



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación
Chalatenango (Mioceno) de El Salvador**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ALMA ROSA VÁSQUEZ LORANCA



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ
Ciudad Universitaria, CD. MX., 2019**



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

Vásquez

Loranca

Alma Rosa

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

308208704

2. Datos del tutor

Dr.

Sergio Rafael Silvestre

Cevallos

Ferriz

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Sonia

Vázquez

Santana

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Marcelo Rodrigo

Pace

5. Datos del sinodal 3

Dra. María Del Socorro

Lozano

García

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Rosa María

Fonseca

Juárez

7. Datos del trabajo escrito:

Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Chalatenango (Mioceno) de El Salvador

82 pp.

2019

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, 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.

A mi mamá, María Loranca Rosas, por tu amor y apoyo incondicional.

A mi padre, Juan Esteban Vásquez Sánchez, por tu cariño.

*A mis hermanos, Soledad Vásquez Loranca y Uriel Yael Vásquez Loranca, por su
compañía.*

A mi sobrina, Luna Citlalli Celis Vásquez, por traer alegría a mi vida.

*El presente envejece en un instante
y escondido en ayeres desaparejos,
se nutre el pasado.*
M. Benedetti

*Hay placer en los bosques sin senderos,
hay éxtasis en una costa solitaria.
Hay compañía donde nadie pisa,
por el océano profundo y
la música con su rugido:
No amo menos al hombre,
sino más a la naturaleza.*
Lord Byron

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS:

A la Universidad, por abrirme sus puertas y ser parte de ella. Por darme las herramientas necesarias para que pudiera crecer académicamente y convertirme en una profesionalista. Por todas las oportunidades que brinda para desarrollarnos en cualquier ámbito que elijamos. Por permitirme descubrir el otro mundo que se aloja en sus instalaciones, lleno de conocimientos y cosas nuevas por descubrir, un mundo en el cual pude conocer personas maravillosas, vivir momentos inolvidables e iniciar un viaje de aprendizajes que espero duré por muchos años. Por todo lo que me has dado, gracias UNAM.

A la facultad de Ciencias y a sus profesores, sin los que no pude haber concluido mi carrera. Profesores que a lo largo de este trayecto me enseñaron no sólo sobre aspectos académicos de la Biología, sino su pasión por lo que hacen y su amor al realizar su trabajo. Profesores que, en muchas ocasiones, se volvieron inspiración, apoyo y guía para que siguiera adelante y no sucumbiera en el camino y los que sembraron las bases para que me convirtiera en bióloga. Profesores a los que se agradece la dedicación que dan por sus alumnos. Profesores que han dejado huella en mi memoria.

A Ernesto Velázquez Montes, mi profesor de Plantas I, por ser el responsable de mi pasión por la Botánica. Porque todo el conocimiento que tiene me lo transmitió en cada una de las clases que impartió y porque gracias a eso descubrí el interesantísimo mundo de las plantas que tiene tanto por revelar. Gracias por ser un gran profesor, dedicado y comprometido con lo que hace, pero gracias también por ser mi amigo, porque ha estado pendiente de mi trayectoria académica y de una que otra cuestión personal, porque me ha brindado su consejo cuando anduve medio perdida y por las buenas charlas que llego a tener con usted.

Al Dr. Sergio Cevallos, que me abrió las puertas de su laboratorio y que me ayudó a ver el lado interesante de la Paleobiología que no había encontrado. Por crearme una visión Paleobotánica y ayudarme a entender lo que dicen los fósiles. Por las oportunidades que me ha dado y por permitirme conocer muchos lugares del país que nunca hubiera imaginado. Por brindarme un espacio y las herramientas necesarias para trabajar, pero más aun por la libertad de poder manejar ese espacio y mi tiempo como mejor me acomodara. Por permitirme hacer mi proyecto de tesis en lo que más me gustaba, las maderas, y por dejarme desarrollarlo como mejor me pareciera, guiándome cuando tenía dudas sobre cómo continuar. Sobre todo, gracias por enseñarme que, en la tesis (como en la vida), para poder seguir avanzando hay que tomar decisiones, pues sin eso muy difícilmente habría concluido este proyecto.

A Enoch Ortiz Montejó, porque además de ser el técnico fue mi amigo. Gracias por todo lo que me enseñaste desde que llegué al servicio, sobre el manejo de las máquinas y técnicas para la preparación de los fósiles, la parte divertida de la paleo. Gracias por haberme ayudado a preparar mi material y todas las láminas, sin las cuales no habría podido sacar mi tesis. Por llevarnos (y regresarnos) con bien a las salidas a campo y ser el super chofer que siempre nos ha sacado de apuros. Pero, sobre todo,

gracias por haber hecho más llevadera mi llegada al Instituto, muy agradable esa etapa inicial y por hacerme sentir parte del grupo del lab. Por todas esas tardes de charlas y esquites y por los consejos que alguna vez llegaste a darme; por tenerme la confianza de contarme tus problemas y compartirme historias de tu vida y por tu interés en conocer un poquito más sobre la mía. Por la amistad que, aunque ya no sea tan cercana, me deja muy gratos recuerdos y porque aún seguimos compartiendo buenos momentos.

A mis sinodales: Dr. Marcelo Pace, Dra. Sonia Vázquez, Dra. Socorro Lozano y la M. en C. Rosa María Fonseca; que se dieron el tiempo de revisar mi tesis, haciendo de este un mejor trabajo gracias a todas las correcciones y comentarios que me propusieron. En especial un agradecimiento a Rosy, porque además de aceptar ser mi sinodal fue mi profesora y vino a reafirmar el amor que ya traía por las plantas y la taxonomía; también porque es una persona que aprecio y admiro mucho por su pasión por la botánica y por su forma tan linda y amable de ser con todos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES:

A la vida, por permitirme ver concluido este proyecto y con ello una etapa importante para mí, porque, a pesar de todas las dificultades que hubo en el camino, hoy puedo decir que culminé mis estudios universitarios, que, si bien ha sido el más difícil de conseguir, es el que mayor satisfacción me da, pues sé que lo logré y que ahora se abre ante mí una puerta de nuevas oportunidades que estoy ansiosa por descubrir.

A mi mamá, porque siempre ha estado y sé que estará para mí. Por nunca rendirse ante la vida con tal de que estemos bien. Por siempre alentarnos a seguir nuestros sueños, aunque a veces eso haya significado dejar a lado los tuyos. Por impulsarme y darme ánimo para seguir adelante. Por apoyarme en todo lo que está a tu alcance para que no quedarme a medio camino. Por darme la libertad de tomar mis decisiones en todos los aspectos de mi vida. Por tu consejo certero y tus charlas infinitas que, aunque no lo parezca, han hecho de mí una mejor persona. Por el inmenso amor que me tienes, el cual tengo la certeza no cambiará, porque tu amor es así, incondicional. Gracias por acompañarme y guiarme en el camino de la vida, porque sin ti no sería lo que soy ahora, ni hubiera llegado hasta donde estoy. En fin, no me bastarán las palabras para corresponder todo lo que haces por mí y por los demás, día con día, así que sólo me queda agradecer a la vida por tu existir y porque seas mi mamá.

A mi padre, que sé que, aunque no lo demuestre como quisiera, me quiere y me ha apoyado a su manera, contribuyendo de alguna u otra forma a que hoy esté aquí concluyendo esta etapa de mi vida académica y porque sé que cuando lo necesite va a estar ahí.

A mis hermanos, Sol y Uriel, con los que compartí los mejores años de mi vida, con los que crecí, jugué y peleé; con los que he disfrutado horas y horas de risas y diversión, pero también con los que he pasado las cosas más duras. A los que ahora admiro por ver en lo que se han convertido, por todo lo que ha pasado y han logrado superar. Hermanos, los quiero muchísimo, son pilares importantes en mi vida y personas maravillosas. Muchas gracias por estar siempre conmigo y por su apoyo.

A mis cuñados Gaby y Jessy, porque decidieron ser parte de esta familia con todo lo que eso conlleva, por querer a mis hermanos y por hacerme tía, una de las experiencias más bonitas de mi vida.

A Lunita, por traer tanta alegría a la casa desde el día de tu llegada. Por ser una niña hermosa, inteligente, valiente, divertida, amorosa, linda, especial y única. Porque siempre vas a ser mi sobrina consentida, con la que no paro de reír, con la que hago muchas locuras y con la que me divierto a montones. La que saca la niña que llevo dentro y con la que he vivido y disfrutado cosas que no esperaba pasar y que han sido una experiencia maravillosa y una gran aventura.

A César Ríos Santos, porque a pesar de las dificultades estás a mi lado. Gracias por decidir caminar conmigo y compartir tantas cosas lindas. Gracias por apoyarme en todo lo que estuvo a tu alcance para que sacara la tesis adelante, por tu visión crítica, cuidando hasta el más mínimo detalle, haciendo de ésta un mejor trabajo. Gracias por estar detrás de mí, alentándome a seguir, a no dejar el proyecto, a no perder más tiempo y a no darme por vencida cada vez que quise tirar la toalla, pues tus ánimos sirvieron y mira, al fin logré concluir esta etapa y en parte te lo debo a ti. Gracias por ayudarme a vencer muchos de los

miedos que tenía, por hacerme ver que vale más la pena intentarlo que no hacerlo. Gracias por ayudarme a ser valiente, por tenerme paciencia y por confiar en mi capacidad cuando incluso yo dudé de mi misma. Por estar ahí en esos momentos para que todo fuera más fácil. Tú más que nadie sabe lo que representas para mí.

A mis amigos que conocí en primer semestre, Señora Polenka, Olaf y Jessica, con los que fui descubriendo la vida en la facultad, con los que tomé mis primeras clases, con los que pasé muchos momentos divertidos y con los que creé un lazo de amistad, pese a la distancia por haber tomado caminos distintos. Ustedes siempre llevarán un lugar especial en mi corazón, pues son con los que inicié esta aventura llamada Biología.

A mis amigos que se fueron uniendo en el camino, Paulina y Adrián (equipo) y a Mony (mi vecinita). A quienes aprecio mucho y de quienes atesoro todos los momentos especiales que pasamos juntos. A los que aprecio y los que me gustaría sigan siendo parte de mi vida.

A Jesús, que fue una pieza clave durante casi toda la carrera y que representa una de las personas más importantes en esa etapa de mi vida. A quien agradezco por haber estado incondicionalmente en todo lo que necesité. Gracias por compartir esa bonita época conmigo y por todos los momentos, buenos y malos, que pasamos; por todo lo vivido y por el gran conocimiento, tanto académico como personal, que me aportaste. Sabes que pese a todo sigues siendo importante para mí y que te aprecio mucho.

A mis amigos no amigos, Angie, Marquito y Jero; que son personas maravillosas con las que, para mi fortuna, he convivido estos últimos años. Gracias por haberme inmiscuido en el mundo paleo con sus conocimientos y contagiarme su gusto por lo que hacen; por hacerme ver que la paleo también tiene su lado divertido y por todas esas salidas a campo que han cambiado la visión que traía. Por su ayuda para que no muriera en el intento de terminar la tesis y por sus ánimos, consejos y opciones para seguir adelante con lo que viene. Gracias porque con ustedes compartí las mejores paleoaventuras y he pasado momentos muy divertidos; por hacerme descubrir otra faceta de mí en todas esas fiestas de aceite que hemos tenido y por tantos apodos, tonterías, locuras y ocurrencias que no sé de dónde sacamos. Tengo la certeza de que todo esto que vivimos juntos: risas, bromas, charlas, discusiones, peleas, llantos, dramas y tiradas de barbie, nos ha servido para ser más cercanos y tenemos mucho cariño. Los quiero mucho amigos y espero que la vida nos permita seguir compartiendo más y más cosas juntos.

En fin, gracias a todas las personas que conocí durante la carrera, dentro o fuera de ella, porque en su momento fueron relevantes en mi vida y porque sin ellas no habría pasado todo lo que pasé, aprendido todo lo que aprendí, ni ser lo que hoy soy.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Biología de la familia Lauraceae	3
Registro fósil de Lauraceae	6
OBJETIVO	12
JUSTIFICACIÓN	12
HIPÓTESIS.....	13
MATERIAL Y MÉTODO.....	13
Área de estudio	13
Colecta y preparación del material	15
Reconocimiento de caracteres y clasificación en morfotipos	16
Determinación taxonómica	17
RESULTADOS.....	18
<i>Argapaloxyton salvadorensis</i>	18
<i>Laurinoxylon scalariforme</i>	29
<i>Laurinoxylon chalatanangensis</i>	32
<i>Mezilaurinoxylon miocenica</i>	42
<i>Mezilaurinoxylon americana</i>	45
<i>Mezilaurinoxylon oleiferum</i>	47
Morfotipo 7	54
DISCUSIÓN	58
CONCLUSIÓN.....	66
REFERENCIAS	67

RESUMEN

El estudio de las maderas fósiles dentro del trabajo paleobotánico permite conocer la biodiversidad pasada de una determinada localidad a partir de éstas. En el presente trabajo se describen e identifican anatómicamente diez maderas fósiles preservadas por permineralización en sílice del Mioceno de El Salvador, de la localidad cerro El Dragón, Chalatenango; la identificación se llevó a cabo a partir del reconocimiento de su patrón anatómico y su posterior comparación con maderas de taxones actuales y fósiles ya descritas en la literatura. Las diez maderas fósiles se clasificaron en siete morfotipos distintos, de los cuales se reconocen cinco nuevos taxones pertenecientes a la familia Lauraceae: *Argapaloxylon salvadorensis*, *Laurinoxylon scalariforme*, *Mezilaurinoxylon miocenica*, *M. americana* y *M. oleiferum*; un taxón identificado como el previamente descrito para esta localidad: *Laurinoxylon chalatanangensis*; y un taxón no identificado, pero relacionado con miembros de Fagaceae por presentar una anatomía similar a las maderas de representantes de esta familia. A partir del análisis comparativo de los caracteres anatómicos de estas maderas fósiles se considera que el tipo de vegetación que se desarrolló en esta zona fue similar a un bosque o selva tropical, ya que su patrón anatómico es muy similar al de árboles que crecen en estas regiones. La frecuencia de maderas fósiles relacionadas a Lauraceae en el registro fósil de esta localidad sugiere que miembros de esta familia constituían elementos significativos de la vegetación, que convivían con otros elementos arbóreos. Los caracteres de porosidad difusa, ausencia de anillos de crecimiento, vasos anchos y placas de perforación simples sugieren que existía buena disponibilidad de agua durante todo o gran parte del año. Las identificaciones de este trabajo representan una contribución a la paleoflora del Mioceno de El Salvador, así como la continuación del estudio de las maderas permineralizadas de la localidad cerro El Dragón, recientemente iniciado.

Palabras clave: El Salvador, Lauraceae, Mioceno, Formación Chalatenango, madera fósil, anatomía, patrón anatómico, caracter, taxones fósiles, taxones actuales, morfotipo.

INTRODUCCIÓN

La familia Lauraceae, perteneciente al orden Laurales, comprende 50 géneros y alrededor de 2500-3000 especies que incluyen árboles y arbustos, excepto las especies del género *Cassytha* que son hierbas parásitas (Stevens, 2001; León, 2002; Franco *et al.*, 2015;). Es de origen pantropical y tiene amplia distribución, abarcando zonas tropicales, subtropicales y algunas regiones templadas (Ramos *et al.*, 2015), siendo los centros de mayor diversidad la Cuenca Amazónica y la región del sureste asiático (Lorea-Hernández & Jiménez-Pérez, 2010; Franco, 2012); también existen representantes en Australia y Madagascar, pero son escasos en África (Franco *et al.*, 2015). Esta familia contiene miembros representativos de los ecosistemas tropicales y subtropicales de todo el mundo (Richter, 1981) y, desde el punto de vista florístico, es la familia más rica dentro de los bosques del neotrópico (Parra, 2009).

Las lauráceas, además de ser componentes importantes de los bosques en diversas partes del mundo, también tienen un valor comercial significativo. Durante muchos siglos la canela (*Cinnamomum verum* Presl) fue el producto más valioso dentro de la familia, la cual se extraía de la corteza de las ramas jóvenes de esta especie y de otras cercanamente emparentadas. Actualmente, el aguacate (*Persea americana* Mill.) es el producto más importante, tiene origen mesoamericano y aunque es utilizado principalmente para consumo alimenticio, el aceite de la semilla se extrae con fines esencialmente cosméticos. A pesar de que muy pocas especies han destacado a nivel mundial, otras son importantes a nivel local, ya sea como especies aromáticas, para extraer aceites esenciales o como especies maderables (Kubitzki *et al.*, 1993; van der Werff & Richter, 1996; Lorea-Hernández & Jiménez-Pérez, 2010).

La familia Lauraceae, al igual que Annonaceae y Magnoliaceae que son filogenéticamente cercanas, se caracterizan por presentar caracteres plesiomórficos dentro de las angiospermas. Estos caracteres involucran a los que se refieren a la anatomía de la madera, como son: la presencia de vasos solitarios, placas de perforación escalariformes, radios heterocelulares, parénquima apotraqueal y presencia de idioblastos (Ramos *et al.*, 2015). La estructura anatómica de Lauraceae es muy uniforme y muestra un conjunto de características que permiten diferenciarla de otros grupos de plantas con flor. En términos

generales, la madera de las lauráceas puede ser reconocida por la presencia de vasos solitarios, pequeños a medianos y en múltiples radiales; placas de perforación simple u ocasionalmente escalariforme; punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos, radios heterocelulares, parénquima paratraqueal predominantemente vasicéntrico y presencia de células secretoras (Wheeler & Manchester, 2002).

Si bien la combinación de atributos de la madera dentro de la familia permite diferenciarla de las demás, esto no sucede al tratar de diferenciar entre los miembros de la familia, ya que la delimitación de géneros se hace principalmente con base en caracteres de las estructuras reproductivas (Kubitzki *et al.*, 1993), conformando grupos que, si bien coinciden en atributos florales y/o del fruto, no logran reflejar esa misma homogeneidad en otro tipo de caracteres, incluyendo a los de la madera.

De hecho, la clasificación con base en caracteres florales se ha considerado complicada por la homogeneidad de estos (Richter, 1981) y porque muchas de las especies arbóreas poseen flores inconspicuas (Parra, 2009). Por lo que se ha planteado la posibilidad de utilizar los caracteres anatómicos de la madera para identificar géneros y especies, así como una alternativa para construir claves que permitan reconocerlos con facilidad (Parra, 2009). No obstante, se ha observado que dentro de las especies de un mismo género la anatomía es muy variable, por lo que reconocer caracteres que permitan separar taxones resulta difícil (León & Espinoza, 2000).

Biología de la familia Lauraceae

De acuerdo con Kubitzki *et al.* (1993) y Lorea-Hernández y Jiménez-Pérez (2010) la familia Lauraceae Juss., presenta las siguientes características:

Son árboles o arbustos, dioicos o monoicos, en general perennifolios. Tienen **hojas** alternas u opuestas, simples, enteras o rara vez lobadas, a veces coriáceas con células oleíferas, pubescencia sólo de tricomas simples, y carecen de estípulas. Las **inflorescencias** suelen ser

axilares, ocasionalmente pseudoterminal, cimosas, paniculadas, tirsoideas, capitadas, racemosas o pseudombeladas, simples o agrupadas en ramillas áfilas muy cortas. Sus **flores** son pequeñas (1-2-8(-20) mm de diámetro, usualmente verdosas, amarillentas o blancas, raramente rojizas; además son actinomorfas, bisexuales o unisexuales, y principalmente trímeras; su perianto no está diferenciado en cáliz y corola; dos verticilos de tépalos libres, imbricados, deciduos o en ocasiones parcialmente o del todo persistentes; usualmente el tercer verticilo con un par de glándulas en la base. **Estambres** 4-verticilados, el interno generalmente reducido a estaminodio; conspicuos o ausentes; el tercer verticilo por lo general con 2 glándulas basales en cada filamento, rara vez los verticilos externos son estaminodios o presentan glándulas en la base; anteras 2-4 esporangiadas, dehiscentes por valvas. **Hipanto** generalmente presente, usualmente libre del ovario, corto o largo, plano, crateriforme o urceolado, rodeando por completo al ovario, deciduo o persistente en el fruto. **Ovario** principalmente súpero, unicarpelar, unilocular, con un óvulo; con un rafe dorsal, bitégmico, crasinucelar. **Frutos** drupáceos, frecuentemente negros en la madurez, la carne interior verde o amarillo pálido, con un pedúnculo ligero o marcadamente engrosado, cúpula (hipanto en el fruto) ausente o presente, carnosa o leñosa, discoidea o cubriendo en su base o por completo al fruto, por lo general roja. **Semillas** con testa delgada; endospermo ausente; embrión recto, bien desarrollado, con muy grandes cotiledones.

En cuanto a la anatomía de la madera y la corteza, Kubitzki *et al.* (1993) la describen a detalle, considerando que la familia tiene gran variación en los caracteres de estas. Los caracteres que ellos describen tanto para la madera como para el floema secundario se mencionan a continuación.

Madera muy ligera a extremadamente pesada (gravedad específica (0.2-) 0.4-0.8 (-1.3) g/cm³) y a menudo aromática. Generalmente es de **porosidad** difusa, pero algunas especies de regiones templadas muestran estacionalidad marcada en el tamaño de los vasos y *Sassafras* es el único género que tiene porosidad anular. Sus **vasos** son solitarios y agrupados en proporción variable; no se conocen especies con vasos solitarios exclusivamente. El diámetro de los vasos es variable de (40) 100-150 (250) μm . **Punteaduras**

intervasculares invariablemente alternas, con diámetro entre 3-15 μm . **Placas de perforación** principalmente simples, pero algunas especies presentan placas escalariformes. El **duramen** está caracterizado por la presencia de tílides y la ausencia de depósitos de goma en los vasos. Las **fibras** libriformes son el elemento dominante en la madera, su longitud varía de 1 a 2 mm y su ancho de 15 a 50 μm . En la mayoría de los géneros las fibras son septadas, con punteaduras pequeñas, pero fibras no septadas con grandes punteaduras bordeadas son características de *Beilschmiedia* y *Cryptocarya*. Los contenidos orgánicos o inorgánicos (principalmente sílice) en las fibras son raros.

Generalmente tienen **parénquima paratraqueal**, puede estar bien desarrollado con patrón aliforme o vasicéntrico, o ser muy escaso. En *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* también se observa parénquima bandeado (marginal) y junto con *Caryodaphnopsis* tienen tanto radios uniseriados como multiseriados, mientras que en otros géneros predominan los multiseriados. Los **radios** son principalmente heterocelulares, en combinación con radios homocelulares, y exclusivamente homocelulares en *Hypodaphnis*. Radios estratificados son característicos de *Aspidostemon* y algunas especies de *Beilshmiedia* y *Potamela*. Radios agregados solo se presentan en algunas especies de *Cryptocarya*.

