



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE CONÍFERAS DE LA
FORMACIÓN SAN CARLOS, CHIHUAHUA Y LA FORMACIÓN
OLMOS, COAHUILA DEL CRETÁCICO SUPERIOR DEL NORTE
DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRÍA EN BIOCIENCIAS

PRESENTA

BIÓL. IMELDA PERLA GARCÍA HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS

DR. EMILIO ESTRADA-RUIZ



Ciudad de México, diciembre 2018

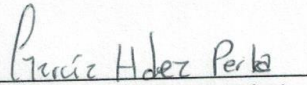


INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSTGRADO E
INVESTIGACION

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de México, el día 29 del mes de octubre del año 2018, el que suscribe **Imelda Perla García Hernández** alumno del Programa de **Maestría en Biociencias** con número de registro **B160025**, adscrito a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del **Dr. Emilio Estrada Ruiz** y cede los derechos del trabajo intitulado "**Diversidad taxonómica de coníferas de la Formación San Carlos, Chihuahua y la Formación Olmos, Coahuila del Cretácico Superior del norte de México**", al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **ipgarciah@hotmail.com**, **estradar@ipn.mx**. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


Imelda Perla García Hernández


Dr. Emilio Estrada Ruiz
Director de tesis

DEDICATORIA

A mis padres

Mauricia y Pedro

A mis sobrinos

Sofía, Daniela y Emiliano

NOTHING PREPARED ME FOR YOUR SMILE

LIGHTING THE DARKNESS OF MY SOUL

INNOCENCE IN YOUR ARMS

DAVID BOWIE

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo de investigación se realizó bajo la dirección del Dr. Emilio Estrada Ruiz, en el Departamento de Zoología, Laboratorio de Ecología, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional. Se agradece el apoyo económico otorgado al Dr. Emilio Estrada Ruiz a través de los proyectos: CONACYT 240241 y SIP-IPN 20170872 y 20180026.

Al Programa para el Desarrollo Profesional Docente, para el Tipo Superior (PRODEP), por el apoyo económico otorgado para estudios de posgrado de alta calidad.

Parte de estos resultados fueron presentados en el IV Coloquio de Arqueología, Paleontología y Antropología del Noreste de México, que se llevó a cabo en octubre del 2016.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por todo su amor y apoyo incondicional, por ser una guía y un ejemplo a seguir. Con todo el amor de mi vida.

A mis hermanos y sobrinos por su apoyo y aliento a lo largo de mi carrera académica y profesional.

A mis sobrinos Sofía, Daniela y Emiliano por formar parte de mi vida, con todo mi amor para mis pequeños.

A mis amigas Abigail, Ana Laura y Ana Luisa por toda su confianza y paciencia a lo largo de todos estos años de amistad.

Al Dr. Emilio Estrada-Ruíz por todo su apoyo y asesoría en la continuación de este proyecto, y en mi vida académica y profesional.

A las doctoras Luz María Mateo Cid y Oris Julissa Rodríguez Reyes, y a los doctores Héctor Omar Mejía y Carlos Fabián Vargas Mendoza por su orientación y apoyo profesional para que este trabajo se enriqueciera con sus valiosos comentarios.

A mis compañeras de maestría las biólogas Diana Karen Pérez Lara, Judith Tamar Martínez Jiménez, Naylet Centeno por sus consejos y apoyo.

Un agradecimiento especial para los propietarios de EcoMuseo de Sitio Paleontológico Rancho Don Chuy, Don Alvarado Gutiérrez y su esposa Laura Martínez, así como a su hijo Abraham Gutiérrez y familia. Gracias por su tiempo y apoyo al ayudarnos a recolectar gran parte del material para este estudio.

A Ernesto Carrillo Contreras por su gran ayuda prestada en todo momento para la recolección de las maderas fósiles siendo una persona amante de los fósiles, y por su hospitalidad en nuestra estancia en Chihuahua, muchas gracias.

Al Sr. Héctor Porras Múzquiz, Director del Museo de Múzquiz A.C., por la ayuda prestada en la recolecta de material fósil en los ranchos Santa Elena y Atascoso, en el municipio de Melchor Múzquiz.

A Ruth Zúñiga e Ing. José Cuauhtémoc González Galván miembros de PASAC y de la Unión Mexicana de Productores de Carbón, A.C., por apoyarnos en todo momento en la recolecta de material fósil; además de un agradecimiento especial al M.V.Z. Oscar Luis Fuentes Yáñez, Presidente de la Unión Mexicana de Productores de Carbón, A.C.

Al Técnico Enoch Ortíz por su valiosa ayuda y asesoría en el procesamiento de las muestras.

ÍNDICE

Índice de figuras	i
Índice de tablas	iv
Resumen	v
Abstract	iv
1. Introducción	1
1.1 Características generales de las coníferas	1
1.2 Características anatómicas de la madera de coníferas	2
1.2.1 Problemática en la identificación de madera fósil de coníferas	6
1.3 Evolución de las coníferas	8
1.4 Preservación de la madera fósil	10
1.4.1 Permineralización	11
1.5 Escenario geográfico y climático del Cretácico Superior	12
2. Antecedentes	16
3. Justificación	19
4. Hipótesis	19
5. Objetivos	20
6. Área de estudio	21
6.1 Formación Olmos, Coahuila	21
6.2 Formación San Carlos, Chihuahua	23
7. Material y Método	24
7.1 Recolección de ejemplares	24
7.2 Procesamiento de las muestras	28
7.2.1 Técnica de la lámina delgada	28
7.3 Caracteres de identificación	31
7.4 Análisis estadístico	37
7.4.1 Estadística descriptiva	37
7.4.2 Estadística multivariada	37
7.4.2.1 Análisis de agrupamiento	37

7.4.2.2 Análisis de Componentes Principales	38
7.5 Determinación taxonómica	38
8. Resultados	39
8.1 Descripciones taxonómicas	41
<i>Agathoxylon</i> sp.	41
Maderas Cupressoide/ Podocarpoide	60
Cupressaceae	64
<i>Cupressinoxylon</i> sp.	76
<i>Cupressinoxylon</i> tipo I	79
<i>Cupressinoxylon</i> tipo II	83
<i>Cupressinoxylon</i> tipo III	87
<i>Taxodioxylon</i> sp.	102
8.2. Análisis estadísticos multivariados	118
9. Discusión	123
10. Conclusiones	136
11. Glosario	138
12. Bibliografía	141
13. Anexos	153

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Elementos anatómicos longitudinales y transversales en un cubo de madera de conífera.	4
Figura 2.	Tipos de anillos de crecimiento.	6
Figura 3.	Número de especies de diferentes grupos de plantas a través de las eras geológicas.	8
Figura 4.	Número de especies de diferentes grupos de plantas del Cretácico.	9
Figura 5.	Escala geológica del periodo Cretácico.	13
Figura 6.	Mapa paleogeográfico mostrando las localidades fosilíferas del Campaniano-Maastrichtiano y el mar epicontinental “Mar Interior del Oeste”.	14
Figura 7.	Distribución de muestras de géneros fósiles de coníferas identificados a nivel mundial.	16
Figura 8.	Ubicación geográfica del Municipio de Aldama, Chihuahua.	25
Figura 9.	Ubicación geográfica del Municipio de Múzquiz, Coahuila.	25
Figura 10.	Fragmento de madera permineralizada de conífera y ejemplar en posición <i>in situ</i> .	26
Figura 11.	Herramientas empleadas en la extracción del material fósil y resguardo de las muestras.	27
Figura 12.	Fragmento de madera permineralizada de conífera y evidencias paleontológicas.	27
Figura 13.	Cortes convencionales en una pieza de madera.	28
Figura 14.	Procedimiento de la técnica de la lámina delgada.	30
Figura 15.	Sentidos y caracteres cuantitativos en corte transversal de una traqueida.	36
Figura 16.	Microfotografías del género fósil <i>Agathoxylon</i> sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua.	43

Figura 17.	Microfotografías del ejemplar RDC-16 (xilotipo 1-madera Cupressoide/ Podocarpoide) de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México.	61
Figura 18.	Ejemplar ST-1 en posición <i>in situ</i> .	64
Figura 19.	Microfotografías de la corteza del ejemplar ST-1 (xilotipo 2-Cupressaceae) de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México.	67
Figura 20.	Microfotografías del xilema secundario del ejemplar ST-1 (xilotipo 2-Cupressaceae) de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México.	69
Figura 21.	Microfotografías del xilema secundario del ejemplar ST-6 (xilotipo 2-Cupressaceae) de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México.	71
Figura 22.	Elementos anatómicos de la corteza.	73
Figura 23.	Ejemplares hallados <i>in situ</i> , o donde se muestra evidencia que se encontraban en esta posición.	75
Figura 24.	Microfotografías de los ejemplares RA-1 y RSE-3 (<i>Cupressinoxylon</i> sp.) de la Fm. Olmos, Coahuila, México.	77
Figura 25.	Microfotografías del ejemplar ST-3 (<i>Cupressinoxylon</i> tipo I) de la Formación San Carlos, Chihuahua, México.	81
Figura 26.	Microfotografías de los ejemplares RDC-11, RSE-1 y RSE-8 (<i>Cupressinoxylon</i> tipo II) de la Formación San Carlos (Chihuahua) y la Formación Olmos (Coahuila), México.	85
Figura 27.	Microfotografías del ejemplar RDC-12 (<i>Cupressinoxylon</i> tipo III de la Formación San Carlos (Chihuahua) y la Formación Olmos (Coahuila), México.	89
Figura 28.	Microfotografías de los ejemplares RA-2 y RA-3 (<i>Taxodioxylon</i> sp.) de la Formación Olmos, Coahuila, México.	104
Figura 29.	Dendrograma del análisis de agrupamiento donde se muestran las relaciones jerárquicas de semejanza florística de las formaciones geológicas de la zona climática megatermal.	118
Figura 30.	Método de <i>Scree Plot</i> y <i>Broken Stick</i> .	119
Figura 31.	Diagrama de ordenación del Análisis de Componentes Principales.	120

Figura 32.	Gráfico del CP 1.	121
Figura 33.	Gráfico del CP 2.	122
Figura 34.	Zonas climáticas del Cretácico Inferior y Superior.	130

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Lista de caracteres anatómicos cualitativos.	33
Tabla 2.	Lista de caracteres anatómicos cuantitativos.	37
Tabla 3.	Comparación anatómica de <i>Agathoxylon</i> sp. con los géneros actuales <i>Agathis</i> y <i>Araucaria</i> .	50
Tabla 4.	Comparación anatómica de <i>Agathoxylon</i> sp. con géneros fósiles.	54
Tabla 5.	Comparación anatómica de <i>Cupressinoxylon</i> sp. con géneros actuales.	98
Tabla 6.	Comparación anatómica de <i>Cupressinoxylon</i> sp. con géneros fósiles.	101
Tabla 7.	Comparación anatómica de <i>Taxodioxylon</i> sp. con géneros actuales.	109
Tabla 8.	Comparación anatómica de <i>Taxodioxylon</i> sp. con géneros fósiles.	112
Tabla 9.	Resumen de los CP; eigenvalores y porcentaje de varianza.	114
Tabla 10.	Comparación de los xilotipos y géneros fósiles identificados en la Formación San Carlos, Chihuahua y la Formación Olmos, Coahuila.	116
Tabla 11.	Comparación de los caracteres cualitativos y cuantitativos de los géneros fósiles de la Formación San Carlos, Chihuahua y la Formación Olmos, Coahuila del Cretácico superior del norte de México.	119
Tabla 12.	Relación de la colección de maderas de coníferas del norte de México.	153
Tabla 13.	Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.	155
Tabla 14.	Géneros fósiles del centro-sur de EUA y norte de México.	161
Tabla 15.	Lista de caracteres anatómicos multiestado presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.	162
Tabla 16.	Matriz básica de datos.	164

RESUMEN

Las formaciones San Carlos, Chihuahua y Olmos, Coahuila en el norte de México pertenecientes al Cretácico Superior, albergan una amplia colección de maderas permineralizadas del grupo de las angiospermas y gimnospermas. Sin embargo, son todavía escasos los trabajos sobre coníferas fósiles a pesar de su ocurrencia en dichos sitios. En el presente estudio se describieron anatómicamente e identificaron taxonómicamente a los géneros fósiles *Cupressinoxylon* sp (Cupressaceae) presente tanto en la Formación (Fm) San Carlos y la Fm. Olmos, y *Taxodioxylon* sp. (Cupressaceae) presente en la Fm. Olmos. Asimismo, se amplió la descripción anatómica del género fósil *Agathoxylon* sp. que conto con más elementos para confirmar su inclusión en la familia Araucariaceae. Del material recolectado en los años 2016 y 2017, sólo se tuvo representación de la familia Cupressaceae, como lo demuestra el análisis de *Cluster* es el único elemento compartido en el total de formaciones incluidas en la zona megatermal del norte, centro.sur de EUA y norte de México. La presencia de las familias Araucariaceae y Cupressaceae en la colección de maderas del norte de México, supone que la similitud florística entre formaciones guarda cierta congruencia geográfica y a su vez es una extensión de la flora tropical mesotermal a la flora tropical megatermal, por lo que se interpreta que la mayoría de las plantas del Cretácico evolucionaron en un clima caracterizado por temperaturas de moderadas a altas con baja precipitación.

