietinoide, uniseriadas (Lám. 8.1F) y muy raramente biseriadas (Lámina 8.1G); los contornos de las punteaduras areoladas son de circulares a ovalados (Lám.8.1G) con diámetro de 12.8(10-16)  $\mu\text{m}$  y muy raramente con muescas (notched borders) (Lám.8.1H), mientras que las aberturas son exclusivamente ovaladas (Lám.8.1I) con diámetro de 4.4(3-7)  $\mu\text{m}$ . Esta madera en promedio tiene 910 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . El **parénquima axial** es abundante y difuso (Lám.8.1A y B), las células que lo conforman tienen paredes transversales lisas (Lám.8.2Q) y contenidos oscuros que permiten identificarlas fácilmente en cualquier corte (Lám.8.1C y Lám.8.2P). Los **radios** son uniseriados, parcialmente biseriados y biseriados (Lám.8.2Ñ y O), constituidos exclusivamente por parénquima radial (Lám.8.1E), la mayoría de estas células de forma rectangular con diámetro de 28.7(20-41)  $\mu\text{m}$  y en menor proporción células con tendencia cuadrada dispuestas en los márgenes de los radios con diámetro de 44.8(35-55)  $\mu\text{m}$  (Lám.8.1E); ambos tipos con paredes axiales lisas (Lám.8.2K) y horizontales lisas (Lám.8.2L); ocasionalmente algunas células de parénquima con contenidos oscuros (Lám.8.2J). En sección tangencial, la mayoría de las células radiales de los márgenes tienen contornos triangulares, mientras que las células centrales poseen contornos aparentemente cuadrangulares (Lám.8.2P). La altura de los radios es de 1-18(25) células de alto y su frecuencia de 7 radios/ $\text{mm}$ . Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo cupresoide y raramente taxodioide (Lám.8.2M-N) con 1-9 punteaduras por campo, comúnmente 2-4 punteaduras en las células internas y hasta 9 punteaduras en las células marginales, el diámetro que tienen es de 7.5(5-10)  $\mu\text{m}$  y la disposición que poseen es de 1-4 filas y de 1-2 columnas, nunca contigua.



**Lámina 8.1. *Taxodioxylon cabullensis* sp. nov. TR.** A. Vista general del corte transversal que muestra anillos de crecimiento distinguibles con transición principalmente gradual y parénquima axial abundante reconocible por sus contenidos oscuros. Barra 3.5 mm. B. Anillos de crecimiento estrechos y parénquima axial en distribución difusa. Barra 320  $\mu$ m. C. Traqueidas con contornos cuadrados y parénquima axial con contenidos esféricos de color negro. Barra 115  $\mu$ m. **RA.** D. Vista general del corte radial. Barra 450  $\mu$ m. E. Radios constituidos únicamente por células de parénquima; la flecha señala una célula con tendencia cuadrada en el margen del radio. Barra 170  $\mu$ m. F. Traqueidas longitudinales con punteaduras areoladas tipo abietinoide y uniseriadas. Barra 80  $\mu$ m. G. Punteaduras areoladas biseriadas con disposición opuesta a las que se les puede observar sus contornos redondeados. Barra 35  $\mu$ m. H. Flecha que muestra una muesca en el borde de una punteadura areolada. Barra 30  $\mu$ m. I. Punteaduras areoladas con aberturas ovaladas. Barra 25  $\mu$ m.



**Lámina 8.2** *Taxodioxylon cabullensis* sp. nov. RA. J. Células de parénquima radial con contenidos esféricos de color negro. Barra 45  $\mu$ m. K. Células de parénquima radial con paredes axiales lisas (flechas). Barra 45  $\mu$ m. L. Células de parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 30  $\mu$ m. M. Vista general de los campos de cruce con punteaduras tipo cupresoide-taxodiode. Barra 50  $\mu$ m. N. Acercamiento a tres punteaduras tipo cupresoide-taxodiode. Barra 15  $\mu$ m. TA. Ñ. Vista general del corte tangencial. Barra 560  $\mu$ m. O. Radios uniseriados, parcialmente biseriados (flechas blancas) y biseriados (flecha negra). Barra 360  $\mu$ m. P. Células radiales con contornos triangulares en los márgenes y cuadrangulares en las centrales. Células de parénquima axial con contenidos oscuros (flechas). Barra 85  $\mu$ m. Q. Flecha que muestra las paredes transversales lisas de dos células de parénquima axial. Barra 25  $\mu$ m.



## Comparación con taxones actuales

Como se mencionó antes el parénquima axial es un carácter poco abundante en maderas picnoxilicas, sin embargo, existen algunas familias de coníferas que lo presentan constantemente, entre ellas: Cephalotaxaceae, Cupressaceae y Podocarpaceae, y de forma menos frecuente y de tipo fusiforme (células que derivan de iniciales fusiformes sin subsecuente división transversal) en Pinaceae (Barefoot y Hankins, 1982; IAWA, 2004).

La madera cretácica de Sonora se diferencia de la familia Cephalotaxaceae principalmente porque carece de traqueidas con engrosamientos helicoidales en sus paredes. La madera fósil difiere de la familia Podocarpaceae porque tiene, aunque rara vez, punteaduras areoladas con muescas en sus bordes (pits with notched borders), un atributo que exclusivamente ha sido observado en especies de Cupressaceae (p. ej. *Athrotaxis cupresoides* D. Don, *A. selaginoides* D. Don, *Chamaecyparis pisifera* (Siebold & Zucc.) Endl., *Cryptomeria* D. Don, *Cupressus dupreziana* A. Camus, *Juniperus thurifera* L., *Papuacedrus papuana* (F. Muell.) H. L. Li, *Sequoia* Endl., *Taiwania* Hayata y *Thuja occidentalis* L.) y Taxaceae (*Torreya californica* Torr., *T. nucifera* (L.) Siebold & Zucc y *T. taxifolia* Arn.) (IAWA, 2004). Debido a que los miembros de Taxaceae no tienen parénquima axial, la comparación anatómica con esta familia fue descartada. La madera fósil se diferencia de aquellas de Pinaceae porque no tiene canales resiníferos radiales y axiales, tampoco traqueidas radiales, radios multiseriados ni punteaduras tipo ventana, pinoide o piceoide en los campos de cruce, además, porque su parénquima axial no es de tipo fusiforme (Phillips, 1941). Las maderas de Cupressaceae se parecen a la madera de Sonora porque producen radios biseriados, parénquima axial abundante, muescas en los bordes de las punteaduras areoladas y punteaduras tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce, por lo tanto, las comparaciones detalladas fueron realizadas con miembros de dicha familia.

Particularmente el conjunto de caracteres de esta madera fósil tales como, anillos de crecimiento, traqueidas de sección cuadrada, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, muescas en los bordes de las punteaduras areoladas, punteaduras tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce, parénquima axial abundante y con contenidos oscuros, sugieren que se encuentra relacionada especialmente con los géneros: *Athrotaxis*, *Cryptomeria* (monoespecífico), *Cunninghamia* R. Br., *Glyptostrobus* Endl. (monoespecífico), *Taiwania* (monoespecífico), *Taxodium* Rich., *Metasequoia* Hu & W.C Cheng (monoespecífico), *Sequoia* (monoespecífico), y *Sequoiadendron* J. Buchholz (monoespecífico). Estos géneros actualmente clasificados en Cupressaceae en cinco diferentes subfamilias:

Athrotaxoideae L. C. Li, Cunninghamioideae (Zucc. ex Endl.) Quinn, Sequoioideae Saxton, Taiwanoideae L. C. Li y Taxodioideae Endl. ex K. Koch (Farjon, 2010).

Athrotaxoideae lo constituye sólo el género *Athrotaxis* D. Don. De acuerdo a Farjon (2010) este género está constituido por tres taxa: *A. cupressoides* D. Don., *A. ×laxifolia* Hook. y *A. selaginoides* D. Don. Aquí sólo se comparó con la madera de las últimas dos. Por un lado, la madera de *Athrotaxis selaginoides* tiene en común con la madera fósil: anillos de crecimiento diferenciados, punteaduras tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas y parénquima axial con contenidos oscuros y con paredes transversales lisas; sin embargo, difiere por tener punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, trabéculas, 1-2(6) punteaduras tipo piceoide en los campos de cruce, parénquima axial en distribución terminal, radios con 1-12(14) células de alto (García *et al.*, 2002) y parénquima radial con paredes horizontales con nódulos finos (Greguss, 1955). Por otro, la madera de *Athrotaxis ×laxifolia* posee de igual forma que la madera en estudio, anillos de crecimiento diferenciados, punteaduras areoladas tipo abietinoide arregladas en una sola serie en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial difuso, con contenidos resinosos y con paredes transversales lisas; radios con 1-19 células de alto y con contenidos resinosos; pero a diferencia de ella tiene punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, parénquima radial con paredes tangenciales lisas y noduladas y de 1-2(4) punteaduras tipo cupresoide en los campos de cruce (García *et al.*, 2002).

Cunninghamioideae sólo lo constituye *Cunninghamia*; este género lo representan dos especies, *Cunninghamia konishii* Hataya y *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. (Farjon, 2010). La madera de *Cunninghamia konishii* tiene en común con la madera fósil: anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial con contenidos oscuros, radios uniseriados y biseriados, y parénquima radial con paredes lisas; sin embargo, esta especie se distingue por tener punteaduras areoladas predominantemente biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, barras de Sanio, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, 1-2 punteaduras en los campos de cruce (tipo taxodioide-cupresoide), parénquima axial metatraqueal y radios con hasta 31 células de alto (Shao-Kang, 1950). Por otro lado, la madera que desarrolla *Cunninghamia lanceolata*, al igual que la madera fósil, tiene anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, parénquima axial difuso, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima radial con paredes lisas y radios uniseriados a parcialmente biseriados, sin

embargo, difiere de ella porque tiene punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios con 1-7(30) células de alto y 1-3(5) punteaduras tipo taxodioide en los campos de cruce (García *et al.*, 2002).

Sequoioideae está conformada por tres géneros monoespecíficos: *Metasequoia*, *Sequoia* y *Sequoiadendron* (Farjon, 2010). La madera de *Metasequoia glyptostroboides* Hu & W. C. Cheng se parece a la madera fósil de Sonora debido a que tiene anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrada, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial difuso y con contenidos resinosos, radios uniseriados a parcialmente biseriados con 1-16(20) células de alto y parénquima radial con contenidos resinosos; pero ésta difiere por tener punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, barras de Sanio, trábeculas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial con paredes transversales lisas y con nódulos, parénquima radial con paredes horizontales ocasionalmente punteadas, 1-2(4) punteaduras tipo taxodioide en los campos de cruce y traqueidas radiales y canales traumáticos ocasionales (García *et al.*, 2002; Greguss 1955). Por otro lado, la madera de *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., al igual que la madera de Sonora, presenta anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, muescas en los bordes de las punteaduras areoladas, parénquima axial con contenidos resinosos, radios uniseriados a parcialmente biseriados, comúnmente con 1-20 células de alto, parénquima radial con contenidos resinosos y de 1-10 punteaduras en los campos de cruce; sin embargo, se distingue por tener punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial terminal y con paredes transversales lisas y nóduladas, radios con 1-35 células de alto, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, trábeculas, barras de Sanio, parénquima radial con paredes axiales lisas y noduladas y horizontales lisas y punteadas, punteaduras en su mayoría tipo taxodioide en los campos de cruce, además traqueidas radiales y canales traumáticos ocasionales (García *et al.*, 2002; Greguss 1955). La madera de *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J.T.Buchholz, comparte con la madera fósil, anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial difuso y con contenidos resinosos, radios uniseriados a biseriados, comúnmente con 1-20 células de alto, parénquima radial con contenidos resinosos, y de 1-6 punteaduras en los campos de cruce; sin embargo, difiere de ella por tener 2200 traqueidas/mm<sup>2</sup>, punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas,

trábeculas, barras de Sanio, parénquima axial con paredes transversales lisas y noduladas, parénquima radial con paredes horizontales punteadas, punteaduras de los campos de cruce tipo taxodioide, y traqueidas radiales y canales traumáticos ocasionales (García *et al.*, 2002; Greguss 1955).

Taiwanoideae, está únicamente representada por un género monoespecífico, *Taiwania* (Farjon, 2010). La madera que produce *Taiwania cryptomeroides* Hayata tiene en común con esta madera fósil, anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide y predominantemente uniseriadas en las paredes radiales, parénquima axial con contenidos oscuros y con paredes transversales lisas, y parénquima radial con contenidos resinosos y paredes lisas; sin embargo, difiere de ella porque produce 5000 traqueidas/mm<sup>2</sup>, parénquima axial escaso, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios uniseriados con 1-7(10) células de alto y punteaduras tipo piceoide en los campos de cruce con 1-2(7) punteaduras por campo (García *et al.*, 2002).

Taxodioideae está circunscrita por tres géneros *Cryptomeria*, *Glyptostrobus* y *Taxodium* (Farjon, 2010). Por un lado, madera de *Cryptomeria japonica* (Thunb. ex. L. f.) D. Don, comparte con la madera fósil, anillos de crecimiento distinguibles, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial con contenidos oscuros, radios con 1-20(24) células de alto, parénquima radial con contenidos resinosos y punteaduras tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce; sin embargo, se caracteriza por tener 3600 traqueidas/mm<sup>2</sup>, punteaduras areoladas biseriadas y raramente triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial con distribución metatraqueal terminal y con paredes transversales lisas a ligeramente noduladas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, 1-2(5) punteaduras por campo de cruce (García *et al.*, 2002) y células de parénquima radial con paredes horizontales punteadas (raramente) (Greguss, 1955). Por otro lado, la madera de *Glyptostrobus pensilis* (Staunton ex D. Don) K. Koch se parece a la madera fósil porque también tiene anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrada, punteaduras tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial en distribución difusa y con resina, radios con 1-18(30) células de alto, parénquima radial resinoso y con paredes lisas, y punteaduras tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce; sin embargo, difiere porque tiene punteaduras areoladas biseriadas comúnmente en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial con paredes transversales noduladas, barras de Sanio, trabéculas y sólo de 1-4

punteaduras en los campos de cruce (García *et al.*, 2002). De Acuerdo a Farjon (2010) *Taxodium* Rich. está constituido por dos especies: *Taxodium distichum* (L.) Rich., y *Taxodium macronatum* Ten. La madera de *Taxodium distichum* tiene en común con la madera fósil anillos de crecimiento diferenciados, traqueidas de sección cuadrangular, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial abundante y con contenidos oscuros, radios uniseriados a parcialmente biseriados, y punteaduras tipo cupresioide y taxodioide en los campos de cruce; sin embargo, difiere de ella porque posee punteaduras areoladas de uniseriadas a tetraseriadas en las paredes radiales de las traqueidas Greguss (1955), parénquima axial con distribución metatraqueal dispersa y con paredes transversales lisas a noduladas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios con 1-25(60) células de alto, parénquima radial con paredes horizontales lisas a punteadas, y comúnmente 1-2 punteaduras por campo de cruce (García *et al.*, 2002). La madera de *Taxodium mucronatum* se parece a la madera fósil debido a que tiene anillos de crecimiento diferenciados, punteaduras tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial difuso y con contenidos, radios con 1-15(26) células de alto, parénquima radial con paredes lisas, parénquima radial resinoso y con paredes lisas; pero difiere de ella porque tiene traqueidas de sección poligonal y con engrosamientos helicoidales en sus paredes, punteaduras areoladas biseriadas normalmente en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial con paredes transversales lisas y nóduladas, radios únicamente uniseriados, y 1-4 punteaduras tipo taxodioide generalmente en los campos de cruce (García *et al.*, 2002; Greguss 1955).

Las comparaciones anteriores evidencian la estrecha relación que hay entre estas especies y el taxón que produjo esta madera fósil, pues la mayoría comparten anillos de crecimiento, traqueidas de sección cuadrada, punteaduras tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, radios relativamente altos, parénquima axial abundante con contenidos oscuros, punteaduras tipo cupresioide o taxodioide en los campos de cruce, entre otros atributos. A pesar de que es difícil distinguir cada una de las especies de la ex familia Taxodiaceae con base en los caracteres anatómicos de la madera, las especies que muestran mayor similitud con la madera de Sonora son: *Athrotaxis laxifolia*, *Cryptomeria japónica*, *Cunninghamia konishii*, *Glyptostrobus pensilis* y *Sequoia sempervirens*; sin embargo, ninguna con exactamente la misma estructura que la madera fósil (ver tabla 7.1), pues todas difieren al menos por tener punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, una mayor cantidad de traqueidas/mm, barras de Sanio y/o trábeculas en las traqueidas.

## Comparación con taxones fósiles

De acuerdo a Philippe y Bamforde (2008) las maderas fósiles que presentan una estructura anatómica semejante a la madera de Sonora son: *Sequoioxylon* Torrey y *Taxodioxyton* Harting, géneros con una diagnosis muy parecida, sin embargo, el primer taxa distinguible por tener canales traumáticos (Torrey, 1923) a diferencia del segundo. En concomitancia Blokhina *et al.*, (2010) menciona que Kräusel en 1949 después de analizar maderas fósiles con una estructura tipo taxodioide recomendó usar únicamente *Sequoioxylon* para maderas fósiles que están relacionadas con Sequoieae (posiblemente un grupo que incluía miembros de la actual subfamilia Sequoioideae) y por otro lado, utilizar *Taxodioxyton* Harting emend. Gothan para el resto de las maderas con ese tipo de anatomía tanto del Cretácico como del Cenozoico.