Muchas Lauraceae contienen **crisales** de oxalato de calcio y/o sílice en los radios, pero no hay grandes crisales romboidales, rafidios, ni drusas. Sus células oleíferas y mucilaginosas son grandes **idioblastos** en las fibras y/o parénquima axial y/o radial. La frecuencia de estas es muy variable, aunque están ausentes en *Chlorocardium*.

Floema secundario con fibras arregladas solitariamente, en grupos o en filas tangenciales. Varios tipos de esclereidas pueden presentarse agrupadas en casi cualquier tejido de la corteza. El parénquima del floema se encuentra disperso o en hileras masivas; el floema no funcional algunas veces está lignificado. Los radios del floema mantienen su ancho a través del floema, pero en algunas especies se dilatan en el exterior. Muchas de las cortezas de lauráceas contienen crisales, principalmente oxalato de calcio y algunos taxones contienen sílice. Usualmente el floema presenta idioblastos, excepto en *Chlorocardium*.

En general, la estructura de la madera de Lauraceae es diversa por presentar varios caracteres (Herendeen, 1991). Sin embargo, los caracteres que tienen un valor taxonómico importante son la distribución del parénquima, placas de perforación simple *versus* escalariforme, la presencia/ausencia de fibras septadas, el tipo y distribución de los contenidos inorgánicos; y las punteaduras intervasculares en relación con las punteaduras vaso-radio (Richter, 1981a). En cuanto a estas últimas y su relación con las punteaduras intervasculares varios autores, entre ellos Richter (1981 en Metcalfe, 1987; Wheeler & Manchester, 2002; Franco *et al.*, 2015) reconocen tres clases de punteaduras vaso-radio dentro de la familia, las cuales están correlacionadas con las clases de diámetro de las punteaduras intervasculares, éstas son:

Clase a) punteaduras intervasculares de 3-7 (8) μm de diámetro y punteaduras vaso-radio de forma y tamaño similar a las punteaduras intervasculares, algunas veces abriéndose en punteaduras compuestas, las cuales son horizontal o verticalmente elongadas o curvadas.

Clase b) punteaduras intervasculares de 8-12 (15) μm de diámetro con punteaduras vaso-radio variables en forma, redondeadas a ovaladas, o bien elongadas de manera horizontal, vertical o diagonal.

Clase c) punteaduras intervasculares de 10-15 μm de diámetro, punteaduras vaso-radio muy grandes tipo ventana.

Registro fósil de Lauraceae

El registro fósil para Lauraceae es amplio, extendiéndose desde el Cretácico hasta el reciente, conociéndose ejemplares de hojas, maderas, polen, frutos, semillas y flores (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Franco, 2012). Estos han sido descritos de diversas partes del mundo, siendo más frecuentes y con mayor diversidad en estratos del Paleogeno y Neogeno de Europa y de Norteamérica (Drinnan *et al.* 1990). Sin embargo, muchas de las primeras determinaciones están basadas solamente en similitudes superficiales (Kubitzki *et al.*, 1993), lo cual debe ser tomado en cuenta en caso de que esta información sea utilizada.

Los fósiles más antiguos que se conocen para la familia corresponden a *Mauldinia mirabilis*, los cuales consisten en flores muy bien conservadas y fragmentos de inflorescencia encontrados en arcillas de Maryland, E.U.A, que datan del Cenomaniaco (Cretácico medio), hace aproximadamente 100 Ma (Drinnan *et al.*, 1990; Ramos *et al.*, 2015).

Los registros de maderas fósiles de la familia son comunes, conociéndose especies desde el Cretácico hasta el Cenozoico tanto del hemisferio norte: Norteamérica, Asia y Europa; como del sur: Sudamérica, Australia y Antártida (Wheeler *et al.*, 2002), demostrando con ello que su amplia distribución tiene larga historia. De estos registros la mayoría puede compararse con taxones actuales, e.g. *Sassafras* y *Sassafrasoxylon*; *Cinnamomun* y *Cinnamomoxylon*; mientras que otros muestran una combinación de caracteres entre más de un taxón de Lauraceae, e.g. *Laurinoxylon* spp. y otros incluso presentar combinaciones de caracteres de familias distintas, e.g. *Paraphyllanthoxylon* (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009).

Wheeler & Manchester (2002) mencionan alrededor de 60 registros de maderas conocidas para Lauraceae, siendo la tercera familia en abundancia después de Leguminosae (> 200) y Fagaceae (> 90). Sin embargo, en la actualidad las maderas fósiles atribuidas a la familia superan los 100 registros (Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005; Gregory *et al.*, 2009; Tabla 1). El que exista tal abundancia puede ser atribuida a diferentes factores, entre ellos 1) la facilidad con la que son reconocidas por la presencia de idioblastos en su anatomía, lo que lleva a la descripción de nuevas especies; 2) el hecho de que el duramen de varias lauráceas es resistente a la descomposición, haciendo que tenga más tiempo para silificarse y por tanto más probabilidades de fosilizarse; o 3) que simplemente sea un reflejo de la abundancia original en los ambientes del pasado (Wheeler & Manchester, 2002).

En consecuencia, el alto número de fósiles dificulta el trabajo taxonómico de los mismos, por lo que muchos autores han puesto énfasis en tratar de esclarecer la problemática. Uno de los trabajos que busca dar claridad a la taxonomía de las maderas fósiles es el realizado por Dupéron-Laudoueneix & Dupéron (2005), en el que se analizaron los registros de la familia hasta entonces descritos, proponiendo cambios nomenclaturales para muchos de los taxones conocidos. Ellos reconocieron a los siguientes taxones como válidos para maderas fósiles de Lauraceae: *Beilschmiedioxylon* Dupéron-Laudoueneix & Dupéron;

Caryodaphnopsylon Gottwald; *Cinnamomoxylon* Gottwald; *Cryptocaryoxylon* Leisman; *Laurinoxylon* Felix; *Mezilaurinoxylon* Wheeler & Manchester; *Paraperseoxylon* Wheeler & Manchester; *Paraphyllanthoxylon* Bailey; *Sassafrasoxylon* Brezinová & Süss; y *Richteroxylon* Wheeler & Dillhoff.

Un taxón sobre el que ha habido mayor debate, por lo complejo que ha sido distinguir entre variación intra e interespecífica, es *Laurinoxylon*, por lo que actualmente contiene una gran variedad de tipos de madera fósil, los cuales difieren en características que se consideran útiles para reconocer géneros (Wheeler & Manchester, 2002). Se han realizado diversas propuestas para solucionar esta problemática y reducir el número de ejemplares que se asignan a este taxón, sobretodo para evitar seguir incluyendo maderas fósiles bien preservadas, ya que esto oculta la verdadera diversidad de lauráceas del pasado y crea confusión al tratar de visualizar los cambios que esta diversidad ha presentado a través del tiempo (Wheeler & Manchester, 2002).

Gottwald (1992), propone como solución el uso de *Laurinoxylon* Felix sólo para referirse a maderas fósiles en las que no se logre observar caracteres anatómicos que permitan relacionarlos a un género actual de Lauraceae. Además, reconoce dos nuevos taxones, *Caryodaphnoxylon* y *Cinnamomoxylon*, con características propias que sugieren semejanza con las maderas de *Caryodaphnopsis* y *Cinnamomum*, géneros actuales de la familia (Wheeler & Manchester, 2002). Otra propuesta es la enmienda de la diagnosis de *Laurinoxylon* (Dupéron *et al.* 2008), de tal modo que maderas con conformaciones elaboradas de parénquima axial, radios mayores a 1 mm de altura y con porosidad anular queden excluidas de este taxón.

Las maderas fósiles de Lauraceae se han descrito desde 1883, comenzando con *Laurinoxylon diluviale* Felix (Dupéron *et al.*, 2008) y actualmente representan un gran número de registros alrededor del mundo. En El Salvador la situación es distinta, pues el estudio de maderas fósiles es relativamente nuevo, iniciando en 2016 con Cevallos-Ferriz, Ceren-López y Flores-Rocha en la Formación Chalatenango (Mioceno), donde se identificó y describió una muestra como *Laurinoxylon chalatanangensis*, siendo ésta el único registro que se tiene hasta ahora. Aunque ese país cuenta con un trabajo paleontológico

significativo, las maderas fósiles son poco conocidas y tienen un protagonismo reciente. Esto representa una oportunidad para el conocimiento paleobotánico, pues en El Salvador se encuentra una localidad con gran cantidad de maderas fósiles del Mioceno, descubierta desde la década de los 60's, que podría resguardar información importante acerca de la vegetación y paleoambiente del Cenozoico en esta región de Centroamérica. Como primer acercamiento, en este trabajo se están reconociendo algunas maderas fósiles de la zona, proponiendo identificaciones taxonómicas que en el futuro contribuyan a estudios paleobotánicos complementarios con otras ramas de la Biología.

Tabla 1. Especies de maderas fósiles atribuidas a la familia Lauraceae. Elaborado de Dupéron-Laudoueneix & Dupéron (2005) y Gregory *et al.* (2009).

<i>Especie</i>	<i>Autor y año</i>	<i>Localidad</i>	<i>Edad</i>
<i>Argapaloxyton richteri</i>	Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2009	Tlaxcala, México	Mioceno
<i>Beilschmiedia oleifera</i>	Jud & Dunham, 2017	Panamá	Cenozoico
<i>Beilschmiedioxylon africanum</i>	Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2006	Camérún	Cretácico medio?
<i>B. parataubertiana</i>	Ramos, Brea & Kröhling, 2012	Entre Ríos, Argentina	Pleistoceno tardío
<i>Caryodaphnopsisoxylon richteri</i>	Gottwald, 1992	Sajonia, Alemania	Eoceno superior
<i>Cinnamomoxylon areolosum</i>	Gottwald, 1997	Baviera, Alemania	Mioceno
<i>C. limagnense</i>	(Privé-Gill & Pelletier) Gottwald	Baviera, Alemania	Mioceno
<i>C. aff. limagnense</i>	Selmeier, 1999	Baviera, Alemania	Mioceno inferior
<i>C. oleiferum</i>	Wheeler & Manchester, 2002	Oregón, EUA	Eoceno
<i>C. seemannianum</i>	Gottwald, 1997	Baviera, Alemania	Mioceno superior
<i>Cinnamomun camphora</i>	G. Schönfeld, 1925	Alemania	Terciario
<i>Cryptocaryoxylon gippslandicum</i>	Leisman, 1986	Victoria, Australia	Eoceno superior-Oligoceno inferior
<i>C. hancockii</i>	Wheeler & Manchester, 2002	Oregón, EUA	Eoceno
<i>C. meeksii</i>	Wheeler & Manchester, 2002	Oregón, EUA	Eoceno
<i>C. oleiferum</i>	Ramos, Brea & Kröhling, 2015	Entre Ríos, Argentina	Pleistoceno tardío
<i>C. radiporosum</i>	Wheeler & Manchester, 2002	Oregón, EUA	Eoceno
<i>Curtiembrexylon poledrii</i>	Franco, 2012	Entre Ríos, Argentina	Plioceno-Pleistoceno
<i>Laurinoxylon algovicum</i>	(Schuster) Süss. 1958	Baviera, Alemania	Oligoceno superior
<i>L. aniboides</i>	Greguss, 1954 emend. Süss en Süss & Mädel, 1958 & Greguss, 1969	Hungría	Burdigaliense (Mioceno)
<i>L. annularis</i>	Gottwald, 1997	Baviera, Alemania	Mioceno
<i>L. antiquum</i>	(Félix) Berger, 1950		
<i>L. aromaticum</i>	Félix, 1884	Hungría	Terciario
<i>L. aff. aromaticum</i>	Félix, 1884		Mioceno superior
<i>L. artabeae</i>	(Brea, 1998)	Argentina	Pleistoceno superior

<i>L. atlanticum</i>	(Romero, 1970)		
<i>L. bakeri</i>	Berry, 1924	Texas, EUA	Eoceno
<i>L. bergeri</i>	Süss, 1958	Sajonia, Alemania	Oligoceno medio a superior
<i>L. californicum</i>	(Platen) Süss, 1958	California, EUA	Terciario superior
<i>L. aff. californicum</i>	Greguss, 1969	Hungría	Mioceno
<i>L. chalatanangensis</i>	Cevallos-Ferriz, Cerón-López & Flores-Rocha, 2015	Chalatenango, El Salvador	Oligoceno/ Mioceno temprano
<i>L. chubutense</i>	(Brea, 1995)	Argentina	Terciario inferior
<i>L. cinnamomoides</i>	(Shilkina) Takhtajan, 1974	URSS	Plioceno
<i>L. compressum</i>	Huard, 1967	Francia	Neógeno
<i>L. aff. compressum</i>	Gottwald, 1992	Sajonia, Alemania	Eoceno superior
<i>L. cristallum</i>	Gottwald, 1997	Baviera, Alemania	Mioceno
<i>L. czechense</i>	Prakash, Bresinová & Buzek, 1971	Bohemia, Checoslovaquia	Oligoceno
<i>L. daberi</i>	Greguss, 1969	Hungría	Tortonense (Mioceno)
<i>L. dabieshanense</i>	Yang, 1995	Hubei, China	Terciario
<i>L. deomaliensis</i>	Lakhanpal, Prakash & Awasthi, 1978	Arunachal Pradesh, India	Terciario
<i>L. desioi</i>	Chiarugi, 1928	Libia	Mioceno
<i>L. diluviale</i>	(Unger) Felix, 1883	Bohemia, Checoslovaquia	Terciario
<i>L. eberi</i>	(Platen) Süss, 1958	Colorado, EUA	Mioceno
<i>L. ehrendorferi</i>	Berger, 1953	Grecia	Mioceno inferior o medio
<i>L. elliottii</i>	(Crawley, 1989)	Kent, Gran Bretaña	Paleoceno
<i>L. elongatum</i>	Jud & Dunham, 2017	Panamá	Cenozoico
<i>L. endiandroides</i>	Süss, 1958	Sajonia, Alemania	Oligoceno medio a superior
<i>L. eocenicum</i>	(Wheeler, Scott & Barghoorn, 1977)	Wyoming, EUA	Eoceno
<i>L. goderdzicum</i>	(Shilkina) Takhtajan, 1974	URSS	Plioceno
<i>L. haasii</i>	(Wetzel) Berger, 1953	Holstein, Alemania	Cretácico superior
<i>L. hasenbergense</i>	Süss, 1958	Sajonia, Alemania	Oligoceno medio a superior
<i>L. hofmannae</i>	Berger, 1950	Austria	Cretácico superior
<i>L. hufelandioides</i>	(Shilkina) Takhtajan, 1974	URSS	Plioceno
<i>L. indicum</i>	Prakash & Tripathi, 1972	Assam, India	Mioceno superior
<i>L. intermedium</i>	Huard, 1967	Landes, Francia	Neógeno
<i>L. iwamiense</i>	(Watar) Süss, 1958	Japón	Mioceno
<i>L. kuteense</i>	(Watar) Süss, 1958	Japón	Mioceno
<i>L. ligerinum</i>	Bassi, 1967	Turena, Francia	Bartoniense (Paleógeno)
<i>L. linderoides</i>	Schönfeld, 1934	Sajonia, Alemania	Cretácico o Terciario
<i>L. litseoides</i>	Süss, 1958	Sajonia, Alemania	Oligoceno medio a superior
<i>L. aff. litseoides</i>	Gottwald, 1992	Sajonia, Alemania	Eoceno superior
<i>L. machiliforme</i>	(Watar) Süss, 1958	Japón	Mioceno inferior
<i>L. maikopiae</i>	(Jarmolenko) Takhtajan, 1974	URSS	Oligoceno medio

<i>L. magnioleiferum</i>	(Wheeler & Manchester, 2002)	Oregon, EUA	Eoceno
<i>L. meyeri</i>	(Felix) Süss, 1958	Nueva Guinea	Terciario
<i>L. microtracheala</i>	Süss, 1958	Sajonia, Alemania	Oligoceno medio a superior
<i>L. aff. microtracheale</i>	Gottwald, 1992	Sajonia, Alemania	Eoceno superior
<i>L. mucilaginosum</i>	(Brea, 1998)	Argentina	Pleistoceno superior
<i>L. muelleri</i>	Greguss, 1954 emend. Süss	Alemania	Oligoceno
<i>L. mulleri</i>	(Page) Prakash & Tripathi, 1972	California, EUA	Cretácico superior
<i>L. murgocii</i>	Petrescu, Ghiurca & Nica, 1989	Rumania	Oligoceno inferior
<i>L. naginimariense</i>	Awasthi & Mehrotra, 1990	Negaland, India	Mioceno superior
<i>L. namsangensis</i>	Lakhanpal, Prakash & Awasthi, 1978	Arunachal Pradesh, India	Terciario
<i>L. neagui</i>	Lamandei & Lamandei, 1997	Cárpato, Rumania	Mastrichtiense superior-Paleoceno inferior
<i>L. nectandroides</i>	Kräusel & Schönfeld, 1924	Países Bajos	Mioceno
<i>L. oligocenicum</i>	Prakash, Bresinová & Awasthi, 1974	Checoslovaquia	Oligoceno?
<i>L. parenchymatosum</i>	E. Schönfeld, 1956	Alemania	Plioceno
<i>L. pattersonensis</i>	(Page) Prakash & Tripathi, 1972	California, EUA	Cretácico superior
<i>L. perseamimatus</i>	Petrescu, 1975, 1978	Rumania	Oligoceno
<i>L. porosum</i>	(Wheeler, Scott & Barghoorn, 1977)	Wyoming, EUA	Eoceno
<i>L. radiatum</i>	(G. Schönfeld) Berger, 1953	Sajonia, Alemania	Cretácico superior
<i>L. ruei</i>	(Salard) Nishida, Nishida & Rancusi, 1988	Patagonia Chilena	Mioceno
<i>L. secretans</i>	Bassi, 1967	Turena, Francia	Bartoniense (Paleógeno)
<i>L. siwalicus</i>	Prasad, 1990	Siwalik, India	Mioceno
<i>L. tertiarium</i>	Prakash & Tripathi, 1972	Assam, India	Mioceno superior
<i>L. weylandii</i>	Berger, 1953	Austria	Cretácico superior
<i>L. wheelerae</i>	(Crawley, 1989)	Wyoming, EUA	Eoceno
<i>L. wuhanense</i>	Yang, Qi, Xu & Yang, 1993	China	Terciario superior
<i>Mezilaurinoxylon eiporosum</i>	Wheeler & Manchester, 2002	Oregon, EUA	Eoceno
<i>Olmosoxylon upchurchii</i>	Estrada-Ruiz, Martínez-Cabrera & Cevallos-Feriz, 2010	Coahuila, México	Campañiense tardío-Mastrichtiense temprano
<i>Paraperseoxylon scalariforme</i>	(Scott & Wheeler) Wheeler & Manchester, 2002	Oregon, EUA	Eoceno
<i>P. septatum</i>	Franco, Brea, Passegi & Martín, 2015	Entre Ríos, Argentina	Cretácico
<i>Paraphyllanthoxylon marylandense</i>	Herendeen, 1991	Potomac, EUA	Cenomaniense inferior
<i>Sassafrasoxylon lippnicense</i>	Bresinová & Süss, 1988	Checoslovaquia	Eoceno
<i>S. gotwaldii</i>	Poole, Richter & Francis, 2000	Antártida	Mastrichtiense

OBJETIVO

Realizar la descripción e identificación taxonómica de 10 maderas fósiles del Mioceno de El Salvador, a partir de su estructura anatómica.

JUSTIFICACIÓN

La identificación de maderas fósiles lleva al entendimiento de la diversidad y distribución de las plantas leñosas en los distintos escenarios del pasado (Barefoot & Hankins, 1982), permitiéndonos tener una idea más cercana de cómo ha sido la vegetación a través del tiempo geológico. Debido a esto, llevar a cabo la tarea de reconocer las plantas que existieron es fundamental, ya que representa un punto de partida para hacer otro tipo de inferencias y estudios.

Una de las ventajas de trabajar con madera fósil es que es la parte de la planta que tiene mayor probabilidad de ser preservada durante el proceso de fosilización, ya que el xilema secundario está compuesto en su mayoría por células con pared secundaria de lignina, lo que lo convierte en un tejido más duro y resistente. Gracias a esta estructura celular, el tejido se mantiene con pocos cambios respecto al original, lo que permite observar y comparar sus caracteres anatómicos.

Además, en contraste con estructuras como flores, frutos o semillas que pueden evolucionar y diversificarse más rápidamente, la madera es un tejido que ha sufrido pocos cambios evolutivos (Barefoot & Hankins, 1982; Wheeler & Manchester, 2002), por lo que conserva patrones anatómicos similares a los que exhiben los taxones actuales, de este modo se podría relacionar una madera fósil con una actual, infiriendo que quizá esta similitud refleja la relación filogenética que existe entre ellas. Aunque esta tarea puede tener un margen de error, puesto que los patrones anatómicos de la madera se comparten por varias especies fósiles y actuales, el encontrar un conjunto de caracteres diagnósticos ayudaría a relacionarla más certeramente con un taxón en particular.

El hecho de que las muestras de maderas fósiles provengan de un bosque petrificado en rocas del Mioceno de El Salvador resulta significativo ya que este lugar podría resguardar información sobre la diversidad de plantas que existieron allí durante esta época. Sin

embargo, el estudio de las maderas fósiles y de la geología de este lugar es reciente y por lo tanto escaso. Resultaría de gran importancia, y como primer acercamiento, el poder identificarlas, entender su anatomía y su relación con otras plantas fósiles y actuales para que en un futuro se puedan llevar a cabo estudios complementarios, como inferencias climáticas, reconstrucción de escenarios, análisis filogenéticos o biogeográficos, etcétera.

HIPÓTESIS

Dado que las maderas pertenecen a la Formación Chalatenango cuyos estratos corresponden al Mioceno, se espera que las maderas fósiles estén relacionadas con elementos tanto del hemisferio norte como del sur, ya que actualmente se sigue discutiendo cómo se encontraba establecida, geológica y geográficamente, Centroamérica en ese tiempo. Sin embargo, se espera mayor afinidad con taxones presentes en el sur de México durante esta época, pues se ha planteado la posibilidad de que ambos países fueran parte de un mismo bloque geológico. Así mismo, se espera que las maderas fósiles provenientes del cerro El Dragón, El Salvador, estén relacionadas con plantas que actualmente forman parte de la vegetación de zonas tropicales, como un bosque o selva tropical, posiblemente similar a la vegetación que se observa en algunas zonas del país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las maderas fósiles estudiadas en este trabajo fueron recolectadas en la localidad cerro El Dragón en el Municipio de Concepción Quezaltepeque, dentro del departamento de Chalatenango en El Salvador, aproximadamente a 72 km de la ciudad de San Salvador en las coordenadas 14° 5' 52.5" norte y -88° 57' 39.4" oeste (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016; Fig. 1).