Palabras claves: Madera fósil, coníferas, Cretácico Superior, anatomía comparada.

ABSTRACT

San Carlos, Chihuahua and Olmos, Coahuila formations in northern Mexico (Upper Cretaceous), host a large collection of angiosperm and gymnosperm permineralized woods. However, not many works have been undertaken on fossil conifers despite their abundance in these sites. We report on the occurrence of the genera *Cupressinoxylon* sp (Cupressaceae) in both the San Carlos Formation and the Olmos Formation. and *Taxodioxylon* sp. (Cupressaceae), in the Olmos Formation. We also present a new report of *Agathoxylon* sp., with a complete description and justification to its assignment to the Araucariaceae family. Of the material collected in 2016 and 2017, only the Cupressaceae family was represented, as evidenced by the Cluster analysis, which is the only shared element in the total of formations included in the megathermal zone of the north, central.sur of the USA and North of Mexico. The occurrence of the families Araucariaceae and Cupressaceae suggest that the floristic similarity between these formations has somewhat a geographic congruence and at the same time, it is an extension of the mesothermal tropical flora to the megathermal tropical flora, confirming on the idea that the majority of the Cretaceous plants evolved in a climate characterized by moderate to high temperatures with low precipitation.

Keywords: Fossil wood, coniferous, Upper Cretaceous, comparative anatomy.

1. INTRODUCCIÓN

El análisis de los caracteres anatómicos de la madera fósil es una buena herramienta para el conocimiento de la biodiversidad, ambiente y clima del pasado (Poole, 2000). Así tenemos que, los bosques geológicamente antiguos proporcionan información útil para explicar las distribuciones actuales de plantas, la historia evolutiva de familias y géneros particulares, y la distribución y diversidad de plantas leñosas en el pasado (Wheeler y Baas, 1998).

La madera a través de la anatomía de sus caracteres nos puede proporcionar información de las condiciones climáticas de una determinada región. Además, la preservación de caracteres anatómicos permite la identificación de agrupamientos generales de árboles antiguos (Philippe *et al.*, 2003). Por lo que, las diferencias microscópicas de las estructuras que conforman a una planta pueden ser suficientemente constantes como para justificar su utilización en la identificación y descripción de fósiles vegetales (Hudson, 2006). Por ejemplo, la forma de las punteaduras en los campos de cruce y su disposición, son criterios necesarios para la identificación de maderas de coníferas extintas (Greguss, 1972; Wheeler y Lehman, 2005).

1.1. Características generales de las coníferas

Las coníferas son los componentes dominantes de diversos tipos de vegetación, destaca su abundancia en las regiones frías y templadas del Hemisferio Norte donde forman grandes masas forestales (Farjon, 2008). En la actualidad, existen aproximadamente unas 615 especies en 70 géneros aceptados; en México, se tienen 85 especies registradas entre las que destaca la diversidad del género *Pinus* con 43 especies aceptadas (Farjon, 2010). Las coníferas se caracterizan por ser árboles monopódicos (conformados por un solo eje central con ramas menores laterales) o arbustos. Pueden ser dioicos o monoicos con hojas simples, que pueden presentar formas de aguja, escama, linear, lanceolada, o a veces oblonga o falcada. Todas las coníferas presentan dos tipos de estróbilos: el microestróbilo

(cono masculino) de tamaño pequeño, que es donde se produce el polen, y el megaestróbil (cono femenino) de tamaño más grande, que es donde se produce la semilla. Estas estructuras son de los caracteres morfológicos más útiles en la identificación de géneros y especies (Gernandt y Pérez, 2014). Actualmente se encuentran distribuidas en todo el mundo con excepción de la Antártica. En América del Norte y México se encuentran representantes de las familias Cupressaceae (cedro, junípero y ahuehuete), Pinaceae (oyamel, pino y pinabete), Podocarpaceae (palmillo) y Taxaceae (palmira, romerillo, *tlatscal*, granadillo) (Gernandt y González, 2007). Según Florin (1963), la biodiversidad actual de coníferas representa sólo una pequeña fracción de su dominancia en el Paleozoico tardío y el Mesozoico; parece ser que las familias modernas son relictos aislados de muchos grupos que se han extinguido (Gernandt y González, 2007).

Christenhuzs *et al.* (2011) en su propuesta de clasificación y secuencia lineal del grupo de las gimnospermas basada en estudios filogenéticos, morfológicos y moleculares, dentro del grupo de las coniferales reconocen seis familias: Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae y Taxaceae. Desaparecen las familias Cephalotaxaceae y Taxodiaceae incluidas en otras clasificaciones.

1.2. Características anatómicas de la madera de coníferas

La madera (xilema secundario) de las coníferas es más simple y homogénea que la de la mayoría de las angiospermas; la ausencia de vasos, la cantidad relativamente pequeña de parénquima principalmente de parénquima axial y la presencia de radios uniseriados es lo que caracteriza a este grupo (Esau, 1977; Evert, 2006).

Existen dos tipos de tejidos fundamentales en la madera de coníferas: el tejido prosenquimatoso (tejido conductor), formado por células alargadas, fusiformes o filiformes, unidas firmemente por sus extremos puntiagudos, con membranas de

menor a mayor grosor y sin contenido protoplásmico o con muy poco, y el tejido parenquimatoso, constituido por células más o menos isodiamétricas de membranas delgadas, no lignificadas y con protoplasma parietal (Esau, 1977; García *et al.*, 2003). De acuerdo a la clasificación propuesta por Brown *et al.* (1949), estos tejidos se dividen en elementos longitudinales y elementos transversales (Figura 1-A).

En los elementos longitudinales encontramos a las traqueidas, que forman el 90% del volumen xilemático total y el restante 10% corresponde al parénquima radial (Wheeler y Lehman, 2005; Evert, 2006). Las traqueidas son células largas con un promedio de 2 a 5 mm de longitud (intervalo de 0.5 a 11 mm), los extremos de éstas tienen forma de cuña, con sus caras puntiagudas expuestas en secciones tangenciales y la parte roma de las cuñas en secciones radiales (Figura 1-B). Las fibrotraqueidas pueden ocurrir en la madera tardía, pero las fibras libriformes están ausentes. (Esau, 1977; García *et al.*, 2002; Evert, 2006). Las traqueidas se encuentran revestidas por una o varias series de punteaduras areoladas que se presentan principalmente en las paredes radiales, y en algunas especies en las paredes tangenciales. Algunos autores toman este carácter como diagnóstico en la identificación de coníferas fósiles, sin embargo, éstas suelen presentarse comúnmente biseriadas en madera temprana (Wheeler y Lehman, 2005). Su distribución dentro de la traqueida puede ser de dos tipos: opuesta (siguiendo líneas horizontales paralelas) y alterna (las filas de punteaduras se escalonan) (García *et al.*, 2003). Otro carácter importante en la identificación de madera fósil de coníferas es el parénquima, el cual se presenta en forma de columnas alargadas en el sentido del eje del árbol y de paredes delgadas. Tres tipos se distinguen según su posición en el anillo de crecimiento: parénquima limítrofe, parénquima metatraqueal y parénquima difuso (García *et al.*, 2002). Las células del parénquima son responsables del almacenamiento de los metabolitos y consisten en células con punteaduras simples. El parénquima radial está presente en todas las maderas de coníferas, mientras que el parénquima axial puede estar

presente o ausente y, por lo tanto, constituye un carácter valioso para la identificación (Comité IAWA, 2004).

En los elementos transversales encontramos exclusivamente a los radios, éstos en su forma más compleja pueden estar constituidos por traqueidas radiales, parénquima radial y células secretoras de canales resiníferos. Las traqueidas radiales se distinguen por presentar punteaduras areoladas. Dentro del parénquima radial, se da uno de los caracteres con mayor valor analítico para la diferenciación de las especies de coníferas, este se conoce como campo de cruce y es donde se estudia la naturaleza de las punteaduras, su número y su disposición, estratificada o no (García *et al.*, 2002).

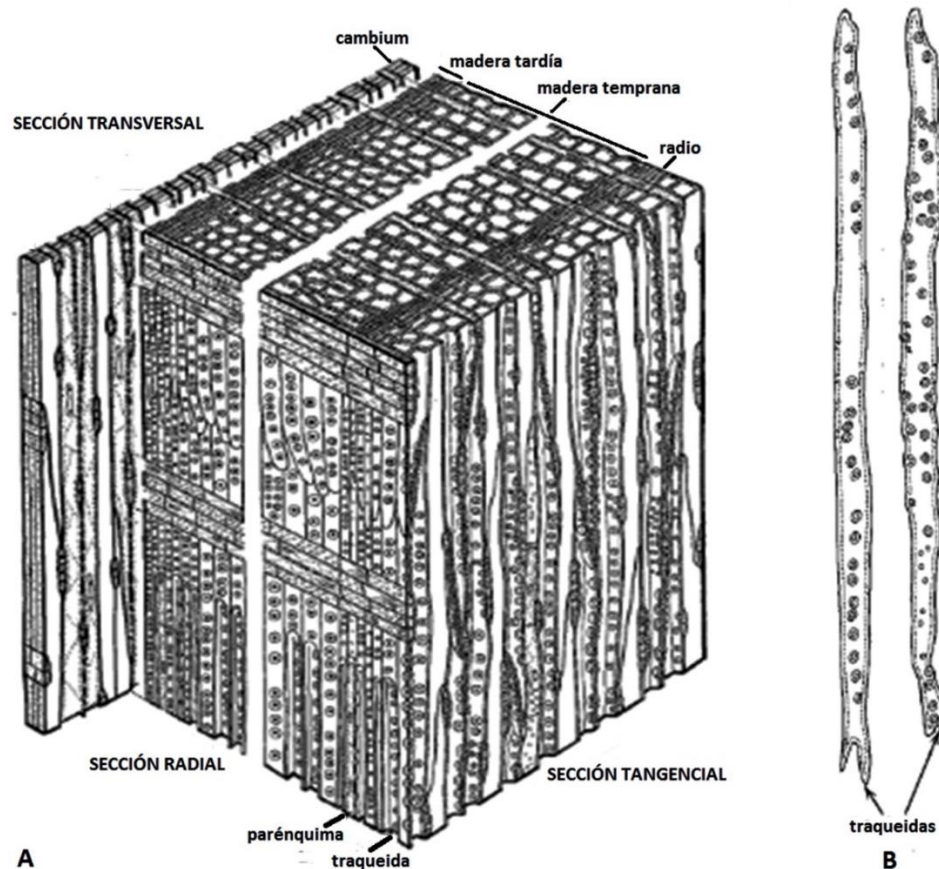


Figura 1. A) Elementos anatómicos longitudinales y transversales en un cubo de madera de conífera, **B)** Detalle de las traqueidas (Tomado de Evert, 2006).