Como se demostró antes, esta madera fósil de México posee una estructura anatómica que no sólo tiene similitud con las especies de Sequoioideae, sino también con las especies de Athrotaxoideae, Cunninghamioideae y Taxodioideae; así que esta madera fósil se prefirió incluirla dentro de *Taxodioxyton* Harting emend. Gothan, ya que carece de traqueidas radiales, punteaduras principalmente tipo taxodioide en los campos de cruce y canales traumáticos. Por lo tanto, esta madera se excentó de compararla con especies estadounidenses como: *Sequoioxylon montanense* Torrey, *Sequoioxylon dakotense* Torrey, *Sequoioxylon laramense* Torrey y *Sequoioxylon burgessii* (Penhallow) Torrey.

Yang y Zheng (2003) mencionan que los caracteres de *Taxodioxyton sensu* Gothan que lo caracterizan son: anillos de crecimiento, parénquima axial abundante, radios uniseriados a parcialmente biseriados, campos de cruce con punteaduras tipo taxodioide o cupresoide y tanto canales resiníferos como traqueidas con engrosamientos en espiral ausentes. Todos ellos en concordancia con la madera sonorensis.

Las especies de *Taxodioxyton* con las que se comparó el nuevo material fósil fueron: *Taxodioxyton gypsaceum* (Göppert) Kräusel, *Taxodioxyton taxodii* Gothan, *Taxodioxyton drumhellerense* Ramanujam y Stewart, los tres taxa del Cretácico superior de Canadá, *Taxodioxyton albertense* (Penhallow) Shimakura del Cretácico de Korea y *Taxodioxyton* sp. del Cretácico superior de Coahuila, México (Tabla 7.2).

Todas las anteriores especies fósiles al igual que la madera fósil en estudio poseen anillos de crecimiento, punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes de las traqueidas, parénquima axial generalmente abundante y con contenidos oscuros, y punteaduras tipo taxodioide y/o cupresoide en los campos de cruce.

*Taxodioxyton gypsaceum* difiere de la madera de Sonora porque tiene punteaduras areoladas de uniseriadas a triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas con diámetro más grande (16-21  $\mu\text{m}$ ) en las paredes radiales, barras de Sanio, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios con 2-35 células de alto y punteaduras de los campos de cruce típicamente taxodioides (Ramanujam y Stewart 1969).

*Taxodioxyton taxodii* difiere de la madera fósil mexicana porque tiene punteaduras areoladas de uniseriadas a triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas con diámetro más ancho (15-22  $\mu\text{m}$ ), barras de Sanio, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, trabéculas, células del parénquima axial con paredes transversales noduladas, radios con 15-35(3-55) células, parénquima radial con paredes horizontales ocasionalmente punteadas y punteaduras principalmente tipo taxodioide en los campos de cruce, con 1-6 punteaduras por campo (Ramanujam y Stewart 1969).

*Taxodioxyton drumhellerense* difiere de la madera en estudio porque tiene punteaduras areoladas de uniseriadas a biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, barras de Sanio, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial tangencialmente zonado, células del parénquima axial con paredes transversales noduladas y punteaduras tipo taxodioide y glyptostroboide en los campos de cruce con 1-6 por campo (Ramanujam y Stewart 1969).

*Taxodioxyton albertense*, difiere de la madera en estudio porque tiene comúnmente punteaduras areoladas uniseriadas y biseriadas, con diámetros más grandes (21-25  $\mu\text{m}$ ) y con disposición separada y contigua en las paredes radiales de las traqueidas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios con 1-72 células de alto y 1-3 punteaduras tipo taxodioide en los campo de cruce (Kim *et al.*, 2002).

*Taxodioxyton* sp. del Cretácico superior de Coahuila se diferencia de la madera fósil de Sonora porque tiene traqueidas de sección redondeada, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial relativamente escaso, radios con 2-40 células de alto, punteaduras areoladas opuestas con barras de Sanio (ocasionales) y por tener 1-2 punteaduras circulares en los campos de cruce, tipo taxodioide por lo observado en las fotografías de su descripción original (Cevallos Ferriz, 1992).

Las diferencias anatómicas que existen entre las anteriores especies y la madera de Sonora son evidentes en la Tabla 7.2, por lo que este ejemplar no se pudo relacionar por completo a ninguno de ellos, básicamente porque esta madera se caracteriza por tener

punteaduras areoladas uniseriadas (aprox. 99% del total), 2-9 punteaduras tipo cupresoide a ligeramente taxodioide en los campos de cruce (arregladas hasta en cuatro filas), punteaduras areoladas con raras en muescas en sus bordes; y tener ausentes barras de Sanio y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales. Por lo anterior, esta madera se describe como un taxa fósil nuevo, *Taxodioxylon cabullensis* sp. nov.

**Tabla 7.1** Comparación anatómica de *Taxodioxylon cabullensis* sp.nov. con maderas afines de de Cupressaceae.

	<i>Athrotaxis x laxifolia</i>	<i>Cryptomeria japónica</i>	<i>Sequoia sempervirens</i>	<i>Cunninghamia konishii</i>	<i>Glyptostrobus pensilis</i>	<i>Taxodioxylon cabullensis sp. nov.</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	1900	3600	1200	¿?	2200	910
Contornos en corte transversal	poligonales	cuadrados	cuadrados	cuadrados	cuadrada	cuadrados
Diámetro, en µm	20-22	28	40-50	35(30-55)	25-50	38.3(25-62)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	+	+–	+	+
Disposición	separada verticalmente	separada verticalmente	separada verticalmente	separada verticalmente		separadas verticalmente
Biseriadas	–	+	+	++	+	+–
Disposición		opuesta y separadas horizontalmente	opuesta y separadas horizontalmente	opuesta y separadas horizontalmente	opuesta y separadas horizontalmente	opuesta y separadas horizontalmente
Contornos	redondeados	redondeados	redondeados	redondeados	redondeados	redondeados
Diámetro, en µm	11-12	13-14	16-18 µ m	¿?	13	12.8(10-16) µ m
Notched borders	–	–	+	–	–	+
Aberturas	circulares	circulares	circulares	circularres	circulares	ovaladas
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
	+	+	+	+	+	–
Diámetro, en µm	6-7	9-12	14-16 µ m	¿?	9	
Barras de Sanio	¿?	¿?	+	+	+	–
Trabéculas	¿?	+–	+	¿?	+	–
<b>Parénquima axial</b>						
Distribución	difusa	metatraqueal terminal	terminal	metatraqueal	difusa	difusa
Paredes transversales lisas	+	+	+	¿?	–	+
Paredes transversales noduladas	–	ligeramente	+	¿?	+	–
Contenidos resinosos	+	+	+	+	+	+
<b>Radios</b>						
Altura, en células	1-19	1-20(24)	1-20(35)	1-31	1-18(30)	1-18(25)
Uniseriados	+	+	+	++	+	+
Parciales biseriados	¿?	–	+–	+–	+–	+
Biseriados	¿?	–	–	+–	+–	+
Células de						



parénquima radial						
Paredes horizontales	lisas	lisas	lisas y punteadas	lisas	lisas	lisas
Paredes axiales	lisas y noduladas	lisas	lisas y noduladas	lisas	lisas	lisas
Contenidos oscuros	+	+	+	¿?	+	+
Traqueidas radiales	-	-	+--	-	-	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Cupresoiide	+	+	+	+	+	++
Taxodioide	-	+	++	+	+	+--
Punteaduras por campo	1-2(4)	1-2(5)	1-2(3) en células internas y 4-10 en células marginales	1-2	1-4	2-4 en células internas y 5-9 en células marginales
Diámetro, en $\mu\text{m}$	4-5	6-8	6-12 $\mu\text{m}$	¿?	6-8	7.5(5-10) $\mu\text{m}$
<b>Canales</b>						
Normales	-	-	-	-	-	-
Traumáticos	-	-	+--	-	-	-

(+) caracter presente, (++) carácter dominante, (-) caracter ausente, (+-) caracter ocasional, (+--) caracter raro, (¿?) carácter desconocido.

**Tabla 7.2** Comparación anatómica de *Taxodioxylon cabullensis* sp. nov. con especies afines de *Taxodioxylon*.

	<i>Taxodioxylon gypsaceum</i> , Cretácico superior, Canadá	<i>Taxodioxylon taxodii</i> , Cretácico superior, Canadá	<i>Taxodioxylon drumhellerense</i> , Cretácico superior, Canadá	<i>Taxodioxylon albertense</i> , Cretácico, Korea	<i>Taxodioxylon</i> sp., Cretácico superior, Coah. México	<i>Taxodioxylon cabullensis</i> sp. nov. Cretácico superior, Son. México
<b>Anillos de crecimiento</b>	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados	diferenciados
<b>Traqueidas longitudinales</b>						
Contornos en corte transversal	de cuadrados a poligonales	de cuadrados a poligonales	de cuadrados a poligonales	redondeados y cuadrados	redondeados	cuadrados
Diámetro, en $\mu\text{m}$	38-60 x 35-55	40-55 x 35-65	35-45 x 30-45	45-52 x 30-52	37-70	38.3(25-62)
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>						
Uniseriadas	+	+	++	+	++	++
Biseriadas	++	++	+	+	+--	+--
Triseriadas	+	++	-	-	-	-
Tetraseriadas	-	-	-	-	-	-
Diámetro, en $\mu\text{m}$	16-21	15-22	10-16	21-25	18-25	12.8(10-16)
Contornos	circulares	circulares	circulares	circulares a ovalados	circulares	circulares a ovalados
Aberturas	redondeadas a ovaladas	redondeadas a ovaladas	¿?	circulares	¿?	ovaladas
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>						
	+	+	+	+	+	-
Diámetro	¿?	¿?	¿?	¿?	5-22.5	-
Barras de Sanio	+	+	+	¿?	+	-
Trabéculas	-	+	-	¿?	¿?	-
<b>Parénquima axial</b>	abundante	abundante	abundante	abundante	escaso	abundante

Distribución	difuso	difuso	difuso	difuso	difuso	difuso
Paredes transversales lisas	+	-	-	-	+	+
Paredes transversales noduladas	-	+	+	¿?	-	-
Contenidos oscuros	+	¿?	+	+	+	+
<b>Radios</b>						
Altura (en células)	2-35	15-35(3-55)	5-12(2-25)	5-15(1-72)	2-40	1-18(25)
Uniseriados	++	++	++	++	++	++
Biseriados	+-	+-	+-	+-	+-	+
Triseriados	-	-	-	-	-	-
Tetraseriados	-	-	-	-	-	-
Células de parénquima radial						
Paredes horizontales	lisas	ocasionalmente punteadas	lisas	lisas	lisas	lisas
Paredes axiales	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Con contenidos oscuros	+	+	+	+	+	+
Traqueidas radiales	-	-	-	-	-	-
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>						
Taxodioide	+	++	+	+	¿?	+
Cupresoide	+-	+--	-	-	¿?	++
Glyptostroboid	-	-	+	-	¿?	-
Punteaduras por campo	2-8	1-6	1-4(6)	1-3	1-2	2-4(9)
Disposición, filas	1-2	1 o más	1-2	1	1	1-4
Diámetro, en µm	8-12	8-15	8-10	10	¿?	7.5(5-10)
<b>Canales</b>	-	-	-	-	-	-

(+) caracter presente, (-) caracter ausente, (++) caracter predominante, (+-) caracter ocasional, (+--) caracter raro, (¿?) carácter desconocido.

**Familia:** Desconocida

**Género:** *Shimakuroxylon* Philippe, Boura, Oh et Pons.

**Especie tipo:** *Shimakuroxylon japonicum* (Shimakura) Philippe, Boura, Oh et Pons.

**Especie:** *Shimakuroxylon mexicanum* sp. nov. Ríos-Santos (Láminas 9.1 y 9.2).

**Localidad:** San Juan Raya, Puebla.

**Horizonte estratigráfico:** Formación San Juan Raya, Cretácico inferior.

**Número de ejemplares:** 2, IGM-PUE1 (Apéndice 2. J) y IGM-PUE2 (Apéndice 2.K).

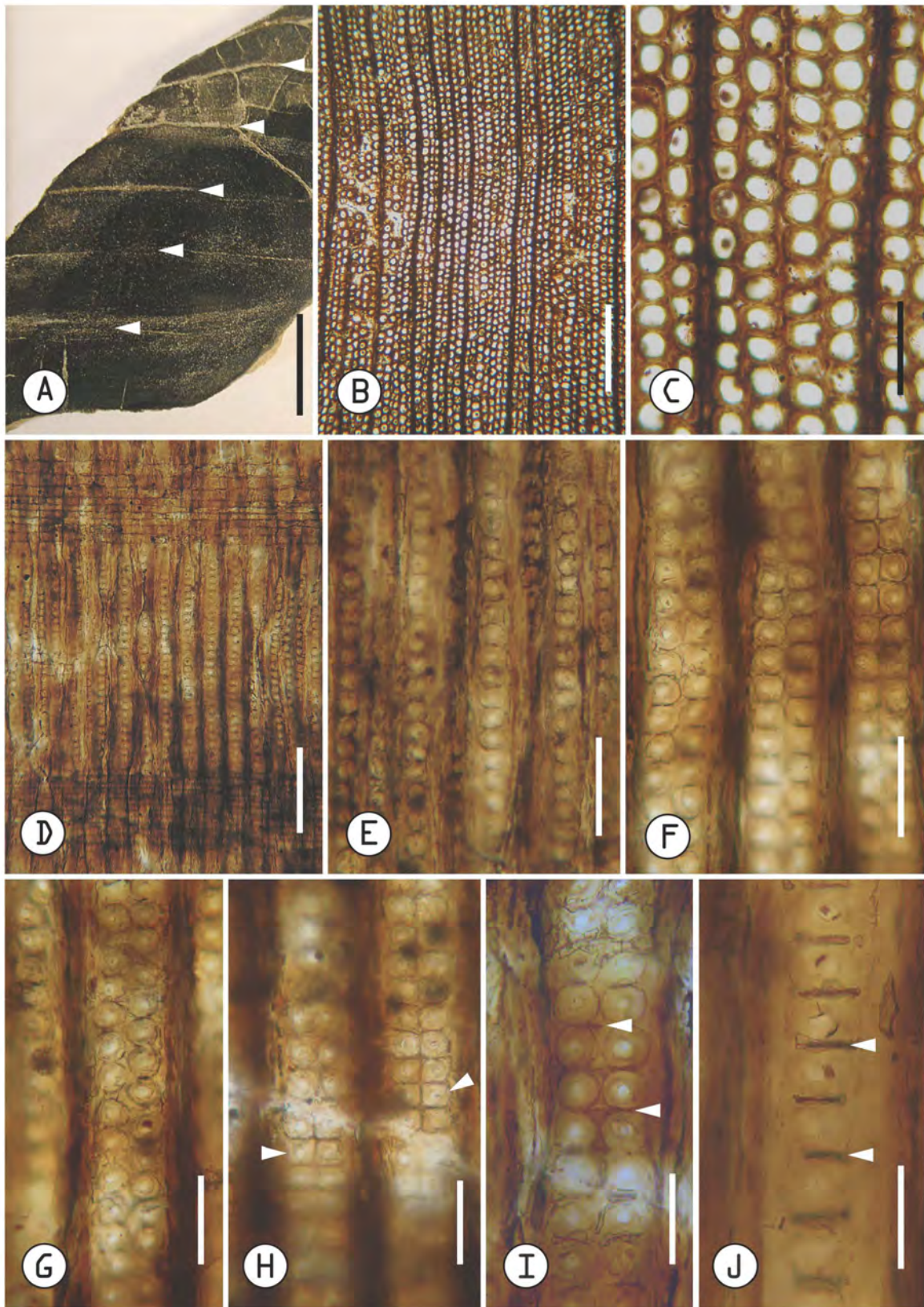
**Láminas delgadas:** 34 en total (IGM-LPB-PUE1: 101-118 y IGM-LPB-PUE2: 201-216).