La localidad cerro El Dragón presenta una variación altitudinal que va de 454 a 490 m y la vegetación que prevalece es de tipo selva tropical dominada por la asociación de plantas de "chaparro" (*Curatella americana*) y "nance" (*Byrsonima crassiflora*) (Holdridge, 1976 en Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016). El clima de esta zona es tropical seco con más lluvias en verano

que en invierno (Aw de acuerdo con la clasificación de Köppen) y con una temperatura promedio de 24° C y una precipitación media anual de 2122 mm.

Las rocas donde se recolectaron los ejemplares fósiles pertenecen a la Formación Chalatenango, que corresponde a una serie de estratos que en conjunto tienen un espesor que supera los 500 m y que se encuentran restringidos al norte de El Salvador en una orientación este-oeste (Dürr, 1960 en Argueta *et al.*, 2008). De acuerdo a Schmidt-Thomé (1975) la edad de las rocas que contienen a las maderas fósiles es del Oligoceno tardío al Mioceno temprano, es decir, entre 26 y 23 Ma aproximadamente. La Formación se encuentra estratigráficamente sobreyaciendo a la Formación Morazán y subyaciendo a la Formación Bálsamo (Rivas & Rivas, 2009; Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales [MARN], 2018).

La mayoría de los estratos que constituyen a esta unidad corresponden a rocas volcánicas ácidas de carácter riolítico-dacítico, ignimbritas, epiclásticas volcánicas y tobas muy endurecidas de colores claros (MARN, 2018), con presencia de rocas sedimentarias de ambientes fluviales y lacustres (Dengo, 1977 en Mata & Puiguriquer, 2000). Debido a que esta Formación tiene cambios litológicos verticales fue dividida por Wiesemann (1975 en Argueta *et al.*, 2008) en dos Miembros, de base a techo, ch1 y ch2. El Miembro ch1 está caracterizado por un conjunto de rocas piroclásticas ácidas, epiclásticas volcánicas, ignimbritas y rocas efusivas intercaladas, localmente silicificadas. Su afloramiento está limitado al noreste, en el sector del río Torola y al noroeste en el río Lempa. Mientras que, el Miembro ch2 está caracterizado por rocas efusivas ácidas, riolitas aisladas e ignimbritas, eventualmente en transición con el Miembro c2 de la Formación Cuscatlán y por piroclastitas subordinadas. Éste aflora en el sector norte, este y oeste de El Salvador, en la zona que corresponde con Concepción Quezaltepeque, Santa Rita, Comalapa y Dulce Nombre de María (Rivas & Rivas, 2009).

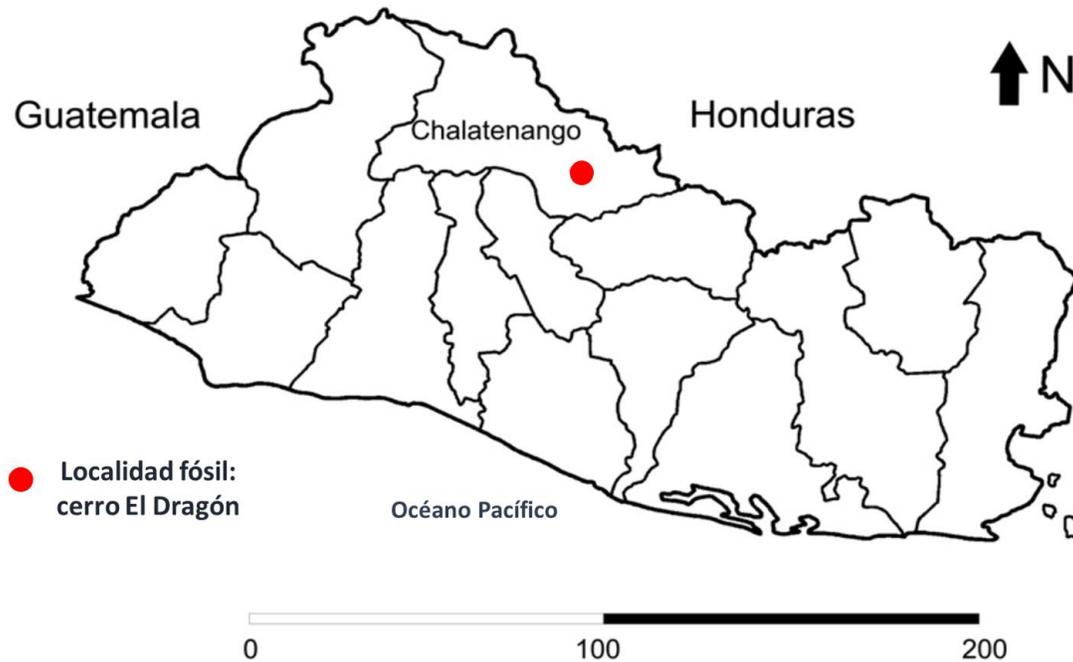


Figura I. Área de estudio: cerro El Dragón, El Salvador. Tomado y modificado de Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016.

Colecta y preparación del material

Las muestras que se describen en este trabajo fueron enviadas de El Salvador al Dr. Sergio Cevallos Ferriz (Instituto de Geología, UNAM), el cual me las proporcionó para su estudio. Estas consisten en fragmentos de maderas fósiles de tamaño pequeño (10x10x5 cm aprox.) conservadas por permineralización de sílice.

Para llevar a cabo la identificación taxonómica de las muestras, a partir de la determinación de sus caracteres anatómicos, se elaboraron preparaciones para su posterior observación. Para esto se utilizó la técnica de lámina delgada, la cual consiste en el montaje de un segmento de la madera sobre un portaobjetos y el pulido de éste hasta alcanzar un grosor tal que permita su observación en el microscopio.

A continuación, se describe a detalle la técnica de lámina delgada aplicada a las diez maderas fósiles:

1. Se enjuagó la muestra en agua para remover los restos de sedimento y así se identificaron los planos para los cortes petrográficos de la madera.

2. Se cortó la muestra en segmentos de 1.5 x 2 x 2cm aproximadamente con una sierra de disco diamantado siguiendo los planos de corte. Se obtuvieron 4 muestras de sus tres secciones estándar (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial), teniendo un total de 12 muestras por madera.
3. Se pulió una de las superficies de cada muestra en una máquina desbastadora de disco giratorio, con agua y polvos de carburo de silicio de tamaño de grano de 320, 400 y 600, yendo del grano más grueso al más fino.
4. Se dejaron secar las muestras sobre una parrilla eléctrica.
5. La superficie de cada muestra que quedó pulida se pegó con resina fotocurable sobre un portaobjetos previamente pulido con abrasivo de 400.
6. El exceso de muestra se rebajó con la sierra de disco diamantado.
7. La superficie de las muestras que quedó se pulió con los polvos de carburo de silicio de tamaño de grano de 320, 400 y 600, de gruesos a finos, hasta obtener preparaciones de un grosor visible a través del microscopio.
8. Las preparaciones se cubrieron con un cubreobjetos, que fue pegado con resina fotocurable. Una vez secas se limpiaron con acetona para quitar excesos de resina y dejarlas limpias.

Reconocimiento de caracteres y clasificación en morfotipos

Una vez obtenidas las preparaciones se observaron a través de un microscopio Zeiss y Axio Zoom V.16, a fin de identificar los principales caracteres cualitativos y medir los cuantitativos. Para ambos tipos de carácter y sus estados de carácter se siguió la terminología planteada por el Comité IAWA (IAWA, 1989).

Los caracteres cualitativos considerados fueron: la presencia o ausencia de anillos de crecimiento; la porosidad; el tipo de placa de perforación; el tipo de punteaduras intervasculares y el tipo de punteaduras vaso-radio; el tipo de fibras; el tipo y la composición de los radios; y la presencia o ausencia de células secretoras (idioblastos). Mientras que los caracteres cuantitativos que se consideraron fueron el diámetro y longitud de los elementos

de vaso; el número de vasos por milímetro cuadrado; la proporción de vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados; el largo y ancho de los radios; el número de radios por milímetro lineal; el tamaño de las punteaduras intervasculares y el tamaño de las punteaduras vaso-radio (sólo en las muestras en que se logró observar el carácter). Los caracteres cuantitativos se obtuvieron a partir del promedio de 30 mediciones realizadas para cada carácter; para cada medida se reporta el valor promedio y enseguida, entre paréntesis, el valor mínimo y máximo observado.

A partir de los caracteres reconocidos de cada madera se elaboró una tabla con la que se compararon los caracteres de las diez maderas fósiles entre sí, identificando caracteres coincidentes y reconociendo así los diferentes morfotipos.

Finalmente, se procedió a tomar fotografías de los principales caracteres de cada morfotipo reconocido, con las cuales se elaboró la lámina fotográfica. Algunas fotografías fueron tomadas en el microscopio Axio Zoom V.16; mientras que para caracteres específicos se utilizó una cámara fotográfica Canon Power Shot A640 a través del microscopio óptico Zeiss.

Determinación taxonómica

La afinidad a nivel de familia se determinó a partir del sitio web InsideWood (2017), cuya base de datos permitió una comparación general y un reconocimiento de aquellos taxones que presentaban caracteres similares a los encontrados en las maderas fósiles.

Para el acercamiento taxonómico a nivel de género, se utilizaron las descripciones provistas de los principales géneros para la familia Lauraceae en los trabajos de Stern (1954) y Record & Hess (1942) así como los estudios anatómicos de Richter (1981b, 1985), Callado & Costa (1997), León (2000, 2001, 2002) y León & Espinoza (2000a, 2000b, 2001).

Posteriormente, se hicieron comparaciones con descripciones y fotografías para taxones actuales y fósiles disponibles en la bibliografía o en línea, con la finalidad de identificar los más similares de acuerdo con su patrón anatómico y con esto poder sustentar la asignación de género y especie de cada morfotipo.

Para cada especie reconocida se proporciona: 1) la descripción correspondiente de acuerdo con los caracteres cualitativos y cuantitativos que presentó; 2) una lámina fotográfica que muestra los principales caracteres y 3) su comparación con taxones fósiles y actuales.

RESULTADOS

Apartir de la comparación de caracteres, las diez muestras de maderas fósiles se clasifican en siete morfotipos distintos: seis de ellos se asignan dentro de la familia Lauraceae, pero a especies distintas ya que difirieren en caracteres con valor taxonómico importante y porque cada uno presenta una combinación particular de caracteres. El séptimo morfotipo no se logró determinar hasta nivel de especie ya que su preservación no es buena, lo que impide observar ciertos caracteres importantes para su identificación. Sin embargo, su patrón anatómico se reconoce como similar a miembros de la familia Fagaceae.

A continuación, se presenta la identificación taxonómica y la descripción anatómica de los siete morfotipos obtenidos:

SISTEMÁTICA PALEOBOTÁNICA

Orden: *Lurales* Juss. ex Bercht. & J. Presl

Familia: *Lauraceae* Juss., 1788

Morfotipo 1: Figura II, 1-9.

Género: *Argapaloxylon* Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2009

Especie: *Argapaloxylon salvadorensis* sp. nov. Vásquez-Loranca

Etimología: El epíteto específico hace referencia al país de donde proviene la madera fósil.

Holotipo: Bsl18

Material adicional: Fsl18

Localidad: cerro "El Dragón", Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estratigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Diagnosis. Porosidad difusa, anillos de crecimiento distinguibles, vasos mayormente solitarios y en múltiples radiales de 2-3; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, chicas (4-7 μm), ovaladas a poligonales; punteaduras vaso-radio opuestas y con bordes reducidos, de diferente forma y tamaño que las punteaduras intervasculares; traqueidas vasicéntricas; parénquima axial vasicéntrico; radios biseriados, heterocelulares con cuerpo de células procumbentes y una hilera de células marginales cuadradas a erectas, idioblastos asociados al parénquima radial.

Descripción. **Anillos de crecimiento** distinguibles. **Porosidad** difusa. **Vasos** solitarios en 65% y múltiples radiales de 2-3 en 35%; frecuencia de 6-15 vasos/ mm^2 . En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con longitud de 513.5 (298.07-798.4) μm y diámetro tangencial de 129.6 (80.5-220.9) μm . **Placa de perforación** simple. **Punteaduras intervasculares** alternas, ovaladas y chicas, con diámetro de 4.8 (3.6-6.3). Punteaduras vaso-radio opuestas, ovaladas, con bordes reducidos a aparentemente simples, *clase a* de Richter y con diámetro de 5.2 (4.6-7.1) μm . **Tíldes** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 5.7 (2.8-9.5) μm de grosor y con diámetro de lumen de 13.6 (9.5-21.6) μm . **Parénquima axial** paratraqueal vasicéntrico. **Radios** heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células marginales cuadradas a erectas, biseriados, ancho de 41.7 (15.9-69.9) μm y altura de 327.5 (246-748.4) μm , frecuencia de 2-6 radios por mm lineal. **Células secretoras** presentes en parénquima radial. **Traqueidas vasicéntricas** presentes.

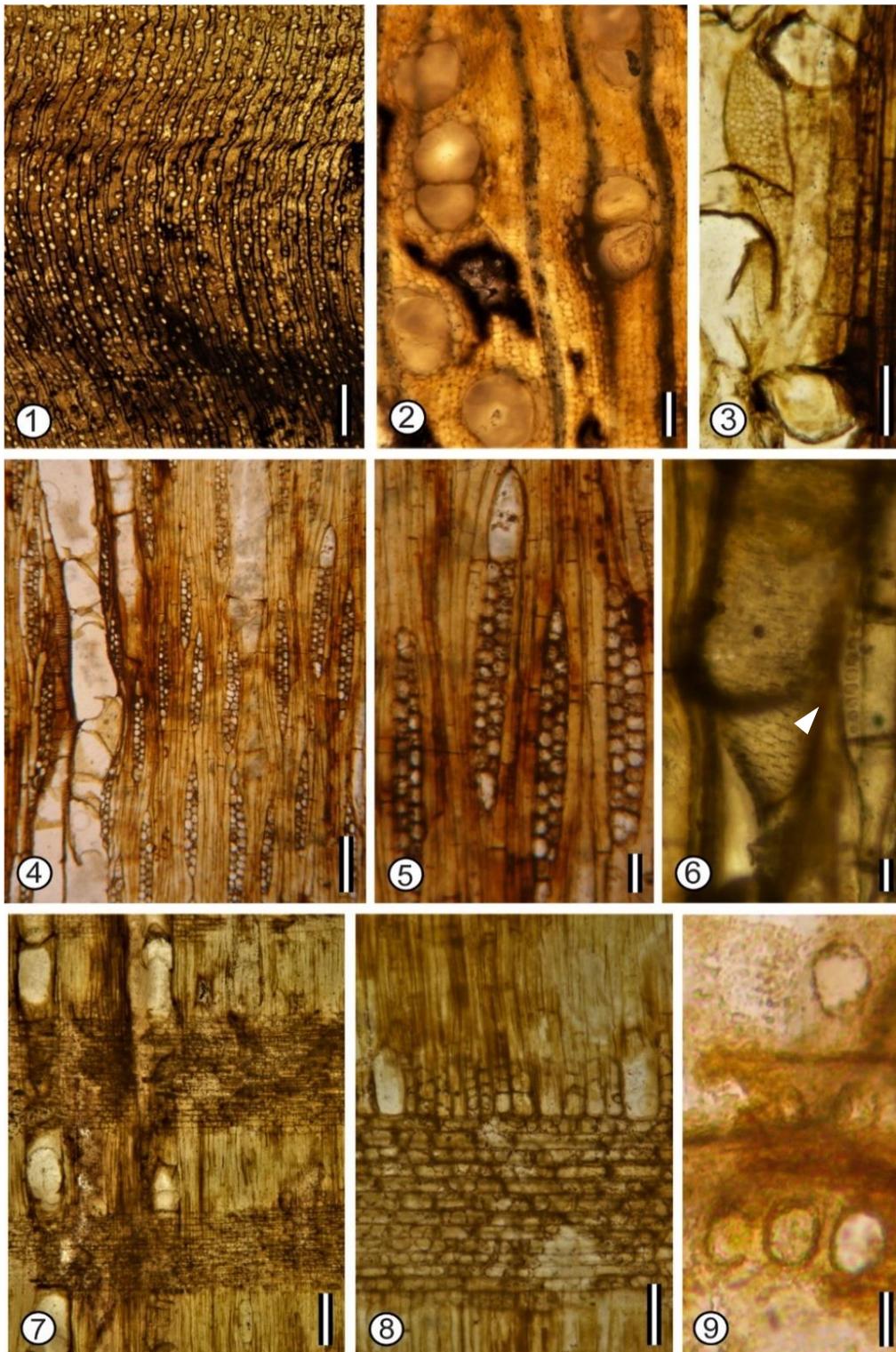


Figura II. *Argapaloxyton salvadorensis*: 1. Anillos de crecimiento (Escala 1000µm). 2. Vasos en múltiples radiales (Escala 100µm). 3. Punteaduras intervasculares y placa de perforación simple (Escala 50µm). 4. Vista general tangencial (Escala 200µm). 5. Radios biseriados e idioblasto asociado al radio (Escala 50µm). 6. Traqueida asociada al vaso (Flecha, escala 20µm). 7. Vista general radial (Escala 200µm). 8. Radio heterocelular con idioblastos asociados (Escala 100µm). 9. Punteaduras vaso-radio (Escala 10µm).

Comparación con maderas actuales: La presencia de células secretoras como caracter anatómico de la mayoría de las maderas fósiles de este trabajo (morfotipos 1-6) representa una característica diagnóstica con valor taxonómico (Patel, 1987), pues su distribución está restringida a pocas familias: Annonaceae, Aristolochiaceae, Cactaceae, Canellaceae, Degeneriaceae, Eupomatiaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Monimiaceae, Myristicaceae, Trimeraceae y Winteraceae (Metcalf & Chalk, 1950; Carlquist, 1988).

Aunado a la presencia de células secretoras, la combinación de caracteres anatómicos como porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos y parénquima paratraqueal escaso a vasicéntrico, sugieren afinidad con la familia Lauraceae, ya que son caracteres constantes en sus maderas (Metcalf & Chalk 1950; Stern 1954; Richter, 1981, 1985; IAWA Committee, 1989; León & Espinoza, 2000a, 2000b; León 2002; Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005; Parra, 2009; Ramos *et al.*, 2015; Cevallos *et al.*, 2016). Las maderas fósiles de los morfotipos 1-6 aquí descritas comparten los caracteres diagnósticos de porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos y parénquima paratraqueal escaso a vasicéntrico y presencia de células secretoras con la familia Lauraceae, por lo que fueron asignadas a esta familia.

Al comparar los caracteres que comparten los morfotipos 1-6 con los géneros de la familia Lauraceae se reconocieron aquellos más similares a ellos. Con información de la literatura sobre la anatomía de géneros de Lauraceae y la disponible en InsideWood se reconocieron a los géneros *Aniba* Aublet, *Endlicheria* Nees, *Licaria* Aublet, *Mezilaurus* Kuntze ex Taub., *Nectandra* Rol. Ex Rottb., *Ocotea* Aublet, *Persea* Mill. y *Phoebe* Nees, como los más similares a las maderas fósiles de El Salvador (Tabla 2), ya que comparten los caracteres de porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, fibras septadas, parénquima paratraqueal vasicéntrico, radios 1-3 seriados con cuerpo de células procumbentes y una fila de células cuadradas o erectas, e idioblastos asociados al parénquima radial. Sin embargo, la anatomía de las maderas de Lauraceae es muy homogénea, por lo que identificar una muestra únicamente con base en patrones anatómicos de la madera es difícil. Las principales diferencias que se encuentran entre los

géneros de Lauraceae y que sirven como reconocimiento general son la abundancia del parénquima axial; la presencia de placas de perforación únicamente simples contra placas de perforación simples y escalariformes; la presencia o ausencia de fibras septadas y la distribución de las células secretoras (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016). Es debido a estos caracteres de valor taxonómico que, a pesar de que las maderas son similares, los morfotipos fueron asignados a diferentes géneros fósiles; reconociendo de manera individual los taxones que son más similares a cada uno de ellos.

En lo que respecta al morfotipo 1, *Argapaloxyton salvadorensis*, su identificación se basó principalmente en el tipo de punteaduras intervasculares y vaso-radio, así como en la presencia de traqueidas vasicéntricas. Dentro de Lauraceae, uno de los caracteres de importancia taxonómica son las punteaduras intervasculares en relación con las punteaduras vaso-radio (Richter, 1981a). De acuerdo con esta clasificación el morfotipo 1, presenta punteaduras vaso-radio *clase a*, así como punteaduras intervasculares pequeñas (4-7 μm). En Lauraceae los géneros actuales que llegan a presentar estos caracteres son *Actinodaphne* Nees, *Aniba* Aublet, *Hypodaphnis* Stapf, *Laururs* L., *Lindera* Thunb., *Neolitsea* (Bentham) Merrill, *Persea* Mill., *Sassafras* Nees y *Umbellularia* (Nees) Nuttall (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Franco *et al.*, 2015). Sin embargo, la mayoría de estos géneros presentan placas de perforación simples junto con escalariformes, y sólo en *Hypodaphnis* y *Umbellularia* se encuentran únicamente placas de perforación simple, tal como lo presenta el morfotipo 1. Este coincide con *Umbellularia* en la presencia de anillos de crecimiento, vasos medianos (100-200 μm), solitarios, en múltiples radiales y agrupados; punteaduras intervasculares alternas, parénquima paratraqueal vasicéntrico, radios heterocelulares y células secretoras asociadas al parénquima radial. Sin embargo, *Umbellularia* presenta tanto fibras septadas como no septadas, y radios 1-4 seriados, caracteres que difieren en el morfotipo 1 ya que este presenta fibras septadas y radios 1-2 seriados. Además, no se conocen especies de *Umbellularia* que presenten traqueidas vasicéntricas tal como se observó en el morfotipo 1. Por otro lado, *Hypodaphnis* y el morfotipo 1 comparten los caracteres de vasos solitarios y en múltiples radiales, placas de perforación simples, punteaduras intervasculares chicas (4-7 μm), punteaduras vaso-radio opuestas, radios

biseriados, parénquima paratraqueal vasicéntrico y presencia de células secretoras (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009). Sin embargo, difieren en la presencia de traqueidas vasicéntricas, de radios homocelulares y la distribución del parénquima. Ya que el patrón anatómico de *A. salvadorensis* es muy similar al de *Umbellularia* e *Hypodaphnis* y dado que no se cuenta con evidencia de otros órganos de la planta, no se puede asegurar que pertenezca a uno u otro género.