Finalmente, otro carácter a considerar en la identificación de coníferas es la presencia o ausencia de anillos de crecimiento. Este carácter anatómico resulta ser poco diagnóstico debido a que su presencia o ausencia puede estar muy relacionado a factores ambientales. Los anillos de crecimiento son incrementos celulares sucesivos producidos por la actividad periódica del cambium vascular (Esau, 1977). Éstos están constituidos por un conjunto inicial de células que conforman la madera temprana o madera de primavera y un conjunto final de células de apariencia oscura denominada madera tardía o madera de verano. Una célula de madera tardía es aquella en la que el diámetro radial del lumen es igual o inferior al doble del espesor de las paredes celulares que separan ese lumen del que está en la célula contigua (Creber y Chaloner, 1984).

A continuación, se mencionan las características que presentan cada tipo de anillo de crecimiento según la clasificación de Creber y Chaloner (1984) (Figura 2).

Tipo A. Anillos sin mucha madera temprana, transiciones bruscas en los límites de madera temprana y madera tardía (Figura 2).

Tipo B. Anillos con una amplia banda de madera tardía; la transición a madera tardía es gradual (Figura 2).

Tipo C. Anillos con una transición muy gradual de la madera temprana a la madera tardía; los anillos indican crecimiento en un ambiente con sólo un cambio gradual durante la temporada de crecimiento (Figura 2).

Tipo D. Anillos con una banda delgada de madera tardía; límite de madera temprana / madera tardía bien marcado (Figura 2).

Tipo E. Anillos similares al tipo D, pero la transición a la madera tardía no es tan nítida (Figura 2).

Tipo O. Anillos resultantes de una situación donde todos los requisitos para el crecimiento están constantemente presentes; ningún cambio notable en el diámetro de la traqueida (Figura 2).

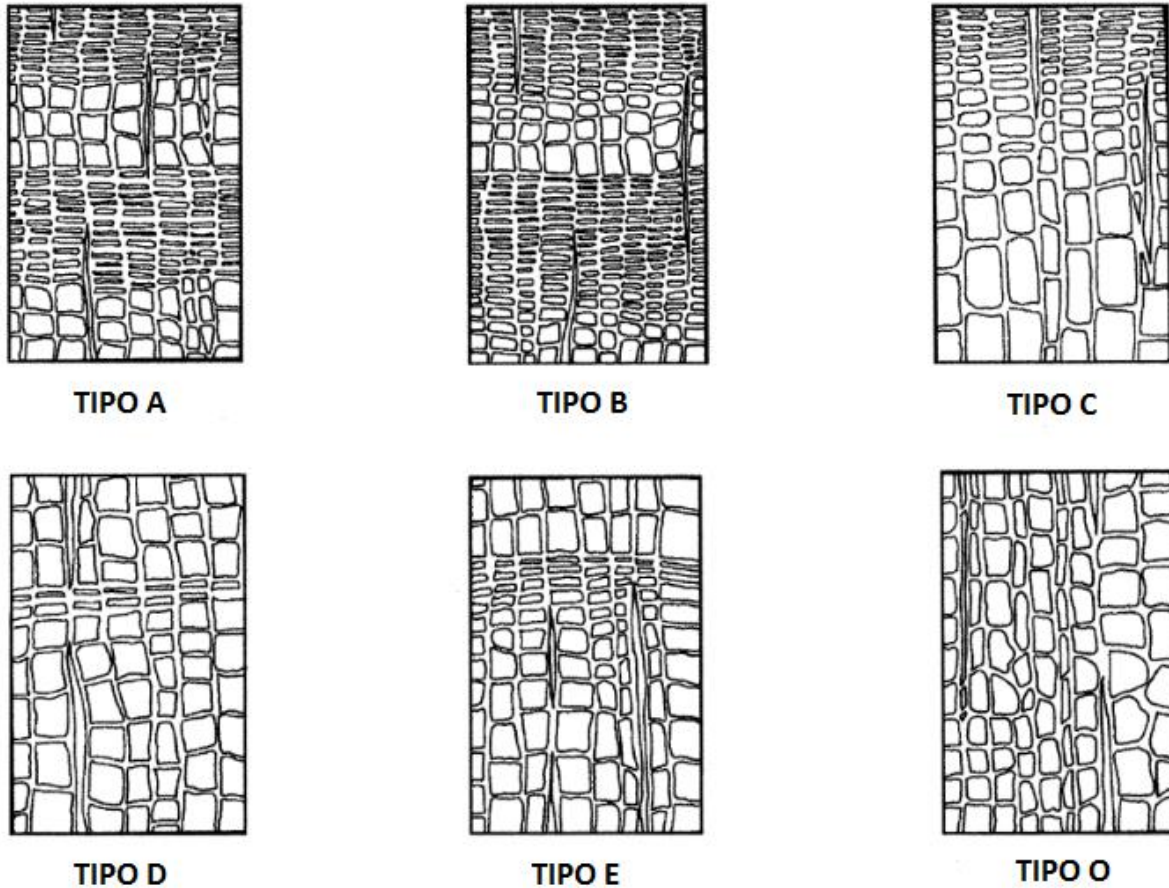


Figura 2. Tipos de anillos de crecimiento de acuerdo a la clasificación de Creber y Chaloner (1984), (Tomado de Brison *et al.*, 2001).

1.2.1. Problemática en la identificación de madera fósil de coníferas

Debido a que el material fósil no se encuentra en composición orgánica y éste al ser depositado en diferentes ambientes puede ser alterado de distintas formas, surgen una serie de problemáticas y recomendaciones a la hora de observar y

analizar sus características. Al trabajar con material fósil de plantas y específicamente con la madera de coníferas podemos encontrar que:

1. El registro fósil terrestre es discontinuo y limitado en el tiempo y espacio (Philippe y Bamford, 2008).
2. Las plantas fósiles presentan una serie de problemas en los procesos de nombramiento y clasificación. La taxonomía de las traqueoxylon (xilema secundario) es considerada una parataxonomía, por lo que esto no debe basarse sólo en relaciones hipotéticas y términos descriptivos definidos únicamente por su etimología. La parataxonomía de las coníferas fósiles debe ser autónoma, y descansar en términos descriptivos claramente definidos (Philippe y Bamford, 2008).
3. La madera puede presentarse distorsionada debido a los procesos de fosilización (Wheeler y Lehman, 2005; Philippe y Bamford, 2008).
4. La anatomía de madera de coníferas es relativamente simple y uniforme. Debido a la uniformidad de los caracteres anatómicos, las diferencias existentes entre género y especie llegan a ser sutiles, esto requiere que el material a identificar presente una buena preservación para que los caracteres mínimos necesarios permitan la determinación de afinidades (Wheeler y Lehman, 2005). Por ejemplo, la presencia o ausencia de parénquima con contenido, tal como lo propone Göppert (Göppert 1850, citado en Barber, 1898), al separar al tipo **Pinus** del de **Taxus** resulta dudoso, ya que, con excepción de este último, todas las coníferas lo presentan (Barber, 1898).
5. Las características estructurales pueden variar en diferentes partes de un solo árbol, aunado a que las identificaciones de géneros y especies de coníferas se basan en una o pocas muestras (Bailey, 1933).
6. No se debe de considerar realista la suposición de que la distribución de la variabilidad xilológica entre los taxones modernos refleja una situación que

no se modificó durante todo el Mesozoico y el Cenozoico (Philippe y Bamford, 2008).

1.3. Evolución de las coníferas

Las coníferas son un grupo monofilético de plantas gimnospermas leñosas con una larga historia evolutiva que se remonta al Carbonífero hace más de 300 Ma. (Eckenwalder, 2009). El registro fósil es relativamente abundante durante la mayor parte de este largo período de tiempo, y muestra que las coníferas se extendieron a una distribución mundial a principios del Mesozoico hace 250 Ma. y alcanzando la mayor diversidad durante esa época (Figura 3), (Farjon y Filer, 2013).

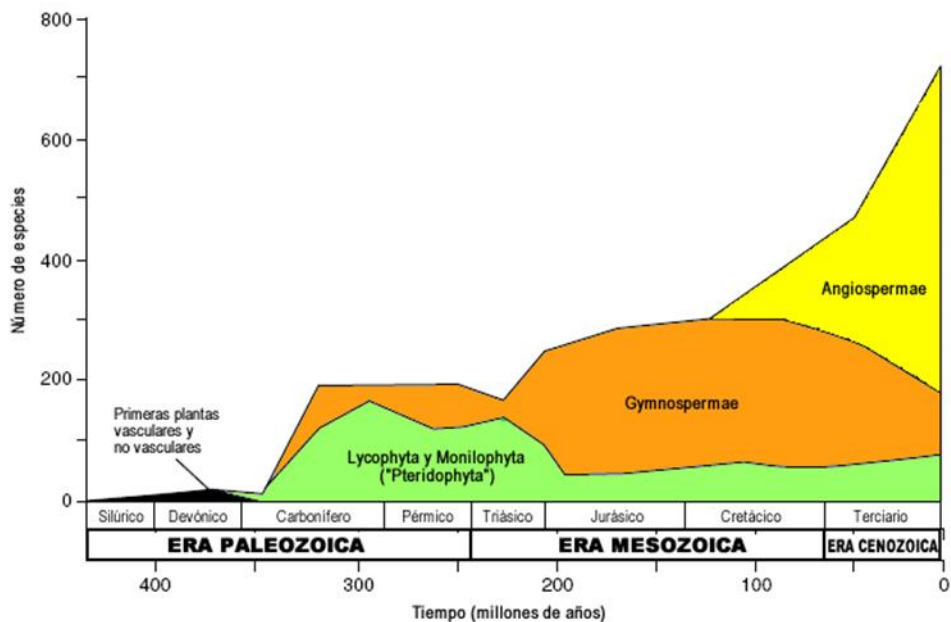


Figura 3. Número de especies de diferentes grupos de plantas a través de las eras geológicas. Nótese que en el grupo de las gimnospermas el registro fósil es más extenso que el de las angiospermas (Modificado de Willis y McElwain, 2002).

Este grupo experimentó una gran radiación reflejada en la primera aparición de las ocho familias de coníferas existentes (seis familias en la clasificación de

Christenhuzs *et al.*, 2011, incluyendo aquí a Cephalotaxaceae y Taxodiaceae). La radiación de coníferas y la subsiguiente dominancia de las floras mesozoicas se produjeron concurrentemente con el aumento de la temperatura y la estacionalidad más húmeda/ seca (Willis y McElwain, 2002). Por ejemplo, en la sucesión Yorkshire de Inglaterra entre la flora rhaeto-liásica (Jurásico Inferior-Jurásico Medio) se presentan diversas familias de coníferas como podocarpáceas, taxáceas, cupresáceas y cefalotaxáceas junto con briofitas, licofitas, esfenofitas y caytoniales (Diéguez, 2003; Hudson, 2006). En la época Cenomaniana-Santoniana (100-83.6 Ma) del Cretácico Tardío, hubo un reemplazo progresivo de las comunidades de plantas anteriores hasta el Cretácico medio y superior cuando las angiospermas se volvieron importantes tanto en términos de diversidad como de abundancia (Figura 4) (Cantrill y Poole, 2005).