**Epíteto específico:** En referencia a México, ya que es el primer registro de este tipo de madera en el país.

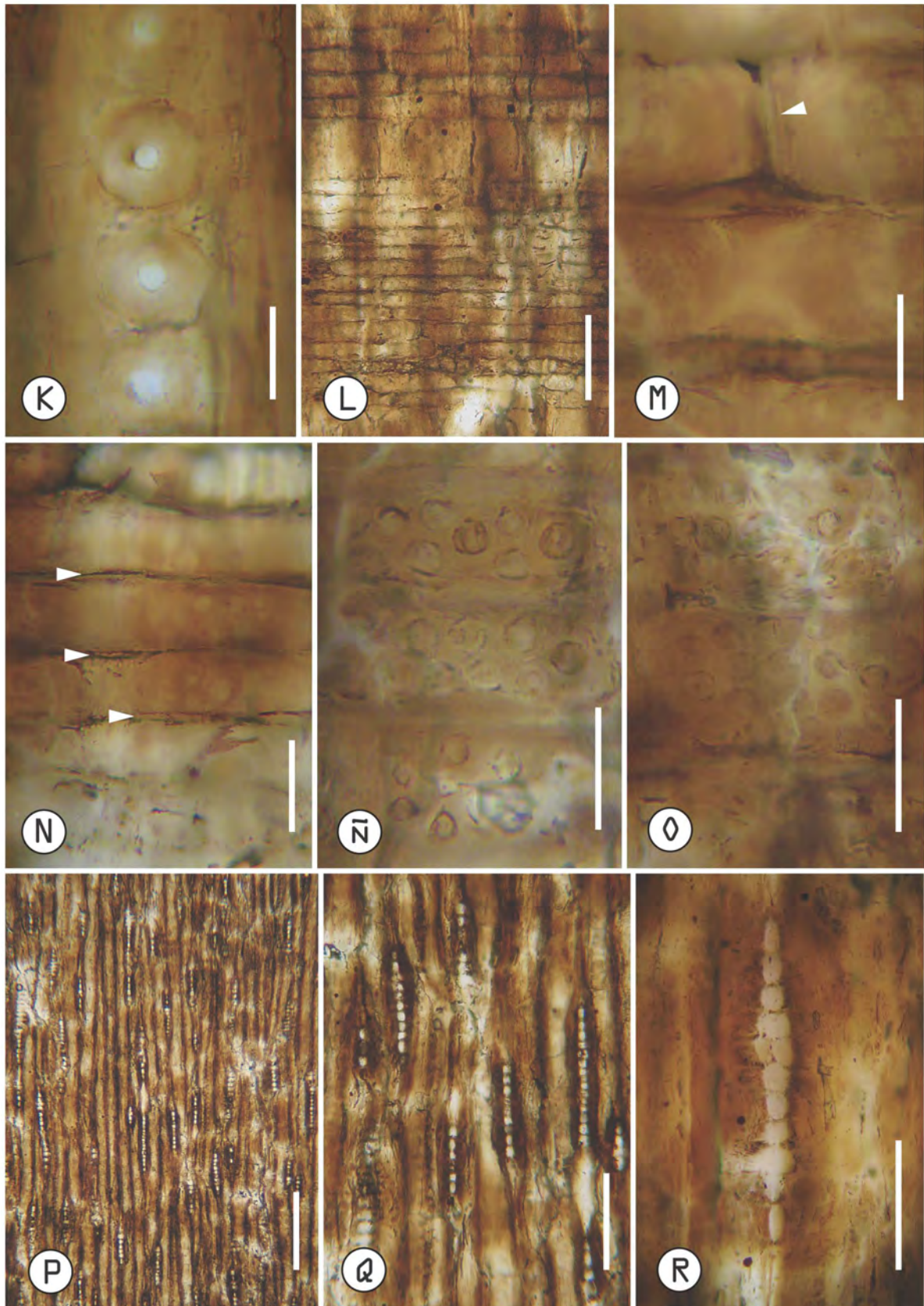
**Holotipo:** IGM-LPB-PUE2: 201-216.

**Diagnosis:** Anillos de crecimiento distinguibles; traqueidas con diámetro radial de 66.6(45-110)  $\mu\text{m}$ ; punteaduras areoladas uniseriadas tipo araucaroide y biseriadas con disposición opuesta y contigua, ocasionalmente tipo japonicum, y muy raramente con disposición tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas; barras de Sanio; radios uniseriados a parcialmente biseriados, con 3-17(24) células de alto y constituidos por células de parénquima; células del parénquima radial con paredes lisas; punteaduras de los campos de cruce tipo araucaroide con 8(3-20) punteaduras por campo. Ausentes canales resiníferos, traqueidas radiales, parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas.

**Descripción:** Fragmentos de xilema secundario, uno pequeño de 2 cm de diámetro y 4 cm de largo y otro más grande de 7 cm de diámetro y 25 cm de largo; ambos ejemplares en un estado de preservación regular. **Anillos de crecimientos** distinguibles en superficie pulida (Lám.10.1A). Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos redondeados (Lám.10.1C); las traqueidas de la etapa temprana tienen diámetro radial y tangencial de 66.6(45-110)  $\mu\text{m}$  y 61.8(42-87)  $\mu\text{m}$  respectivamente y grosor de pared de 11.7(7-18)  $\mu\text{m}$ . Estas células únicamente en las paredes radiales tienen punteaduras areoladas uniseriadas tipo araucarioide (Lám.10.1E) y biseriadas con disposición opuesta y contigua (Lám. 10.1F) y muy rara vez alterna (Lám. 10.1G), los contornos de las punteaduras son redondeados (Lám. 10.1I) y ocasionalmente cuadrados, es decir de tipo japonicum (Lám. 10.1H); en general, las punteaduras areoladas tienen diámetro de 25.2(20-30)  $\mu\text{m}$  y aberturas circulares con diámetro de 5.4(4-7)  $\mu\text{m}$  (Lám. 7.1K), además Barras de Sanio (Lám.10.1I y J). Esta madera tiene en promedio 228 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son uniseriados (Lám.10.2Q) y parcialmente biseriados (Lám.10.2R) aunque estos últimos ocasionales; todos los radios están constituidos únicamente por células de parénquima (Lám.10.2L) con paredes axiales lisas (Lám.10.2M) y horizontales por igual (Lám.10.2N), con diámetro vertical de 24.6(18-38) y con contornos ovalados (Lám.10.2R) en sección tangencial. La altura de los radios es de 3-17(24) células y su frecuencia es de 3.7 radios/mm. Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo araucaroide (Lám.10.2Ñ y O), con 8(3-20) punteaduras por campo y diámetro de 7.5(5-10)  $\mu\text{m}$ .



**Lámina 9.1 *Shimakuroxylon mexicanum* sp. nov. TR.** A. Superficie pulida que muestra anillos de crecimiento. Las flechas indican las etapas tardías. Barra 2 cm. B. Vista general microscópica de una sección transversal. Barra 850  $\mu$ m. C. Traqueidas de contornos redondeados. Barra 200  $\mu$ m. **RA** D. Vista general del corte radial. Barra 225  $\mu$ m. E. Traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas tipo araucarioide. Barra 115  $\mu$ m. F. Traqueidas con punteaduras biseriadas con disposición opuesta y contigua. Barra 85  $\mu$ m. G. Traqueidas con punteaduras areoladas biseriadas con disposición alterna. Barra 75  $\mu$ m. H. Traqueidas con punteaduras areoladas tipo japonicum (flechas). Barra 75  $\mu$ m. I. Punteaduras biseriadas con contornos redondeados; las flechas indican barras de Sanio. Barra 50  $\mu$ m. J. Barras de Sanio en punteaduras uniseriadas (flechas). Barra 40  $\mu$ m.



**Lámina 9.2** *Shimakuroxylon mexicanum* sp. nov. RA.. K. Punteaduras areoladas con aberturas circulares. Barra 25  $\mu$ m. L. Radios constituido por sólo células de parénquima. Barra 125  $\mu$ m. M. Parénquima radial con paredes axiales lisas (flecha). Barra 25  $\mu$ m. N. Prénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 25  $\mu$ m. Ñ. Campos de cruce con punteaduras tipo araucaroides. Barra 25  $\mu$ m. O. Campo de cruce con numerosas punteaduras. Barra 25  $\mu$ m. TA P. Vista general del corte tangencial. Barra 500  $\mu$ m. Q. Radios uniseriados. Barra 220  $\mu$ m. R. Acercamiento a un radio parcialmente biseriado, cuyas células tienen contornos ovalados. Barra 100  $\mu$ m.

**Tipo:** *Shimakuroxylon* sp. cf. *S. mexicanum* (Láminas 10.1 y 10.2)

**Localidad:** Rosario Nuevo, Oaxaca

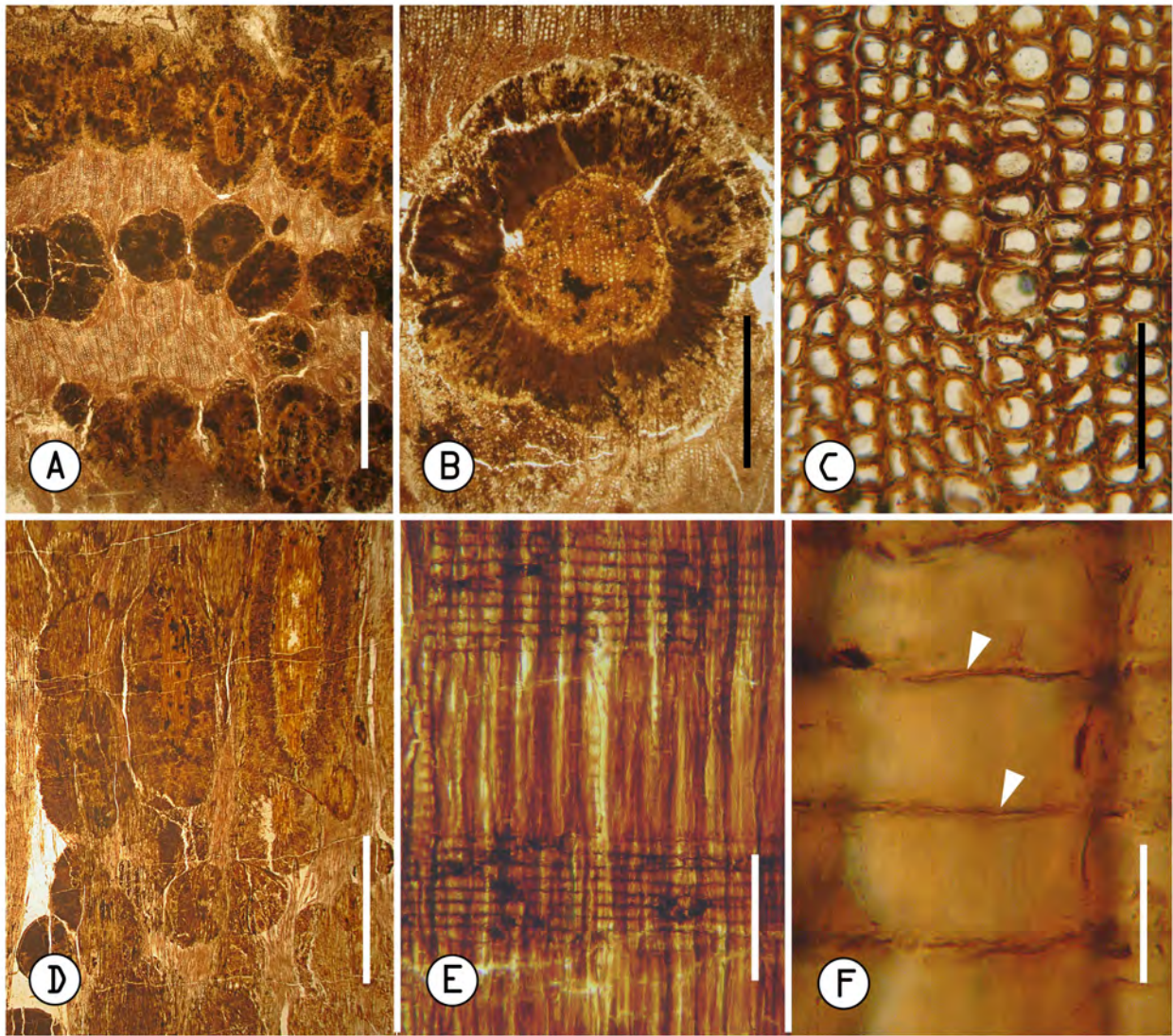
**Horizonte estratigráfico:** Formación Rosario, Jurásico inferior-medio.

**Número de ejemplares:** 1, IGM-OAX4 (Apéndice 2.D).

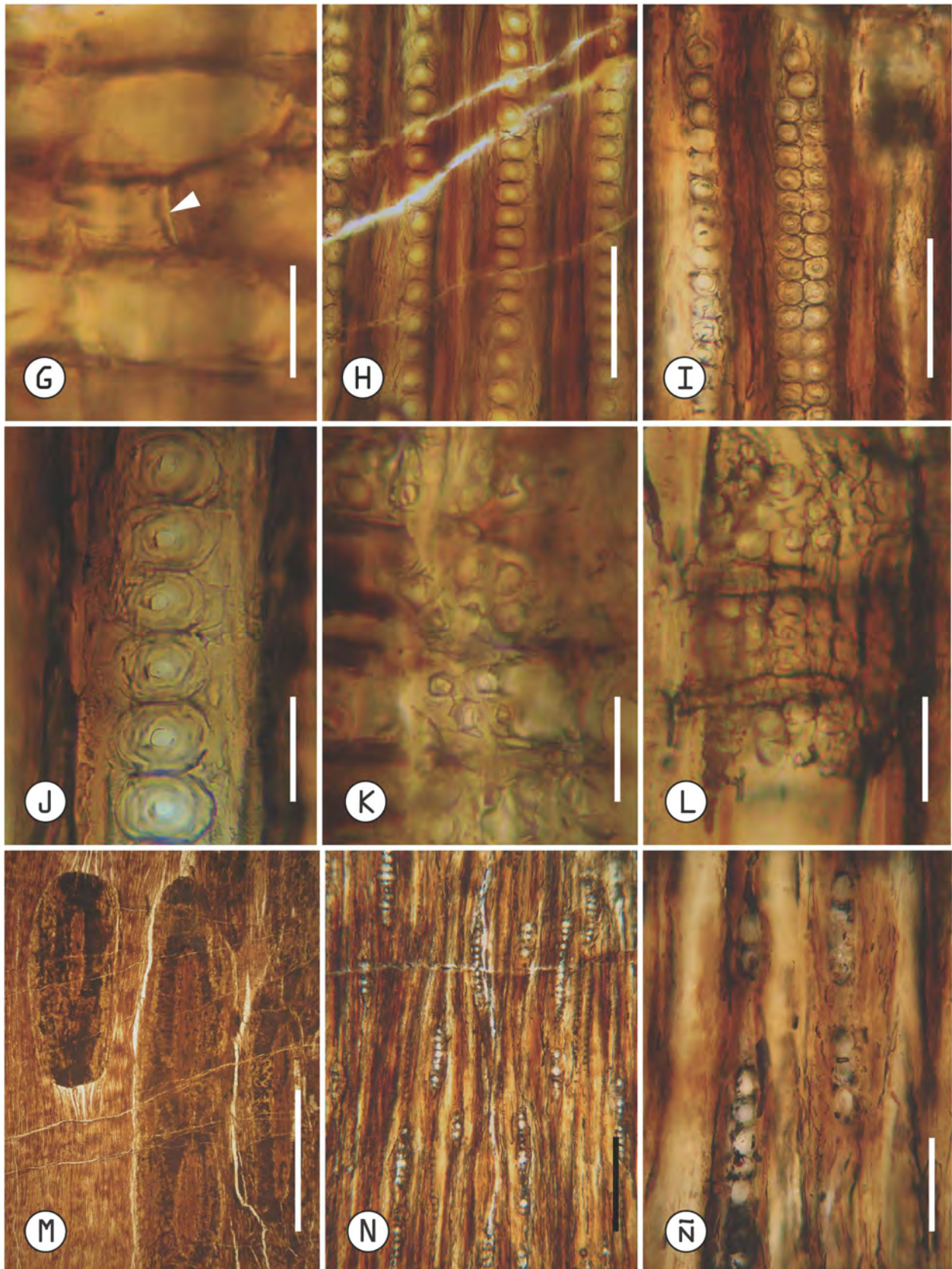
**Láminas delgadas:** 20 en total (IGM-LPB-OAX4: 401-420).

**Holotipo:** IGM-LPB-OAX4: 401-420

**Descripción:** Fragmento de xilema secundario de 3 cm de diámetro y 4 cm de largo, en mal estado de preservación. Madera con estructuras con contornos redondeados con diámetros de 200  $\mu\text{m}$  hasta poco más de 5 mm en corte transversal (Lám.9.1A y B) y con formas butuliformes, ovaladas y circulares en los cortes longitudinales (Lám.9.1D y Lám.9.2M), las cuales no pertenecen a la estructura original de esta madera. **Anillos de crecimiento** ausentes. Las **traqueidas** en corte transversal tienen contornos redondeados y a veces relativamente cuadrangulares (Lám. 9.2C); estas células tienen diámetro radial de 51.1(38-66)  $\mu\text{m}$  y grosor de pared de 13.4(9-21)  $\mu\text{m}$ . Estas células únicamente en sus paredes radiales tienen punteaduras areoladas uniseriadas tipo araucaroide (Lám.9.2H) y ocasionalmente biseriadas con disposición opuesta y contigua (Lám.9.2I); los contornos de las punteaduras en general son redondeados y sus aberturas circulares, con diámetros de 24.1(18-30)  $\mu\text{m}$  y 6(5-7)  $\mu\text{m}$ , respectivamente (Lám.9.2J). En promedio hay 231 traqueidas/ $\text{mm}^2$ . Los **radios** son uniseriados (Lám.9.2N) y están constituidos por células de parénquima (Lám.9.1E) con paredes horizontales lisas (Lám.9.1F) y axiales por igual (Lám.9.2G), con diámetro vertical de 25.4(20-33)  $\mu\text{m}$  y con contornos ovalados en corte tangencial (Lám.9.2Ñ). La altura de los radios es de 2-15(23) células y su frecuencia de 3.4 radios/mm. Las **punteaduras de los campos de cruce** son tipo araucaroide, con 7(3-15) punteaduras por campo y diámetro de 7.4(5-10)  $\mu\text{m}$  (Lám.9.2K y L).



**Lámina 10.1** *Shimakuroxylon* sp. cf. *S. mexicanum*. **TR.** A. Vista general del corte transversal donde se puede apreciar las formaciones probablemente minerales de contornos redondeados en distribución bandeada. Barra 5 mm. B. Acercamiento a una formación mineral que muestra en el centro un conjunto de traqueidas longitudinales. Barra 1625  $\mu$ m. C. Traqueidas de contornos redondeados y poligonales. Barra 200  $\mu$ m. **RA.** D. Vista general del corte radial donde se muestra las formaciones minerales con formas butuliformes y circulares. Barra 3 mm. E. Radios conformados exclusivamente por células de parénquima. Barra 200  $\mu$ m. F. Parénquima radial con paredes horizontales lisas (flechas). Barra 25  $\mu$ m.