A nivel de especie también se realizó una comparación del morfotipo 1, a partir de las maderas disponibles en InsideWood, se buscaron aquellas que presentaran una combinación de caracteres similar a la que se observa en el morfotipo 1. Se ingresaron los caracteres de punteaduras intervasculares chicas, radios biseriados y heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células cuadradas/erectas, células secretoras asociadas únicamente al parénquima radial y traqueidas vasicéntricas; mas no hubo coincidencias, ya que en InsideWood no se encuentran taxones actuales de Lauraceae que presenten el caracter de traqueidas vasicéntricas, solamente está para taxones fósiles. Omitiendo el caracter de traqueidas vasicéntricas, se obtuvieron las siguientes coincidencias: *Actinodaphne* spp., *Cinnamomum sieboldii*, *Laurus nobilis*, *Lindera praecox*, *Nectandra coriaceae*, *Neolitsea aurata* y *Umbellularia californica*. Sin embargo, *C. sieboldii* y *Lindera praecox* no presentan fibras septadas y *Actinodaphne* spp., *Laurus nobilis* y *Neolitsea aurata* pueden presentar placas de perforación escalariformes y simples, mientras que el morfotipo 1 sólo tiene placas de perforación simples y presenta fibras septadas. Considerando estas observaciones, las maderas más semejantes al morfotipo 1 son las de *Nectandra coriaceae* y *Umbellularia californica*, aunque difieren en caracteres de valor taxonómico importante. Por un lado *N. coriaceae* tiene punteaduras vaso-radio tipo escalariforme mientras que en el morfotipo 1 son únicamente redondeadas y pequeñas; y por otro, *Umbellularia californica* tiene radios homocelulares de células procumbentes en combinación con radios heterocelulares, mientras que en el morfotipo 1 sólo son heterocelulares. Además, hay que recalcar que ninguno de estos taxones tiene traqueidas vasicéntricas, por lo que no se puede asignar al morfotipo 1 a alguno de ellos, sólo reconocer las similitudes existentes entre sus patrones anatómicos

Tabla 2. Comparación de los géneros actuales de Lauraceae relacionados con las maderas fósiles de El Salvador de este estudio. Elaborado a partir de Franco (2012), Franco *et al.* (2015) y Cevallos-Ferriz *et al.* (2016). Punteaduras intervasculares (Punt. Inter); solitarios (sol), múltiples radiales (mr), agrupados (agrp); parénquima radial (PR), Parénquima axial (PA), entre fibras (F); vasicéntrico (Vsc), aliforme (A), confluyente (C); Heterocelulares (He), Homocelulares (Ho).

Taxones	Anillos de crecimiento	Vasos					Células secretoras	Parénquima	Fibras	Radios	
		Tamaño (µm)	Tipo	Placa de perforación	Punt. Inter (µm)	Tipo				Seria ción	
<i>Argapaloxyton salvadorensis</i>	Distinguibles	80-220	sol ymr	Simple	3-6	PR	Vsc	Septadas	He	1-2	
<i>Laurinoxylon scalariforme</i>	Distinguibles	90-220	sol, mr y agrp	Simple y escalariforme	15-18 y 20-28	PR	Vsc	Septadas	He	1-3	
<i>L. chaltenangensis</i>	Ausentes	75-200	sol, mr y agrp	Simple y escalariforme	6-15	PR y F	Vsc	Septadas	He, Ho	1-3	
<i>Mezilaurinoxylon miocenica</i>	Ausentes	100-115	sol, mr y agrp	Simple	4-10	PR, PA y F	Vsc	Septadas	He	1-3	
<i>M. americana</i>	Ausentes	70-130	sol ymr	Simple	10-15	PR y F	Vsc	Septadas	He, Ho	1-3	
<i>M. oleiferum</i>	Ausentes	90-200	sol ymr	Simple	6-15	PR y F	Vsc	Septadas	He	1-2	
<i>Aniba</i> Aubl.	Usualmente presentes	60-180	sol, mr y agrp	Simple o escalariforme	11-14 alternas	Presentes	Vsc, A y Marginal	Comúnmente septadas	He	1-5	
<i>Endlicheria</i> Nees	Pobrementemente definidos	115-195	sol ymr	Escalariforme	10-11	Presentes	Para-traqueal	Septadas, de paredes medianas	He	1-3	
<i>Licaria</i> Aubl.	Ausentes a pobrementemente definidos	130-180	mr y agrp	Simple, raramente escalariforme	9-11, alternas	Presentes	Vsc, A y C	Comúnmente septadas	He, Ho	1-4	
<i>Mezilaurus Kuntze ex Taub.</i>	Ausentes a pobrementemente definidos	175-220	sol, mr y agrp	Simple	9-11	Presentes	Vsc y C	Septadas, de paredes gruesas	He	1-3	
<i>Nectandra</i> Rol. Ex Rottb.	Distinguibles o ausentes	140-200	sol, mr y agrp	Simple, escalariforme	9-14, alternas	Presentes	Vsc, A y C	En general septadas	He	1-3	
<i>Ocotea</i> Aubl.	Distinguibles o ausentes	60-150	sol, mr y agrp	Simple, escalariforme	10-15, alternas	Presentes	Vsc, A y C	Septadas o no septadas	He, Ho	1-4	
<i>Persea</i> Mill.	Distinguibles o ausentes	70-180	sol ymr	Simple, escalariforme	9-15	Presentes	Vsc, A y C	A veces septadas	He, Ho	1-5	
<i>Phoebe</i> Nees	Usualmente distinguibles	120-170	sol ymr	Simple, escalariforme	9-12	Presentes	Vsc y C	Septadas	En parte He	1-3	

Comparación con maderas fósiles: Actualmente los géneros de maderas fósiles atribuidos a la familia Lauraceae son *Argapaloxyton* Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2009; *Beilschmiedioxylon* Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005; *Caryodaphnopsylon* Gottwald, 1992; *Cinnamomoxyton* Gottwald, 1997; *Curtiembrexylon* Franco, 2012; *Cryptocaryoxylon* Leisman, 1986; *Laurinoxylon* Felix emend. Dupéron, Dupéron-Laudoueneix, Sakala & De Franceschi, 2008; *Mezilaurinoxylon* Wheeler & Manchester 2002; *Olmosoxylon* Estrada-Ruiz, Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz, 2010; *Paraperseoxylon* Wheeler & Manchester 2002; *Paraphyllanthoxylon* Bailey, 1924; *Sassafrasoxylon* Brezinová & Süß, 1988 y *Richteroxylon* Wheeler & Dillhoff, 2009.

De estos géneros, los que llegan a presentar punteaduras intervasculares pequeñas y punteaduras vaso-radio *clase a*, al igual que el morfotipo 1, son *Argapaloxyton*, *Cryptocaryoxylon*, *Richteroxylon* y *Paraperseoxylon* (Tabla 3). Sin embargo, el morfotipo 1 no se considera similar a *Paraperseoxylon* ya que este tiene placas de perforación escalariformes, a diferencia del primero que sólo presenta placas de perforación simples. Por otro lado, con *Cryptocaryoxylon* comparte los caracteres de porosidad difusa, placas de perforación simples y presencia de células secretoras en los radios. Sin embargo, la diagnosis de este género es ambigua, lo cual podría influir en una comparación y determinación errónea. Por ejemplo, en la diagnosis, los radios se describen como homocelulares, lo que contrasta con los radios heterocelulares que otros autores han observado en diversos ejemplares (Wheeler & Manchester, 2002). Actualmente, esto representa un problema para la validez del género. No obstante, *Cryptocaryoxylon* difiere del morfotipo 1 en los caracteres de radios de hasta cinco células de ancho y de más de 1 mm de altura, el parénquima vertical en bandas, células secretoras entre las fibras y la ausencia de traqueidas vasicéntricas. *Richteroxylon* es similar al morfotipo 1 porque tiene porosidad de tipo difusa, vasos solitarios en múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, parénquima paratraqueal escaso a vasicéntrico, radios 1-3 seriados e idiblastos asociados con los radios, pero difiere en que puede presentar placas de perforación escalariformes, punteaduras intervasculares medianas, fibras principalmente no septadas y en que carece de traqueidas vasicéntricas. Con *Argapaloxyton*, el morfotipo 1 comparte la

porosidad difusa, anillos de crecimiento distinguibles, elementos de vaso solitarios y en múltiples radiales, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y chicas, fibras septadas y células secretoras presentes, además tiene traqueidas vasicéntricas, caracter que sólo se ha descrito para este género y el cual coincide con el morfotipo 1. Ya que ambos comparten varios caracteres anatómicos, siendo algunos de ellos de importancia taxonómica, se decidió asignar al morfotipo 1 como una especie de *Argapaloxyton*.

De este género sólo se ha descrito una especie para el Mioceno de México, *Argapaloxyton richterii* Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009). Aquí se propone el nombre de *Argapaloxyton salvadorensis* para el morfotipo 1, que se diferencia de *A. richterii* en la densidad de los vasos, el diámetro de las punteaduras intervasculares, en la presencia de fibras tanto septadas como no septadas, la presencia de cristales romboidales en algunas fibras, la presencia de radios homocelulares y la seriación de estos, así como en la distribución de las células secretoras. En conjunto estas discrepancias anatómicas avalan su reconocimiento como una nueva especie.

Tabla 3. Comparación de los géneros fósiles de Lauraceae con las maderas fósiles de El Salvador de este estudio. Heterocelulares (He), homocelulares (Ho); parénquima radial (PR), parénquima axial (PA), entre fibras (F).

Taxones	Porosidad	Placa de perforación	Punteaduras intervascu-lares	Fibras	Parénquima	Tipo de radios	Seria-ción	Punteaduras vaso-radio	Células secreto-ras
<i>Argapaloxyton salvadorensis</i> Vásquez-Loranca	Difusa	Simple	Alternas, chicas	Septadas	Vasicéntrico	He	1-2	Opuestas, clase b de Richter	PR
<i>Laurinoxylon scalariforme</i> Vásquez-Loranca	Difusa	Simple y escalariforme	Alternas, medianas a grandes	Septadas	Vasicéntrico	He	1-3	clase b y c de Richter	PR
<i>L. chalatanangensis</i> (de este estudio)	Difusa	Simple y escalariforme	Alternas, medianas a grandes	Septadas	Vasicéntrico	He y Ho	1-3	clase b de Richter	PR y F
<i>Mezilaurinoxylon miocenica</i> Vásquez-Loranca	Difusa	Simple	Alternas, chicas a medianas	Septadas	Vasicéntrico	He	1-3	clase a de Richter	PR, PA y F
<i>M. americana</i> Vásquez-Loranca	Difusa	Simple	Alternas, grandes	Septadas	Vasicéntrico	He y Ho	1-3	clase b de Richter	PR y F
<i>M. oleiferum</i> Vásquez-Loranca	Difusa	Simple	Alternas, de medianas a grandes	Septadas	Vasicéntrico	He	1-2	clase b de Richter	PR y F
<i>Argapaloxyton</i> Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2009	Difusa	Simple	Ovaladas y alternas	Septadas y no septadas	Vasicéntrico y difuso	He y Ho	2	Clase a de Richter Opuestas	Presentes
<i>Beilschmiedioxylon</i> Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005	Difusa	Simple	Alternas y grandes (10-12 µm)		Paratraqueal, vasicéntrico, a veces en bandas	He	1-6	Muy grandes	F
<i>Caryodaphnopsoxyton</i> Gottwald, 1997	Difusa	Simple	8-13 µm	Septadas	Vasicéntrico	He	7-8		PA

<i>Cinnamomoxylon</i> Gottwald, 1997	Difusa	Simple y Escalariforme			Vasicéntrico, aliforme y confluyente	He			PA y F
<i>Cryptocaryoxylon</i> Leisman, 1986	Difusa	Simple	Circulares, bordeadas o esclariformes		Disperso, en bandas tangenciales	Ho	5		PR y F
<i>Curtiembrexylon</i> Franco, 2012	Difusa	Simple	Muy pequeñas	Arregladas en filas radiales	Vasicéntrico escaso	Ho	2-3		PR y F
<i>Laurinoxylon</i> (Felix) emend Dupéron, Dupéron-Laudoueneix, Sakala & Franceschi, 2008	Difusa	Simple y Escalariforme	Alternas y grandes	Septadas y no septadas	Paratraqueal	He y Ho	1-5	Muy grandes	PA, PR y F
<i>Mezilaurinoxylon</i> Wheeler & Manchester, 2002	Difusa	Simple	Alternas, >10µm	Todas septadas	Paratraqueal escaso a vasicéntrico	He	1-5	Engrandecidas con bordes reducidos	PR
<i>Olmosoxylon</i> Estrada-Ruiz, Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz, 2010	Difusa	Simple	Alternas	Septadas y no septadas	Paratraqueal escaso	He y Ho		Muy grandes de forma variable, <i>clase b o c</i> de Richter	PR
<i>Paraperseoxylon</i> Wheeler & Manchester, 2002	Difusa	Simple y Escalariforme	Alternas aprox. 5µm	No septadas	Paratraqueal escaso a vasicéntrico a confluyente	He	1-4	Richter <i>clase a</i>	PR y F
<i>Richteroxylon</i> Wheeler & Dilhoff, 2009	Difusa	>Simple	Alternas, pequeñas a medianas	>No septadas	Paratraqueal escaso a vasicéntrico		1-3	Similares a las intervasculares en forma y tamaño	PR
<i>Sassafrasoxylon</i> Brezinová & Süss, 1988	Anular	Simple y Escalariforme	Alternas y bordeadas		Paratraqueal disperso	Ho y He	1-4	Bordeadas unilateralmente	Presentes

Morfotipo 2: Figura III, 1-12.

Género: *Laurinoxylon* Felix emend. Dupéron, Dupéron-Laudoueneix, Sakala & De Franceschi, 2005.

Especie: *Laurinoxylon scalariforme* sp. nov. Vásquez-Loranca

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la presencia de placas de perforación escalariformes.

Holotipo: Gsl18

Localidad: cerro “El Dragón”, Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estatigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2.

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Diagnosis. Porosidad difusa, anillos de crecimiento distinguibles; vasos mayormente solitarios, en múltiples radiales de 2-3(-6) y ocasionalmente agrupados; placa de perforación simple y escalariforme; punteaduras intervasculares alternas, grandes, ovaladas a poligonales; punteaduras vaso-radio con bordes reducidos, de dos formas y tamaños; parénquima axial vasicéntrico; radios 1-3 seriados, homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con cuerpo de células procumbentes y una hilera de células marginales cuadradas a erectas; idioblastos asociados al parénquima radial.

Descripción: Anillos de crecimiento distinguibles. Porosidad difusa. Vasos solitarios en 64%, múltiples radiales de 2-3 en 33%, ocasionalmente de 4-6 y agrupados; frecuencia de 6-9 vasos/mm². En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con diámetro tangencial de 139.6 (90.5-220.9) μm y longitud de 513.5 (298.07-798.4) μm . Placa de perforación simple y ocasionalmente escalariforme. Punteaduras intervasculares alternas, ovaladas y grandes con diámetro de 12 (7.4-15.7) μm . Punteaduras vaso-radio con bordes reducidos a aparentemente simples, de dos tamaños y formas: redondeadas con diámetro de 16.4 (14.5-18) μm y ovaladas horizontalmente, tipo escalariforme con diámetro de 22.2 (19.7-27.5) μm , *clase b y c* de Richter, respectivamente. Tíldes presentes. Fibras septadas con paredes delgadas de 6 (2.8-9.5) μm de grosor y con diámetro de lumen de 13.6 (9.5-21.6) μm . Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico. Radios 1-3 seriados, homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con una hilera de células marginales cuadradas a erectas, ancho de 49.7 (34.9-69.9) μm y altura de 392.5 (246-706.4) μm , frecuencia de 2-3 radios por mm lineal. Células secretoras escasas presentes en parénquima radial.

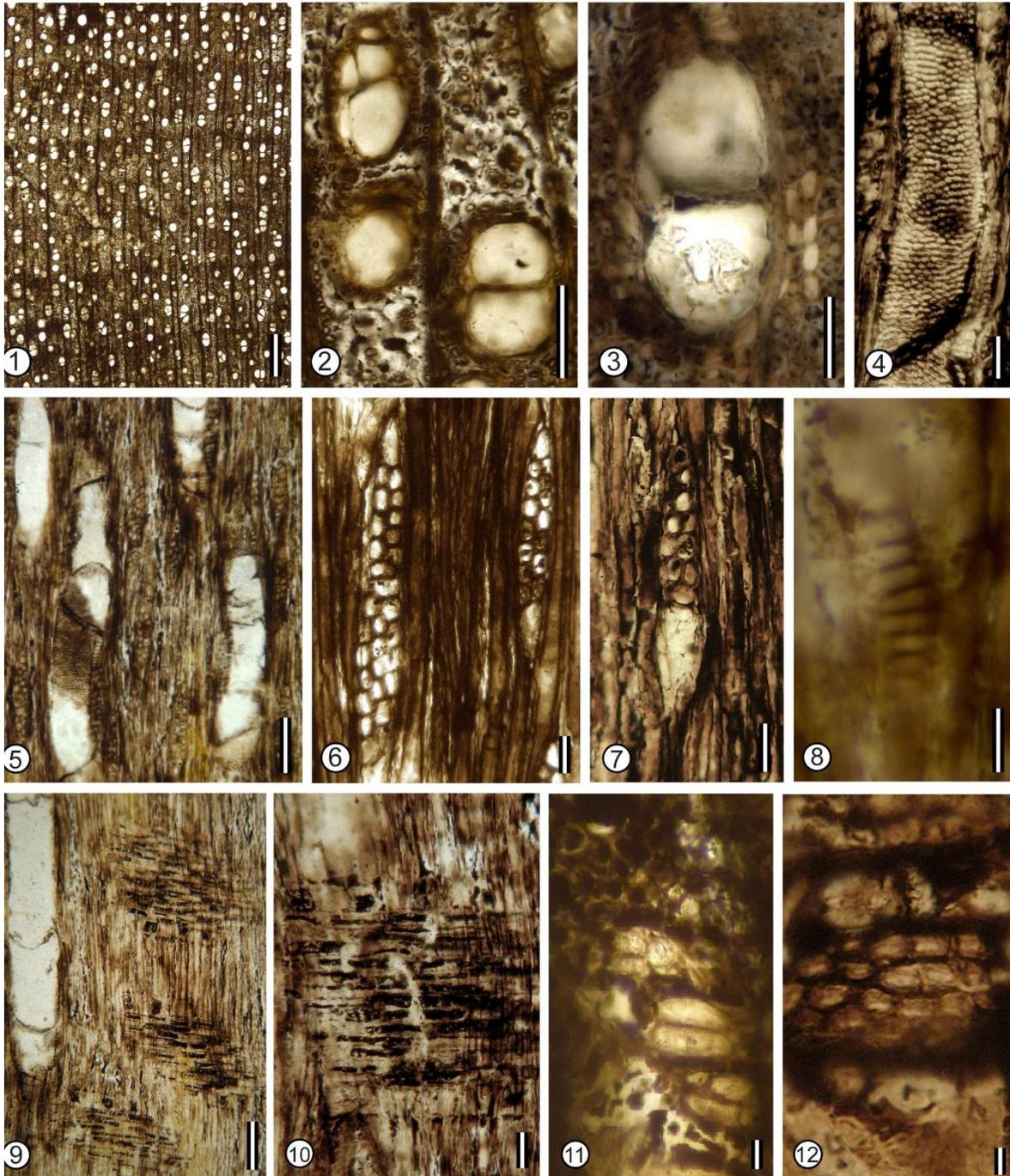


Figura III. *Laurinoxylon scalariforme*: 1. Anillos de crecimiento (Escala 1000µm). 2. Vasos solitario, en múltiples radiales y agrupados (Escala 200µm). 3. Parénquima vasicéntrico (Escala 100µm). 4. Punteaduras intervasculares (Escala 50µm). 5. Vista general tangencial (Escala 200µm). 6. Radios bi y triseriados (Escala 50). 7. Idioblasto asociado al radio (Escala 50µm). 8. Placa de perforación escalariforme (Escala 50µm). 9. Vista general radial (Escala 100µm). 10. Radio heterocelular (Escala 50µm). 11. Punteaduras vaso-radio grandes tipo escalariformes (Escala 10µm). 12. Punteaduras vaso-radio circulares a ovaladas de menor tamaño (Escala 10µm).

Morfotipo 3: Figura IV, 1-9.

Especie: *Laurinoxylon chalatanangensis* Cevallos-Ferriz, Cerón-López & Flores-Rocha, 2016.

Material estudiado: Isl18 y Jsl18.

Localidad: cerro "El Dragón", Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estatigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2.

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Descripción: **Anillos de crecimiento** indistinguibles o ausentes. **Porosidad** difusa. **Vasos** solitarios en 60%, múltiples radiales de 2-4 en 40% y ocasionalmente agrupados; frecuencia de 6-14 vasos/mm². En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con diámetro tangencial de 140.1 (76.8-199.3) μm y longitud de 576.4 (373,7-877.7) μm . **Placa de perforación** simple y ocasionalmente escalariforme. **Punteaduras intervasculares** alternas, ovaladas y de medianas a grandes con diámetro de 8.9 (6.4-14.5) μm . **Punteaduras vaso-radio** redondeadas, con bordes reducidos a aparentemente simples, *clase b* de Richter y con diámetro de 11.5 (8.1-11.3) μm . **Tíldes** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 5.4 (3-9.6) μm de grosor y con diámetro de lumen de 17.5 (9.3-34,1) μm . **Parénquima** axial paratraqueal vasicéntrico. **Radios** ligeramente heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células marginales cuadradas a erectas, 2-3 seriados, ancho de 53.4 (32.8-80.5) μm y altura de 410 (158.2-662.5) μm , frecuencia de 1-5 radios por mm lineal. **Células secretoras** presentes en parénquima radial y entre fibras.