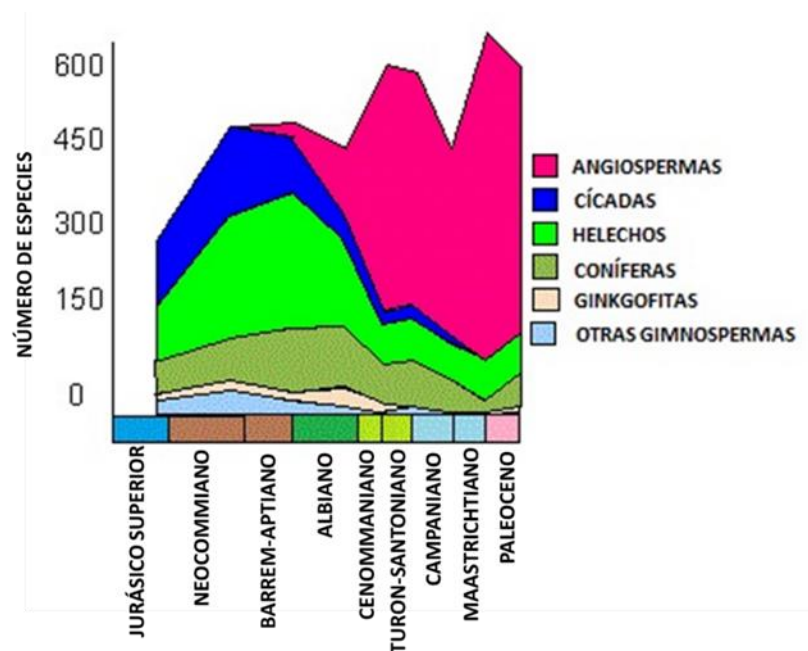


Figura 4. Número de especies de diferentes grupos de plantas del Cretácico (Modificado de <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/macro/supertree/KTR.html>).

Existen varias posturas en como se relacionan las coníferas con otros grupos de gimnospermas. Según Chamberlaine (1935), el grupo de las Coniferophytas

(Cordaitales, Ginkgoales, Coniferales y Gnetales) con respecto al grupo de las Cicadophytas (Cycadofilicales, Bennettitales y Cycadales) no pudieron haber tenido un origen común. En cuanto a la postura tradicional, tanto las cícadas, el ginkgo y las araucariáceas se han considerado como “primitivas” debido a su larga historia evolutiva (periodo Pérmico y Jurásico), y su parecido al registro fósil (Passalia *et. al.*, 2010). De acuerdo con Chamberlaine (1935), para el grupo de las Coniferophytas, las Cordaitales dieron origen a los Ginkgoales y Coniferales; mientras que las Gnetales debieron tener una historia geológica más extensa. En contraparte a esto, la hipótesis antofita con base en caracteres morfológicos, propone a las Gnetales como el grupo hermano de las angiospermas, ya que ambas comparten vasos vasculares en la madera y la doble fertilización, por lo que, las araucariáceas a menudo se colocan al inicio de las gimnospermas, mientras que las Gnetidae se colocan al final (Christenhuzs *et al.*, 2011). De acuerdo a la hipótesis gnepina, con base en análisis filogenéticos de secuencias de ADN, ésta establece una relación estrecha entre las gnetofitas y las coníferas, donde las gnetofitas se derivan de las coníferas como un grupo hermano de las Pinaceae (Mathews, 2009). Sin embargo, si la estructura de la madera se convierte en la base de la clasificación, las araucariáceas guardan un parecido tan cercano con los Cordaitales que, en muchos casos, las determinaciones pueden no ser convincentes (Chamberlaine, 1935).

1.4. Preservación de la madera fósil

La fosilización consiste en la transición desde el estado vivo al estado fósil, debido a la propia naturaleza de los organismos o a la intervención de algunos agentes que han actuado a modo de filtros sucesivos y han eliminado los restos orgánicos menos resistentes o preservables (Fernández-López, 2000). Este proceso involucra ambientes de tipo sedimentario como arroyos, lagos o lagunas, pantanos, estuarios o en regiones donde la superficie terrestre es invadida lentamente por las aguas (Archangelsky, 1962). Los fósiles, de manera general, se asocian con la diagénesis y un incipiente metamorfismo, éstos reflejan los efectos

de eventos que acompañan su enterramiento, así como su exhumación (*i.e.* denudación y climatización) (Schopf, 1975).

En el proceso de fosilización se distingue el estado alcanzado por cualquier resto (estado de conservación o modo de preservación), y el proceso por el cual ha sido alcanzado dicho estado. Según Schopf (1975), existen cuatro modos de preservación: permineralización celular (“petrificación”), compresión coalificada (“impresiones”), preservación autogénica (cementación) y la preservación duripártica. En la madera el mecanismo de preservación más común es la permineralización; varios son los minerales capaces de este modo de conservación, entre ellos tenemos a los óxidos de sílice y hierro, sulfuros metálicos (Fe, Pb, Zn, Cu y Hg), carbonatos de calcio, hierro y cobre y silicatos complejos, siendo el sílice el más recurrente en la permineralización de la madera (Hudson, 2006).

1.4.1. Permineralización

La permineralización también referida como “petrificación” o “plantas mineralizadas”, se caracteriza porque los tejidos inmersos en un medio líquido rico en soluciones minerales son reemplazados molecularmente en el tejido y masivamente en las cavidades del organismo, por materias inorgánicas, sin cambiar su forma ni perder la estructura original (Archangelsky, 1962). El proceso de permineralización por sílice se da de la siguiente manera: primero el sílice ingresa a la madera y penetra las paredes celulares del xilema secundario, esto provoca la disolución progresiva de éstas y la deposición simultánea de un marco de sílice que mantiene la estabilidad dimensional de la madera. El sílice comienza a depositarse en los espacios luminales y los huecos intercelulares del xilema secundario. La etapa final es la litificación de la madera, en la que se elimina toda el agua y el sílice logra su configuración mineral final, esto es, el sedimento depositado se convierte lentamente en una roca sedimentaria sólida (Scurfield y Segnit, 1984 citado en Hudson, 2006).

Se considera a la permineralización un tipo de fósil perfecto, debido a que se puede estudiar la estructura original a detalle, a veces tan similar como en una estructura vegetal reciente (Archangelsky, 1962). Es por medio de este tipo de preservación que se obtiene una estructura tridimensional donde se conservan los caracteres anatómicos necesarios para la identificación taxonómica. La silificación puede ocurrir en diferentes ambientes, como en pantanos, en sistemas de corrientes de los ambientes de llanuras aluviales, en las proximidades de la actividad volcánica regional o en formaciones siliciclásticas expuestas, que actúan como fuente de minerales de sílice (Hudson, 2006).

1.5. Escenario geográfico y climático del Cretácico Superior

El periodo Cretácico (145-66 Ma) (Figura 5), se caracterizó por presentar tierras bajas y un elevado nivel de mar, estimado entre 100-300 msnm, lo que conllevó a una inundación generalizada de las costas y tierras bajas interiores. La concentración de CO₂ se ha calculado en menos de 1620 ppmv, esto equivale de cuatro a seis veces mayor que la concentración de CO₂ actual, correspondiente a 380 ppmv, esto contribuyó a un clima cálido con poca variación estacional (Graham, 2011). Estas condiciones permitieron que los bosques florecieran incluso en latitudes mayores a los 60°, bajo regímenes de inviernos largos y oscuros y veranos con luz solar continua.

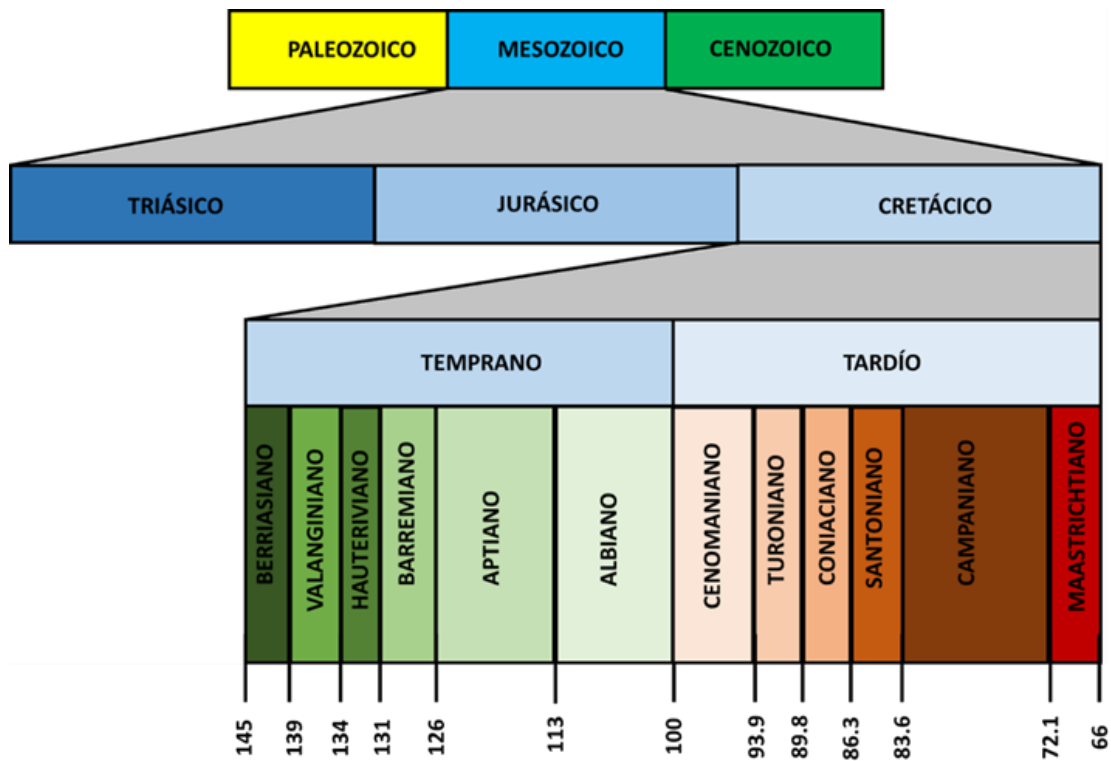


Figura 5. Escala geológica del periodo Cretácico (Modificado de Peralta-Medina, 2013).

En el Cretácico Superior (99-65 Ma) el centro-sur de EUA y norte de México, se caracterizaron por ocupar paleolatitudes de medias a altas desde los 30° a 85° N y la presencia de un mar epicontinental a lo largo de la costa (*Western Interior Seaway*-Mar Interior del Oeste) (Figura 6), que dividía a América del Norte en la frontera Coahuila-Tamaulipas/ Nuevo México-Texas-Luisiana en el noroeste de México y hasta el Océano Ártico (Robinson y Kirschbaum, 1995). Dicho mar cubría gran parte del este de México, por lo que se contaba con una proyección de partes emergidas, “formando una península conformada por algunas porciones de los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Chihuahua, Sonora y Baja California” (Graham, 2011). Los estados de Chihuahua y Coahuila presentaban diferentes hábitats, por ejemplo: sistemas fluviales y deltaicos con subsistemas como planicies de inundación, lagunas, pantanos, etc. (Graham, 2011; Estrada-Ruiz *et al.*, 2013). Durante el Triásico y el Jurásico la pieza de corteza terrestre

que ahora es México formaba parte del borde occidental de Pangea o de Laurasia, y en el Cretácico Tardío de Norteamérica (Weber, 1980).