**Lámina 10.2** *Shimakuroxylon* sp. cf. *S. mexicanum*. RA. G. Parénquima radial con paredes axiales lisas (flechas). Barra 25  $\mu$ m. H. Traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas. Barra 150  $\mu$ m. I. Traqueida con punteaduras areoladas biseriadas con disposición opuesta y contigua. Barra 150  $\mu$ m. J. Punteaduras areoladas de contornos y aberturas circulares. Barra 36  $\mu$ m. K. Punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce. Barra 25  $\mu$ m. L. Campos de cruce con numerosas punteaduras. Barra 25  $\mu$ m. TA. M. Vista general del corte tangencial donde se muestra las formaciones minerales con forma butuliforme. Barra 5 mm. N. Radios uniseriados. Barra 300  $\mu$ m. Ñ. Acercamiento a las células radiales de contornos ovalados.



## Comparación con taxones actuales

Las maderas de Puebla y Oaxaca tienen una estructura anatómica muy semejante, por tal razón sus comparaciones con maderas de especies vivas y fósiles se realizaron juntas aquí.

Estas maderas fósiles se caracterizan por tener en promedio 230 traqueidas/mm<sup>2</sup>, traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas contiguas verticalmente y biseriadas con disposición opuesta y contigua en las paredes radiales, radios normalmente con 2-17 células de alto, parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales lisas, punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con máximo 15 a 20 punteaduras por campo; y por no presentar parénquima axial ni canales resiníferos.

La madera del único representante vivo de Ginkgoaceae, *Ginkgo biloba* L., al igual que estas maderas fósiles tiene punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce y punteaduras areoladas opuestas en las paredes radiales de las traqueidas, pero se distingue por presentar un número menor de punteaduras por campo de cruce (2-8 punteaduras por campo), punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales, traqueidas con engrosamientos en espiral, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, algunas veces parénquima axial con drusas de oxalato de calcio y radios bajos con 1-5 células de alto (Greguss, 1955); por tales características, las maderas fósiles en cuestión no se pudieron relacionar a la de esta especie actual, pues es evidente que su estructura anatómica difiere notablemente.

Las maderas de Cycadales tienen en común con estas maderas fósiles, 4-20 punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce, sin embargo, se distinguen de ellas porque tiene punteaduras areoladas predominantemente tipo araucarioide en las paredes radiales de las traqueidas (arregladas en varias series), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios anchos (1-6 series) y anillos de crecimiento ausentes (Greguss, 1955), por tal razón, las maderas fósiles no se pudieron relacionar a las maderas de este grupo.

En coníferas, las familias que carecen por lo general de parénquima axial son Araucariaceae, Phyllocladaceae, Sciadopityaceae y Taxaceae (IAWA, 2004). Las maderas fósiles en estudio a pesar de tener punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce, se distinguen de las maderas de Araucariaceae porque no tienen punteaduras areoladas predominantemente tipo araucarioide (con disposición alterna) en las paredes radiales de sus traqueidas (Phillips, 1941). Las maderas fósiles difieren de las maderas de Phyllocladaceae porque no tienen punteaduras tipo ventana o tipo phyllocladoide en los campos de cruce, tampoco punteaduras areoladas tipo abietinoide (separadas verticalmente y horizontalmente)

en las paredes radiales, ni punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas (Greguss, 1955). Las maderas fósiles difieren de la única especie que constituye a *Sciadopityaceae* porque no tienen punteaduras tipo ventana en los campos de cruce, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios relativamente bajos (García *et al.*, 2002). Por último, estos ejemplares fósiles se distinguen de las maderas de *Taxaceae* porque carecen de traqueidas con engrosamientos helicoidales en sus paredes (García *et al.*, 2002; García *et al.*, 2004).

Respecto a la disposición opuesta que tienen las punteaduras areoladas biseriadas de las maderas fósiles, pueden llegar a encontrarse en *Cupressaceae*, *Pinaceae* y *Podocarpaceae*. *Pinaceae* se distingue de estas maderas mesozoicas porque tiene punteaduras de tipo ventana, pinoide o piceoide en los campos de cruce, radios multiseriados, traqueidas radiales, punteaduras areoladas tipo abietinoide, parénquima axial y canales resiníferos (IAWA, 2004). Por otro lado, *Cupressaceae* y *Podocarpaceae* se distinguen de las maderas fósiles en estudio porque tienen punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas (separadas verticalmente y cuando son opuestas separadas horizontalmente), parénquima axial abundante y punteaduras principalmente tipo cupresoide o tipo podocarpoide en los campos de cruce (Greguss, 1955). Por lo revisado anteriormente, no hay gimnosperma actual que desarrolle madera con punteaduras tipo araucaroide en los campos de cruce, traqueidas con punteaduras areoladas uniseriadas tipo araucaroide (contiguas verticalmente) y biseriadas con disposición opuesta y contigua horizontalmente en las paredes radiales, y sin parénquima axial ni canales resiníferos.

### **Comparación con taxones fósiles**

En el registro fósil no existen maderas de gimnospermas que tengan en los campos de cruce punteaduras tipo araucaroide y en las paredes radiales de las traqueidas punteaduras areoladas predominantemente opuestas y contiguas, pues la mayoría de los géneros que se han descrito con punteaduras arucarioides en los campos de cruce, tienen traqueidas con punteaduras areoladas alternas y ocasionalmente opuestas. Los géneros en los que se han incluido maderas con tales características son: *Agathoxylon*, *Araucarioxylon*, *Baieroxylon* Greguss, *Brachyoxylon* Hollick y Jeffrey, *Prototaxoxylon* Kräusel y Dolianiti, *Dadoxylon* y *Shimakuroxylon* Philippe, Boura, Oh et Pons 2014. De estos taxa *Shimakuroxylon* es el que más a menudo tiene punteaduras areoladas biseriadas con disposición opuesta y contigua en las paredes radiales de las traqueidas. Este género fue recientemente propuesto por Philippe, Boura, Oh y Pons con base en un nuevo tipo de punteaduras areoladas reconocidas en especies que ya habían sido descritas exclusivamente del Jurásico y Cretácico de Asia oriental,

pero nunca con importancia taxonómica. Dichas punteaduras se denominaron “japonicum type” y están caracterizadas por tener disposición opuesta y contornos cuadrados. Como consecuencia de lo anterior, cambios nomenclaturales fueron realizados en aquellos taxones fósiles con ese peculiar tipo de punteaduras y que antes fueron asignadas a otros géneros (p. ej. *Brachyoxylon* y *Protopodocarpoxylo*), muchos de esos cambios consistieron en nuevas combinaciones o sinonimizaciones a la única especie reconocida de este taxa, *Shimakuroxylon japonicum* Philippe, Boura, Oh y Pons 2014.

*Shimakuroxylon* está caracterizado por tener 1) punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce cuyo número por campo puede llegar a ser numeroso, 2) punteaduras areoladas uniseriadas en las paredes radiales con disposición contigua y ocasionalmente separada, y algunas veces con contornos aplanados, 3) punteaduras areoladas biseriadas en las paredes radiales con disposición alterna, opuesta y raramente subopuesta (con al menos 50% de las punteaduras areoladas con disposición contigua y al menos 10% con disposición opuesta), 4) punteaduras biseriadas con disposición opuesta y con contornos redondeados, aplanados o tipo japonicum (con contornos cuadrados), y 5) canales traumáticos ocasionales (Philippe *et al.*, 2014).

Estas maderas fósiles de México al igual que *Shimakuroxylon* tienen un número alto de punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce (la madera de Oaxaca tiene entre 3-15 punteaduras por campo y la madera de Puebla entre 3-20 punteaduras), punteaduras areoladas uniseriadas en las paredes radiales con disposición contigua y con contornos redondeados, punteaduras biseriadas con disposición contigua y opuesta, y ausencia de parénquima axial. Además, aunque sólo presentes en la madera de Puebla, punteaduras areoladas tipo japonicum y punteaduras areoladas tipo araucarioide (alterna). Desafortunadamente la mala preservación de la madera de Oaxaca no permitió observar la presencia de punteaduras tipo japonicum ni punteaduras biseriadas alternas en sus traqueidas, pero la similitud de los pocos caracteres de la madera de Oaxaca sugieren una fuerte relación anatómica con la madera de Puebla.

*Shimakuroxylon japonicum*, es la única especie aceptada del género, pero existen aproximadamente 18 sinónimos formalmente aceptados que se caracterizan básicamente por tener punteaduras areoladas tipo japonicum, aunque no todas con una estructura idéntica, pues algunas varían en algún carácter, por ejemplo, *Brachyoxylon boureaui* Serra tiene canales traumáticos (Tabla 8.1), mientras que otros carecen de ellos.

No obstante, *Baieroxylon cambodgiense* Serra del Mesozoico de Camboya es el sinónimo que tiene más parecido con estas maderas de México, de hecho más que *Dadoxylon (Araucarioxylon) japonicum* Shimakura, basónimo del género, pues este último se caracteriza por tener traqueidas con contenidos resinosos, punteaduras areoladas de uniseriadas a triseriadas en las paredes radiales de las traqueidas y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales (Shimakura, 1936 ) ver Tabla 8.1.

Los atributos que *Baieroxylon cambodgiense* comparte con estas maderas de México son punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con una cantidad numerosa por campo (2-19 punteaduras), punteaduras uniseriadas tipo araucarioide (contiguas verticalmente) con contornos redondeados; punteaduras biseriadas con disposición opuesta y contigua y con contornos redondeados; radios uniseriados constituidos normalmente con 2-20 células de alto; y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, parénquima axial y canales traumáticos ausentes; también aunque sólo con la madera Puebla barras de Sanio, punteaduras biseriadas con disposición alterna y punteaduras tipo japonicum (Serra, 1966). No obstante, *Baieroxylon cambodgiense* se diferencia por tener, además de las punteaduras uniseriadas tipo araucarioide, punteaduras areoladas uniseriadas tipo abietinoide (20% del total de punteaduras), punteaduras biseriadas con disposición alterna (es decir con disposición alterna, aproximadamente el 6.6% del total de punteaduras areoladas), punteaduras areoladas triseriadas (0.6% del total de punteaduras) en las paredes radiales de las traqueidas; y radios constituidos con máximo 33 células de alto (menos de 1%) (Serra, 1966).

Debido a que los caracteres anatómicos de la madera de Puebla fueron más conspicuos que los de la madera de Oaxaca, y porque éstos presentaron mayor similitud con los de *Baieroxylon cambodgiense*, la madera cretácica de México fue la que solamente se identificó como un taxa nuevo de *Shimakuroxylon*. No fue asignada a la única especie de dicho género porque la madera de Puebla no tiene punteaduras areoladas uniseriadas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas ni mayor proporción de punteaduras areoladas biseriadas con disposición alterna ni mayor proporción de punteaduras tipo japonicum, también porque es un ejemplar que proviene de una localidad occidental. Por lo tanto, la madera de la Formación San Juan Raya fue descrita con un nuevo nombre, *Shimakuroxylon mexicanum* sp. nov., mientras que la madera de Oaxaca como *Shimakuroxylon* sp. con afinidad al taxón anterior. A pesar de las diferencias temporales y espaciales que tienen estas maderas de México, son pocas las diferencias anatómicas que se pudieron distinguir entre ellas (ver Tabla 8.1): la madera de Oaxaca posee traqueidas con diámetro de 51.1(38-66)  $\mu\text{m}$ , radios únicamente uniseriados con 2-15(23) células de alto y campos de cruce con 3-15 punteaduras, mientras que

la de Puebla posee traqueidas con diámetro de 66.6(45-110)  $\mu\text{m}$ , radios uniseriados a parcialmente biseriados con 3-17(24) células de alto, barras de Sanio y campos de cruce con 3-20 punteaduras. Por lo anterior, es posible que ambas hayan representado a una misma especie o a dos estrechamente relacionadas, sin embargo, los alcances de este estudio quedan cortos para resolver esta cuestión. Nuevas recolecciones de ejemplares bien preservados en ambas localidades serán necesarias para corroborar o refutar esta decisión. Estos nuevos registros sugieren que taxones relacionados a *Shimakuroxylon japonicum* tuvieron una distribución en el continente americano en el Jurásico inferior-medio y Cretácico inferior de México, edades que concuerdan con la distribución temporal que tuvo *S. japonicum*.

**Tabla 8.1** Comparación anatómica de *Shimakuroxylon mexicanum* sp. nov., *Shimakuroxylon* sp. cf. *S. mexicanum* y unos taxa considerados sinónimos de *S. japonicum* Philippe, Boura, Oh y Pons 2014.

	<i>Dadoxylon japonicum</i> , Jurásico, Japón	<i>Brachyoxylon boureaui</i> , Mesozoico, Camboya	<i>Baieroxylon cambodgiense</i> , Mesozoico, Camboya	<i>Shimakuroxylon mexicanum</i> sp. nov. Cretácico inferior Pue., México	<i>Shimakuroxylon</i> sp. cf. <i>S. mexicanum</i> Jurásico inferior- medio, Oax. México
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+	+	+	-
<b>Traqueidas longitudinales</b>					
Traqueidas por mm <sup>2</sup>	¿?	¿?	¿?	228	231
Contornos en corte transversal	cuadrados a veces redondeados	redondeados	cuadrangulares	redondeados y aparentemente cuadrados	redondeados y aparentemente cuadrados
Diámetro, en µm	30-60	52(34-78)	22-67	66.6(45-110)	51.1(38-66)
Contenidos oscuros	+	-	-	-	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes radiales</b>					
Uniseriadas	+	+	+	+	+
Disposición	contigua	contigua y separada	contigua y separada	contigua	contigua
Biseriadas	+	+	+	+	+
Disposición	contigua, opuesta y alterna	contigua, opuesta y raramente alterna	contigua, opuesta, subopuesta y alterna	contigua, opuesta y muy raramente alterna	contigua y opuesta
Triseriadas	+	-	+	-	-
Disposición	contigua, opuesta y alterna		contigua, opuesta y alterna		
Contornos	redondeados, hexagonales y cuadrados	redondeados y raramente poligonales	redondeados, aplanados y cuadrados	redondeados, aplanados, y ocasionalmente cuadrados	redondeados y a veces aplanados
Diámetro, en µm	¿?	21	19-23	25.2(20-30)	24.1(18-30)
Aberturas	circulares a ovalados	circulares	circulares	circulares	circulares
Barras de Sanio	-	¿?	+	+	-
<b>Punteaduras areoladas en paredes tangenciales</b>					
	+	+	-	-	-
<b>Parénquima axial</b>	-	-	-	-	-
<b>Radios</b>					
Altura, en células	1-24	2-11(1-25)	2-20(33)	3-17(24)	2-15(23)
Uniseriados	+	+	+	+	+
Par. Biseriados	+--	+--	+--	+--	-
Biseriados	-	+--	+--	-	-
<b>Células de parénquima radial</b>					
Paredes horizontales	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Paredes axiales	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
<b>Punteaduras de los campos de cruce</b>					
Araucarioide	+	+	+	+	+
Punteaduras por campo	5-14	4-36	2-19	8(3-20)	7(3-15)
Diámetro, en µm	¿?	6	5-8	7.5(5-10)	7.4(5-10)
<b>Canales</b>	-	traumáticos	-	-	-

(+) caracter presente, (-) caracter ausente, (+-) caracter ocasional, (+-- ) caracter raro, (¿?) caracter desconocido.

## 8. DISCUSIÓN

El estudio de gimnospermas fósiles en México es relativamente escaso y se ha restringido principalmente a la investigación de compresiones e impresiones de hojas de Bennettiales recolectadas en estratos mesozoicos del centro y norte del país. Órganos reproductivos de este grupo de plantas son aún más escasos, los mejor identificados también corresponden a Bennettiales del Jurásico inferior y medio de Oaxaca (Wieland, 1914-16; Delevoryas y Gould, 1973; Person y Delevoryas, 1982; Velasco de León, 1990; Delevoryas 1991; Silva-Pineda *et al.*, 2011) y del Triásico de Sonora (Weber *et al.*, 1980a; Weber, 2008), aunque también se conocen estructuras reproductivas cretácicas de las que se ha sugerido son representantes de algún tipo de Cupressaceae (González-Ramírez *et al.*, 2013) y Pinaceae (Weber, 1975; Serlín *et al.*, 1980; Huerta, 2014). Por otro lado, las maderas de este grupo han sido reportadas como elementos secundarios en trabajos geológicos o descritas e identificadas con poca profundidad por lo que requieren de revisión (por ejemplo, *Araucarioxylon mexicanum* en Wieland, 1914-16; *Araucarioxylon* sp. en Pantoja-Alor, 1959; *Dadoxylon* sp. mencionado en Weber, 1972; *Podocarpoxyton* sp. en Cevallos-Ferriz, 1992; *Podocarpoxyton* sp. en Andrade, 2003; *Podocarpus mexicanoxylon* y *Taxus olveraii* en Posadas, 2004). Este es entonces el primer esfuerzo por presentar descripciones completas y detalladas de las maderas de gimnospermas fósiles de México, mismas que en primera instancia presentan uniformidad en su anatomía, pero a la vez con variabilidad suficiente para reconocer grupos distintos. Sin embargo, la definición de los taxa dentro de los grandes grupos es complicada debido a 1) no se han definido sinapomorfias en los diferentes grupos basados en caracteres de la madera, 2) grupos distintos llegan a compartir caracteres anatómicos y 3) a la variabilidad anatómica que llega a haber en el xilema secundario dentro de una especie.