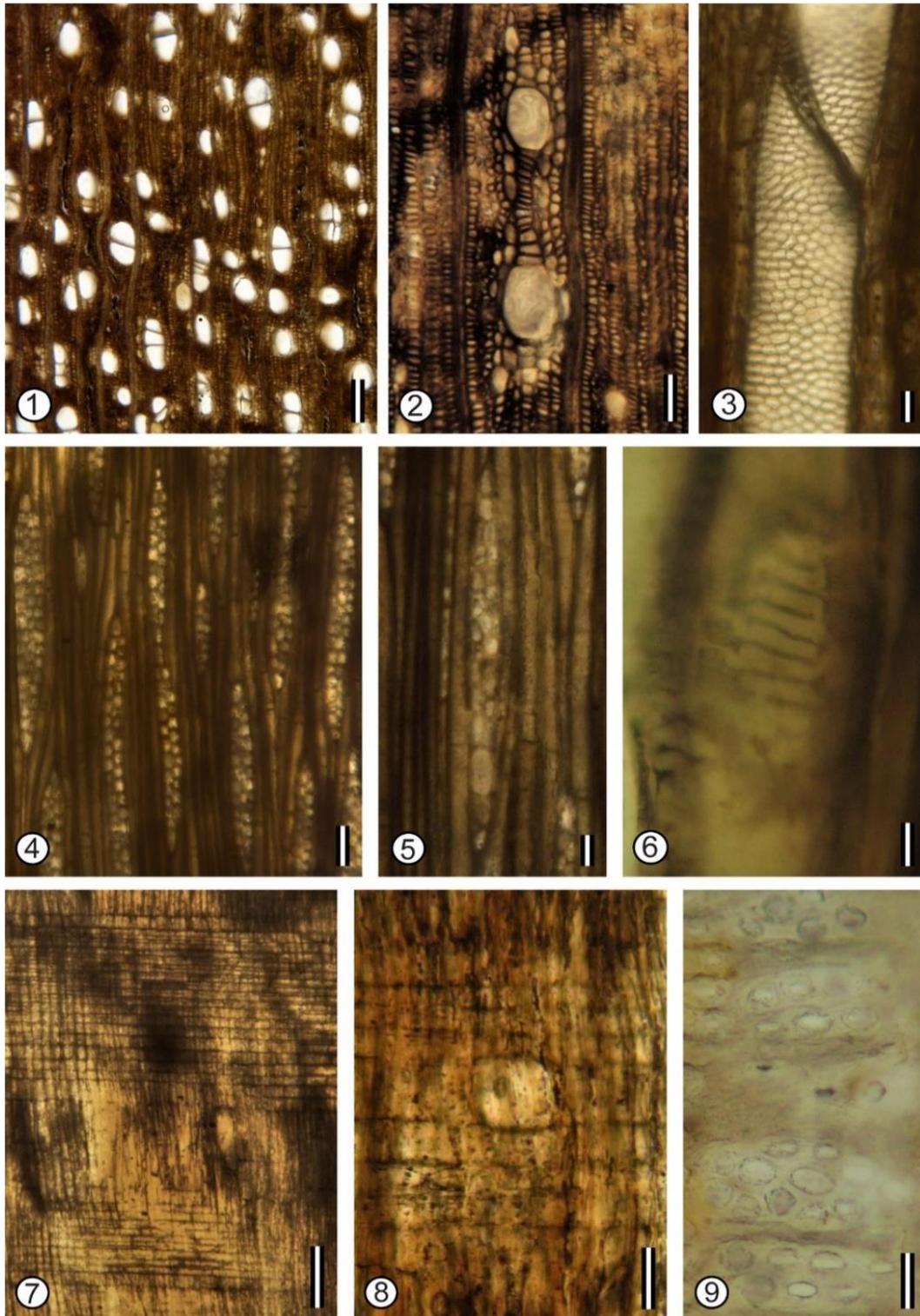


Figura IV. *Laurinoxylon chalatanangensis*: 1. Porosidad difusa (Escala 300 μ m). 2. Vasos solitarios rodeados de parénquima vasicéntrico (Escala 150 μ m). 3. Punteaduras intervasculares (Escala 20 μ m). 4. Radios bi y triseriados (Escala 100 μ m). 5. Idioblasto asociado al radio y fibras septadas (Escala 50 μ m). 6. Placa de perforación escalariforme (Escala 25 μ m). 7. Radios heterocelulares (Escala 100 μ m). 8. Idioblasto entre células del radio (Escala 40 μ m). 9. Punteaduras vaso-radio (Escala 20 μ m).

Comparación con maderas actuales: De acuerdo con Richter (1987), las especies de Lauraceae pueden agruparse en dos grupos con base en la anatomía de su madera: 1) aquellas que poseen elementos de vaso con placas de perforación simples y escalariformes, que representan la mayoría de los taxones y 2) aquellas que tienen elementos de vaso con placas de perforación únicamente simples, siendo menor el número de taxones con esta característica. En los morfotipos 2 y 3 se observaron placas de perforación simples y escalariformes, por lo que fueron relacionados con el primer grupo.

Dentro de Lauraceae los géneros que tienen representantes con placa de perforación escalariforme son: *Actinodaphne*, *Alseodaphne*, *Aniba*, *Aspidostemos*, *Cinnamomum*, *Endiandra*, *Edlicheria*, *Laurus*, *Licaria*, *Lindera*, *Litsea*, *Machilus*, *Mezilaurus*, *Nectandra*, *Neolitsea*, *Ocotea*, *Persea*, *Phoebe* y *Sassafras* (InsideWood, 2018). Sin embargo, el patrón anatómico que exhiben los morfotipos 2 y 3 es más similar al observado en miembros de *Aniba*, *Endlicheria*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea* y *Phoebe*, pues comparten los caracteres de porosidad difusa, vasos solitarios, en múltiples radiales y ocasionalmente agrupados; tñlides presentes, placas de perforación simples en conjunción con escalariformes, punteaduras intervasculares alternas y de medianas a grandes, parénquima paratraqueal vasicéntrico, fibras comúnmente septadas, radios heterocelulares 1-3(-5) seriados y presencia de células secretoras (Tabla 2).

Dado que la comparación entre géneros es de manera muy general, se compararon de manera individual los caracteres de cada madera fósil con los disponibles en InsideWood. Para el morfotipo 2 se tomó en cuenta la presencia de placas de perforación escalariformes y aunado a este se ingresaron los caracteres de anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, presencia de placas de perforación simples, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos a aparentemente simples y tipo escalariformes; fibras septadas, radios 2-3 seriados, heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células marginales cuadradas/erectas y células secretoras asociadas exclusivamente al parénquima radial; sugiriendo similitud anatómica con *Actinodaphne* spp., *Laurus nobilis*, *Litsea glutinosa*, *Nectandra sanguinea* y *Neolitsea aurata*. Pese a que todas comparten caracteres similares, la única que presenta punteaduras vaso-radio grandes ($\geq 10\mu\text{m}$), tal como en el morfotipo

2, es *L. glutinosa*, aunque difiere en el número de hileras de células marginales cuadradas/erectas en los radios, el ancho de los radios que puede ser mayor que 3 células y la presencia de fibras septadas y no septadas. Debido a que el morfotipo 2 tiene caracteres que coinciden con más de un taxón o bien, similitud parcial con varios de ellos, resulta difícil sugerir que pertenezca a alguno de ellos.

Para el morfotipo 3 se ingresaron a InsideWood los caracteres de anillos de crecimiento indistinguibles o ausentes, porosidad difusa, presencia de placas de perforación simples y escalariformes, fibras septadas, radios con una hilera de células marginales cuadradas/erectas y células secretoras asociadas al parénquima radial y entre fibras; combinación que sugiere afinidad con *Endiandra* spp., *Actinodaphne macrophylla* (Blume) Nees, *Aniba rosaeodora* Ducke, *Lindera communis* Hemsl, *Machilus japonica* Sieb. & Zucc y *Phoebe sterculioides*.

A pesar de que el morfotipo 3 y *Endiandra* spp. tienen varias similitudes, existen caracteres anatómicos que difieren. En *Endiandra* spp., el parénquima axial es variable, encontrándose difuso, vasicéntrico, aliforme, confluyente, en bandas, marginal y en hileras de 2-4 células; presenta radios con 2-4 hileras o más de células marginales cuadradas/erectas y posee cuerpos de sílice, mientras que para el morfotipo 3 el parénquima es paratraqueal escaso y vasicéntrico, tiene una hilera de células cuadradas/erectas sobre los radios y no se encontraron cuerpos de sílice. Dadas estas diferencias, es difícil sugerir una relación cercana entre ambos.

Por otro lado, *Lindera communis* tiene placa de perforación escalariforme con número de barras variable que va desde 10 a 40, parénquima axial aliforme y en hileras de 3-8 células, así como cristales pequeños; *Machilus japonica* tiene engrosamientos helicoidales en los elementos de vaso, punteaduras vaso-radio compuestas y gruesas unilateralmente y parénquima axial en hileras de 3-8 células; y *Actinodaphne macrophylla* posee parénquima axial confluyente, radios con más de 3 células de ancho y presentando de 2-4 hileras de células marginales cuadradas o erectas en estos. Estos caracteres difieren de los observados

en el morfotipo 3, principalmente los referidos al tipo de parénquima axial y a la composición de los radios, por lo tanto, no se pudo asignar a ninguna de estas especies.

Las especies con las que existe mayor similitud anatómica son *Aniba rosaeodora* y *Phoebe sterculioides*, ya que comparten la presencia anillos de crecimiento, porosidad difusa, placas de perforación simple y escalariforme, punteaduras intervasculares alternas, fibras septadas, parénquima paratraqueal escaso y/o de tipo vasicéntrico; radios 1-3 seriados y células secretoras en parénquima radial y entre fibras. Sin embargo, ambas especies tienen punteaduras vaso-radio horizontales con bordes reducidos a simples, tipo escalariformes, característica que no fue observada en el morfotipo 3. Además, *P. sterculioides* tiene punteaduras intervasculares grandes y cristales, lo que reduce su relación con el morfotipo 3, dejando a *A. rosaeodora* como la especie con mayor similitud a la madera fósil.

Comparación con maderas fósiles. Los géneros fósiles de Lauraceae que poseen en combinación placas de perforación simple y escalariforme son *Cinnamomoxylon* Gottwald; *Laurinoxylon* Felix emend. Dupéron, Dupéron-Laudoueneix, Sakala & Franceschi; *Paraperseoxylon* Wheeler & Manchester; *Richteroxylon* Wheeler & Dillhoff y *Sassafrasoxylon* Brezinova & Süß (Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005; Franco *et al.*, 2015; Jud & Dunham, 2017), caracter que coincide con los morfotipos 2 y 3. Sin embargo, ambas maderas difieren de *Sassafrasoxylon* en que esta tiene porosidad tipo anular, mientras que en las otras es difusa; de *Paraperseoxylon* y de *Richteroxylon* se distinguen por el tamaño de las punteaduras intervasculares que son de chicas a medianas, mientras que en los morfotipos 2 y 3 son de medianas a grandes (>6 μm); y de *Cinnamomoxylon* en que el parénquima paratraqueal es más abundante llegando a ser de aliforme a confluyente.

Por otro lado, ambos morfotipos tienen un conjunto de caracteres como son la presencia de placas de perforación simple y escalariforme, radios heterocelulares de 1-5 células de ancho, punteaduras vaso-radio alargadas con bordes reducidos, fibras septadas, parénquima paratraqueal escaso y células secretoras asociadas a los radios, que son característicos del género fósil *Laurinoxylon* (Richter en Dupéron *et al.*, 2008). Sin embargo, Mantzouka *et al.* (2016) han sugerido restringir la definición de *Laurinoxylon* para excluir a

especies con conformaciones elaboradas de parénquima axial (e.g. parénquima axial confluyente), radios mayores a 1mm de altura y aquellas que tengan porosidad anular. Dado que los morfotipos 2 y 3 no cuentan con ninguna de estas características y comparten caracteres diagnósticos con *Laurinoxylon* se asignaron a este género, reconociendo su afinidad a él.

A pesar de que el morfotipo 2 y 3 son semejantes en la porosidad difusa, la presencia de vasos solitarios, en múltiples radiales y agrupados; placas escalariformes y simples, fibras septadas, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio *clase b* de Richter, parénquima paratraqueal vasicéntrico y la presencia de células secretoras, difieren en caracteres con valor taxonómico importante, pues el morfotipo 3 no presenta anillos de crecimiento distinguibles, tiene radios ligeramente heterocelulares, llegando a parecer homocelulares; punteaduras de un sólo tamaño y forma, y células secretoras asociadas al parénquima radial y entre las fibras, mientras que el morfotipo 2 exhibe anillos de crecimiento distinguibles, radios claramente heterocelulares, punteaduras de dos formas y tamaños, y células secretoras sólo en el parénquima radial. En consecuencia, se identificaron como especies distintas de *Laurinoxylon*.

El trabajo de Mantzouka *et al.* (2016) también propone un sistema de agrupación de las especies de *Laurinoxylon* con base en la ubicación de los idioblastos, los cuales pueden encontrarse I) asociados sólo con el parénquima radial, II) asociados ya sea al parénquima radial y al axial o al parénquima radial y entre fibras y III) asociados al parénquima radial, axial y entre las fibras. De acuerdo con esta clasificación, el morfotipo 2 correspondería al grupo *Tipo 1*, idioblastos asociados sólo al parénquima radial; mientras que el morfotipo 3 al grupo *Tipo 2b*, idioblastos asociados al parénquima radial y entre fibras.

El morfotipo 2 al pertenecer al *Tipo 1* (Mantzouka *et al.*, 2016) se comparó con las especies descritas de *Laurinoxylon* que corresponden al mismo grupo (Tabla 5), de lo que resulta que *L. czechense* es la madera fósil con mayor similitud, pues comparten la presencia de anillos de crecimiento, el agrupamiento de los vasos, la seriación de los radios y la presencia de fibras septadas. Sin embargo, el diámetro de los elementos de vaso, la frecuencia de vasos

por mm², el número de barras por placa de perforación y la altura de los radios difieren en cierta medida, por lo que es preferible asignarlo a una nueva especie: *Laurinoxylon scalariforme*.

El morfotipo 3 pertenece al *Tipo 2b* (Mantzouka *et al.*, 2016), al igual que las especies de *Laurinoxylon diluviale*, *L. perfectum*, *L. compressum*, *L. aff. diluviale* y *L. chalatenangensis*. Con base en la tabla comparativa (Tabla 4) se reconoce que las especies más similares al morfotipo 3 son *L. diluviale*, *L. aff. diluviale* y *L. chalatenangensis*, pues son las que presentan ambos tipos de placas de perforación, porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales; y parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico. Sin embargo, difiere de *L. diluviale* y *L. aff. diluviale* en la presencia de anillos de crecimiento, la densidad de los vasos, el tamaño de las punteaduras intervasculares y la seriación de los radios, por lo que se decidió reconocer al morfotipo 3 como una especie distinta de éstas.

Así mismo, los morfotipos 2 y 3 son similares a *Cinnamomoxylon seemannianum* en la presencia de placas de perforación escalariforme y simples, punteaduras intervasculares laternas, fibras septadas, parénquima vasicéntrico y ancho de los radios. Sin embargo, la madera fósil *C. seemannianum* está asociada a la especie actual *Cinnamomun seemannianum*, la cual es similar a las maderas de *Laurinoxylon Tipo 3* (koutecký y Sakala, 2015), es decir, que los idioblastos están asociados al parénquima radial, al axial y entre las fibras, caracter que no fue observado en los morfotipos 2 y 3.

En cuanto a *L. chalatenangensis*, especie descrita para el Mioceno de El Salvador (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016), se encontró que su patrón anatómico coincide en gran parte con el del morfotipo 3, compartiendo los caracteres de: agrupamiento de los vasos, el diámetro y la densidad de éstos; la presencia de placas de perforación simples y escalariformes; el parénquima vasicéntrico, las fibras septadas y las células secretoras asociadas al parénquima radial y entre las fibras. Además, las punteaduras intervasculares en ambos casos son grandes, aunque en el morfotipo 3 llegaron a encontrarse algunas medianas. En contraste, las diferencias que se observan son muy pocas, pues *L. chalatenangensis* difiere del morfotipo 3 sólo en la presencia de anillos de crecimiento y la porosidad de difusa a

semi-anular. Sin embargo, estos caracteres al ser influenciados por el ambiente (Ramos *et al.*, 2015) podrían variar dentro de una misma especie, por lo que su valor taxonómico no es significativo. El único carácter en el que difieren y que es considerado de importancia taxonómica para la familia es el tamaño de las punteaduras vaso-radio (Richter en Metcalfe, 1987; Wheeler & Manchester, 2002; Franco *et al.*, 2015), las cuales son más grandes en *L. chalatanangensis* que en el morfotipo 3. No obstante, esta diferencia no se considera lo suficientemente relevante para reconocer al morfotipo 3 como una especie distinta de *L. chalatanangensis*, pues existe un conjunto de caracteres que refuerzan su similitud anatómica y, considerando que ambas pertenecen a la misma localidad, este carácter podría explicarse por la variabilidad intraespecífica que pudo haber existido.

Tabla 4. Comparación entre las especies de *Laurinoxylon* Tipo 2b. Tomado y modificado de Mantzouka *et al.* (2016). Presencia (+), ausencia (-); solitarios (sol), mr (múltiples radiales), agrupados (agrp); simple (S), escalariiforme (E), paratraqueal escaso (esc), vasicéntrico (vsc).

Especie	<i>Laurinoxylon americana</i> (Tipo 6)	<i>L. diluviale</i>	<i>L. perfectum</i>	<i>L. compressum</i>	<i>L. aff. diluviale</i>	<i>L. chalatenangensis</i>
Anillos de crecimiento	-	+	+	+	+	+
Porosidad	Difusa	Difusa	Difusa	Anular	Difusa	Difusa a semi-anular
Agrupamiento de vasos	sol (60%), mr 2-4 y agrp.	sol (75%), mr de 2-4 y agrp	sol (35%), mr 2-4	>sol, mr 2-3	sol (29%), mr de 2-4	sol, mr 2-4 (6) y agrp
Diámetro tangencial del vaso (μm)	140 (76-200)	44-154	100 (75-140)	70-150	40-110	140 (20-260)
Vasos por mm²	6-14	9-33	10-15		20-100	7 (5-12)
Placa de perforación	S y E	S y E (6-12 barras)	S	S	S y E (6-12 barras)	S y E
PI (tamaño μm)	med-grd (6.5-14.5)	med-grd (7-15)	grd (10-15)		ch-med	grd (9-12.5)
Parénquima axial	vsc	esc, vsc	esc y a	esc, vsc	esc?, vsc	esc y vsc
Seriación de los radios	1-3	1-5	1-3	1-3	1-4	1-4
Fibras septadas	+	Probablemente	+	-	Probablemente	+

Tabla 5. Comparación entre las especies de *Laurinoxylon* Tipo 1. Elaborado a partir de Mantzouka *et al.* (2016) y Jud & Dunham (2017). Presencia (+), ausencia (-); solitarios (sol), mr (múltiples radiales), agrupados (agrp); simple (S), escalariforme (E), paratraqueal escaso (esc), vasicéntrico (vsc).

Especie	<i>Laurinoxylon scalariforme</i> (Morfo. 5)	<i>L. czechense</i>	<i>L. elongatum</i>	<i>L. intermedium</i>	<i>L. litseoides</i>	<i>L. microtracheale</i>	<i>L. oligocenicum</i>	<i>L. namsangense</i>	<i>L. mueller-stolli</i>
Autor	Vásquez-Loranca, 2018	Prakash <i>et al.</i> 1971	Jud & Dunham, 2017	Huard, 1967	Süss & Mädél 1958	Süss & Mädél 1958	Prakash <i>et al.</i> , 1974	Lakhanpal <i>et al.</i> , 1981	Süss & Mädél, 1958
Anillos de crecimiento	+	+	-	+ / -	+	+	+	-	+/-
Porosidad	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
Agrupación de vasos	sol (64%), mr de 2-6 y Agrp	sol y mr de 2-3	sol (69%) y mr de 2-3	sol (48%) y mr de 2-5	sol, mr de 2-6 y agrp	sol y mr de 2-6	sol y mr de 2-4	sol y mr de 2-5	sol y mr de 2-3
Diámetro tangencial vaso (μm)	140 (90-220)	50-150	103-188	(70-130)	70 (30-125)	45 (35-60)	(70-190)	75-300	?
Vasos por mm²	6-9	15-25	5.6-7.2	15-27	35	35	10-14	8-10	?
Placa de perforación	8-10	S y E (10-15 barras)	S y E (4-6 barras)	E (10-20 barras)	S	S	S	?	0/?
PI (μm)	med-grd (8-11)	med-grd (8-12)	med-grd (6-10)		ch-med (5-7.5)		med-grd (8-10)		
Parénquima axial	esc-vsc	esc-vsc	esc	Marginal y bandas	esc-vsc	vsc	esc-vsc-conf	esc	esc
Seriación de los radios	2-3	1-3	1-3	1-5	1-4	1-5	1-3	1-3	1-3
Fibras septadas	+	+	+	-	+	+	+	+	+

Morfotipo 4: Figura V, 1-9.

Género: *Mezilaurinoxylon* Wheeler & Manchester, 2002.

Especie: *Mezilaurinoxylon miocenica* sp. nov. Vásquez-Loranca

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la edad de la localidad de origen, Mioceno.

Holotipo: Asl18

Material adicional: Csl.

Localidad: cerro "El Dragón", Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estratigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2.

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Diagnosis. Porosidad difusa, anillos de crecimiento indistinguibles; vasos mayormente solitarios y en múltiples radiales de 2-3, ocasionalmente de 4-6; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, chicas, ovaladas a poligonales; punteaduras vaso-radio con bordes reducidos, de diferente forma, pero de tamaño similar a las punteaduras intervasculares; parénquima axial vasicéntrico; radios heterocelulares, con cuerpo de células procumbentes y una hilera de células marginales cuadradas a erectas, 1-3 seriados; idioblastos asociados al parénquima radial, axial y entre fibras.

Descripción. **Anillos de crecimiento** indistinguibles o ausentes. **Porosidad** difusa. **Vasos** solitarios en 58%, múltiples radiales de 2-3 en 37%, de 4-6 en 3% y agrupados en 2%; frecuencia de 4-17 vasos/ mm². En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con diámetro tangencial de 154.2 (105.3-216.2) μm y longitud de 626.2 (276.3-887.3) μm . **Placa de perforación** simple. **Punteaduras intervasculares** alternas, ovaladas y chicas, con diámetro de 6.2 (3.9-9.6) μm . **Punteaduras vaso-radio** ovaladas a poligonales, con bordes reducidos a aparentemente simples, similares en tamaño a las punteaduras intervasculares, *clase a* de Richter y con diámetro de 6.4 (3.7-7.5) μm . **Tíldes** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 6.4 (3.5-9.3) μm de grosor y con diámetro de lumen de 16.9 (8.2-26.9) μm . **Parénquima axial** en cadenas de 3-4 células y parénquima axial paratraqueal vasicéntrico. **Radios** heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células marginales cuadradas a erectas, 2-3 seriados, ancho de 49.6 (32.6-65.7) μm y altura de 450.7 (247.2-772.1) μm , frecuencia de 2-4 radios por mm lineal. **Células secretoras** presentes en parénquima radial, parénquima axial y entre las fibras.