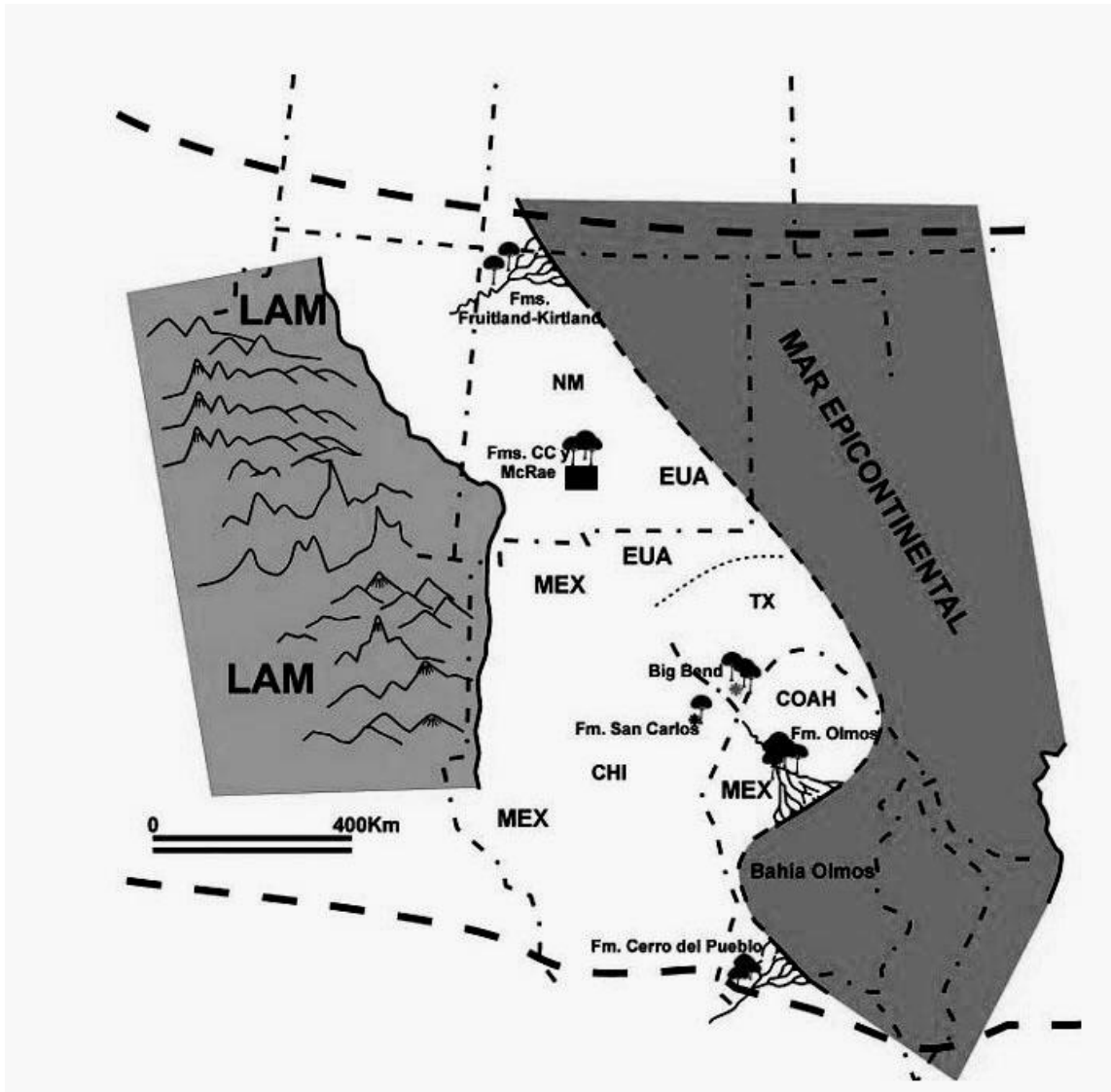


Figura 6. Mapa paleogeográfico mostrando las localidades fosilíferas del Campaniano-Maastrichtiano y el mar epicontinental “*Mar Interior del Oeste*” (Tomado de Estrada-Ruiz *et al.*, 2013). **MEX** = México, **COAH** = Coahuila, **CHI** = Chihuahua; **EUA**= Estados Unidos de América, **NM** = Nuevo México, **TX** = Texas, **CC** = Crevasse Canyon; **LAM** = Laramidia (Modificado de Flores-Espinosa, 1989 y Estrada-Ruiz, 2009).

Conforme al sistema de clasificación de temperatura propuesta para las floras del Cretácico Superior de América del Norte, se encuentran tres zonas climáticas: zona microtermal (TMA < 13°C), zona mesotermal (TMA 13°C–20°C) y zona megatermal (TMA > 20°C) (Graham, 2011). Hubo un efecto más pronunciado en cuanto al cambio climático global, en las floras limítrofes entre los cinturones de clima tropical y cálido temperado donde existía una vegetación abierta como matorrales y pantanos (Diéguez, 2003). Las descripciones taxonómicas de fósiles de plantas para el norte de México, son consideradas como una extensión de la flora tropical mesotermal a la flora tropical megatermal, por lo que se interpreta que la mayoría de las plantas del Cretácico evolucionaron en un clima caracterizado por temperaturas de moderadas a altas y baja precipitación (Graham, 2011). En conjunto, los fósiles sugieren que las plantas con flor eran más comunes en la parte oriental y las coníferas eran más comunes en la parte occidental, favorecidas por un clima más templado (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Sin embargo, Weber (1980) menciona que la mayoría de los megafósiles de la Fm. Olmos (entre ellos varios restos de coníferas), se hallaron en estratos de lutitas y limolitas con intercalaciones de carbón, lo que sugiere que la tafoflora se depositó a poca elevación sobre el nivel del mar con elementos florísticos de tierras bajas, de lo cual se infiere que el aporte de fósiles alóctonos era poco significativo. Wheeler y Lehman (2005), reportan la representación extensiva de coníferas dentro de tres intervalos sucesivos del Big Bend National Park: 1) facies costeras de la Fm. Aguja, 2) facies de llanura de inundación fluvial de tierras bajas de la Fm. Aguja y 3) facies de planicies de inundación interior de la Fm. Javelina y la Fm. Black Peaks. La mayor ocurrencia de madera de coníferas se da en los intervalos de la Fm. Aguja.

2. ANTECEDENTES

Los estudios con base en maderas de coníferas en México son todavía escasos, aunque se ha señalado repetidamente su presencia en diferentes localidades fosilíferas (Maldonado-Koerdell, 1950; Weber, 1972). Si bien hay información anecdótica que indica que las maderas de coníferas son comunes en el Cretácico Superior de América del Norte, sorprendentemente hay poca información sobre la anatomía de tales bosques (Weber, 1980). Asimismo, los pocos trabajos de corte descriptivo que se tienen a la fecha han tenido bajo impacto a nivel general, esto se puede ver reflejado en el trabajo de Brison *et al.* (2001) sobre registros de coníferas fósiles a nivel mundial de los periodos Jurásico y Cretácico. Ellos reconocen aproximadamente 30 géneros fósiles entre los que destacan: *Agathoxylon* Hartig, *Brachyoxylon* Hollick et Jeffrey, *Cupressinoxylon* Göppert, *Protocupressinoxylon* Eckhold, *Metapodocarpoxyton* Dupéron-L. et Pons, *Phyllocladoxylon* Gothan, *Protopiceoxylon* Gothan, *Podocarpoxyton* Gothan, *Protopodocarpoxyton* Eckhold, *Simplicioxylon* Andreanszky, *Taxodioxyton* Hartig y *Xenoxylon* Gothan, etc. De acuerdo con Philippe y Bamford (2008) existen aproximadamente 50 géneros fósiles para el Mesozoico. Sin embargo, como se observa en la figura 7, el número de muestras fósiles analizadas para el territorio mexicano es nula.

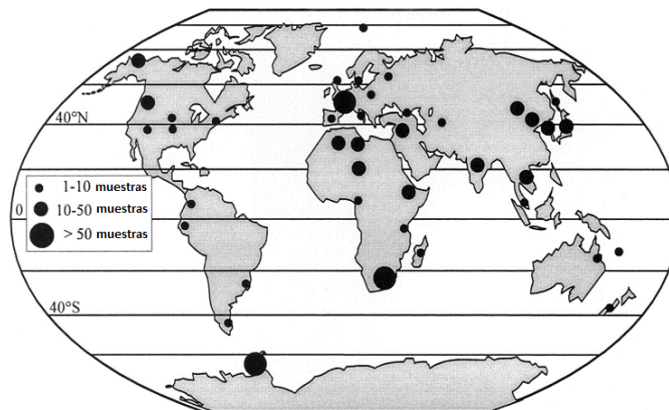


Figura 7. Distribución de muestras de géneros fósiles de coníferas identificados a nivel mundial; obsérvese la ausencia de ejemplares identificados para México (Tomado de Brison *et al.*, 2001).

Formaciones del norte de México

En lo que respecta a los trabajos del norte de México, Weber (1980) identifica órganos vegetativos como ramas y brácteas relacionadas a los géneros *Aachenia knoblochi*, *Kobalostrobus olmosensis*, *Sequoia cuneata*, *Brachyphyllum macrocarpum*, *Raritania cf. gracilis*, y *Metasequoia cuneata*. Por otra parte, Cevallos-Ferriz (1992) describe tres morfotipos de coníferas para los estados de Sonora (*Brachioxylon* Hollick et Jeffrey) y Coahuila (*Podocarpoxyylon* Eckhold y *Taxodioxyylon* Hartig). Andrade (2003) describe a *Podocarpoxyylon* sp. (Podocarpaceae) en Altares, Chihuahua. En el caso de García-Hernández *et al.* (2016), describen al género fósil *Agathoxyylon* Harting (Araucariaceae), para la Fm. San Carlos, Chihuahua, siendo el primer registro de este taxón para floras cretácicas del norte de México. Cabe mencionar que este género se ha descrito principalmente para formaciones jurásicas y cretácicas del Hemisferio Sur. Por ejemplo, la Fm. Quebrada del Pobre (Jurásico Temprano), al noreste de la ciudad de La Ligua, V Región, Chile donde se reconoce a la especie fósil *Agathoxyylon liguensis* (Torres y Philippe, 2002). Asimismo, en la Fm. Bajo Barreal (Cretácico Tardío de Patagonia central). Pujana *et al.* (2007) describen este género, encontrando similitudes a la madera de las Araucariaceae actuales de Sur América y a la especie fósil *Agathoxyylon matildense*. Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz (2018), describen la especie de *Taxodioxyylon cabullensis* (Cupressaceae) de la localidad Fronteras, Sonora en la Fm. Lutita Packard

Formaciones del centro-sur de EUA

Para las formaciones del centro-sur de EUA., Hunt y Lucas (1992) dentro de la Cuenca de San Juan, Nuevo México (formaciones Fruitland y Kirtland), reportan a los taxones: *Araucaria* sp. *A. longifolia*, *Brachyphyllum macrocarpum*, *Sequoia reichenbachii*, *S. obovata?*, *S. cuneata* y *Cunninghamites pulchellus*. Por su parte, Hudson (2006) identifica a los géneros fósiles *Araucarioxyylon* y *Cupressinoxyylon*.

Wheeler y Lehman (2005) identifican a las familias †Cheirolepidiaceae, Araucariaceae Cupressaceae, Podocarpaceae y maderas tipo Cupressaceae/Podocarpaceae y al género fósil *Cupressinoxylon* Göppert. en las formaciones Aguja y Javelina del Big Bend National Park, Texas.

En las cuencas Cutter Sag (Fm. Crevasse Canyon) y Love Ranch (Fm. McRae), se han recolectado una amplia colección de angiospermas, en comparación con el grupo de las gimnospermas, en este último grupo tenemos a las familias Araucariaceae, Cupressaceae y Podocarpaceae (Estrada-Ruiz *et al.*, 2012; 2013).

Durante el periodo Cretácico se infiere la dominancia de familias como Pinaceae, †Cheirolepidaceae y probablemente Taxodiaceae, las cuales eran compartidas entre la costa y la parte central de América del Norte (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012; Peralta-Medina, 2013). La presencia de la familia †Cheirolepidaceae ha sido considerado durante mucho tiempo indicativo de ambientes cálidos y secos (Peralta-Medina, 2013).

Estrada-Ruiz *et al.* (2013) a través de análisis de ordenación y de conglomerados, reconocen con base en angiospermas, dos grupos principales de floras cretácicas para el norte y centro-sur de EUA y norte de México. El primer grupo lo conforman las formaciones Olmos, San Carlos, Crevasse Canyon y Aguja, todas ellas compartiendo al género fósil *Paraphyllanthoxylon*; mientras que el segundo grupo está compuesto por las formaciones Kirtland, Fruitland y Javelina que comparten al género fósil *Baasoxylon*. Sin embargo, estudios con madera de coníferas cretácicas para estas formaciones no se han llevado a cabo, con lo cual es difícil inferir sobre su composición florística y las relaciones con formaciones de EUA o Sur América.