De las 32 maderas estudiadas, se pudieron distinguir tres grandes grupos y 10 taxa que muestran la importancia y diversidad de las gimnospermas principalmente en el Mesozoico de nuestro país. Por vez primera se puede sugerir con base en la anatomía de la madera la presencia de dos taxa del Jurásico inferior-medio (Formación Rosario) en Oaxaca, con una combinación de caracteres inusual que reflejan mosaicos de caracteres desconocidos dentro de las familias actuales y los cuales se han agrupado en una familia parataxonómica, Protopinaceae. Otro taxón con una estructura que no se pudo relacionar a la de ninguna especie actual, pero cuya anatomía sugiere la presencia de una pteridosperma en el Cretácico inferior de Puebla (Formación San Juan Raya) y quizá la misma especie en el Jurásico inferior-medio de Oaxaca (Formación Rosario). El último grupo incluye maderas que se parecen plantas de taxa actuales de la familia Araucariaceae, en el Jurásico superior (Formación Todos

Santos) de Chiapas, Paleoceno (Formación Las Encinas) de Coahuila y Mioceno de la Cuenca Tecolotlán en Jalisco, y Cupressaceae, en el Cretácico superior (Grupo Cabullona) de Sonora.

La presencia de miembros de Protopinaceae es un aporte novedoso para la paleobotánica de México, pues únicamente con materiales cretácicos se había demostrado y/o sugerido la presencia de coníferas extintas o plantas cercanamente relacionadas a las coníferas actuales pero cuya clasificación en las familias tal como están definidas actualmente no pudo ser posible. Ejemplo de esto es la supuesta pinácea reconstruida a través de órganos reproductivos y vegetativos de la Formación Olmos (Cretácico superior) en Coahuila, en donde por un lado, Weber (1975) describió de un mismo nivel estratigráfico hojas aciculares y brácteas de conos ovulíferos, mientras que por otro Serlin *et al.* (1980) describieron un cono polínico en rocas de la misma formación y de la misma localidad (Mina Nueva Rosita Núm. 5). Si éstos fósiles se asociarán para representar a una sola planta aparentemente no podrían clasificarse dentro de Pinaceae y si se mantuvieran como órganos aislados representarían a dos taxa extintos. Es un hecho que hay mucho por conocer de estas plantas pero en cierta manera apoyan que se encuentren maderas que no se ajustan a la definición típica de las coníferas actuales. Los estudios recientes en el Cretácico inferior de la Formación Sierra Madre, Chiapas tienen también ejemplos de plantas similares a pináceas y cupresáceas actuales (González-Ramírez *et al.*, 2013; Huerta, 2014), pero cuyo estudio detallado también sugiere que se trata de plantas extintas, las cuales incluso podrían representar familias diferentes, por lo que su estudio debe continuar. Otro ejemplo de grupos extintos en México son las impresiones o compresiones de ramas con hojas relacionados a Cheirolepidaceae, y que han sido incluidas en los siguientes géneros fósiles: *Brachyophyllum*, *Frenelopsis*, *Pseudofrenelopsis* y *Pagiophyllum* o con afinidad a alguno de ellos, aunque, cabe mencionar que ejemplares provenientes de otras partes de mundo asignados a estos géneros también han sido clasificados en Araucariaceae y Cupressaceae (Taylor *et al.*, 2009), por lo que probablemente este tipo de fósiles, ramas con hojas pequeñas, no fue exclusivo de un solo grupo de coníferas. En el territorio mexicano se puede resaltar la presencia de *Brachyophyllum* sp. en el Jurásico inferior de Guerrero (Conglomerado Cualac) (Gonzales-Gallardo y Silva-Pineda, 1988) y Huachinango, Puebla (Formación Huayacocotla?) y en el Jurásico medio de Oaxaca (Formación Otlaltepec y Tecomazúchil) (Velasco de León *et al.* 2012; 2013); *Pseudofrenelopsis* sp. en el Cretácico inferior (Neocomiano) de Tlaxiaco, Oaxaca (Félix y Nathorst, 1899 en Villanueva-Amadoz, 2014); *Pagiophyllum* sp. en el Cretácico inferior (Barresiano tardío-Hauteriviana temprana) de Huajuapán de León, Oaxaca (Ferrusquia-Villafranca y Comas-Rodríguez, 1980; Weber, 1980) así como en el Jurásico superior de Coahuila de la Formación La Casita (Weber, 1972). También del Cretácico inferior se tienen



documentados fósiles cf. *Frenelopsis* y cf. *Brachyphyllum* en Puebla (Formación Tlayúa) (Applegate *et al.*, 1984), *Brachyphyllum* sp. (Albiano?) en Colima (Formación Cerro de la Vieja) (Felix y Nathorst, 1899 en Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014) y *Brachyphyllum macronatum* en el Cretácico superior de Coahuila procedente de la Formación Olmos (Weber, 1980); así mismo conos en conexión orgánica con ramas en estratos del Grupo Cabullona (Cretácico superior) en Sonora que quizá puedan representar miembros de Cheirolepidiaceae (Huerta-Vergara y Cevallos-Ferriz, 2015). En cuanto a las maderas permineralizadas se puede resaltar la presencia de *Brachyoxylon* sp. descrita del Cretácico inferior (Aptiano-Albiano) de la Unidad Nogal en Lampazos, Sonora (Cevallos-Ferriz, 1992), un tipo de madera fósil que en ocasiones también ha sido relacionado con dicha familia. Aunque, cabe mencionar que este tipo de madera no ha sido el único que se ha asociado con las cheirolepidiáceas, pues *Pseudofrenelopsis parceramosa* del Cretácico inferior de Inglaterra fue reconstruida con base en múltiples órganos, en los que se incluyen troncos de hasta 70 cm de diámetro con madera tipo *protopodocarpoxyton* (Alvin *et al.*, 1981; Alvin, 1983), por lo que es probable que esta familia haya estado conformada por diferentes especies con una anatomía distinta. Las maderas de *Protopodocarpoxyton oaxacensis* y *Rosarioxylon fusiformis* descritas como nuevas en este estudio ciertamente representan grupos cercanamente relacionados con las coníferas actuales, la primera con Podocarpaceae y Araucariaceae, en tanto que la segunda con esta última y Pinaceae, pero claramente se distinguen de ellas sugiriendo grupos extintos como pudieran ser las cheirolepidáceas u otras familias también extintas de Coniferales o Voltziales de las cuales poco registro se tiene en México (únicamente de la Formación Patlanoaya y Tuzancoa ambas del Pérmico inferior se tiene registro de coníferas voltziales del género *Walchia* y *Calnalia*, respectivamente), o bien otros grupos cercanamente relacionados a los ordenes mencionados, como pudieran ser el de las Cordaitales, que se presume tienen un ancestro común con las coníferas debido a que comparten algunos caracteres morfológicos y anatómicos (Taylor *et al.*, 2009). Respecto al registro fósil de las Cordaitales en México es escaso e incompleto, los únicos fósiles que se conocen corresponden a *Noeggerathiopsis hislopii* (Wieland, 1914-16; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1984; Silva-Pineda y Arramberri, 1991; Morales-Lara y Silva-Pineda, 1995-96; Velasco de León *et al.*, 2013) y *Pelourdia* sp. (Wieland, 1914-16; Silva-Pineda, 1969; 1970; Person y Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1984; Arramberri y Silva-Pineda, 1987; Silva-Pineda, 1990; Silva-Pineda y Arramberri, 1991; Corona *et al.*, 1995; Velasco de León *et al.*, 2013) del Jurásico inferior y medio de Oaxaca y Puebla (Formaciones Rosario, Conglomerado Cualac, Formación Zorrillo, Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas y Formación Tecomazúchil). Estos fósiles al igual que el resto de las plantas de gimnospermas encontradas en estratos sobre todo jurásicos, cuya presencia

abre posibilidades en la asociación de órganos separados, sin embargo, la recolecta de nuevos ejemplares fósiles y la reconstrucción de plantas completas, debe seguir, pues solamente así se conocerán las relaciones taxonómicas y filogenéticas de las plantas representadas por estos ejes asilados (maderas) que ciertamente hablan de una diversidad distinta de los bosques de coníferas que dominaron en el Jurásico inferior de México.

La presencia de una pteridosperma propuesta por un elevado número de punteaduras de los campos de cruce sugiere esta afinidad, favorecida para maderas con esta característica (Philippe, 1993; Philippe *et al.*, 2014). Es indudable que el resto de sus atributos pudieran sugerir afinidad con Coniferales (p. ej. el tipo de punteaduras de los campos de cruce, los radios uniseriados y la ausencia de parénquima axial), por lo que también es necesario que se reconstruya la planta completa. En caso de resultar ser miembro de este último grupo el alto número de punteaduras por campo de cruce y sus punteaduras areoladas, opuestas y contiguas tanto vertical como horizontalmente, las situaría claramente aparte del resto de las Coniferales. El registro fósil de pteridospermas en México no es realmente abundante pero si existen reportes de su presencia, por ejemplo, de la Formación Matzitzí en Puebla se han descrito: *Neuroptesis ovata*, *Neuropteris jugosa*, *Ovopteris communis* y *Odontopteris osmundaeformis*, todas ellas asignadas a la familia Medullosaceae (Medullosales). De la Formación Guacamaya en Tamaulipas e Hidalgo también se ha identificado *Neuropteris* sp., *Odontopteris* sp. y *Gangamopteris* sp. esta última una pteridosperma glosopteridal (Carrillo-Bravo, 1965). De la Formación Patlanoaya en el estado de Puebla se ha registrado *Supaia merriani*, una pteridosperma del grupo de las Peltaspermales (Silva-Pineda, 2003), sin embargo, esta especie como las anteriores provenientes de rocas pérmicas. Respecto al Mesozoico, de la Formación Santa Clara (Triásico) en Sonora y de la Formación Tecomazúchil (Jurásico medio) en Puebla también se han descrito plantas medulosáceas, *Alethopteris whitneyi* y *Alethopteris branneri*, respectivamente (Silva-Pineda, 1961; Silva-Pineda, 1969). Del Jurásico inferior (Formación Rosario) y medio (Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas, Formación Simón y Formación Tecomazúchil) de Oaxaca se han descrito compresiones de semillas medulosáceas clasificadas como *Trigonocarpus oaxacensis* (Wieland 1914-16; Silva-Pineda, 1970b; Silva-Pineda, 1984; Velasco de León *et al.*, 2013), aunque Person y Delevoryas (1982) rechazaron la inclusión de esos fósiles en tal género debido a su mala preservación, al menos los descritos por Wieland (1914-16) y Silva-Pineda (1970b). Otros registros del Jurásico inferior (Formación Rosario, Conglomerado Cualac) y medio (Formación Zorrillo, Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas y Formación Tecomazúchil) de Oaxaca y Puebla, respectivamente, son los de un tipo de hojas similares a las de las Glossopteridales descritas bajo el nombre de *Mexiglossa varia* (Wieland, 1914-16; Delevoryas, 1969; Delevoryas y Person, 1975; Person y

Delevoryas, 1982; Silva-Pineda, 1984; Arramberry y Silva-Pineda, 1987; Velasco de León *et al.*, 2013) las cuales han sido asociadas con *Perezlaria oaxacensis* (Delevoryas y Gould, 1971; Delevoryas y Person, 1975; Person y Delevoryas, 1982), una estructura reproductiva colectada de la Formación Zorrillo similar en cierta medida a las de otras pteridospermas mesozoicas y que probablemente fue desarrollada por la misma especie de planta que produjo aquellas hojas de tipo glosopteridal. Por último, Silva-Pineda (1969), Silva-Pineda (1978b) y Velasco de León *et al.* (2013) han descrito o mencionado hojas de Caytoniales identificadas como *Sagenopteris goeppertiana* en la Formación Tecomazúchil en Puebla. Al parecer la mayoría de estos materiales relacionados únicamente a las formaciones que constituyeron la paleocuenca Guerrero-Oaxaca-Puebla en el Jurásico. Desafortunadamente del Cretácico de México se desconocen reportes de pteridospermas con base en otros órganos, pero hay que reconocer que son relativamente pocos los estudios detallados que con base en materiales de esta edad se han hecho, lo mismo ocurre con materiales del Cenozoico, por lo que se reitera recolectar más ejemplares en la Formación Rosario y San Juan Raya, con una mejor preservación, que ayuden a vislumbrar mejor la relación taxonómica de estas maderas cuya anatomía es muy similar pero poco común con respecto a la de otras gimnospermas fósiles conocidas en el continente americano.

El tercer grupo analizado corresponde con coníferas actuales, sus características anatómicas no dejan duda de su asignación a las familias actuales, pero en la revisión de las especies aunque se encontraron algunas con características muy semejantes, siempre hubo diferencias que sugieren que el reconocimiento de especies nuevas fue la decisión correcta. La presencia de Araucariaceae en el Paleoceno y Mioceno parece reflejar la larga historia que el grupo tuvo en México, pues maderas con una estructura semejante han sido reportadas en el Jurásico medio de la Formación Tecomazúchil y Otlaltepec en el estado de Oaxaca (Ortega, 2013; Grajeda, 2015) y en el Cretácico inferior de la Formación Mal Paso y Magdalena en los estados de Michoacán y Puebla, respectivamente (Pantoja-Alor, 1959; Grajeda, 2015). Otros macrofósiles descritos en esta familia no existen en México, a excepción de un reporte de un macrofósil cf. *Araucaria* de Jussieu en el Cretácico inferior de la Formación Tlayúa en Puebla (Applegate *et al.*, 2006). No obstante, es posible que algunas de las ramas con hojas pequeñas que se mencionaron en párrafos anteriores relacionadas a Cheirolepidiaceae, pudieran estar relacionadas a Araucariaceae, al menos aquellas descritas en *Brachyphyllum* del Jurásico y Cretácico del centro y sur del país, pues representantes de este taxa han sido encontrados en otras localidades no mexicanas asociados a órganos reproductivos que les han sugerido más afinidad a esta última familia, por ejemplo, *Brachyphyllum mamillare* del Jurásico de Yorkshire, Inglaterra, que ha sido asociado a escamas fósiles de un cono ovulado, *Araucarites phillipsii*

(Harris, 1979). A pesar de que los representantes vivos de Araucariaceae están actualmente restringidos al hemisferio sur, en el Mesozoico tuvieron una distribución también en el hemisferio norte, siendo en el Jurásico cuando tuvo su mayor diversidad y más amplia distribución (Taylor *et al.* 2009). Y fue a partir del límite Cretácico-Paleoceno que esta familia comenzó a declinar tanto en número de taxa como en su distribución geográfica. Por lo anterior, no sería raro que estas maderas que se describen en esta familia, verdaderamente pertenezcan a algún miembro de Araucariaceae. Sin embargo, se reitera la necesidad de conocer otros microfósiles de órganos que apoyen esta sugerencia o permitan corregirla. La decisión de asociarla a esta familia obedece a que la estructura anatómica de los que aquí se llamó *Agathoxylon* es verdaderamente muy cercana a taxa actuales. Por otro lado, la familia Cupressaceae a pesar de que crece actualmente en México, parece estar lejos de tener la importancia y diversidad que el registro fósil sugiere, pues se tiene documentado microfósiles sobre todo del Cretácico, por ejemplo, *Sequoia* sp. cf. *S. ambigua* y *S. sp. cf. S. reichenbachii* en el Cretácico inferior de Oaxaca, provenientes de estratos sin asignación stratigráfica cerca de Tlaxiaco (Felix y Nathorst, 1899 en Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014), compresiones de ramas con hojas relacionados a esta familia del Cretácico inferior de Chiapas, procedentes de la Formación Sierra Madre (González-Ramírez *et al.*, 2013), *Sequoia cuneata* del Cretácico superior de Coahuila de la Formación Olmos, (Weber, 1980), *Taxodioxyton* sp. descrita por Cevallos-Ferriz (1992) también de esta última formación, *Podocarpoxyton* sp. descrita por Andrade (2003) de la Formación Javelina, en Chihuahua también del Cretácico superior (que a juicio del autor debe ser reasignada a *Taxodioxyton* Harting) y por último un reporte de hojas escumiformes con caracteres de *Juniperus* encontradas en rocas de la Formación Atotonilco El Grande (Plioceno) en Santa María, Amajac, Hidalgo (Arellano-Gil *et al.*, 2005). Al parecer la mayoría de estos taxa relacionados a los representantes que constituyeron a la familia Taxodiaceae. Actualmente sólo dos de las cinco subfamilias que representan a ese ex grupo están presentes en el continente americano, Taxodioideae y Sequoioideae, la primera representada por *Taxodium mucronatum* y *Taxodium distichium*, mientras que la segunda por *Sequoia sempervirens* y *Sequoiadendron giganteum*; estos cuatro taxones con una distribución restringida a Estados Unidos, excepto *T. mucronatum* cuya distribución se extiende también por México y Guatemala (Farjon, 2010). Como se indicó, *Taxodiocylon cabullensis* tiene una anatomía singular que no se pudo relacionar positivamente con la de ninguna especie actual. Sin embargo, la mayor similitud que presentó fue con la madera de *Athrotaxis xlaxifolia*, *Cryptomeria japónica*, *Cunninghamia konishii*, *Glyptostrobus pensilis* y *Sequoia sempervirens*, es decir, no sólo con las especies que se distribuyen en el continente americano. De hecho se tiene documentado que en Norteamérica taxa con características de la subfamilia

Cunninghamioideae, Sequoioideae y Taxodioideae se encuentran del Cretácico superior al Paleoceno en esta área geográfica (Stockey *et al.*, 2005). Esto apoya que taxa extintos relacionados a dichas subfamilias se encuentren en sedimentos del Cretácico superior de México. De hecho es muy probable que los bosques patanosos que se han inferido en Norteamérica particularmente durante el Cretácico superior (Tiemei *et al.*, 2013) se hayan extendido más al sur llegando a tener una cobertura hasta lo que hoy es el norte de México, pues en esta nación únicamente de esa región se han reportado maderas con este tipo de anatomía. Además, la presencia de un representante de *Taxodioxylon* concuerda con la litología y paleontología del Grupo Cabullona en Sonora, las cuales indican ambientes lacustres en donde una vegetación adyacente debió haber existido (Lucas *et al.*, 1995).