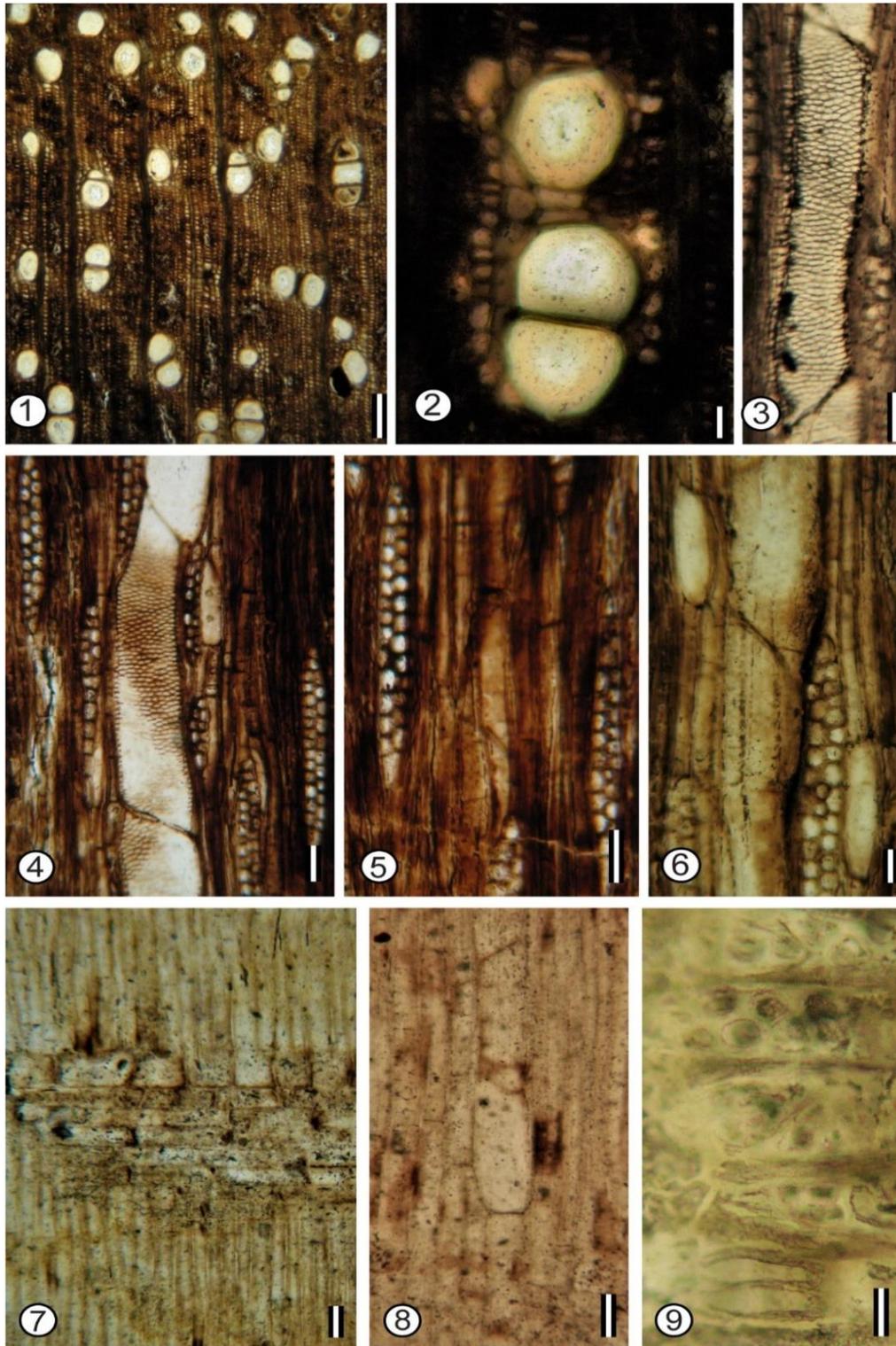


Figura V. *Mezilaurinoxylon miocenica*: 1. Porosidad difusa (Escala 300µm). 2. Vasos en múltiples radiales rodeados de parénquima vasicéntrica (Escala 50µm). 3. Punteaduras intervasculares (Escala 40µm). 4. Vista general tangencial (Escala 100µm). 5. Radios biseriados y fibras septadas (Escala 100µm). 6. Idioblastos entre fibras (Escala 50µm). 7. Radio heterocelular (Escala 50µm). 8. Idioblasto asociado al parénquima axial (Escala 40µm). 9. Punteaduras vaso-radio (Escala 10µm).

Morfotipo 5: Figura VI, 1-9.

Especie: *Mezilaurinoxylon americana* sp. nov. Vásquez-Loranca

Etimología: El epíteto específico hace referencia al continente al que pertenece.

Holotipo: Dsl18

Localidad: cerro “El Dragón”, Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estratigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Dliagnosis. Porosidad difusa, anillos de crecimiento distinguibles; vasos mayormente solitarios y en múltiples radiales de 2-3; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas; punteaduras vaso-radio con bordes reducidos; parénquima axial vasicéntrico; radios homocelulares de células procumbentes y heterocelulares con cuerpo de células procumbentes y 1-2 hileras de células marginales cuadradas a erectas, 2-3 seriados; idioblastos asociados al parénquima radial y entre fibras.

Descripción. **Anillos de crecimiento** indistinguibles o ausentes. **Porosidad** difusa. **Vasos** solitarios en 77% y múltiples radiales de 2 en 23%; frecuencia de 3-6 vasos/mm². En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con diámetro tangencial de 142.5 (70.1-261.7) μm y longitud de 649.6 (383.7-955) μm . **Placa de perforación** simple. **Punteaduras intervasculares** alternas, de medianas a grandes, con diámetro de 12.5 (10-15) μm . **Punteaduras vaso-radio** ovaladas, con bordes reducidos a aparentemente simples, *clase b* de Richter y con diámetro de 10.2 (9.8-11.9) μm . **Tílices** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 6.9 (5-9.6) μm de grosor y con diámetro de lumen de 13.3 (6.8-22.2) μm . **Parénquima axial** paratraqueal vasicéntrico. **Radios** homocelulares de células procumbentes y heterocelulares de células procumbentes con 1-2 hileras de células marginales cuadradas a erectas, 2-3 seriados, ancho de 50.7 (32.2-68.6) μm y altura de 461.1 (296-825.5) μm , frecuencia de 2-4 radios por mm lineal. **Células secretoras** presentes en parénquima radial y entre las fibras.

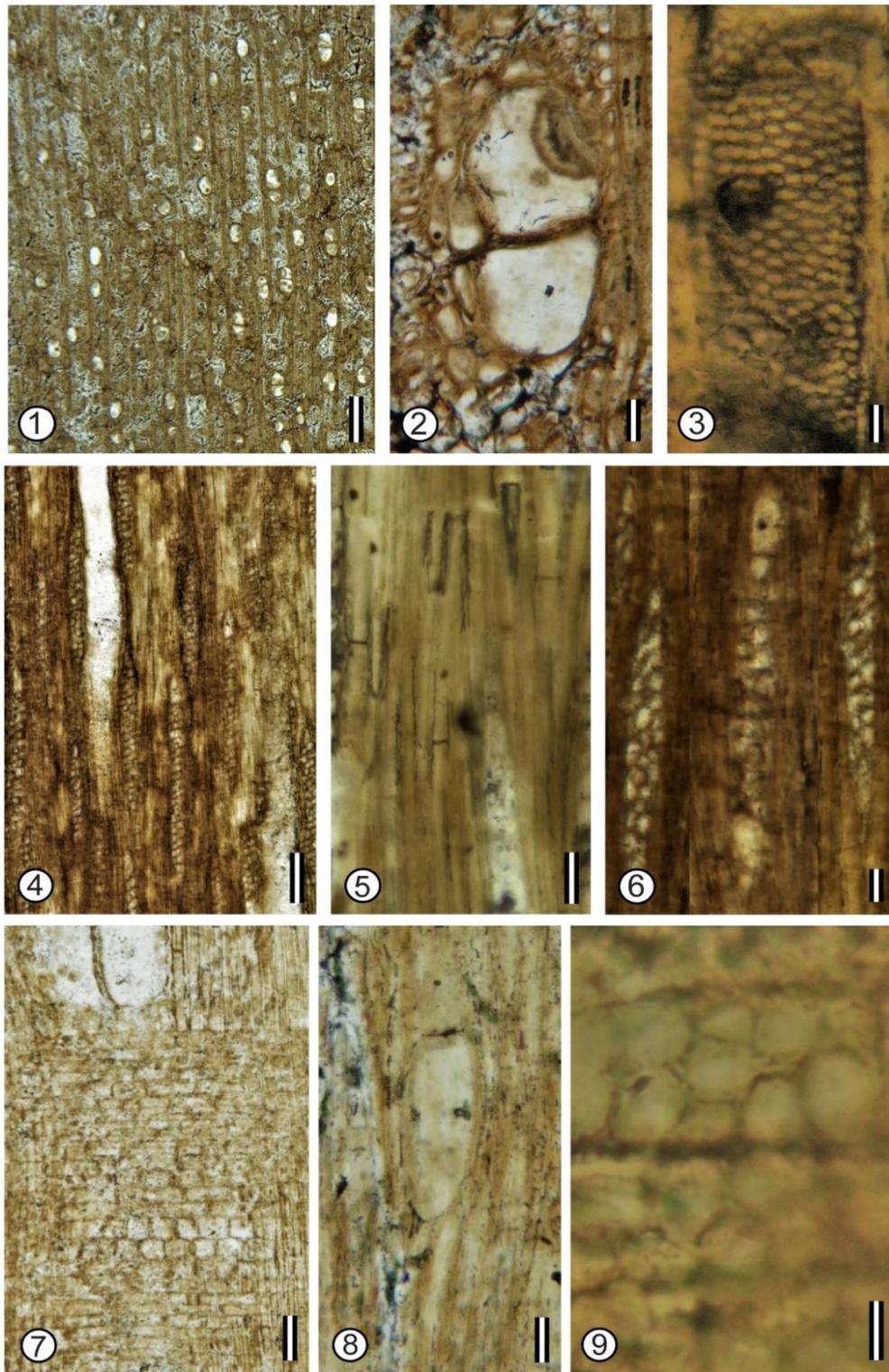


Figura VI. *Mezilaurinoxylon americana*: 1. Porosidad difusa (Escala 500µm). 2. Vasos rodeados de parénquima vasicéntrico (Escala 50µm). 3. Punteaduras intervasculares (Escala 25µm). 4. Vista general tangencial (Escala 400µm). 5. Fibras septadas (Escala 50µm). 6. Radios bi y triseriados con Idioblastos asociados (Escala 50µm). 7. Radio heterocelular (Escala 100µm). 8. Idioblasto entre fibras (Escala 25µm). 9. Punteaduras vaso-radio (Escala 10µm).

Morfotipo 6: Figura VII, 1-10.

Especie: *Mezilaurinoxylon oleiferum* sp. nov. Vásquez-Loranca

Etimología: El epíteto específico hace referencia a las células secretoras que presenta.

Holotipo: Es118

Localidad: cerro “El Dragón”, Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estratigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Diagnosis. Porosidad difusa, anillos de crecimiento indistinguibles; vasos mayormente solitarios y en múltiples radiales de 2-3; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, medianas, ovaladas a poligonales; punteaduras vaso-radio con bordes reducidos, de tamaño similar a las punteaduras intervasculares; parénquima axial vasicéntrico; radios heterocelulares, con cuerpo de células procumbentes y una hilera de células marginales cuadradas a erectas, 1-2 seriados; idioblastos asociados al parénquima radial y entre fibras.

Descripción. **Anillos de crecimiento** indistinguibles o ausentes. **Porosidad** difusa. **Vasos** solitarios en 53%, múltiples radiales de 2 en 36% y de 3 en 11%; frecuencia de 6-13 vasos/mm². En sección transversal los elementos de vaso son de circulares a ovalados, con diámetro tangencial de 147.5 (91.7-199.6) μm y longitud de 625.8 (339.3-1060) μm . **Placa de perforación** simple. **Punteaduras intervasculares** alternas, ovaladas y medianas, con diámetro de 9.1 (6.2-14.9) μm . **Punteaduras vaso-radio** redondeadas, con bordes reducidos a aparentemente simples, *clase b* de Richter y con diámetro de 7.4 (5.6-9.6) μm . **Tíldes** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 5.1 (2.9-9.2) μm de grosor y con diámetro de lumen de 17.9 (8.5-27) μm . **Parénquima axial** paratraqueal vasicéntrico. **Radios** heterocelulares de células procumbentes con una hilera de células marginales cuadradas a erectas, biseriados y ocasionalmente uniseriados, ancho de 38.1 (30-57.9) μm y altura de 485.7 (167.9-731.4) μm , frecuencia de 2-5 radios por mm lineal. **Células secretoras** presentes en parénquima radial y entre las fibras.

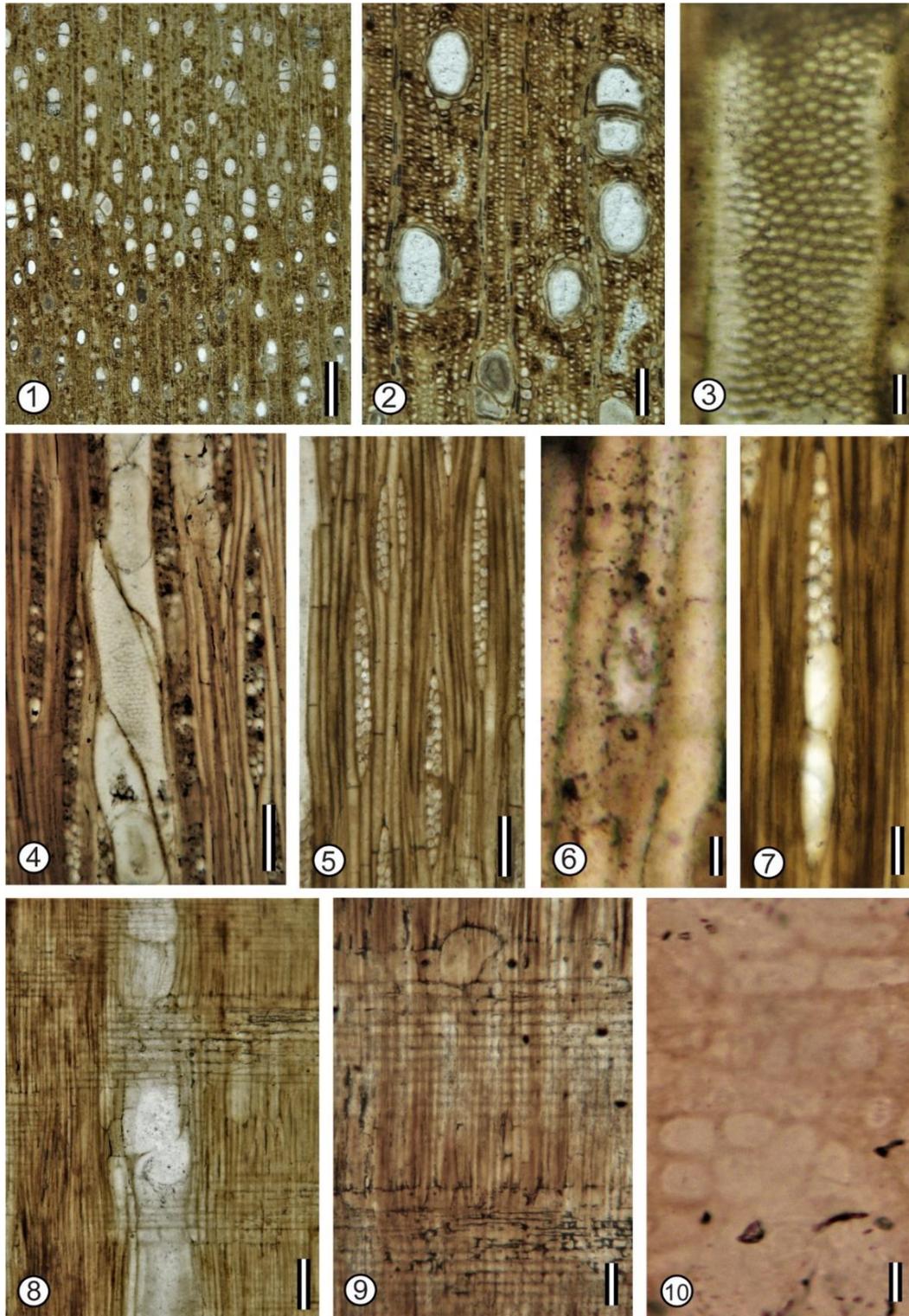


Figura VII. *Mezilaurinoxylon oleiferum*: 1. Porosidad difusa (Escala 1000µm). 2. Vasos en múltiples radiales rodeados de parénquima vasicéntrico (Escala 200µm). 3. Punteaduras intervasculares (Escala 20µm). 4. Vista general tangencial (Escala 100µm). 5. Radios biseriados y fibras septadas (Escala 100µm). 6. Idioblastos entre fibras (Escala 100µm). 7. Idioblastos asociados al radio (Escala 100µm). 8. Vista general radial (Escala 200µm). 9. Radios heterocelulares e idioblasto asociado (Escala 100µm). 10. Punteaduras vaso-radio (Escala 10µm).

Comparación con maderas actuales: Los morfotipos 4, 5 y 6 poseen similitudes con géneros como *Aniba*, *Licaria*, *Mezilaurus*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea* y *Phoebe* compartiendo los caracteres de porosidad difusa, agrupamiento de los vasos, presencia de tílides, punteaduras intervasculares alternas, parénquima paratraqueal vasicéntrico, radios heterocelulares, 1-3 seriados y presencia de células secretoras (Tabla 2). Sin embargo, la mayoría de los integrantes de estos géneros tienen placas de perforación simples y escalariformes y aunque se conocen especies de estos con sólo placas de perforación simples, el patrón anatómico es similar para la mayoría de estos taxones. De la tabla comparativa se puede reconocer a *Mazilaurus* como el género más similar, pues además de compartir los caracteres anteriormente mencionados, presenta placas de perforación únicamente simples y parénquima paratraqueal escaso, al igual que los morfotipos 4, 5 y 6.

Los patrones anatómicos de cada morfotipo se compararon de manera individual con los disponibles en InsideWood para encontrar las especies más similares, ya que la comparación a nivel de género es muy general. Para el morfotipo 4 se ingresaron los caracteres de anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, punteaduras intervasculares alternas y chicas, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos a aparentemente simples, fibras septadas, parénquima paratraqueal vasicéntrico y axial en cadenas de 3-4 células, radios 1-3 seriados, heterocelulares de células procumbentes y una fila de células cuadradas/erectas y células secretoras en parénquima radial, axial y entre las fibras. Los taxones actuales que presentan estos caracteres son *Dicypellium caryophyllatum*, *Endiandra* spp. y *Ocotea diospyrifolia*. Sin embargo, tras comparar el morfotipo 4 con cada uno de estos taxones, se encontraron diferencias. Con respecto a *D. caryophyllatum*, el tamaño de las punteaduras intervasculares y el tipo de punteaduras vaso-radio no se pudieron determinar si coincidían o no, ya que en la descripción disponible en InsideWood no se mencionan específicamente y no se encontró información disponible al respecto para la especie, ni para el género. En comparación con *Endiandra* spp. no coincide en cuanto a que miembros de este género pueden presentar anillos de crecimiento, placas de perforación escalariformes junto con simples, el tamaño de las punteaduras intervasculares es variable desde chicas hasta grandes, se pueden observar

punteaduras vaso-radio alargadas verticalmente o tipo escalariforme, la presencia de fibras no septadas en conjunto con septadas; el parénquima paratraqueal variable (vasicéntrico, aliforme y confluyente); radios que van desde 1-10 seriados y cuerpos de sílice presentes. Si bien el morfotipo 4 se traslapa en algunos de los caracteres que se observan en miembros del género *Endiandra*, en otros difiere y no se encontró una especie de este que coincida en su totalidad con el conjunto de caracteres que el morfotipo 4 exhibe. Respecto a *O. diospyrifolia*, difiere en la presencia de anillos de crecimiento, el tamaño de las punteaduras intervasculares que van de chicas a grandes, las punteaduras vaso-radio son grandes, el parénquima axial y la presencia de cristales prismáticos, caracteres que no se observaron en la anatomía del morfotipo 4.

Debido a que tanto *Endiandra* spp. como *O. diospyrifolia* son anatómicamente variables, resulta difícil determinar con certeza la relación del morfotipo 4 con uno u otro, dado que los caracteres se traslapan entre sí. Sin embargo, se puede reconocer la similitud de su patrón anatómico con ambos.

Respecto a los morfotipos 5 y 6, ambos presentan punteaduras vaso-radio *clase b* de acuerdo con la clasificación de Richter (1981a), caracter que, al tener valor taxonómico, permite reconocer los taxones más similares a éstos. Dentro de Lauraceae las especies que presentan punteaduras vaso-radio *clase b* son *Beilshmiedia costaricensis*, *Cinnamomum burmanni*, *C. japonicum*, *C. parthenoxylon*, *Hypodaphnis zenkeri*, *Litsea sessilis*, *Ocotea bullata*, *Persea borbonia* y *Umbellularia californica* (InsideWood, 2018). Sin embargo, *B. costaricensis*, *C. burmanni*, *C. japonicum*, *H. zenkeri* y *P. borbonia* no presentan fibras septadas y *L. sessilis* tiene placas de perforación simples y escalariformes; ambos caracteres son incongruentes con los morfotipos 5 y 6, ya que poseen fibras septadas y placas de perforación únicamente simples. En comparación con *U. californica*, ambos morfotipos difieren en que la primera tiene anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa a semianular, punteaduras intervasculares de chicas a medianas, engrosamientos helicoidales en los elementos de vaso y células secretoras asociadas únicamente al parénquima radial. *Cinnamomun parthenoxylon* y *Ocotea bullata* son las más similares a los morfotipos 5 y 6 pues comparten los caracteres de anillos de crecimiento ausentes,

porosidad difusa, proporción de los vasos de entre 5-20 vasos por mm², punteaduras intervasculares alternas de medianas a grandes, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos a aparentemente simples, fibras septadas, parénquima axial vasicéntrico y radios 1-3 seriados. Sin embargo, los morfotipos 5 y 6 poseen idioblastos asociados al parénquima radial y entre las fibras, mientras que en *O. bullata* sólo están en el parénquima radial. Por otro lado, *C. parthenoxylon* difiere del morfotipo 5 porque tiene únicamente radios heterocelulares.

Aunque se reconoce que hay gran parecido anatómico entre los morfotipos 5 y 6 con *O. bullata* y *C. parthenoxylon*, no se pueden asignar a alguna de estas debido a que difieren en algunos de sus caracteres y porque comparar únicamente el patrón anatómico de la madera no es suficiente para determinar si realmente pertenece, o no, a alguna de ellas.

Curiosamente en ninguna de las comparaciones de los morfotipos con las maderas de InsideWood aparecen como resultado especies de *Mezilaurus*, esto se debe a que dentro de la base sólo hay seis especies de este género, de las cuáles una cuenta con la descripción de caracteres, mientras que de las demás aparecen sólo unas pocas imágenes, por lo que hay poco material disponible para su comparación.