3. JUSTIFICACIÓN

Aunque se ha documentado que las formaciones geológicas del Cretácico Superior del norte de México son una fuente importante de maderas fósiles permineralizadas pertenecientes al grupo de las coníferas, hasta el momento el aporte de trabajos paleobotánicos ha sido escaso. Debido a la importancia que presentan los estudios de carácter taxonómico y descriptivo en maderas fósiles al aportar conocimiento sobre la composición y correlación de floras pasadas, el presente estudio contribuye con la descripción e identificación detallada de especímenes de la Fm. San Carlos (Conaciano-Maastrichtiano 89.3-64.5 Ma), Chihuahua y la Fm. Olmos (Campaniano Tardío 83.5-70.6 Ma) Coahuila. Las afinidades halladas proporcionarían información acerca de la diversidad florística de las coníferas de los bosques cretácicos de América del Norte.

4. HIPÓTESIS

Si las floras de las formaciones del norte de México del Cretácico Superior se desarrollaron en climas tropicales, entonces se espera que los caracteres anatómicos de las coníferas fósiles descritas en la Formación San Carlos y la Formación Olmos sean similares con los géneros fósiles descritos para la zona megatermal.

5. OBJETIVOS

Objetivo general

- ⇒ Determinar la diversidad taxonómica en madera de coníferas de la Fm. San Carlos (Chihuahua) y la Fm. Olmos (Coahuila), pertenecientes al Cretácico Superior en el norte de México.

Objetivos particulares

- ⇒ Describir los caracteres anatómicos de la madera de coníferas de la Fm. San Carlos, Chihuahua y Fm. Olmos, Coahuila.
- ⇒ Contrastar la diversidad taxonómica con otras formaciones geológicas del centro-sur de EUA, que se ubican dentro de la zona megatermal.
- ⇒ Comparar la variación morfo-anatómica en la madera de coníferas de la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos con respecto a los géneros fósiles afines a las maderas descritas.

6. ÁREA DE ESTUDIO

6.1. Formación Olmos, Coahuila

La Formación Olmos (Campaniano Superior 83.5-70.6 Ma), también conocida como “Formación del Carbón” fue descrita formalmente por Stephenson (1927) en Olmos Creek Maverick Country, en la región de Eagle Pass, Texas, EUA.

Robeck *et al.* (1956) reconocen la misma unidad estratigráfica en el área de Monclova-Sabinas, en el norte de Coahuila. Ellos subdividen la Fm. Olmos, en cinco zonas litoestratigráficas: Zona 1 (zona del carbón), Zona 2 (zona de la arenisca diastratificada), Zona 3 (zona de roca sedimentaria densa baja), Zona 4 (zona de conglomerados) y Zona 5 (zona de roca sedimentaria).

Flores-Espinoza (1989) divide a la Fm. Olmos en dos sistemas, uno deltaico y el otro fluvial. El sistema de deltas se desarrolla en el margen oeste de la porción sur del Mar Interior del Oeste de América del Norte durante el Campaniano–Maastrichtiano, que representa un ambiente de poca elevación, con zonas pantanosas y lagunas con aguas cristalinas. Correspondiéndole una paleolatitud de entre 15 y 35 °N (Weber, 1980). Por otro lado, el sistema fluvial es un área de mayor elevación con planicies de inundación y meandros fluviales (Flores-Espinoza, 1989). Con respecto al modelo de McBride de las magnafacies de la progradación deltaica, para la llanura deltaica de carácter continental, ésta presenta un espesor aproximado de 125 m (intervalo de 260 a 135 m de profundidad). Litológicamente está formada por la alternancia de lutitas, areniscas, limolitas, carbón y lutitas carbonosas; lo que refleja la diversidad de subambientes de la llanura deltaica. Con respecto a sus sedimentos, las areniscas contienen granos de polen de *Triporopollenites* y *Alnipollenites*, esporas de licopodios como *Foveosporites* y *Camarozonosporites*, y gimnospermas como *Araucariacites* y *Classopollis*. Los pantanos están representados por sedimentos de carbón y lutitas carbonosas, habitados por helechos y angiospermas. La presencia de granos de polen tricolpados y tricolporados sugieren una vegetación arbórea y las esporas

trilete de *Selaginella* (género fósil *Echinatisporis* spp.) representan la vegetación herbácea.

La edad asignada a la Fm. Olmos basada en el estudio de colecciones de foraminíferos planctónicos (biozona *Rosita fornicata/stuartiformis*, subzona *Rugotruncana subcircumnodifer* y biozona *Globotruncana contusa/stuartiformis*, subzona *Globotruncana gansseri*), según Pessagno (1969) corresponde al Maastrichtiano Inferior. Estudios palinológicos realizados en Piedras Negras, Coahuila (Martínez-Hernández *et al.*, 1980) respaldan esta edad. Sin embargo, recientemente se ha propuesto que dicha información pertenece al Campaniano Tardío (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2013). También en Piedras Negras, Coahuila, F. Vega-Vera (Estrada-Ruiz *et al.*, 2010; com. pers., 2006 a los autores) halló bivalvos como *Exogyra costata* Say y *Pycnodonte mutabilis* Morton cerca del contacto de la Fm. Olmos con la Fm. Escondido, ambos fósiles índices pertenecen al Maastrichtiano Temprano. Flores-Espinoza (1989) propone la edad de Campaniano Tardío basada en amonites hallados en la cercanía de la Fm. Olmos con la Fm. Escondido, como, por ejemplo, *Sphenodiscus* Meek y *Coahuilites* Bose.

Recientemente, Estrada-Ruiz (2009) realizó un trabajo, complementando a mayor detalle la estratigrafía para el área de Sabinas-Múzquiz, donde fue posible identificar con base en el estudio de sus litofacies y contenido fósil, cuatro sub-ambientes de depósito: litofacies A, rica en carbón, que sugiere un ambiente de depósito en zonas pantanosas de circulación restringida, litofacies B, compuesto por lutitas y areniscas, representan ambientes de planicies de inundación y/o lagunas con circulación abierta, litofacies C, representa un ambiente fluvial probablemente de ríos trenzados, como lo sugiere la geometría de las barras arenosas y rellenos de canales. Por último, la litofacies D, representadas por areniscas con estratificación cruzada que pueden interpretarse como relleno de canales y barras laterales depositadas en un ambiente de ríos meándricos. En esta litofacies, es donde se han recolectado la mayoría de las maderas, tallos y raíces fósiles, el material del presente estudio se recolectó en dicha litofacies.

6.2. Formación San Carlos, Chihuahua

La Formación San Carlos (Coniaciano-Maastrichtiano, 89.3-64.5 Ma), presenta diferentes afloramientos fosilíferos que contienen plantas, bivalvos, gasterópodos, amonitas, y huesos de diferentes tipos de dinosaurios. Los estratos más antiguos que afloran en esta zona pertenecen a las formaciones de Las Vigas (Neocomiano), Del Rio (Albiano Superior 113-100 Ma-Cenomaniano Inferior 100 Ma) y Buda (Cenomaniano Superior 93.9 Ma). Cubriendo estos estratos del Cretácico hay tobas riolíticas (sin nombre) del Oligoceno y Mioceno, conglomerados polimícticos y derrames basálticos, así como sedimentos cuaternarios distribuidos en la parte superior de la secuencia (Hernández-Noriega *et al.*, 2000).

Esta secuencia sedimentaria de alternancia de areniscas y lutitas con contenido de carbón fue descrita por Vaughan (1900), en secuencias que afloran en la mina San Carlos, en las cercanías de Presidio, Texas, EUA. Esta misma litología se encuentra en la cuenca de Chihuahua, en la porción centro-norte del estado. De acuerdo a Montaño-Ruiz (2013) para el área de Chihuahua, consiste de una secuencia de arenisca feldespática que alterna con lutita laminar y margas hacia la cima. La lutita presenta alto contenido de material carbonoso con algunos fragmentos de maderas fósiles.

En la prospección realizada por Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera (2011), la madera fósil recolectada se encontró asociada con huesos de dinosaurio en los estratos de arenisca verde y amarilla con laminaciones y paleo-canales paralelos y transversales de hasta un metro de largo. Debajo de las capas de soporte de madera fósil existen arcillas calcáreas con abundantes fósiles de invertebrados, incluyendo bivalvos, gasterópodos y amonites. La ocurrencia de colecciones, que incluyen a *Mortoniceras*, *Brancocheras*, *Prionocyclus*, *Coilopoceras*, *Acanthoceras*, *Acompsoceras*, *Romaniceras*, *Mammites* y *Pseudothurmannia*, sugiere una edad

posterior al Turoniano (com. per. del Dr. González-Arreola a Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011).

7. MATERIAL Y MÉTODO

7.1. Recolección de ejemplares

La recolección de ejemplares de las maderas fósiles de coníferas se realizó en afloramientos de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila pertenecientes al Cretácico Superior del norte de México.

Se hicieron dos salidas al campo, la primera fue en la Fm. San Carlos en el Municipio de Aldama, Chihuahua (Figura 8), en el mes de marzo del 2016, donde se hizo la recolección de 19 muestras. En este sitio se registraron dos localidades:

1. Sierra Tatachano a $28^{\circ} 44' 12.4''$ N y $105^{\circ} 25' 42.3''$ W elevación 1157 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.
2. Rancho Don Chuy a $28^{\circ} 46' 17.0''$ N y $105^{\circ} 27' 25.6''$ W elevación 1134 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

La segunda salida fue a la Fm. Olmos (Figura 9), en el mes de octubre del 2017 donde sólo se llevó a cabo la recolección de nueve muestras en total. Las localidades de donde proviene el material son las siguientes:

1. Rancho Atascoso a $27^{\circ} 53' 35.7''$ N y $101^{\circ} 34' 30''$ W, localizado al noroeste del poblado de Múzquiz, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.
2. Rancho Santa Elena a $27^{\circ} 56' 10''$ N y $101^{\circ} 34' 10''$ W, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.
3. Cloete Sur a $27^{\circ} 55' 26''$ N y $101^{\circ} 10' 45''$ W, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.

Asimismo, se contaba con material ya procesado para su observación microscópica (RA-2 y RA-3) procedente de la localidad Rancho Atascoso.

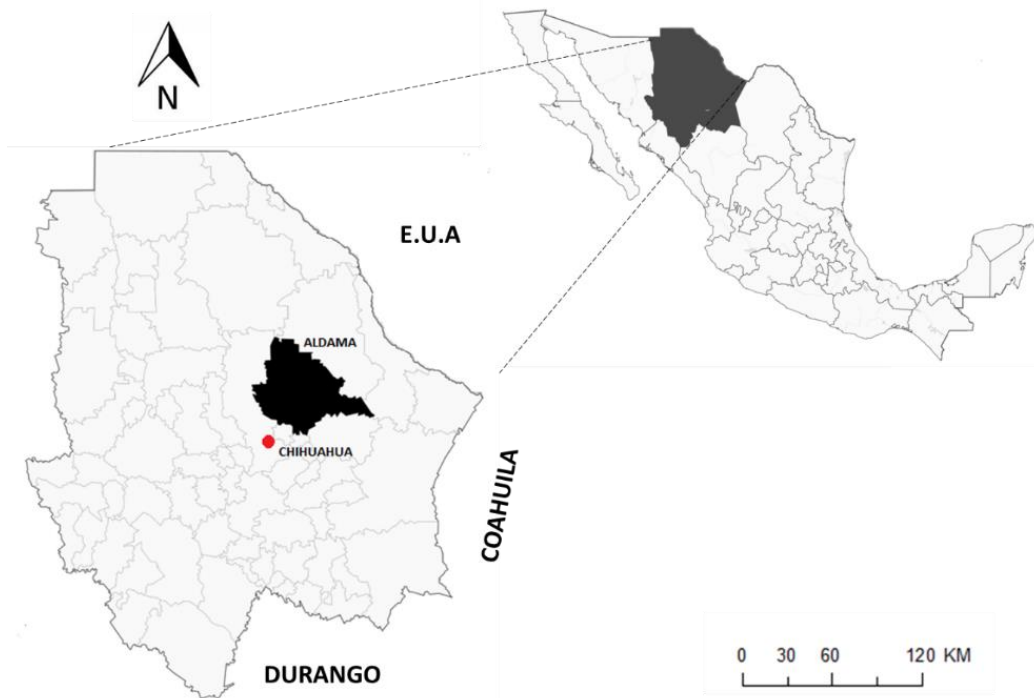


Figura 8. Ubicación geográfica del Municipio de Aldama, Chihuahua.