La mayoría de las maderas estudiadas en este trabajo tienen anillos de crecimiento poco marcados, pues su etapa tardía está constituida por pocas filas de traqueidas. Eso indica que hubo una periodicidad regular en el sitio donde estas plantas crecieron puesto que la actividad de su cambium vascular no cesó por mucho tiempo. Por consiguiente, se infiere que durante el Jurásico, Cretácico, Paleoceno y Mioceno en México prevalecieron paleoclimas en ciertas partes de este territorio que permitieron el crecimiento de plantas arbóreas, las cuales probablemente formaron parte de comunidades vegetales parecidas a los bosques de coníferas actuales.

En el Mesozoico, especialmente en el Jurásico, los bosques de gimnospermas dominaron el paisaje. Aunque en la actualidad los bosques de coníferas en México son también importantes, la composición taxonómica de éstos es claramente distinta, por lo que no es difícil imaginar que muchos de los aspectos biológicos de las coníferas del pasado también fueron distintos con respecto a las actuales. Las diferencias no deben ser amplias pero en el pasado probablemente ocuparon muchos más ambientes y tuvieron que tener adaptaciones que les permitieran ampliar sus áreas de distribución. Seguramente por ello durante el Mesozoico existieron muchas familias de coníferas que hoy son extintas. En el Cretácico con la radiación de las angiospermas las coníferas tuvieron que competir y fueron seleccionadas, lo que posiblemente hace que sean las coníferas actuales las que de ese momento sean más frecuentes en el registro fósil. El registro fósil de las coníferas en México como se mencionó antes es escaso, pero la dominancia de Cupressaceae y Araucariaceae (y tal vez el de otras familias extintas) sobre Pinaceae en el Mesozoico y Paleógeno parece que se invierte durante el Neógeno (Huerta-Vergara y Cevallos-Ferriz, 2015), pues es a partir de ese punto que el registro de Pinaceae, la familia de coníferas con el mayor número de especies en México, se vuelve cada vez más conspicuo y el de las otras familias de coníferas más restringido.

Es mucho aún lo que hay que conocer sobre la historia de la biología de las gimnospermas pero el registro fósil de México muestra que hay mucho por aportar conforme las plantas fósiles de esta área geográfica sean estudiadas. Las maderas estudiadas en este trabajo son claro ejemplo de la importante biodiversidad que existió en el pasado y los datos que aportan, además de sugerir el valor de reconstruir plantas extintas, seguramente contribuirá a conocer los detalles de la flora y vegetación que presidió a los paisajes actuales.

## 9. LITERATURA CITADA

Almeida L. y Martínez-Hernández E. 1980. Estudio palinológico preliminar del Cretácico superior de la cuenca Cabullona, Sonora, México. III Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología, México. Memorias. SEP-INAH. Departamento de Prehistoria. Colección Científica, 86: 213-227.

Alvin K.L. 1983. Reconstruction of a Lower Cretaceous conifer. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86: 169-176.

Alvin K.L., Fraser C.J. y Spicer R.A. 1981. Anatomy and Palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. *Palaentology*, 24:759-778.

Anderson T.H., Burkart B., Clemons R.E., Bohnenberger O.H. y Blount D.N. 1973. Geology of the western Altos Cuchumatanes, northwestern Guatemala. *Geological Society of America Bulletin*, 84: 805-826.

Andrade Ramos M.P. 2003. Paleontología de una localidad del Cretácico Tardío de Altares-Chihuahua. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 60 pp.

Angermann E. 1907. Notas geológicas sobre el Cretácico en el estado de Colima. *Pererogones del Instituto Geológico de México*, 2(1): 29-35.

Applegate S.P., Espinosa-Arrubarrena L., Alvarado-Ortega J. y Benammi M. 2006. Revision of recent investigation en the Tlayúa Quarry, *En Vega J.F., Neyborg T.G., Perrilliat M.C., Montellano-Ballesteros M., Cevallos-Ferriz S.R.S., Quiroz-Barroso S.A., (eds.). Studies on Mexican Paleontology. Springer. Netherlands, pp. 275-304.*

Applegate S.P., Espinosa-Arrubarrena L. y López-Neri P. 1984. Las calizas litográficas de la cantera Tlayúa en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Sociedad Geológica Mexicana, Convención Geológica Nacional 7, Field Guide for the excursión to Tepexi de Rodríguez, state of Puebla (México)*, p. 1-83.

- Arellano-Gil J., Velasco de León Ma. P., Silva-Pineda A., Salvador-Flores R. y Beltrán-Romero F. 2005. Origen y características geológicas del paleo-Lago de Amajac, Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22: 199-211.
- Bamford M.K. y Philippe M. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxyloous woods: a nomenclatural revisión of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 113: 287-297.
- Barefoot A.C. y Hankins F.W. 1982. Identification of modern and tertiary woods. Oxford University Press. Oxford. 189 pp.
- Beck C.B. 2005[2009]. An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century. Cambridge University Press. Nueva York. 431 pp.
- Bell P.R. y Hemsley A.R. 2000. Green plants: their origin and diversity. 2<sup>a</sup> ed. Cambridge University Press. Reino Unido. 349 pp.
- Biondi E. 1978. *Protopodocarpoxydon pedrottii* n sp. rinvenuta nell' Albiano delle Alpi. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Biologica*, 55: 17-34.
- Blair T.C. 1987. Tectonic and hydrologic controls on cyclic alluvial fan, fluvial, and lacustrine rift-basin sedimentation, Jurassic-lowermost Cretaceous Todos Santos Formation, Chiapas, México. *Journal of Sedimentary Petrology*, 57(5): 845-862.
- Blair T.C. 1988. Mixed siliciclastic-carbonate marine and continental syn-rift sedimentation, Upper Jurassic-lowermost Cretaceous Todos Santos and San Ricardo Formations, western Chiapas, México. *Journal of Sedimentary Petrology*, 58(4): 623-636.
- Blokhina N.I., Afonin M.A. y Kodrul T.M. 2010. Fossil wood of *Sequoioxylon burejense* sp. nov. (Taxodiaceae) from the Upper Cretaceous of the Zeya-Bureya Basin (Russian Far East). *Paleontological Journal*, 44(10): 1231-1239.
- Bodnar J. y Artabe A.E. 2007. Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana*, 44(2): 303-319.
- Boureau E. 1956. Anatomie Végétale: L' appareil végétatif des Phanérogames, Tomo segundo. Presses Universitaires de France, Paris. 524 pp.
- Böse E. 1905. Geología de Chiapas y Tabasco. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 20: 1-113, con 9 láms.

- Brea M. 1997. Una nueva especie del género *Araucarioxylon* Kraus 1870, emend. Maheshwari 1972 del Triásico de Agua de la Zorra, Uspallata, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 34(4): 485-496.
- Buitrón B.E. y Barceló-Duarte J. 1980. Nerineidos (Mollusca-Gastropoda) del Cretácico inferior de la región de San Juan Raya, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 4(1): 46-55.
- Calderón-García A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya. XX Congreso Geológico Internacional, Libro-guía de la excursión A-11, p. 9-33.
- Carbot-Chanona G., Juárez-Woo J. y Guzmán-Gutiérrez J.R. 2009. Contribución al conocimiento de los rinocerontes fósiles de la Cuenca de Tecolotlán, en el estado de Jalisco, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61(2): 277-286.
- Carrillo-Bravo J. 1965. Estudio geológico de una parte del Anticlinorio Huizachal-Peregrina al NW de Ciudad Victoria, Tamaulipas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 12(5-6): 1-73.
- Castañeda Posadas C. 2004. Identificación de maderas terciarias de Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 66 pp.
- Chaw S.-M., Zharkikh A., Sung H.-M., Lau T.-C. y Li W.-H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 56-68.
- García-Barragán J.C. y Jacques-Ayala C. 2011, Estratigrafía del Cretácico de Sonora, México. En Calmus T. (ed.), *Panorama de la geología de Sonora, México*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Boletín*, 118, p.113-199.
- Carranza- Castañeda O. 2006. Late Tertiary fossil localities in Central Mexico, between 19°-23° N", en Carranza-Castañeda O., Lindsay E.H. (eds), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, *Publicación Especial*, 4: 45-60.
- Castro-Mora J., Schlaepfer C.J. y Rodríguez E.M. 1975. Estratigrafía y microfacies del Mesozoico de la Sierra Madre del Sur, Chiapas. *Asociación Mexicana Geólogos Petroleros Boletín*, 27: 1-95.



- Cevallos-Ferriz S.R.S. 1992. Tres maderas de gimnospermas cretácicas del norte de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 63(2): 111-137.
- Christenhusz M.J.M., Reveal J.L., Farjon A., Gardner M.F., Mill R.R. y Chase M.W. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19: 55-70.
- Chrysler M.A. 1908. Tyloses in tracheids of conifers. *The New Phytologist*, 7(8): 198-204.
- Clemons R.E. y Burkart B. 1971. Stratigraphy of northwestern Guatemala. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 32(2): 143-158.
- Corona Esquivel R., Silva-Pineda A. y Morales Isunza A. 1995. Estratigrafía y florula jurásica del cerro "El Temichi" Municipio de Acaxtlahuacán, estado de Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 8(1): 25-40.
- De la Rosa Z.J.L., Eboñ M.A. y Dávila S.M. 1989. Geología del estado de Chiapas. CFE. Subdirección de construcción, Unidad de Estudios de Ingeniería Civil. Superintendencia de Estudios Zona Sureste. 192 pp.
- Delevoryas T. 1969. Glossopterid leaves from the Middle Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Science*, 165: 895-896.
- Delevoryas T. 1991. Investigations of north american Cycadeoids: *Weltrichia* and *Williamsonia* from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 78(2): 177-182.
- Delevoryas T. y Gould R.E. 1971. An unusual fossil fructification from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *American Journal of Botany*, 58(7): 616-620.
- Delevoryas T. y Gould R.E. 1973. Investigations of north american cycadeoids: williamsonian cones from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 15: 27-42.
- Delevoryas T. y Person C.P. 1975. *Mexiglossa varia* gen. et sp. nov., A new genus of Glossopteroid leaves from the Jurassic of Oaxaca, Mexico. *Palaeontographica, Abt. B.*, 154: 114-120.
- Dettemann M.E. y Clifford M.P. 2005. Biogeography of Araucariaceae. En Dargavel J. (ed.) *Australia and New Zealand forest histories: Araucarian forests*. *Aust For Hist Soc Occ Publ*, 2: 1-9.

- Díaz Lozano E. 1916a. Descripción de algunas plantas liásicas de Huayacocotla, Ver. Instituto Geológico de México, Boletín 34, p. 1-14. Atlas con 8 Láms.
- Díaz Lozano E. 1916b. Algunas plantas de la flora liásica de Huauchinango, Pue. Instituto Geológico de México, Boletín 34, p. 15-18, Atlas con 1 Lám.
- Díaz Pedroza A. 1994. Localidades continentales que han aportado plantas fósiles en México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 44 pp.
- Duarte Bigurra R. 2013. Descripción de dos esqueletos parciales de Hadrosauridae (Dinosauria: Ornithischia) del Cretácico superior de la región de Fronteras, Sonora, México. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad de Sonora, México. 81 pp.
- Durán F.J. 2007. Análisis hidrogeoquímico de las aguas del valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de maestría, Escuela superior de Ingeniería y Arquitectura, Unidad Ticomán, IPN. 97 pp. (Consultado en Rojas Zuñiga y Gio Argáez, 2016).
- Erben H.K. 1954. Nuevos datos sobre el Liásico de Huayacocotla, Veracruz. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 17: 31-41.
- Erben H.K. 1956a. El Jurásico inferior de México y sus amonitas. Congreso Geológico Internacional, 20. Monografía 140 pp. 19 láminas (Consultado en Gonzáles, 1985).
- Erben H.K. 1956b. El Jurásico medio y Calloviano de México. XX Congreso Geológico Internacional. Monografía 393 pp. (Consultado en Gonzáles, 1985).
- Esau K. 1976. Anatomía vegetal. 3ª ed. Ediciones Omega. Barcelona. 779 pp.
- Evert R.F. 2006. Esau anatomía vegetal: Meristemas, células y tejidos de las plantas, su estructura, función y desarrollo. 3ª ed. Ediciones Omega. España. 614 pp.
- Evert R.F. y Eichhorn S.E. 2013. Raven biology of plants. 8ª ed. W.H. Freeman/Palgrave Macmillan. E.U.A. 900 pp.
- Farjon A. 2010. A handbook of the world's conifers 2 Vols. Leiden-Boston Brill. E.U.A. 1111 pp.
- Felix J. y Nathorst A.H. 1899. Versteinerungen aus dem mexicanischen Staat Oaxaca. En Felix J., Lenk H. (eds.). Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Republik Mekiko, Leipzig Bd., 2: 39-54. (Consultado en Villanueva-Amadoz *et al.*, 2014).

Feng X., Oskolski A.A., Liu X., Liao W. y Jin J. 2015. A new record of *Agathoxylon* from the Oligocene-Miocene of south China. *IAWA Journal*, 36(3): 338-344.

Ferrusquia-Villafranca I. y Comas-Rodríguez O. 1980. Reptiles marinos mesozoicos en el sureste de México y su significado geológico-paleontológico. *Sociedad Geológica Mexicana, Convención Geol. Nacional*, 5 (México), Resumen 104.

Fisher J.B. y Marler T.E. 2006. Eccentric growth but no compression wood in a horizontal stem of *Cycas micronesica* (Cycadales). *IAWA Journal*, 27(4): 377-382.

Flores L.R. 1974. Datos sobre la bioestratigrafía del Jurásico Inferior y medio del subsuelo de la región de Tampico, Tamaulipas. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 6(3): 6-15.

Flores Barragán M.A., Martínez Paniagua O.D. y Velasco de León Ma. P. 2013. Nuevo registro de Gingoales en la Formación Matzitzí, Puebla, México. VIII Congreso latinoamericano de paleontología y XIII Congreso nacional de paleontología, Guanajuato, México, Resúmenes, p.48.

García Esteban L., de Palacios de Palacios P., Guindeo Casasús A., García Esteban Ly., Lázaro Durán I., Gonzáles Fernández L., Rodríguez Labrador Y., García Fernández F., Bodadilla Maldonado I. y Camacho Ayala A. 2002. Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie. *Mundi-Prensa Conde del Valle de Salazar*. Madrid. 421 pp.

García Esteban, L. de Palacios de Palacios, P. Guindeo Casasús, A. y García Fernández, F. 2004. Characterisation of the xylem of 352 conifers. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 13: 452-478.

García Esteban L., de Palacios P., Philippe M., Guindeo A. y García Fernández F. 2006. New xylological data and the biogeography of the Iberian Peninsula during the Early Cretaceous. *Geobios*, 39: 805-816.

García y Barragán J.C. y Jacques-Ayala C. 2011, Estratigrafía del Cretácico de Sonora, México, en Calmus T. (ed.), *Panorama de la geología de Sonora, México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 118, cap. 5, p. 113–199.

Gernandt D.S. y Pérez-de la Rosa J. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85: S126-S133.

Gnaedinger S. 2006. Maderas de la Formación Piedra Pintada (Jurásico Temprano), Provincia de Neuquén, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 8(2): 171-177.

- Gnaedinger S. y Herbst R. 2009. Primer registro de maderas gimnospermas de la Formación Roca Blanca (Jurásico inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 46(1): 59-71.
- Godínez Urban A. 2009. Paleomagnetismo de la Formación Todos Santos, Chiapas, México. Tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra. Posgrado en Ciencias de la Tierra, Centro de Geociencias, Campus Juriquilla, UNAM. Querétaro, México. 149 pp.
- Godínez-Urban A., Lawton T.F., Molina Garza R.S., Iriondo A., Weber B. y López-Martínez M., 2011. Jurassic volcanic and sedimentary rocks of the La Silla and Todos Santos Formations, Chiapas: Record of Nazas arc magmatism and rift-basin formation prior to opening of the Gulf of Mexico. *Geosphere*, 7(1): 121-144.
- Gong W., Chen C., Dobes C., Fu C.-X. y Koch M.A. 2008. Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge areas in China with limited subsequent postglacial expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 1094-1105.
- González Gallardo S. 1985. Estado actual del conocimiento de plantas fósiles superiores de México. Tesis de Licenciatura. E.N.E.P.-Iztacala, UNAM. México D.F., 121 pp.
- González León C.M. 1994. Stratigraphy, depositional environments and origin of the Cabullona basin, northeastern Sonora, Mexico. Tesis de Doctorado. University of Arizona, Tucson. E.U.A. 145 pp.
- González-León C.M. y Lawton T.F. 1995. Stratigraphy, depositional environments, and origin of the Cabullona basin, northeastern Sonora; en Jacques-Ayala C., González-León C.M., y Roldán-Quintana J. (eds.). *Studies on the Mesozoic of Sonora and adjacent areas*: Boulder, Colorado. Geological Society of America Special Paper, 301: 121-142.
- González-Ramírez I., Calvillo-Canadell L. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2013. Coníferas cupresáceas fósiles de El Chango, Chiapas (Aptiano). *Paleontología Mexicana*, 63: 24-31.
- Grajeda Cruz L.I. 2015. Identificación de maderas fósiles, de la Unidad Magdalena y Formación Otlaltepec, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México, D.F. 86 pp.
- Greguss P. 1955. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. *Akadémiai Kiadó*. Budapest. 263 pp y 350 pls.