Comparación maderas fósiles: dentro de Lauraceae los géneros fósiles más afines a las maderas de los morfotipos 4, 5 y 6 son *Laurinoxylon*, *Mezilaurinoxylon* y *Richteroxylon* (Tabla 3). Sin embargo, no se decidió incluirlos dentro de *Laurinoxylon* ya que en este taxón fósil no se encuentra la combinación de radios heterocelulares y homocelulares (Estrada-Ruiz, 2010), característica que se encuentra en los morfotipos 5 y 6, además la mayoría de las especies de *Laurinoxylon* presentan placas de perforación escalariformes. Con *Richteroxylon* las maderas fósiles comparten varios caracteres: porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales cortos, punteaduras intervasculares alternas, pequeñas a medianas; parénquima paratraqueal escaso a vasicéntrico; radios 1-3 seriados y células secretoras asociadas a los radios (Franco *et al.*, 2015), pero difieren porque *Richteroxylon* tiene fibras predominantemente no septadas y placas de perforación ocasionalmente escalariformes.

Por otro lado, se observa una relación anatómica más estrecha entre los morfotipos 4, 5 y 6 con *Mezilaurinoxylon*, ya que comparten los siguientes caracteres diagnósticos: porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, fibras todas septadas, parénquima axial paratraqueal escaso a vasicéntrico. Además, comparten radios heterocelulares, usualmente con una fila de células marginales cuadradas/erectas y células secretoras en el margen de los radios (Wheeler & Manchester, 2002). Por lo tanto, se decidió reconocer a los morfotipos 4, 5 y 6 como especies dentro de *Mezilaurinoxylon*, género que fue designado para maderas que muestran un conjunto de caracteres similar al del género existente *Mezilaurus* (Wheeler & Manchester, 2002).

Del género *Mezilaurinoxylon* sólo se conoce una especie, *M. eiporosum*, para el Eoceno de Oregón, EUA (Wheeler & Manchester, 2002). Esta especie se comparó con los morfotipos 4, 5 y 6 (Tabla 6), observando que los caracteres que comparten son: porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, placas de perforación simples, fibras todas septadas y células secretoras asociadas al parénquima radial. Sin embargo, las maderas fósiles del Salvador difieren de *M. eiporosum* en que no muestran anillos de crecimiento, en la densidad de los vasos, en el tamaño de las punteaduras intervasculares y de las vaso-radio, en el arreglo del parénquima axial y en la composición y seriación de los vasos; por lo que no se asignaron a esta especie fósil.

Si bien los morfotipos 4, 5 y 6 exhiben un patrón anatómico muy similar entre sí, difieren en caracteres con importancia taxonómica como son las punteaduras intervasculares y las punteaduras vaso-radio (Richter, 1987 en Wheeler & Manchester, 2002; Franco *et al.*, 2015), así como en la densidad de los vasos, composición de los radios y la ubicación de las células secretoras, por lo que se prefirió asignarlas como especies distintas. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que estas diferencias se deban a otros aspectos, e.g. a que correspondan a partes distintas de la planta (tronco, rama, raíz, etc.), a la variación dentro de la misma especie o a factores ambientales.

Por otro lado, se observó similitud de *Mezilaurinoxylon miocenica* (morfotipo 4) con la madera aquí descrita como *Argapaloxyton salvadorensis* (morfotipo 1), ya que ambas tienen punteaduras vaso-radio *clase a*, porosidad difusa, punteaduras intervasculares alternas, placas de perforación únicamente simples, fibras septadas, radios heterocelulares, parénquima paratraqueal vasicéntrico y presencia de células secretoras. Sin embargo, *M. miocenica* no tiene traqueidas vasicéntricas ni punteaduras vaso-radio opuestas, además que sus células secretoras se encuentran asociadas al parénquima radial, al parénquima axial y entre las fibras. Debido a estas diferencias se reconocieron como especies distintas.

Tabla 4. Comparación entre taxones de *Mezilaurinoxylon*. Presencia (+), ausencia (-); solitarios (sol), mr (múltiples radiales), agrupados (agrp); vasicéntrico (vsc); heterocelulares (He), homocelulares (Ho); parénquima radial (PR), parénquima axial (PA), entre fibras (F).

Especie	<i>Mezilaurinoxylon miocénica</i>	<i>M. americana</i>	<i>M. oleiferum</i>	<i>M. eiporosum</i>
Autor	Vásquez-Loranca, 2018	Vásquez-Loranca, 2018	Vásquez-Loranca, 2018	Wheeler & Manchester, 2002
Anillos de crecimiento	-	-	-	+/-
Porosidad	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
Agrupamiento de los vasos	sol (58%), mr 2-3(-6) y agrp.	sol (77%), mr de 2	sol (53%), mr 2-3	sol y mr de 3 (4)
Diámetro de los vasos (µm)	154.2 (105.3-216.2)	142.5 (70.1-261.7)	147.5 (91.7-199.6)	84 (14)-125 (30)
Frecuencia de vasos(mm²)	4-17	3-6	6-13	16-38
Placa de perforación	Simple	Simple	Simple	Simple
Punteaduras intervasculares	alternas, 4-10	alternas, 10-15	alternas, 6-15	alternas, >10 m
Punteaduras vaso-radio	<i>Clase a</i> de Richter	<i>Clase b</i> de Richter	<i>Clase b</i> de Richter	<i>Clase c</i> de Richter
Fibras	septadas, de pared delgada	septadas, de pared delgada	septadas, de pared delgada	septadas, de pared delgadas a gruesas
Parénquima axial	vsc	vsc	vsc	Paratraqueal escaso
Radios (composición y seriación)	He, 2-3	He y Ho, 2-3	He, 1-2	He, 1-4(-5)
Células secretoras	PR, PA y F	PR y F	PR y F	PR

Orden: Fagales Engler

Familia: cf. Fagaceae Dumortier

Morfotipo 7. Vásquez-Loranca, 2017. Figura VIII, 1-9.

Especie: *Insertae sedis*

Muestra: Hsl18

Localidad: cerro “El Dragón”, Concepción Quezaltepeque, El Salvador.

Horizonte estratigráfico: Formación Chalatenango, Miembro ch2.

Edad: Mioceno

Depositario: Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Descripción. **Anillos de crecimiento** presentes. **Porosidad** semi-anular a difusa. **Vasos** solitarios en 92% y ocasionalmente en múltiples radiales de 2-3, frecuencia de 2-7 vasos/mm². En sección transversal los elementos de vaso son ovalados, con dos tamaños diámetro, los menores de 117.1 (34.6-141.9) μm y los mayores de 191.5 (114.5-266.6) μm y con longitud de 451.2 (335.3-700) μm . **Placa de perforación** simple. **Punteaduras intervasculares** alternas, ovaladas y con diámetro de 13.27 (10-17.5) μm . **Punteaduras vaso-radio** no observadas. **Tíldes** presentes. **Fibras** septadas con paredes delgadas de 4.6 (2.6-8.1) μm de grosor y con diámetro de lumen de 16.4 (10.4-22.3) μm . **Parénquima axial** apotraqueal difuso y paratraqueal vasicéntrico incompleto. **Radios** con tendencia a ser agregados, homocelulares de células procumbentes a ligeramente heterocelulares, 2-4 seriados, ancho de 97.6 (78.2-122.3) μm y altura de 327.1 (197.1-434.7) μm , frecuencia de 4-8 radios por mm lineal.

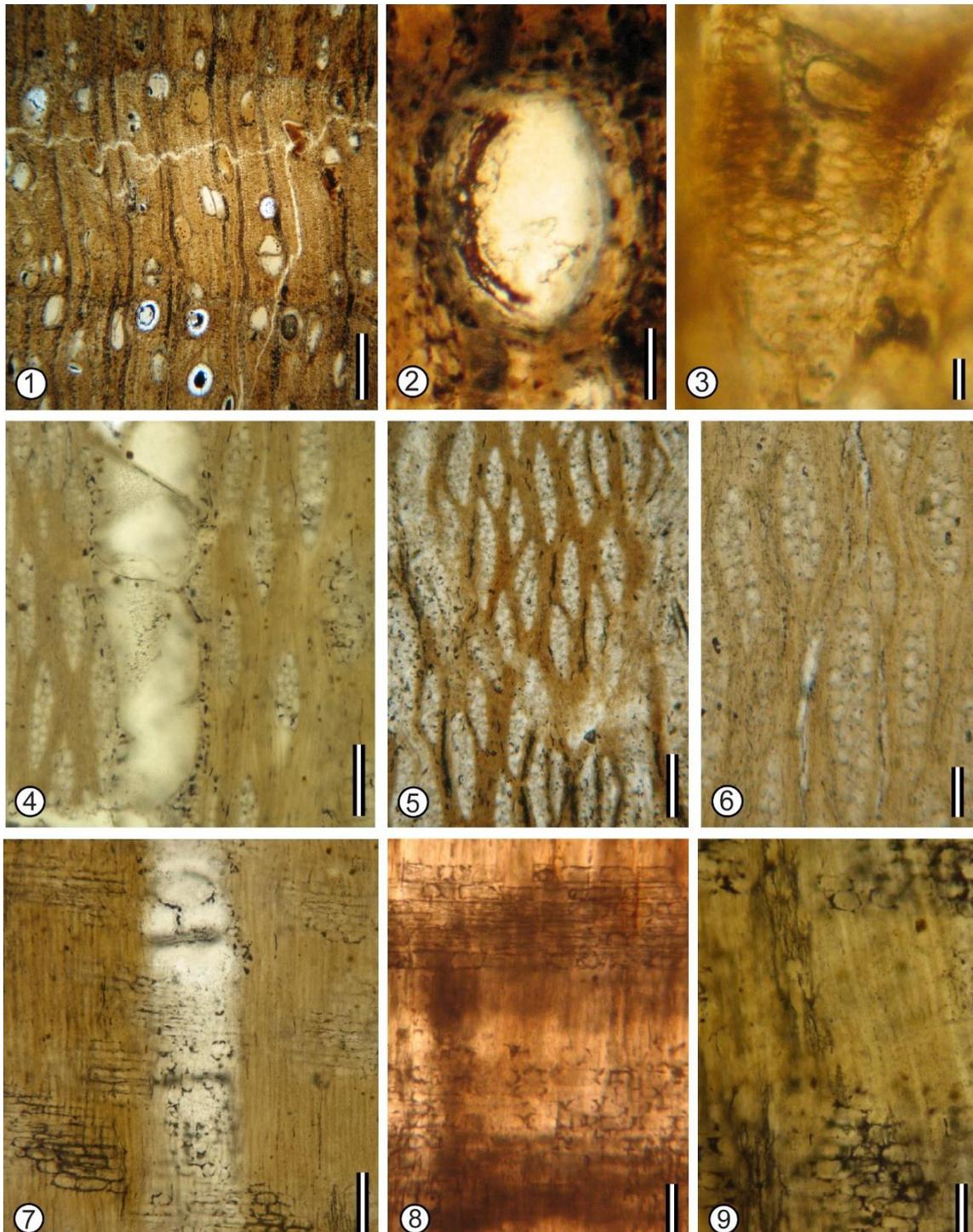


Figura VII. Morfotipo 7: 1. Porosidad difusa a semi-anular (Escala 500 μ m). 2. Vasos solitario con parénquima vasicéntrico (Escala 100 μ m). 3. Punteaduras intervasculares (Escala 20 μ m). 4. Vista general tangencial (Escala 200 μ m). 5. Radios con tendencia a agregarse (Escala 200 μ m). 6. Radios bi y triseriados (Escala 100 μ m). 7. Vista general radial (Escala 200 μ m). 8. Radios homocelulares (Escala 100 μ m). 9. Parénquima axial (Escala 100 μ m).

Comparación con maderas actuales: Al ingresar en InsideWood el conjunto de caracteres de vasos exclusivamente solitarios (90% o más), parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico y radios homocelulares de células procumbentes y/o con una fila de células marginales a cuadradas arroja como mayoría a miembros de la familia Myrtaceae (10 resultados) y las familias Apocynaceae, Casuarinaceae, Combretaceae, Dipterocarpaceae y Trigoniaceae con un elemento coincidente.

La madera fósil asignada como morfotipo 7 comparte con la familia Myrtaceae los caracteres de porosidad difusa a raramente semi-anular, vasos predominantemente solitarios, punteaduras intervasculares alternas, fibras generalmente no septadas, parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal escaso a vasicéntrico, radios mayormente de 1-3 seriados y radios débilmente heterocelulares a casi homocelulares (Van Vliet & Baas, 1984). Sin embargo, una de las características de la familia es la presencia de traqueidas vasicéntricas las cuales no se observaron en el ejemplar.

Por otro lado, el morfotipo 7 presenta radios agregados o tendencia a ellos. Este carácter es de importancia taxonómica ya que permite restringir la identificación de este morfotipo a unos cuantos taxones. Los radios agregados ocurren comúnmente en las familias Betulaceae, Fagaceae y Casuarinaceae; pero también se tienen reportados en Ericaceae, Platanaceae, Rosaceae, dos géneros de Euphorbiaceae, *Necepsia* y *Pseudoagrostistachy*; y un género de Lauraceae, *Cryptocarya* (Carlquist, 1988).

De estas, las familias más similares al morfotipo 7 son Fagaceae y Casuarinaceae, pues comparten caracteres diagnósticos como son la presencia de vasos solitarios, placas de perforación exclusivamente simples y parénquima difuso (Wheeler, 1987). A partir de las características anatómicas de la madera es posible separar a ambas familias. Por un lado, Casuarinaceae presenta punteaduras intervasculares pequeñas, punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares, diámetro medio de los elementos de vaso menor a 150 μm ., algún tipo de parénquima paratraqueal y en algunas especies placas de perforación escalariformes (Metcalfe & Chalk, 1950; Moseley, 1948 en Wheeler, 1987); mientras que Fagaceae presenta punteaduras intervasculares de medianas a grandes, punteaduras vaso-

radio diferentes a las intervasculares, diámetro medio de los elementos de vaso mayor a 150 μm . y parénquima difuso y placas de perforación escalariformes en sólo algunos géneros (Wheeler, 1987).

Desafortunadamente, por la mala preservación de la madera fósil, resultó difícil observar las punteaduras intervasculares e imposible observar las punteaduras vaso-radio. No obstante, el morfotipo 7 es más similar a la familia Fagaceae, pues comparte los caracteres de punteaduras intervasculares de medianas a grandes, el diámetro promedio mayor a 150 μm de los elementos de vaso (161 μm), parénquima de tipo difuso y ausencia de placas de perforación escalariformes. Así mismo, la madera de los miembros de la familia Fagaceae se caracteriza por tener anillos de crecimiento distinguibles y no distinguibles, porosidad anular, semi-anular y difusa; traqueidas vasicéntricas, parénquima axial difuso y difuso en agregados (Sharma *et al.*, 2017), caracteres que están presentes en esta madera fósil de El Salvador, salvo la presencia de traqueidas vasicéntricas que no fueron observadas y el parénquima axial difuso en agregados, que aunque son caracteres comunes en la familia Fagaceae, también pueden estar ausentes.

La comparación con plantas actuales sugiere una relación anatómica con Myrtaceae y Fagaceae, aunque ambas tienen traqueidas vasicéntricas, caracter ausente en el morfotipo 7. El carácter de punteaduras vaso-radio podría haber permitido una determinación taxonómica más precisa, mas no se contaba con dicho caracter. Sin embargo, la presencia de radios agregados en la madera fósil de El Salvador la hace más cercana anatómicamente a Fagaceae, especialmente a *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Notholithocarpus* y *Quercus*.

Comparación con maderas fósiles: Se ha observado que la combinación de caracteres como son la porosidad difusa, arreglo radial de los vasos, placas de perforación simples, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio con bordes reducidos, la ausencia de engrosamientos helicoidales, radios uni- y biseriados compuestos de células procumbentes o con una hilera marginal de células cuadradas o erectas y la ausencia de células oleíferas o mucilaginosas es recurrente en muchas maderas fósiles de las familias Combretaceae, Fagaceae y Myrtaceae (InsideWood, 2004 en adelante; Wheeler, 2011 en

Huang *et al.*, 2018). Si bien, el morfotipo 7 coincide con estas familias en los caracteres de placa de perforación, punteaduras intervasculares y composición de los radios, difiere en el resto, ya sea por la ausencia de alguno de ellos o porque su mala preservación no permite observarlos.

Al ingresar a InsideWood la combinación de caracteres radios agregados y porosidad semianular, la familia Fagaceae, aparece con pocas coincidencias entre las maderas actuales. Sin embargo, en cuanto a los resultados de maderas fósiles, todas las coincidencias son referidas a esta familia.

Se analizaron las maderas fósiles obtenidas en InsideWood con el morfotipo 7 y se encontró similitud en los caracteres de vasos principalmente solitarios, punteaduras intervasculares alternas, parénquima paratraqueal escaso y apotraqueal difuso y la presencia de radios homocelulares. Sin embargo, también se observaron importantes diferencias en cuanto a los caracteres de porosidad, densidad de los elementos de vaso, el tipo de placa de perforación, la presencia de radios uniseriados y la presencia de traqueidas vasicéntricas, por lo que no se estableció una relación cercana con alguno de ellos.

Los caracteres que presenta el morfotipo 7 sugieren que durante el Mioceno de El Salvador creció, a parte de las lauráceas, plantas leñosas posiblemente afines a Fagaceae. Por el momento no es posible precisar la determinación taxonómica de este morfotipo hasta nivel de especie, ya que se requiere de la observación de las punteaduras vaso-radio, las cuales seguramente ayudarán a tomar decisiones que faciliten la decisión taxonómica.

DISCUSIÓN

Gracias al conocimiento que se obtiene de las maderas fósiles es posible reconocer la importancia de su estudio. Éstas brindan información acerca de la biodiversidad que existió en el pasado (Poole, Richter & Francis, 2000), revelando parcialmente la paleoflora de un determinado lugar y algunas de sus características biológicas. Su hallazgo resulta relevante para comprender o complementar aspectos ecológicos, biogeográficos y filogenéticos de

las plantas (Franco, 2012). Además, la información que aportan permite robustecer las hipótesis sobre el desarrollo del bioma y reconstruir la historia de la vida en la Tierra.

La información obtenida de las maderas fósiles no sólo se basa en su descripción detallada, sino que está respaldada por una minuciosa comparación con taxones fósiles y actuales. Gracias a este procedimiento es posible elaborar hipótesis fuertemente sustentadas, tanto de su identificación taxonómica, como del ambiente en el que habitaron e incluso ser utilizadas en la calibración de edades en análisis filogenéticos (Wheeler *et al.*, 2017). Así mismo, pueden ayudar a determinar los cambios en la vegetación y el clima y brindar información para entender la evolución y especialización del xilema secundario a través del tiempo geológico (Poole, Richter & Francis, 2000).

Para asegurar el valor sistemático de las maderas fósiles, el trabajo de una muestra debe considerar diversos aspectos, entre ellos que la anatomía es variable dependiendo de la parte del árbol de dónde provenga la muestra o si ésta corresponde a madera juvenil o madura. También se debe tomar en cuenta el hecho de que existen caracteres que son influenciados por la edad y por el crecimiento de la planta, así como por factores ambientales (Wheeler & Manchester, 2002). Al tratarse de muestras fósiles, algunos de estos aspectos pueden ser desconocidos o de difícil determinación, lo que requiere de un esfuerzo extra al analizar los caracteres para generar inferencias confiables. En este contexto hay que resaltar que este trabajo taxonómico implica responsabilidad y cuidado al asignar una muestra a determinado taxón, pues esto conlleva implicaciones sistemáticas, estratigráficas y biogeográficas (Wheeler *et al.*, 2017) que podrían modificar el enfoque y conclusiones de un estudio de manera significativa.

En lo que respecta a este trabajo, se reconocieron seis maderas relacionadas a la familia Lauraceae y una con afinidad a la familia Fagaceae. Este resultado fue inesperado ya que al contar con diez muestras de maderas fósiles se planteó la posibilidad de encontrar diversidad de plantas leñosas, las cuales pudieran pertenecer a diferentes familias.

Resulta difícil especular si la alta aparición de lauráceas en esta zona sea el reflejo de su abundancia en el pasado o que se deba a su alta probabilidad de preservarse en el registro

fósil. Una hipótesis sería que, en El Salvador, durante el Mioceno, las plantas que dominaban la vegetación de la zona eran lauráceas y que, además, su madera poseía ciertas características que favorecieron su fosilización. Sin embargo, es importante reconocer que no eran las únicas que constituyeron la vegetación del área pues, aunque no se identificó a nivel de especie una de las maderas fósiles, no se encuentra relacionada a Lauraceae. También se debe tomar en cuenta que existen plantas que por sus características anatómicas son difíciles de preservarse en el registro fósil, o simplemente que el muestreo de los troncos no haya sido significativo para mostrar toda la diversidad. No obstante, se reconoce que las lauráceas ya estaban presentes en El Salvador al menos desde el Mioceno y que fueron un elemento arbóreo importante en este ecosistema, más no el único.

El análisis comparativo de los caracteres anatómicos de las maderas fósiles de este trabajo resalta claramente la presencia de Lauraceae en el Mioceno de El Salvador y, considerando el registro fósil, puede asegurarse que los miembros de la familia ya estaban bien distribuidos en bajas latitudes de Norteamérica y Sudamérica durante esta época (Gregory *et al.*, 2009; Little *et al.*, 2009 en Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016).

A pesar de que, desde un punto de vista geológico, todavía no se sabe cómo se formó Centroamérica, ni tampoco acerca de la historia y biología de su vegetación, se han propuesto algunas hipótesis basadas principalmente en el registro fósil (Jud & Dunham, 2017). Los fósiles de plantas vasculares utilizados para fortalecer las distintas hipótesis sobre el origen y la alta biodiversidad en esta región se basan en su mayoría en reportes palinológicos (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016), por lo que es necesario incrementar el estudio de macrofósiles para comprender mejor la diversidad florística que, además de contribuir a la riqueza de la zona, generarán o refutarán hipótesis paleoclimáticas del lugar (Jud & Dunham, 2017).

Las reconstrucciones paleogeográficas muestran que Centroamérica ha estado cerca del Ecuador desde su aparición en el Eoceno (Iturralde-Vinent, 2006, Buchs *et al.*, 2011, Farris *et al.*, 2011; Ramírez *et al.*, 2016 en Jud & Dunham, 2017), así mismo se ha reconocido que desde al menos el Eoceno, y hasta el Pleistoceno, existía un arco insular entre América del

Norte y del Sur (Jud & Duham, 2017), en donde todas las islas que lo conformaban pudieron haber fungido como un puente entre el norte y el sur (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016), actuando como un corredor para las especies de ambos lados. Debido a la distancia que había entre las islas y de éstas al continente, la ampliación de la distribución de la vegetación a Centroamérica, de acuerdo con evidencia paleobotánica, se cree que se dio por dispersión a larga distancia, principalmente desde América del Sur y en menor medida desde América del Norte y de Asia (Jud & Dunham, 2017).