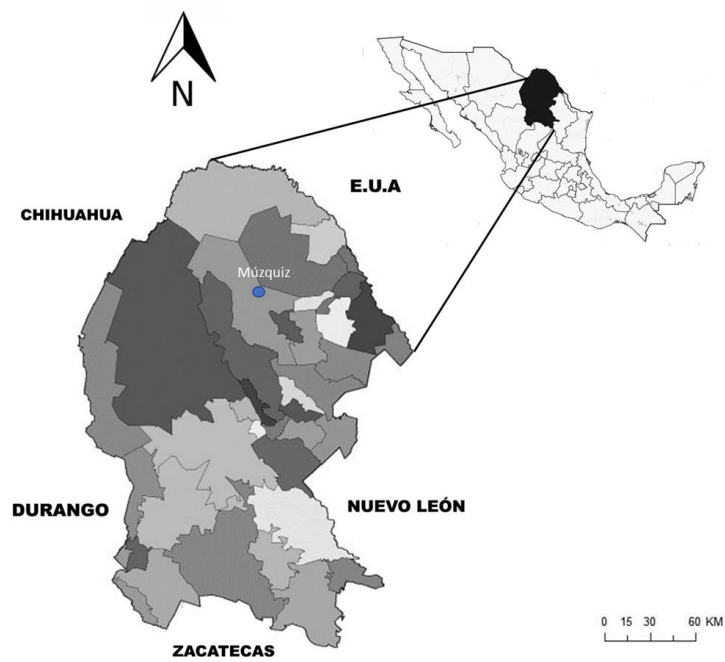


Figura 9. Ubicación geográfica del Municipio de Múzquiz, Coahuila.

Para la ubicación del material fósil, se realizó una prospección en ambas áreas de estudio (Fm. San Carlos y Fm. Olmos). Se observó y busco a detalle a nivel del suelo, los desniveles, o aquellas zonas donde se encontrarán rocas o fragmentos de éstas expuestas. Por lo general, el material se halló rodado (Figura 10-A.), pero también se pudieron observar y obtener muestras de ejemplares *in situ* (Figura 10-B.).



a)



b)

Figura 10. A) Fragmento de madera permineralizada de conífera; **B)** Ejemplar en posición *in situ*.

La recolección de las muestras rodadas se hizo a nivel de suelo y para las muestras *in situ* se extrajeron fragmentos de tamaño considerable (mínimo de 10 x 10 cm) con ayuda de un martillo de geólogo y cincel. Para separar las muestras entre el grupo de las gimnospermas y las angiospermas; las rocas elegidas se observaron con una lupa de bolsillo (10x, 20x), la característica que permitió la separación de ambos grupos fue la observación de poros en las angiospermas. Por último, se rotularon con el número de muestra y se colocaron en bolsas de plástico, asignándoles una clave provisional en orden progresivo conforme se fueron encontrando, por ejemplo, M1, M2, M3, etc. (Figura 11) para su traslado y posterior estudio en el laboratorio.



Figura 11. Herramientas empleadas en la extracción del material fósil y resguardo de las muestras.

La ubicación geográfica de las muestras fue determinada mediante coordenadas satelitales utilizando GPS, además se hicieron observaciones paleontológicas de los ejemplares, como, por ejemplo, grupos asociados a las maderas fósiles (Figura 12 A y B). Conjunto a esto, se llevó a cabo un registro fotográfico.

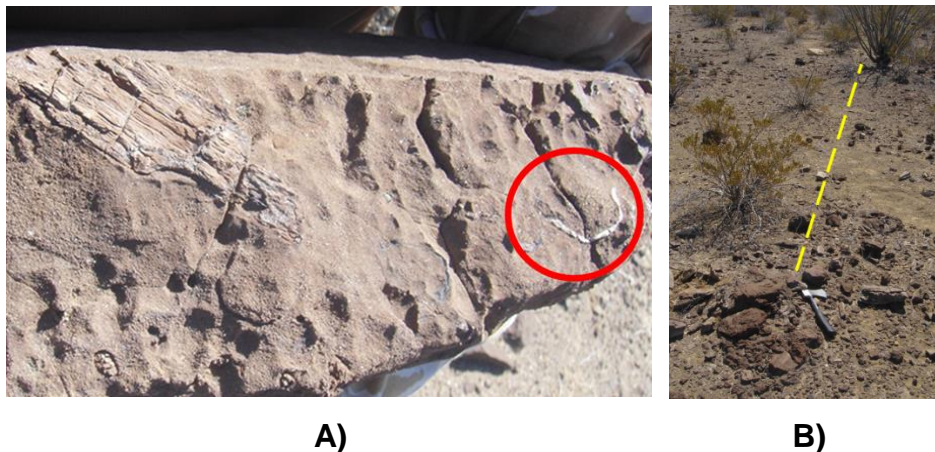


Figura 12. A) fragmento de madera permineralizada con presencia de restos de bivalvos (círculo rojo) y **B)** fragmentos de madera permineralizada, ubicados espacialmente sobre una sola dirección, posiblemente se tratase de un ejemplar de mayor tamaño (línea punteada).

7.2. Procesamiento de las muestras

7.2.1. Técnica de la lámina delgada

Las muestras se procesaron mediante la técnica de la lámina delgada propuesta por Hass y Rowe (1999), este tipo de técnica permite la observación directa de estructuras morfológicas y anatómicas conservadas tridimensionalmente (Hass y Rowe, 1999).

Para demostrar la estructura interna de una pieza de madera fósil, las muestras se cortaron en bloques en tres direcciones, según los planos convencionales para el estudio de la anatomía de la madera: plano (corte) transversal, plano longitudinal tangencial y plano longitudinal radial (Figura 13).

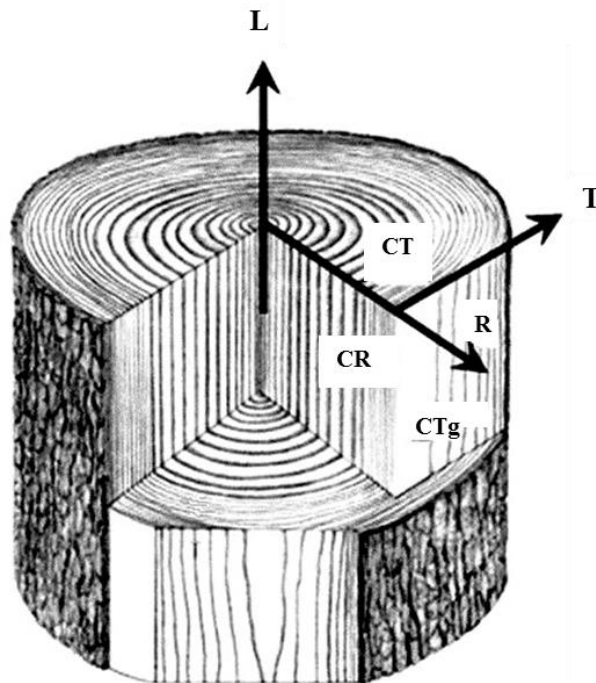


Figura 13. Cortes convencionales en una pieza de madera. Plano transversal (**T**), plano longitudinal (**L**) y plano radial (**R**). Corte transversal (**CT**), corte longitudinal tangencial (**CTg**) y corte longitudinal radial (**CR**). (Tomado de Moutee, 2006).

Esta técnica contempla siete pasos generales:

1 (corte de la muestra). Los cortes se realizaron en una cortadora equipada con un disco de diamante, para la obtención de esquirlas de aproximadamente 1.5 cm de ancho y 3.5 cm de largo (Figura 14-A, B y C). **2** (desbaste). Las esquirlas obtenidas fueron desbastadas con abrasivos de diferente grano (100, 180, 320 y 400) en una pulidora con plato metálico giratorio, con la finalidad de rectificar la superficie y dejarla completamente lisa (Figura 14-D). **3** (pegado). Para el montaje se limpió la superficie y se colocaron en una plancha caliente por 20 minutos aproximadamente a 150°C, después se pegaron con una resina epóxica a un portaobjetos de vidrio previamente esmerilado con un abrasivo de grano fino (400), para el secado se colocaron en una lampara UV por aproximadamente 5 minutos (Figura 14-E, F y G). **4** (corte o desbaste del espesor de la esquirla). Dependiendo de la dureza o el tamaño de la muestra se corto o desbaste el exceso de material. **5** (acabado grueso). Para este paso, al secarse las esquirlas se pasaron nuevamente por la pulidora con abrasivos del 120 al 320. **6** (acabado fino). Se esmerilo a mano con abrasivos de grano fino de 400 sobre un vidrio para obtener un espesor de aproximadamente 20 μm . **7** (montaje del cubreobjetos). Finalmente, se calentaron ambas superficies, se puso resina hasta que cubrió totalmente la muestra y se colocó el cubreobjetos (Figura 14-D). Cabe mencionar que, en algunas muestras la colocación del cubreobjetos no se realizó.

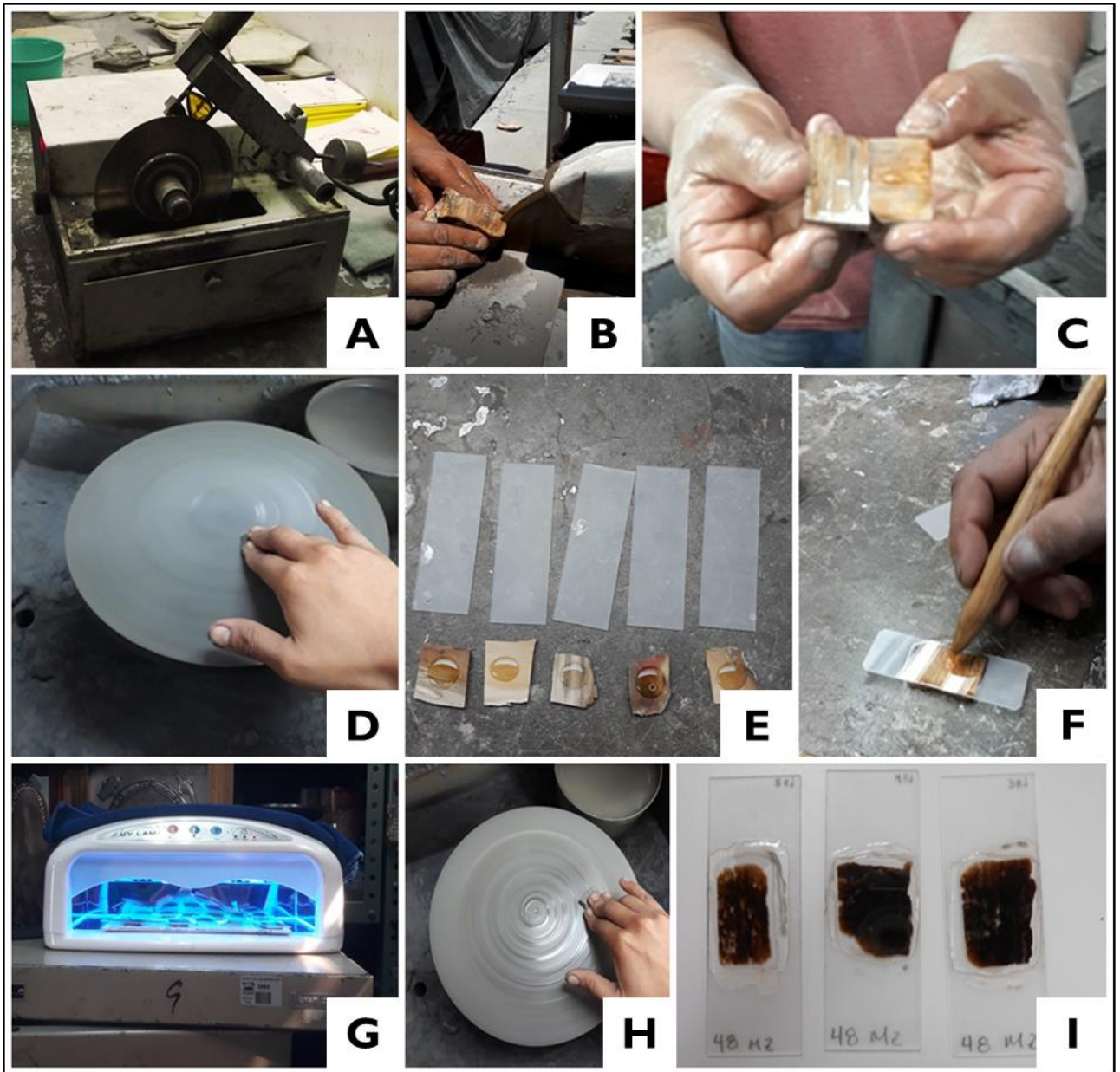


Figura 14. Procedimiento de la técnica de la lámina delgada. **Paso 1:** corte de la muestra (A, B y C). **Paso 2:** desbaste (D). **Paso 3:** pegado (E, F, y G). **Paso 4:** corte o desbaste del espesor de la esquila. **Paso 5 y 6** (H) y **paso 7** (I). Fotos por Biól. Diana Karen Pérez Lara.