- Hasebe M., Kofuji R., Ito M., Kato M., Iwatsuki K. y Veda K. 1992. Phylogeny of gymnosperm inferred from rbcL gene sequences. *Botanical Magazine, Tokyo*, 105: 673-679.
- Heady R.D., Banks J.G., y Evans P.D., 2002. Wood anatomy of *Wollemia pine* (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae). *IAWA Journal*, 23(4): 339-357.
- Hernández-Castillo G.R., Silva-Pineda S.A. y Cevallos S.R.S. 2014. Early Permian conifer remains from Central Mexico and reevaluation of Paleozoic conifer morphotaxa. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1): 85-96.
- Hernández-Ocaña M.I., Quiroz-Barroso S.A. y Sour-Tovar F. 2015. Tafonomía y paleoecología de las ostras de la Formación San Juan Raya, Aptiense del sureste de Puebla, México. *Boletín Geológico y Minero*, 126(1): 37-62.
- Hill K. 2005. Diversity and evolution of gymnosperms. En: Henry R.J. (ed.). *Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants* (p. 25-44). CABI Publishing. Reino Unido.
- Huerta Vergara A.R. 2014. Descripción e identificación de impresiones fósiles de coníferas del Cretácico del norte y sur de México, con énfasis en la familia Pinaceae. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 99 pp.
- Huerta-Vergara A.R., Calvillo-Canadell L., Cevallos-Ferriz S.R.S. y Silva-Pineda A. 2013. Pinaceae en el Cretácico del norte y sur de México: Complemento a su escaso registro fósil. *Paleontología Mexicana*, 63: 66-78.
- Huerta-Vergara A. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2015. Cretaceous conifers and the history of Pinaceae in Mexico. En *Agora Paleobotanica: A tribute Bernard Renault (1836-1904)*. Autun, France. Abstracts, pp.13.
- Iamandei E. y Iamandei S. 2005. Early Cretaceous protopinaceous fossil wood from south Dobrogea, Romania. *Acta Palaeontologica Romaniaae*, 5: 231-247.
- IAWA Committee 2004. IAWA List of microscopic features for softwood identification. Richer H.G., Grosser D., y Gasson P.E. (Eds.). *IAWA Journal*, 25(1): 1-70.
- Jiménez Rentería J. 2004. Estudio palinoestratigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico) en la barranca Rosario Nuevo, región de Tezoatlán al noroeste del estado de Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ingeniería, UNAM. México D.F., 102 pp.

- Judd W.S., Cambbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. y Donoghue M.J. 2002 Plant systematics: A phylogenetic Approach. 2ª ed. Sinauer Associates, Inc. E.U.A. 569 pp.
- Kim K., Jeon E.K., Suzuki M., Huh M. y Paik I.S. 2002. Some fossil woods from the Cretaceous of Korea. *Geosciences Journal*, 6(2): 131-140.
- Kowallis B.J., Swisher C.C., Carranza-Castañeda O., Miller W.E. y Tingey D.G. 1998. Fission-track and single-crystal  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  laser-fusion ages from volcanic ash layers in fossil-bearing pliocene sediments in central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 15(2): 157-160.
- Kunzmann L. 2007. Araucariaceae (Pinopsida): Aspect in the palaeobiogeography and palaeobiodiversity in the Mesozoic. *Zoologischer Anzeiger*, 246: 257-277.
- Lucas S.G., Kues B.S. y Gonzáles-León C.M. 1995. Paleontology of the Upper Cretaceous Cabullona Group, northeastern Sonora; ; en Jacques-Ayala C., Gonzáles-León C.M., y Roldán-Quintana J. (Eds.). *Studies on the Mesozoic of Sonora and adyacent áreas: Boulder, Colorado. Geological Society of America Special Paper*, 301: 143-165.
- Macknnon A. 2013. Gymnosperms. En eLS John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. p. 1-8.
- Maldonado-Koerdell M. 1948. Nota sobre plantas fósiles del Rético de Ayuquila (Huajuapán de León), Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Tomo XIII, p. 61-68, 1 Lám.
- McBride E.F., Weidie A.E., Wolleben J.A. y Laudon R.C. 1974. Stratigraphy and structure of the Parras and La Popa basins, northeastern Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 84: 1603-1622.
- Medlyn D.A. y Tidwell W.D. 1979. A review of the genus *Protopiceoxylon* with emphasis on North American species. *Canadian Journal of Botany*, 57: 1451-1463.
- Meneses Rocha J.J. 1985. Tectonic evolution of the strike-slip fault province of Chiapas, México. Tesis de Maestría. Faculty of the Graduate School, The University of Texas en Austin, E.U.A. 315 pp.
- Mendoza-Rosales C.C. 2010. Estructura y facies de las cuencas cretácicas del sur de Puebla y su significado tectónico. Tesis doctoral, Posgrado en Ciencias de la Tierra, UNAM. México, D.F. 190 pp.

- Miller W.E. y Carranza-Castañeda O. 1998. The Tecolotlán Basin, Central Mexico: A new área for Late Cenozoic terrestrial vertebrates: *Journal of vertebrates: Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement, 18(3): 64A.
- Mixón R.B., Murray G.E. y Díaz-González T.E. 1959. Age and correlation of Huizachal group (Mesozoic) State of Tamaulipas, México. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 43: 757-771.
- Mora Almazán E.R. 2008. Bivalvos perforadores de madera de la Formación San Juan Raya, Cretácico inferior de Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 67 pp.
- Morales-Lara A. y Silva-Pineda A. 1995-1996. Flórula jurásica de una nueva localidad en la región de San Miguelito, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 52(3-4): 31-41.
- Morán-Zenteno D.J., Caballero Miranda C.I., Silva Romo G., Ortega Guerrero B. y Gonzáles Torres E. 1993. Jurassic-Cretaceous paleogeographic evolution of the northern Mixteca terrane, southern Mexico. *Geofisica Internacional*, 32(3): 453-473.
- Murray G.E., Weidie A.E., Boyd D.R., Forde R.H. y Lewis P.D. 1962. Formational divisions of Difunta Group, Parras basin, Coahuila and Nuevo León, Mexico. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologist*, 46(3): 374-383.
- Müllerried F.K.G. 1934. Estudios paleontológicos y estratigráficos en la región de Tehuacán, Puebla (Conclusión). *Anales del Instituto de Biología*, 5(1): 55-80.
- Müllerried F.K.G. 1937. Estratigrafía preterciaria preliminar del Estado de Chiapas. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 9: 31-41.
- Müllerried F.K.G. 1957. Geología de Chiapas. 2a Ed. Colección Libros de Chiapas, Serie Básica. Chiapas, México. 180 pp.
- Nicolalde-Morejón F., González-Astorga J, Vergara-Silva F., Stevenson D.W, Rojas-Soto O. y Medina-Villarreal A. 2014. Biodiversidad de Zamiaceae en México, Supl. 85: S114-S125.
- Nishida M., Ohsawa T. y Rancusi M.H. 1990. Miscellaneous notes on the Petrified Coniferous Woods from Central Chilean Patagonia, XI Region, Chile. In M. Nishida (ed.), *A report of the Paleobotanical Survey to Patagonia, Chile (1989)*. Faculty of Science, Chiba University, 21-29 pp.

- Nishida M., Ohsawa T., Nishida H. y Rancusi M.H. 1992. Permineralized Coniferous Woods from the XI Region of Chile, Central Patagonia. Research Institute of Evolutionary Biology, Scientific Report, 7:47-59.
- Nishida M., Nishida H. y Suzuki Y. 1993. On some petrified plants from the Cretaceous of Choshi, Chiba Prefecture VII. The Journal of Japanese Botany, 68(5): 289-299.
- Ochoa-Caramillo H. 1996. Geología de Huayacocotla en la región de Molango, estado de Hidalgo. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, División de estudios de Posgrado, UNAM. México, D.F. 91 pp.
- Ochoa-Camarillo H.R., Buitrón Sánchez B.E. y Silva-Pineda A. 1998. Contribución al conocimiento de la bioestratigrafía, paleoecología y tectónica del Jurásico (Anticlinorio de Huayacocotla) en la región de Molango, Hidalgo, México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 15(1): 57-63.
- Ortega Chávez E. 2013. Paleoxilología de gimnospermas en el Jurásico medio, formación Tecmazúchil, de la localidad de Partideño, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México, D.F. 58 pp.
- Ortega Chávez E. y Velasco de León Ma.P. 2012. Madera fósil del Jurásico medio de la Formación Tecmazúchil, Oaxaca. VI Jornadas Paleontológicas y I Simposio de Paleontología en el sureste de México: 100 años de paleontología en México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Memorias, p. 39.
- Ottone E.G. y Medina F.A. 1998. A wood from the Early Cretaceous of James Ross Island, Antarctica. Ameghiniana, 35(3): 291-298.
- Pantoja-Alor J. 1959. Estudio geológico de reconocimiento de la región de Huétamo, estado de Michoacán. Consejo de Recursos Naturales no Renovables (México), Boletín 50, 36 pp.
- Person C.P. y Delevoryas T. 1982. The Middle Jurassic flora of Oaxaca Mexico. Palaeontographica Abteilung. B, 180: 82-119.
- Perrilliat Ma.C., Vega F.J., Espinosa B. y Naranjo-García E. 2008. Late Cretaceous and Paleogene freshwater gastropods from northeastern Mexico. Journal of Paleontology, 82(2): 255-266.
- Philippe M. 1993. Nomenclature générique des trachéidoxyles mésozoïques á champs araucarïdes. Taxon, 42: 74-80.



- Philippe M. y Bamford M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 184-207.
- Philippe M., Bamford M. y Zijlstra G. 2002. (1530) Proposal to conserve the name *Protopodocarpoxylon* (fossil Gymnospermae, Coniferales) with a conserved type. *Taxon*, 51(1): 207-208.
- Philippe M., Boura A., Oh C. y Pons D. 2014. *Shimakuroxylon* a new homoxylous Mesozoic wood genus from Asia, with palaeogeographical and palaeoecological implication. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 204:18-26.
- Phillips E.W.P. 1941. The identification of coniferous wood by their microscopic structure. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 52(343): 259-320.
- Pujana R.R., Marensi A.S. y Santillana N.S. 2015a. Fossil woods from the Cross Valley Formation (Paleocene of Western Antarctica): Araucariaceae-dominated forest. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 222:56-66.
- Pujana R.R., Panti C., Cuitiño J.I., García Massini J.L. y Mirabelli S.L. 2015b. A new megafloora (fossil woods and leaves) from the Miocene of southwestern Patagonia. *Ameghiniana*, 52(3): 350-366.
- Pujana R.R., Umazano A.M. y Bellosi E.S. 2007. Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia Central (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9(2): 161-167.
- Quiróz-Barroso S.A., 2012. De la tafonomía a la paleoecología evolutiva, el caso de los bivalvos cretácicos de la Formación San Juan Raya, Puebla, México. *Paleontología Mexicana*, 62: 139-146.
- Ramanujam C.G.K., y Stewart W.N., 1969. Fossil woods of Taxodiaceae from the Edmonton Formation (Upper Cretaceous) of Alberta. *Canadian Journal of Botany*, 47: 115-124.
- Ran J.-H., Gao H. y Wang X.-Q., 2010. Fast evolution of the retroprocessed mitochondrial *rpc3* gene in conifer II and further evidence for the phylogeny of gymnosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 136-149.
- Richards H.G. 1963. Stratigraphy of earliest Mesozoic sediments in southeastern Mexico and western Guatemala. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 47(10): 1861-1870.

Rojas Zuñiga A. y Gio Argáez R. 2016. Museos comunitarios de México y la paleontología. Estudio de caso: Formación San Juan Raya, Puebla, México. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Aula, Museos y Colecciones, 3: 21-32.

Rothwell G.W. y Serbet R. 1994. Lignophyte phylogeny and the evolution of spermatophytes: a numerical cladistic analysis. Systematic Botany, 19(3): 443-492.

Rößler R., Philippe M., van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., McLoughlin S., Sakala J., Zijlstra G., Bamford M., Booi M., Brea M., Crisafulli A., Decombeix A.L., Dolezych M., Dutra T., Esteban L.G., Falaschi P., Feng Z., Gnaedinger S., Sommer M.G., Harland M., Herbst R., Iamandei E., Iamandei S., Jiang H., Kunzmann L., Kurzawe F., Merlotti S., Naugolnykh S., Nishida H., Noll R., Oh C., Orlova O., de Palacios P.P., Poole I., Pujana R.R., Rajanikanth A., Ryberg P., Terada K., Thévenard F., Torres T., Vera E., Zhang W. y Zheng S. 2014. Which name(s) should be used for *Araucaria*-like fossil wood? Results of a poll. Taxon, 63(1): 177-184.

Rueda-Gaxiola J. y De Anda-García A. 2011. Petrology of the Grupo Consuelo in the Tlaxiaco anticlinorium at Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca, Mexico. En Simposio Dr. Zoltan De Cserna: Sesenta Años Geologizando en México, Libro de Resúmenes. Instituto de Geología, UNAM, Región: Sur, p. 177-178.

Sánchez-Montes de Oca R. 1969. Estratigrafía y paleogeografía del Mesozoico de Chiapas. Instituto Mexicanos Petroleros, Seminario de Exploración Petrolera, Mesa Redonda 5(4): 31 pp., 11 figs. y 4 planos.

Serlin B.S., Delevoryas T. y Weber R. 1980. A new conifer pollen cone from the upper Cretaceous of Coahuila. Review of Palaeobotany and Palynology, 31: 241-248.

Serra C. 1966. Etude anatomique et paléogéographique de quelques espèces homoxylées du Sud-Viêt-Nam et du Cambodge. Archives Géologiques du Viêt-Nam, 8:59-131.

Serrano-Brañas C.I., Torres-Rodríguez E., Reyes Luna P.C., Gonzáles I. y Gonzáles-León C. 2014. Tyrannosaurid teeth from the Lomas Coloradas Formation, Cabullona Group (Upper Cretaceous) Sonora, México. Cretaceous Research, 49: 163-171.

Serrano-Brañas C.I. y Centeno-García E. 2014. Paleoenvironmental interpretation using fossil record: San Juan Raya Formation, Zapotitlán basin, Puebla, Mexico. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 31(1): 1-13.

Servín Pichardo R. 2013. Descripción e interpretación del primer registro de dinosauritas en el Grupo Cabullona (Cretácico Superior) de Esqueda, Municipio de Fronteras, Sonora. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 146 pp.

Seward A.C. 1917. Fossil plants, Vol. III. Cambridge University Press, London. (Consultado en Fisher y Marler, 2006).

Shao-Kang H. 1962. The anatomy of some important Taiwan woods. Master of Forestry thesis. The University of British Columbia. Canadá. 82 pp.

Shimakura M. 1936. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands contribution I. Science Reports of the Tohoku Imperial University, 18: 267-310.

Silva-Pineda A. 1961. Flora fósil de la Formación Santa Clara (Cárnico) estado de Sonora. Paleontología Mexicana, 11, 38 pp.

Silva-Pineda A. 1963. Plantas del Triásico superior del estado de Hidalgo. Paleontología Mexicana, 18, 12 pp., 7 lám.

Silva-Pineda A. 1969. Plantas fósiles del Jurásico medio de Tecomatlán, estado de Puebla. Paleontología Mexicana, 27, pte. 1, p. 1-38, 19 lám.

Silva-Pineda A. 1970a. Plantas del Pensilvánico de la región de Tehuacán, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana 29, 109 p., 31 lám.

Silva-Pineda A. 1970b. Plantas fósiles del Jurásico medio de la región de Tezoatlán, Oaxaca. En Segura L.R. y Rodríguez T.R. (eds) Libro-guía excursión México-Oaxaca. Sociedad Geológica Mexicana, p. 129-153.

Silva-Pineda A. 1978a. Paleobotánica del Jurásico de México. Paleontología Mexicana, Instituto de Geología, 44, pte. 1.p. 1-16.

Silva-Pineda A. 1978b. Plantas del Jurásico Medio del sur de Puebla y noroeste de Oaxaca. Paleontología Mexicana, 44, pte. 3, p. 27-56, 7 lám.

Silva-Pineda A. 1978c. Asociaciones florísticas en México durante el Jurásico. Actas II Congreso argentino de paleontología y bioestratigrafía y I Congreso latinoamericano de paleontología. Buenos Aires, T. V.(1980): 3-7.

Silva-Pineda A. 1979. La flora triásica de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 3(2): 138-145.

Silva-Pineda A. 1984. Revisión taxonómica y tipificación de las plantas jurásicas colectadas y estudiadas por Wieland (1914) en la región de el Consuelo, Oaxaca. Paleontología Mexicana, Instituto de Geología, 49: 1-103.

Silva-Pineda A. 1987. Algunos elementos paleoflorísticos del Pérmico de la región de Calnali, estado de Hidalgo. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología 1: 313-326., 1 lám.

Silva-Pineda A. 1990. Flora fósil del Jurásico medio de la región de Chalcatongo, en el suroeste del estado de Oaxaca. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 2(2): 7-15.

Silva-Pineda A. 1992. Presencia de Otozamites (Cycadophyta) y Podozamites (Coniferophyta) en el Jurásico superior (Kimeridgiano-Titoniano) del sur del estado de Veracruz. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 10(1): 94-97.