La geología y los fósiles sugieren que a principios del Mioceno gran parte de Panamá correspondía con una península en el norte de Sudamérica, donde predominaba la flora con plantas tropicales sudamericanas (Jud & Dunham, 2017). Mientras que El Salvador, al formar parte del bloque Chortis, se movía paralelamente a la costa oeste de México, desplazándose hacia el sur y con ello expandiendo la distribución de la flora continental hacia Centroamérica (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2016). Este panorama geológico/geográfico promueve el intercambio de las floras de América, la norte y la sur, dando como resultado la vegetación de Centroamérica donde se mezclan elementos florísticos de ambas zonas.

Poco se sabe de las plantas fósiles del Mioceno de El Salvador, ya que su estudio formal es relativamente reciente. Para la zona de estudio se conoce sólo una madera, que ha sido incluida en Lauraceae (Cevallos-Ferriz *et al.* 2016), lo cual es coincidente con lo encontrado en este trabajo donde se identifican otras seis maderas relacionadas con esta familia; siendo cinco de ellas distintas entre sí y una muy similar a la madera descrita por Cevallos-Ferriz y colaboradores (2016).

La edad propuesta para la diferenciación de la familia Lauraceae es de aproximadamente 174 ± 32 Ma (Chanderbali *et al.*, 2001), aunque otros autores sugieren estimaciones más recientes, de alrededor de 135.3 Ma y 61 Ma (Stevens, 2001). Este intervalo de edad es relativamente amplio y sólo las dos últimas fechas corresponden con rocas en el que las angiospermas ya están claramente documentadas, así que la presencia de la familia en rocas anteriores aún es discutida y no por todos aceptada. No obstante, se sabe a partir del registro fósil que en el Cretácico superior ya existían patrones anatómicos de maderas y

hojas similares a los de Lauraceae, mientras que para el Mioceno la familia ya estaba bien diferenciada y ampliamente distribuida en gran parte del mundo (Gregory *et al.*, 2009). Prueba de ello son las maderas fósiles cuyo registro incluye países como México, Alemania, Libia, EUA, Grecia, India, Japón, Países Bajos, Francia, Chile, El Salvador, Panamá y República de Camerún (Tabla 1). Esto sugiere fuertemente que las lauráceas representaban elementos importantes y diversos en los ecosistemas de distintas partes del mundo, principalmente de la zona pantropical. Esta predilección histórica de distribución dentro de esta zona continúa en la actualidad, pues sus centros de diversidad se encuentran en América del Sur y la región Indo-Malasia, creciendo principalmente en zonas tropicales y subtropicales y en menor medida en zonas templadas (Ramos *et al.*, 2015).

Actualmente, miembros de Lauraceae son componentes importantes de los bosques tropicales de todo el mundo, principalmente en bosques tropicales perennifolios y en bosques mesófilos de montaña, donde se observa su mayor diversidad (Lorea-Hernández, 2002). Sin embargo, también se encuentran asociadas a otros diferentes tipos de vegetación, como selvas, bosques de coníferas, bosques de pino o pino-encino, pastizales o manglares (Lorea-Hernández, 2002).

En Centroamérica la familia aparece en bosques tropicales, presentándose en México como elementos característicos de los bosques nublados (Ortiz-Rodríguez *et al.*, 2018) y en El Salvador como un componente importante de la selva tropical, pese a la alteración de sus ecosistemas debido al establecimiento de zonas de cultivo. Aquí se encuentran especies de los géneros *Beilschmiedia*, *Cinnamomun*, *Litsea*, *Nectandra*, *Ocotea* y *Persea*, los cuáles son afines con las maderas fósiles de Lauraceae de este trabajo (Tabla 2).

Esta preferencia de las lauráceas por distintos tipos de vegetación, dificulta el hecho de poder establecer, a partir de las diez maderas fósiles estudiadas, cómo fue realmente el escenario para El Salvador durante el Mioceno, pues también es necesario considerar los aspectos paleoambientales, paleogeográficos, paleoclimáticos y geológicos. Sin embargo, es posible realizar ciertas inferencias a partir de ellas y de los caracteres anatómicos que exhiben.

Muchas características de la madera varían predeciblemente con el clima y estas relaciones son estables a través del tiempo (Jud & Dunham, 2017), por lo que a partir de los fósiles estudiados se pueden inferir ciertos aspectos paleoclimáticos. Dos métodos, no mutuamente excluyentes, se pueden usar para generar una hipótesis sobre el ambiente en el que se desarrolló la comunidad de la que formaron parte las maderas estudiadas. Una es mediante la comparación con los hábitats en los que se desarrollan los taxones actuales afines; la otra es a partir del análisis de algunos caracteres de la madera, como son el número de vasos por mm², la longitud y el diámetro de vasos, el porcentaje de vasos agrupados, el tipo de porosidad, el tipo de placa de perforación y la proporción de parénquima axial, ya que son caracteres que están fuertemente influenciados por el ambiente (Ramos *et al.*, 2015).

En este trabajo se realizan algunas observaciones siguiendo las propuestas de diferentes autores como Jud & Duham; Worbes y Takahashi & Suzuki, respecto a la relación que ellos encontraron al comparar los caracteres anatómicos de maderas actuales y el ambiente en el que crecen. Sin embargo, éstas se presentan como un acercamiento preliminar, pues se considera que para conclusiones más certeras respecto al paleoambiente del que provienen las maderas estudiadas de El Salvador, es necesario realizar otro tipo de análisis ecológico en el que se incluya una muestra significativa.

En algunas de las maderas fósiles de este trabajo se observan anillos de crecimiento. Este carácter se ha relacionado con algún tipo de estacionalidad, pero observaciones recientes sugieren que resulta difícil de interpretar, pues pueden ser el resultado tanto de factores ambientales periódicos, como la precipitación o la duración de la estación seca, o estar relacionados con la longitud del tallo (Worbes, 2002). Por otro lado, se ha observado que la ausencia de anillos de crecimiento es más común en maderas cretácicas (Takahashi & Suzuki, 2003). No obstante, en las maderas de El Salvador son minoría los ejemplares que lo presentan y son maderas relativamente recientes, por lo que proponer hipótesis ambientales utilizando sólo este carácter carecería de sustento, así que es mejor analizarlo junto con otros caracteres.

La porosidad de la madera resultó ser un carácter constante ya que casi todas presentan porosidad difusa, a excepción de una que varía de difusa a semi-anular. Este patrón anatómico es común en especies tropicales en las que no existe una estacionalidad marcada, por lo que no se desarrolla una diferencia significativa entre el diámetro de los poros de la madera temprana y la tardía. Aunado a la porosidad difusa, los anillos de crecimiento generalmente ausentes o indistinguibles sugieren estacionalidad mínima y disponibilidad de agua continua (Jud & Dunham, 2017).

Por otro lado, se ha observado que independientemente del tipo de vegetación, bioma, latitud o altitud en el que se desarrollan las plantas, existe en la madera una relación entre el tamaño del elemento de vaso y la disponibilidad de agua del ambiente, esto es, en ambientes tropicales húmedos el tamaño de los elementos de vaso es mayor que en ambiente secos (Zheng & Martínez-Cabrera, 2013). Además, si la humedad se mantiene durante todo el año, los árboles tropicales tienden a presentar una amplia gama de diámetros en los elementos de vaso, incluyendo varios mayores a $200\mu\text{m}$ (Worbes, 2002; Wheeler *et al.*, 2007; Fichtler & Worbes, 2012; Jud & Dunham, 20017). En las maderas fósiles de El Salvador se observó que en promedio el diámetro de los vasos corresponde a los tamaños más grandes, pues los diámetros promedio están entre $100\text{-}200\mu\text{m}$, no obstante, se observaron diámetros desde 70 hasta $267\mu\text{m}$. Extrapolándolo a las observaciones de los autores Zheng & Martínez-Cabrera (2013) y Jud & Duham (2017) se puede decir que la disponibilidad de agua del ambiente en el que crecieron estas plantas era alta, haciendo alusión a un ambiente cuya humedad era constante y quizá con poca estacionalidad.

Otras características presentes en las maderas fósiles estudiadas que podrían hacer referencia a una buena disponibilidad de agua, ya que están vinculadas a la conducción de ésta, son las placas de perforación simples, vasos anchos y baja frecuencia de estos (Jud & Dunham, 2017). La mayoría de las maderas estudiadas tienen placas de perforación simples y ocasionalmente tipo escalariforme (sólo en los morfotipos 2 y 3); vasos grandes cuyos diámetros en promedio van de $129\text{-}191\mu\text{m}$; y bajas frecuencias de vasos que en promedio van de $2\text{-}17$ vasos por mm^2 . No obstante, se debe considerar que, aunque el diámetro y la

frecuencia de los vasos son características funcionales importantes, varían de acuerdo a la edad cambial y a su distancia con respecto a la médula, siendo la madera juvenil la que generalmente tiene vasos más estrechos y más abundantes (Wheeler *et al.*, 2017). Así que el tamaño que se observó en los vasos de las muestras puede ser tanto resultado de factores propios del desarrollo de la planta como de la disponibilidad de agua del lugar.

Entre los árboles de los trópicos se ha observado que en los hábitats más húmedos las maderas tienden a tener menor área ocupada por parénquima axial que los árboles de zonas más secas. Esta relación es inversa para el área transversal ocupada por fibras (Fichtler y Worbes, 2012). Las maderas de El Salvador presentan poco parénquima axial y mayor área de fibras y, aunque no se realizaron mediciones exactas sobre la proporción, ésta es claramente distinta, así que esta característica también apoyaría la hipótesis de que hayan crecido en condiciones húmedas.

Proponer, a partir de algunos caracteres de las maderas fósiles, un ambiente con buena disponibilidad de agua como el sitio en el cual se desarrollaron estas plantas de El Salvador, concuerda con la observación de que la diversidad de lauráceas es mayor en comunidades con buena disponibilidad de agua (Lorea, 2002), mientras que es rara o menor en zonas con una estación seca pronunciada (van der Werff, 2002), por lo que se considera como un recurso necesario para su establecimiento y desarrollo (Lorea, 2002).

Esta hipótesis preliminar sobre el ambiente en el que se desarrolló la paleocomunidad analizada durante el Mioceno de El Salvador, específicamente en la zona que actualmente corresponde al departamento de Chalatenango y/o zonas aledañas, sugiere que las condiciones permitieron que se estableciera un bosque tropical húmedo, con buena disponibilidad de agua durante todo el año, donde las lauráceas constituyeron un componente típico de la vegetación, seguramente en conjunción con otros elementos florísticos. Sin embargo, para determinar con mayor especificidad y certeza el tipo de vegetación que existió, es necesario realizar un trabajo taxonómico más amplio que incluya otras maderas fósiles del lugar, ya que aumentar el tamaño de muestra no sólo ayudará a incrementar la diversidad y a definir relaciones taxonómicas dentro de la paleocomunidad,

sino que permitirá evaluar si las lauráceas son realmente dominantes en esta localidad, reforzando o refutando la idea de la paleovegetación. Aunado a esto, es necesario conocer más sobre la geología de la zona para comprender el efecto que tienen factores como la posición geográfica, la orografía, la actividad tectónica, las corrientes marinas, entre otros, sobre las plantas, su crecimiento y distribución.

CONCLUSIONES

Este trabajo representa una contribución al conocimiento sobre la paleodiversidad de El Salvador y constituye la continuación del trabajo paleobotánico de la zona comenzado recientemente por Cevallos-Ferriz *et al.* (2016). Con la finalidad de conocer más acerca de las comunidades vegetales que se desarrollaron en esta región geográfica y, a partir de ello, inferir aspectos paleoambientales que permitan ir construyendo el escenario que mostraba El Salvador particularmente durante el Mioceno; lo cual también servirá para esclarecer las hipótesis que se tienen acerca de la conformación geológica y geográfica de Centroamérica.

Como aportación de este trabajo se reconocen siete taxones fósiles que tienen relación anatómica con Lauraceae y tentativamente otro relacionado a la familia Fagaceae. El análisis comparativo de sus caracteres anatómicos y las afinidades taxonómicas revela como primer acercamiento la presencia de una vegetación tropical con disponibilidad de agua constante. Sin embargo, es necesario un trabajo más completo, que incluya un tamaño de muestra mayor y pruebas estadísticas. No obstante, éste puede ser un punto de partida para continuar con el trabajo paleobotánico dentro de esta localidad y aprovechar todo el conocimiento que proveen las maderas fósiles.

REFERENCIAS

- Argueta A., Martínez J. & Burgos E. 2008. Identificación de zonas potenciales de recarga acuífera subterránea del Municipio de la Palma, Chalatenango. (Tesis de Doctorado). Universidad de El Salvador.
- Bailey I. 1924. The problem of identifying the wood of Cretaceous and later dicotyledons: *Paraphyllanthoxylon arizonense*. *Annals of Botany*. 38: 439-451.
- Barefoot, A. & Hankins F. 1982. Identification of modern and Tertiary woods. Science Publications, Oxford. 120pp.
- Boura, A. & De Franceschi D. 2007. Is porous wood structure exclusive of deciduous trees?. *Palevol*. 6: 385-391.
- Brezinová, D. & Süss H. 1988. En: Franco M. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituazingó (Plioceno-Pleistoceno). Cuenca del Río Paraná, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 14: 307-324.
- Callado, C. & Costa C. 1997. Wood anatomy of some *Anaueria* and *Beilschmiedia* species (Lauraceae). *IAWA Journal*. 18: 247-259.
- Carlquist S. 1988. Comparative Wood anatomy; systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag, Berlín. 436pp.
- Castañeda-Posadas C., Calvillo-Canadell L. & Cevallos-Ferriz S. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, México. *Review of Paleobotany and Palynology*. 156: 494-506.
- Cevallos-Ferriz S., Ceren G. & Flores L. 2016. *Laurinoxylon chalatanangensis* sp. nov. from the Miocene Chalatenango. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 233: 186-192.
- Drinnan A., Crane P., Friis E. & Pedersen K. 1990. Lauraceous flowers from Potomac group (Mid-Cretaceous) of Eastern North America. *Botanical Gazette*. 151: 370-384.

- Dupéron J., Dupéron-Laudoueneix M., Sakala J. & De Franceschi D. 2008. *Ulminium diluviale* Unger: historique de la découverte et nouvelle étude. *Annales de Paléontologie*. 94: 1-12.
- Dupéron-Laudoueneix, M & Dupéron J. 2005. Bois fossiles de Lauraceae: nouvelle découverte au Cameroun, inventaire et discussion. *Annales de Paléontologie*. 91: 127-151.
- Estrada-Ruiz E., Martínez-Cabrera H. & Cevallos-Ferriz S. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation, Coahuila, México. *American Journal of Botany*. 97: 1179-1194.
- Franco M. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituazingó (Plioceno-Pleistoceno). Cuenca del Río Paraná, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 14: 307-324.
- Franco M., Brea M., Passeggi E., & Martín L. 2015. The first record of Lauraceae fossil woods from the Cretaceous Puerto. *Cretaceous Research*. 56: 388-398.
- Gottwald H. 1992. Hölzer aus marinen Sanden des oberen Eozän von Helmstedt (Niedersachsen). *Palaeontographica*. 225B: 27-103.
- Gregory M., Poole I. & Wheeler E. 2009. Fossil dicot Wood names, an annotated list with full bibliography. *IAWA Journal Supplement*. 6: 220pp.
- Herendeen P. 1991. Lauraceous wood from the mid-Cretaceous Potomac group of eastern North America: *Paraphyllanthoxylon marylandense* sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 69: 277-290.
- Huang L., Jin J., Quan C. & Oskolski A. 2018. Mummified fossil woods of Fagaceae from the upper Oligocene of Guangxi, South China. *Journal of Asian Earth Sciences*. 152: 39-51.
- IAWA Committe. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*. 10: 219-332.

- Jud, N. & Dunham J. 2017. Fossil woods from the Cenozoic of Panama (Azuer Peninsula) reveal an ancient neotropical rainforest. *IAWA Journal*. 38: 366-411.
- Koutecký, V. & Sakala J. 2015. New fossil woods from the Paleogene of Doupovské hory and české středohorí. (Bohemian Massif, Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae*. 71: 377-398.
- Kubitzki K., Rohwer J. & Bittrich V. 1993. The Families and Genera of Vascular Plants: Flowering Plants-Dicotyledons, Vol. II. Springer-Verlag, Berlín. 653pp.
- Lauer W. 1954. Las formas de la vegetación de El Salvador. *Comunicaciones, Instituto Tropical de Investigaciones Científicas*. 3: 41-45.
- Leisman G. 1986. *Cryptocaryoxylon gippslandicum* gen. et sp. nov., from the Tertiary of eastern Victoria. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 10: 225-234.
- León W. 2000. Anatomía del leño de 17 especies del género *Ocotea* Aublet. *Pittieria*. 1: 53-65.
- León W. 2001. Anatomía de la madera de 15 especies del género *Ocotea* Aublet. (Lauraceae). *Acta Botánica Venezuelica*. 21: 13-36.
- León W. 2002. Anatomía xilemática caulinar de 14 especies de la Familia Lauraceae. *Revista Forestal Venezolana*. 46: 15-25.
- León, W. & Espinoza N. 2000. Estudio anatómico del leño de ocho especies del género *Aniba* Aublet. (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana*. 44: 37-46.
- León, W. & Espinoza N. 2000. Estudio anatómico del leño de siete especies del género *Beilschmiedia* Nees. (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana*. 44: 47-56.
- León, W. & Espinoza N. 2001. Estudio anatómico del leño de 18 especies del género *Nectandra* Rol. ex Rottb. (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana*. 45: 33-44.
- Lorea-Hernández F. 2002. La familia Lauraceae en el sur de México: Diversidad, distribución y estado de conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 71: 59-70.

- Lorea-Hernández, F. & Jiménez-Pérez N. 2010. LAURACEAE Juss. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 82: 1-14.
- Lotshert W. 1955. La vegetación de El Salvador. *Comunicaciones, Instituto Tropical de Investigaciones Científicas*. 4: 65-79.
- Mantzouka D., Karakitsios V, Sakala J & Wheeler E. 2016. Using idioblasts to group *laurinoxylon* species: case study from the oligo-miocene of europe. *IAWA Journal*. 37: 459-488.
- Mata R. & Puiguriguer M. 2000. El Salvador, el “pais de las hamacas”. Los riesgos geologicos: el ejemplo de los grandes deslizamientos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. 8: 261-269
- Medina-Lima A. 2009. Evaluación de la disponibilidad hídrica de la subcuenca La Quebradona, cuenca alta del Río Lempa. (Tesis de Maestría). Facultad de Ciencias Agronómicas. Universidad de El Salvador.
- Metcalf C. 1987. Anatomy of the dicotyledons. Magnoliales, Illiciales and Laurales, Vol. III. 2° Ed. Clarendon Press, Oxford. 224pp.
- Metcalf, C. & Chalk C. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, Vol II. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. & Chalk L. 1989. Anatomy of the Dicotyledons, Vol II. 2° Ed. Science Publications, Oxford.
- Parra J. 2009. Anatomía del Leño e identificación de siete especies de Laurales en San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pittieria*. 33: 59-77.
- Patel R. 1987. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand. 16. Lauraceae. *New Zealand Journal of Botany*. 25: 477-488.
- Poole I., Richter H. & Francis J. 2000. Evidence for Gondwanan origins for *Sassafras* (Lauraceae)? late Cretaceous fossil wood of Antarctica. *IAWA Journal*. 21: 463-475.
- Ramos S., Brea M. & Kröhling D. 2012. Leños fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*. 49: 606-622.

- Ramos S., Brea M. & Kröling D. 2015. Primer registro de *Cryptocaryoxylon* Leisman., una Lauraceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 17: 59-70.
- Record, S. & Hess R. 1942. American timbers of the family Lauraceae. *Tropical Woods*. 69: 7-33
- Richter H. 1981a. En: Metcalfe C. 1987. Anatomy of the dicotyledons. Magnoliales, Illiciales and Laurales, Vol. III. 2° Ed. Clarendon Press, Oxford. 224pp.
- Richter H. 1981b. Wood and bark anatomy of Lauraceae. I. *Aniba* Aublet. *IAWA Journal Bulletin*. 2: 79-87.
- Richter H. 1985. Wood and bark anatomy of Lauraceae. II. *Licaria* Aublet. *IAWA Journal Bulletin*. 6: 187-199.
- Richter H. 1987. En: Castañeda-Posadas C, Calvillo-Canadell L & Cevallos-Ferriz S. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, México. *Review of Paleobotany and Palynology*. 156: 494-506.
- Rivas, J. & Rivas A. 2009. Identificación, caracterización y lineamientos para el manejo de zonas de recarga hídrica en el municipio de Dulce Nombre de María, Chalatenango. (Tesis de Doctorado). Universidad de El Salvador.
- Schmidt-Thomé M. 1975. The Geology in the San Salvador Area (El Salvador, Central America) a basis for City Development and Planning. *Geoloisches Jarbuch, Reihe B: Regionale Geologie Ausland*. 13: 207-225.
- Sharma M., Shylla W. & Sharma C. 2017. Wood anatomy of some members of family Fagaceae from North-East India. En: K Pandey, V Ramakantha, S Chauhan & A Arun (ed.), Wood is good. Current trends and future prospects in wood utilization: 83-92. Springer, Singapore.
- Stern W. 1954. Comparative wood anatomy of xylem and phylogeny of Lauraceae. *Tropical Woods*. 100: 1-73.

- Takahashi, K. & Suzuki M. 2003. Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *IAWA Journal*. 24: 269-309.
- Van der Werff H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and Southern Mexico. *Missouri Botanical Garden*. 89: 429-451.
- Van der Werff, H. & Richter H. 1996. Toward an improved classification of Lauraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 83: 409-418.
- Van Vliet, G. & Baas P. 1984. Wood Anatomy and Classification of the Myrtales. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 71: 783-800.
- Wheeler, E. & Dillhoff T. 2009. The middle Miocene wood flora of Vantage, Washington, USA. *IAWA Journal Supplement*. 7: 101pp.
- Wheeler, E. & Manchester S. 2002. Woods of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA. *IAWA Journal Supplement*. 3: 1-188.
- Wheeler E., Srivastava R., Manchester S. & Baas P. 2017. Surprisingly modern Latest Cretaceous-earliest Paleocene woods of India. *IAWA Journal*. 38: 456-542.
- Worbes M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – A brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologi*. 20: 217–231.

Páginas Web

- Climate-Data.Org. 2017. *Clima: Chalatenango*. Consultado el 12 junio de 2018. Disponible en: <https://es.climate-data.org/location/46817/>
- InsideWood. 2004-en adelante. *The InsideWood Database*. Consultado durante 2018. Disponible en: <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN). 2018. *Geología de El Salvador*. Consultado el 26 enero de 2018. Disponible en: <http://www.marn.gob.sv/geologia-de-el-salvador/>
- Stevens P. 2001. *Angiosperm Phylogeny Website*, Versión 14. Consultado el 06 de marzo de 2018. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>