Silva-Pineda A. 2003. Flora del Pérmico de Izúcar de Matamoros, Puebla. En Soto L.A. (ed.) Ayala-Castañares: Universitario impulsor de la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, 303-309.

Silva-Pineda A. y Arramberri Reyna G. 1991. Florúla jurásica de San Andres Yutatio en el noroeste de Oaxaca. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 4: 57-61.

Silva-Pineda A. y Gonzales-Gallardo S. 1984. Taoflorula jurásica de la región Chilpancingo-Tlapa, en el noreste de estado de Guerrero, México. En Perrilliat Montoya Ma. C. (Ed.). Memoria del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM. p. 200-206.

Silva-Pineda A. y Gonzales-Gallardo S. 1988. Algunas Bennettiales (Cycadophyta) y Coniferales (Coniferophyta) del Jurásico Medio del área de Cualac, Guerrero. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología Revista, 7(2): 244-248.

Silva-Pineda A., Velasco de León M.P., Arellano Gil J. y Grimaldo J.R. 2011. Una nueva especie de *Weltrichia* (Bennettiales) del Jurásico medio de la Formación Tecomazúchil (Oaxaca, México). Geobios, 44: 519-525.

Silva-Pineda A. y Villalobos Carmona D. Ma. 1987. Conocimiento actualizado de la flora paleozoica de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 1: 328-346.

Simpson M.G. 2010. Plant systematics. 2ª ed. Academic Press. China. 740 pp.

- Stewart W.N. y Rothwell G.W. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press. E.U.A. 521 pp.
- Stockey R.A., Kvacek J., Hill R.S., Rothwell G.W. y Kvacek Z. 2005. Fossil record of Cupressaceae s.lat. En: Farjon A. (ed.). A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. (p. 54-68). Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.
- Stopes M.C. 1914. A new *Araucarioxylon* from New Zealand. *Annals of Botany*, 28(110): 341-350.
- Taliaferro N.L. 1933. An occurrence of Upper Cretaceous sediments in northern Sonora, Mexico. *The Journal of Geology*, 41(1): 12-37
- Taylor T.N., Taylor E.L. y Krings M. 2009. Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants. 2ª ed. Academic Press. E.U.A. 1230 pp.
- Tiemei Y., Chengsen L. y Syabryaj S. 2013. Pliocene taxodiaceous fossil wood from southwestern Urumqi: implications. *Journal of Palaeogeography*, 2(4): 362-368.
- Torres T., Marensi S. y Santillana S. 1994. Maderas fósiles de la isla Seymour, Formación La Meseta, Antártica. *Serie Científica INACH*, 44: 17-38.
- Torres T. y Philippe M. 2002. Nuevas especies de *Agathoxylon* y *Baieroxylon* del Lías de La Ligua (Chile) con una evaluación del registro paleoxilológico en el Jurásico de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile*, 29(2): 151-165.
- Torres T. y Rallo M. 1981. Anatomía de troncos fósiles del Cretácico superior de Pichasca, Norte de Chile. *Anais II Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 1: 385-397.
- Torrey R.E. 1923. The comparative anatomy and phylogeny of the Coniferales. Part 3. Mesozoic and Tertiary Coniferous woods. *Memoirs of the Boston Society of Natural History*, 6(2): 39-106.
- Vega-Vera F.J., Mitre-Salazar L.M. y Martínez-Hernández E. 1989. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico superior-Terciario) en el noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 8(2): 179-187.
- Vega F.J., Nyborg T., Fraaye R.H.B. y Espinosa B. 2007. Paleocene decapod crustacea from the Rancho Nuevo Formation (Parras basin-Difunta Group), northeastern Mexico. *Journal of Paleontology*, 81(6), 1432-1441.

- Velasco de León Ma.P. 1990. Taoflora del Jurásico medio de la Cañada del Ajo, sur de Puebla, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 2(2): 17-29.
- Velasco de León Ma.P. y Flores-Barragán 2012. Estudio taxonómico del registro fósil de gimnospermas, en la Formación Otlaltepec, Puebla y comparación con otras formaciones del Jurásico. VI Jornadas Paleontológicas y I Simposio de Paleontología en el sureste de México: 100 años de paleontología en México, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Memorias*, p. 54.
- Velasco de León M.P., Ortiz-Martínez E., Silva-Pineda A. y Lozano-Carmona D.E. 2013. Distribución de ambientes de las gimnospermas fósiles del terreno mixteco. *Paleontología Mexicana*, 63: 122-143.
- Velasco de León Ma. P., Ortiz Martínez E.L. y Silva-Pineda A., 2012. La distribución de las Bennettiales y sus estructuras reproductoras en el terreno mixteco. *Paleontología Mexicana*, 62: 159-165.
- Velasco de León Ma. P., Ortiz-Martínez E., Silva-Pineda A. y Lozano-Carmona D.E. 2013. Distribución y ambientes de las gimnospermas fósiles del terreno mixteco. *Paleontología Mexicana*, 63: 122-143.
- Vera E.I. y Césari S.I. 2012. Fossil woods (Coniferales) from the Baqueró Group (Aptian), Santa Cruz Province, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(3): 617-625.
- Villanueva-Almanza L. y Fonseca R. M. 2011. Revisión taxonómica y distribución geográfica de *Ephedra* (Ephedraceae) en México. *Acta Botánica Mexicana*, 96: 79-116.
- Villanueva-Amadoz U., Calvillo-Canadell L. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2014. Síntesis de los trabajos paleobotánicos del Cretácico en México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1): 97-121.
- Villanueva-Amadoz U., Gónzales-León C.M., Solari L., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2015. Dating of the Uppermost part of the Cabullona Group in Esqueda (Sonora, Mexico). En Rocha R., Pais J., Kullberg J.C., y Finney S. (eds.). *STRATI 2013*, Springer Geology, p.1207-1209.
- Viniegra Osario F. 1971. Age and evolution of salt basins of south-eastern Mexico. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 85: 478-494.
- Weber R. 1972. La vegetación Maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 33(1): 5-19.

- Weber R. 1975. *Aachenia knoblochi* n. sp., an interesting conifer from the Upper Cretaceous Olmos Formation of northeastern Mexico. *Palaeontographica Abt. B*, 152: 76-83.
- Weber R. 1980. Megafosiles 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(2): 111-124.
- Weber R. 1985. Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México): Estado actual de las investigaciones. III Congreso Latinoamericano de Paleontología. México. Simposio sobre las floras del Triásico Tardío, su fitografía y paleoecología: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Oaxtepec, Mor., México, Memoria. p.107-124.
- Weber R. 1995. A new species of *Scoresbya* Harris and *Sonoraphyllum* gen. nov. (plantae *incertae sedis*) from the Late Triassic of Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(1): 94-107.
- Weber R. 1996. Review of *Macropterygium* Schimper ("Cycadophyta", presumed Bennettitales) and a new species from the Upper Triassic of Sonora, northwestern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 13(2): 201-220.
- Weber R. 1997. How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(2): 225-243.
- Weber R. 2008. *Dictyotrichia* gen. nov., *Haitingeria* Krasser, y otros órganos reproductivos o apendiculares de cicadofitas, Triásico, Sonora, México. En Weber R. (ed.) *Plantas Triásicas y Jurásicas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 3, p. 117-149.
- Weber R., Zambrano-García A. y Amozurrutia-Silva F. 1980a. Nuevas contribuciones al conocimiento de la taoflora de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío) de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 4(2): 125-137.
- Weber R., Trejo-Cruz R., Torres-Romo A. y García-Padilla A. 1980b. Hipótesis de trabajo acerca de la paleoecología de comunidades de la taoflora Santa Clara del Triásico Tardío de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, *Revista*, 4(2): 138-154.

Weber R. y Zamudio-Varela G. 1995. *Laurozamites*, a new genus and new species of bennettitalean leaves from the late Triassic of North America. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 12(1): 68-93.

Wheeler E.A. y Lehman T.M. 2005. Upper Cretaceous-Paleocene conifer woods from Big Bend National Park, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226: 233-258.

Wieland G.R. 1914-1916. La flora Liásica de la Mixteca Alta. *Boletín del Instituto Geológico de México*, 31: 1-165, Atlas con 50 láms.

Yang X.J. y Zheng S.L. 2003. A new species of *Taxodioxygen* from the Lower Cretaceous of the Jixi Basin, eastern Heilongjiang, China. *Cretaceous Research*, 24: 653-660.

Zambrano García A. y Weber R. 1985. Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la taoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). En: Weber R. (ed.) III Congreso Latinoamericano de Paleontología. México. Simposio sobre las floras del Triásico Tardío, su fitografía y paleoecología: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Oaxtepec, Mor., México, Memoria. p. 153-163.

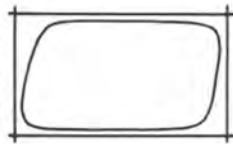
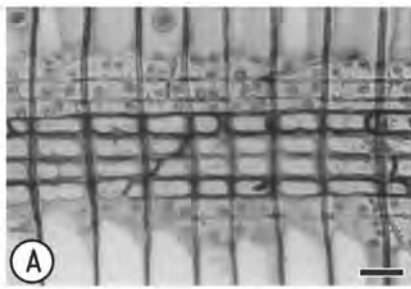
Zamuner A. B y Falaschi P. 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariáceo del bosque petrificado del cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 42: 339-346.

Zheng S., Li Y., Zhang W., Li N., Wang Y., Yang X., Yi T., Yang J. y Fu X. 2008. Fossil woods from China. Forest Industry Publishing House, Beijing. 356 pp.

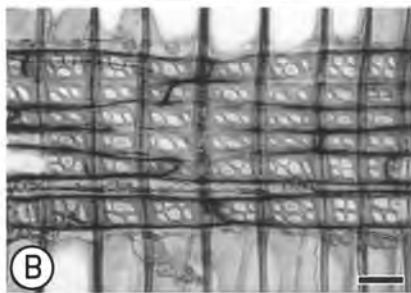


## Apéndices

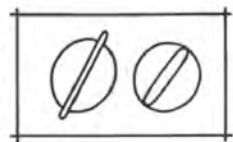
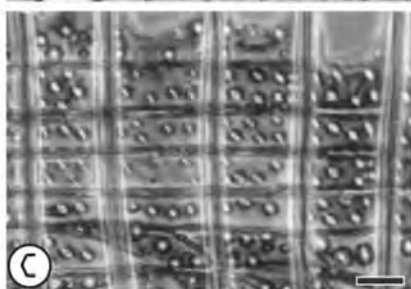
### Apéndice 1. Punteaduras de los campos de cruce de gimnospermas. Tomado de IAWA (2004).



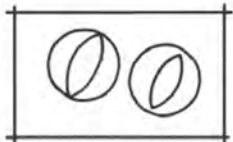
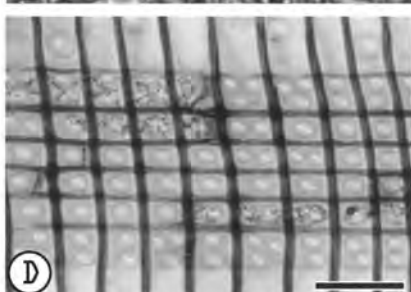
A. Punteaduras tipo ventana o fenestroide. *Pinus sylvestris*. Escala 50 micras.



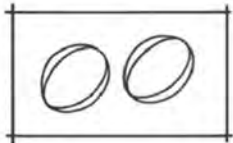
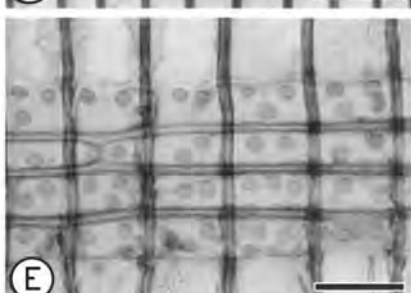
B. Punteaduras tipo pinoide. *Pinus ponderosa*. Escala 50 micras.



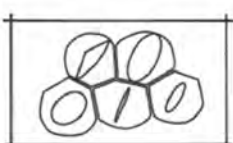
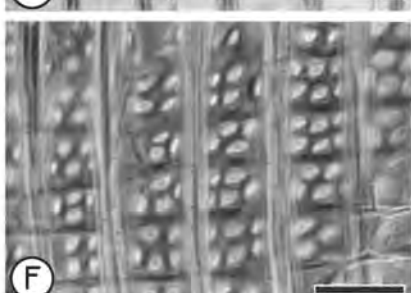
C. Punteaduras tipo piceoide. *Picea abies*. Escala 20 micras.



D. Punteaduras tipo cupresoide. *Juniperus communis*. Escala 50 micras.

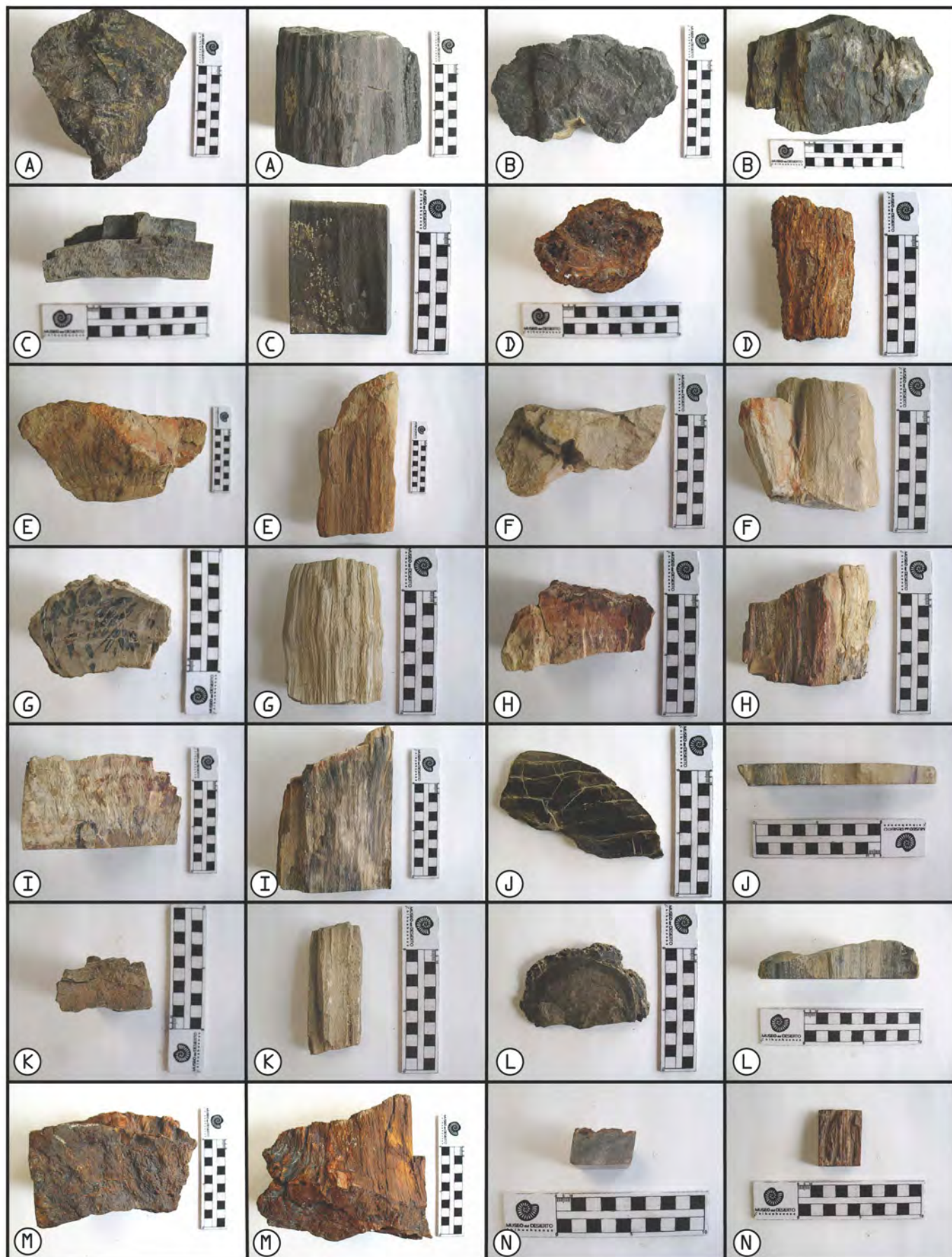


E. Punteaduras tipo taxodioide. *Taxodium distichum*. Escala 50 micras.



F. Punteaduras tipo araucarioide. *Araucaria araucana*. Escala 50 micras.

**Apéndice 2.** Ejemplares fósiles descritos e identificados en este estudio.



En la lámina anterior se muestran los 14 ejemplares fósiles considerados en este estudio, fotografiados por su parte posterior y lateral. Éstos se presentan por localidad y de forma cronológica: A. *Protopodocarpoxyton oaxacensis* (IGM-OAX1). B. *Protopodocarpoxyton oaxacensis* (IGM-OAX2). C. *Rosarioxyton fusiformis* (IGM-OAX3). D. *Shimakuroxyton* sp. cf. *S. mexicanum* (IGM-OAX4). E. *Agathoxyton gillii* (IGM-CHP1). F. *Agathoxyton gillii* (IGM-CHP2). G. *Agathoxyton angosturense* (IGM-CHP3). H. *Agathoxyton jericoense* (IGM-CHP4). I. *Agathoxyton jericoense* (IGM-CHP5). J. *Shimakuroxyton mexicanum* (IGM-PUE1). K. *Shimakuroxyton mexicanum* (IGM-PUE2). L. *Taxodioxyton cabullensis* (IGM-SON1). M. *Agathoxyton parrensis* (IGM-COA1). N. *Agathoxyton tecolotlensis* (IGM-JAL1).