En la obtención de láminas delgadas lo recomendable para este tipo de análisis es obtener cinco juegos de tres láminas (15 láminas en total) por muestra, pero esto estuvo en función del tamaño de la muestra y de que no todas las láminas fueron viables, esto es, que los caracteres de identificación no se apreciaron (en las descripciones taxonómicas se señalan aquellas muestras que tuvieron una escasa preservación). Los ejemplares se procesaron en el laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México bajo la asesoría y apoyo del Técnico Enoch Ortiz, y se encuentran resguardadas en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional.

La clave asignada a cada muestra es provisional hasta que no sean incluidas en la colección de preparaciones microscópicas del Laboratorio de Ecología del Departamento de Zoología de la ENCB, y se les asigne un número de catálogo. La clave asignada por el momento hace referencia a los acrónimos de las localidades donde el material fue hallado. En el apartado de anexos se muestra la relación de las muestras procesadas (Tabla 12).

Cada lámina delgada se observó bajo un microscopio óptico de luz transmitida con objetivos de x5, x10, x20, x40 y x100 marca Olympus BX53. El objetivo de x5 permitió observar los tres cortes de manera general, la presencia o ausencia de anillos de crecimiento y la disposición del parénquima longitudinal, carácter indispensable para la identificación de las muestras. Los objetivos x10 y x40 permitieron observar detalles de los elementos anatómicos como, por ejemplo, el aspecto de la pared del parénquima radial. Se llevó a cabo un registro fotográfico de los caracteres anatómicos que permitieron la identificación. Las microfotografías se tomaron con una cámara Olympus SC 100.

7.3. Caracteres de identificación

Un carácter se puede definir como cualquier atributo morfológico, estructural, fisiológico o de comportamiento de un organismo que puede ser analizado de forma independiente con objeto de comparar, identificar o interpretar (Izco, 2004).

En este estudio sólo se trabajó con caracteres intrínsecos anatómicos de tipo cualitativo y cuantitativo (la descripción de cada carácter se da en la Tabla 13 en Anexos). La elección de caracteres cualitativos se hizo conforme a los trabajos de García *et al.*, 2002; Comité *IAWA* (2004) y, Philippe y Bamford (2008), así como en caracteres mencionados en las descripciones anatómicas de géneros fósiles de coníferas que no se contemplan en los trabajos anteriormente citados, por ejemplo, Cevallos-Ferriz (1992); Wang *et al.* (1996); Klusek (2014), etc. Tabla 1.

Tabla 1. Lista de caracteres anatómicos cualitativos.

Carácter anatómico		Expresión del carácter
1	Anillos de crecimiento	Ausentes Poco o nada diferenciados Diferenciados
2	Punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Uniseriadas Predominantemente uniseriadas y localmente biseriadas Predominantemente biseriadas o más
3	Punteaduras intertraqueales en paredes tangenciales	Ausentes Presentes
4	Arreglo (de dos o más series) de las punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Tipo araucariana (alterna) Tipo abetiniana (opuesta) Tipo mixta
5	Contenido del parénquima (en corte radial)	Ausente Presente
6	Espacios intercelulares	Ausentes Presentes
7	Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	Pared delgada Pared gruesa
8	Torus	Ausente Presente
9	Trabécula	Ausente Presente
10	Barras de Sanio	Ausente Presente
11	Traqueidas resinosas/ tilides	Ausentes Presentes
12	Contorno de la traqueida	Cuadrada Cuadrada a poligonal Poligonal Circular a poligonal Circular
13	Engrosamientos helicoidales en traqueidas longitudinales	Ausentes Presentes
14	Engrosamientos callitroides	Ausentes Presentes
15	Parénquima axial	Ausente o raro Presente

Cont. **Tabla 1.** Lista de caracteres anatómicos cualitativos.

Carácter anatómico		Expresión del carácter
16	Arreglo del parénquima axial	Limítrofe (marginal) Metatraqueal (tangencial) Difuso
17	Paredes transversales finales del parénquima axial en sección tangencial	Lisas Lisas engrosadas Irregularmente gruesas Con cuentas o nodulares Lisas y nodulares
18	Paredes transversales finales del parénquima axial en sección radial	Lisas Lisas engrosadas Irregularmente gruesas Con cuentas o nodulares Lisas y nodulares
19	Traqueidas radiales	Ausentes o muy raras Comúnmente presentes
20	Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas (no punteadas) Punteadas
21	Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas (no punteadas) Punteadas
22	Punteaduras del campo de cruce	Fenestroide Pinoide Cupresoide Taxodioide Araucarioide
23	Ancho de los radios	Exclusivamente uniseriados Uniseriados, parcialmente biseriados Uniseriados y biseriados Predominantemente biseriados

En el proceso de identificación de madera fósil de coníferas, uno de los caracteres que permite la asignación a un taxón ya conocido es el “número y arreglo de las punteaduras intertraqueales radiales”. Por ejemplo, en la clave de Philippe y Bamford (2008), ellos separan algunos de los géneros fósiles en tres grupos (B, C y D) con base al estado de este carácter. Esto se debe en parte a la propuesta de Göppert (1850 citado en Barber, 1898), el cual instituyó ciertas clases o tipos de madera a los que denominó «géneros» (no relacionados con los géneros de la

sistemática), los cuales forman la base de todas las clasificaciones recientes de bosques de coníferas existentes y fósiles (Barber, 1898).

Clasificación de Göppert (1850) en Barber (1898):

1. **Tipo Araucaria** (*Araucarioxylon*). Punteaduras con bordes pequeños, en contacto, usualmente comprimidas mutuamente, varias filas en cada traqueida, las punteaduras en hileras adyacentes colocadas alternativamente.
2. **Tipo Cupressus y Abies** (*Cupressinoxylon* y *Cedroxylon*). Punteaduras areoladas separadas en una fila, o, si están en más de una, las punteaduras de diferentes filas opuestas entre sí, canales de resina ausentes, puede haber la presencia de líneas de parénquima con contenido. En *Cupressinoxylon*, el parénquima es abundante, en *Cedroxylon* escaso o ausente.
3. **Tipo Pinus** (*Pityoxylon*). Punteaduras areoladas como el tipo 2, canales resiníferos con hileras de parénquima de la madera entre las traqueidas y en los radios medulares.
4. **Tipo Taxus** (*Taxoxylon*). Punteaduras areoladas y parénquima de la madera como en el tipo 2, sin canales resiníferos, traqueidas con engrosamientos espirales bien marcados.

Descripción de Philippe y Bamford (2008). Los términos fueron citados por primera vez por Eckhold, 1921 (citado en Philippe y Bamford, 2008):

Punteaduras radiales araucarianas (tipo o plan araucarioide). Estado donde más del 90% de las punteaduras en la pared radial de las traqueidas son contiguas a las punteaduras vecinas; en este estado, las punteaduras a menudo se aplanan un poco y si son multiseriadas siempre están dispuestas de forma alterna. Barras de Sanio ausentes.

Punteaduras radiales abietineanas (tipo o plan abietinoide). Estado donde las punteaduras radiales están separadas, o como mucho el 10% de las punteaduras radiales son contiguas con una de las dos punteaduras adyacentes o, si hay más, están separadas por barras de Sanio; en este estado las punteaduras son generalmente redondas. Cuando biseriadas o pluriseriadas las punteaduras son opuestas. Las barras de Sanio no siempre están presentes

Punteaduras mixtas o tipo transicional de punteaduras radiales (tipo o plan mixto). Estado donde no se realiza ninguna de las condiciones anteriores.

Los caracteres cuantitativos considerados para las descripciones anatómicas son: diámetro tangencial y radial del lumen de las traqueidas y ancho de la pared celular de éstas (Figura 15), longitud promedio de los radios, número de células promedio de los radios y número de punteaduras por campo de cruce (Tabla 2) de acuerdo a lo propuesto por Comité IAWA (2004), y otros autores (Cevallos Ferriz, 1992 y Wheeler y Lehman, 2005).

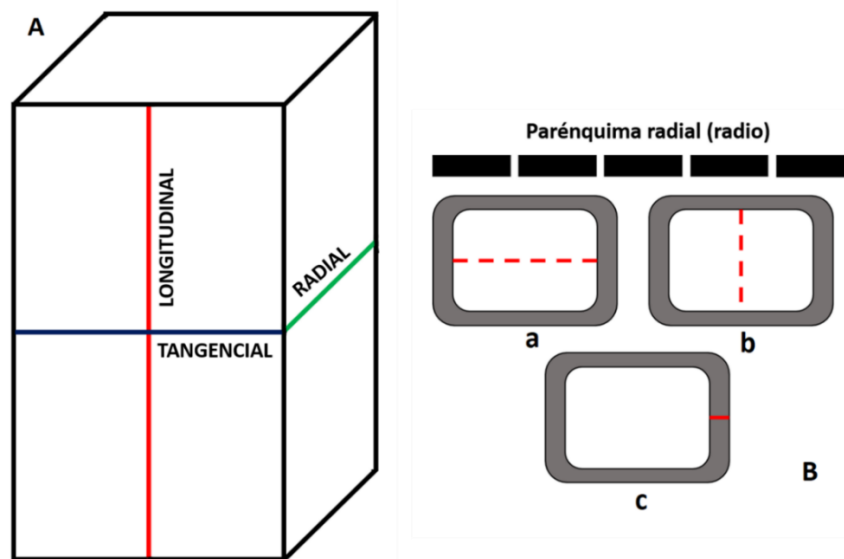


Figura 15. A. Sentidos en la dirección de las traqueidas. **B.** Caracteres cuantitativos en corte transversal de una traqueida: a) diámetro tangencial, b) diámetro radial y c) ancho de la pared. relación a la dirección del parénquima radial (radio).

Tabla 2. Lista de caracteres anatómicos cuantitativos.

Carácter anatómico		Expresión del carácter
1	Diámetro tangencial del lumen de la traqueida	-----
2	Diámetro radial del lumen de la traqueida	-----
3	Ancho de la pared celular de la traqueida	-----
4	Altura promedio de los radios	-----
5	Promedio de la altura de los radios (número de células)	Muy bajos (hasta 4 células) Medianos (5 a 15 células) Altos (16 a 30 células) Muy altos (> de 30 células)
6	Número de punteaduras por campo de cruce	1-2 1-3 3-5 6 o más

7.4. Análisis estadístico

7.4.1. Estadística descriptiva

Se tomaron 25 mediciones para el ancho de la pared, diámetro radial y tangencial de la traqueida, longitud y número de células de los radios en el total de láminas obtenidas por muestra. Con ello se obtuvo la estadística descriptiva (media, desviación estándar y valores mínimo y máximo). Es necesario mencionar que estas medidas son parte de la descripción anatómica que se hace para los ejemplares identificados. El programa usado fue OLYMPUS *cellSens Entry* 2009-2017.

7.4.2. Estadística multivariada

7.4.2.1. Análisis de Agrupamiento

Se llevó a cabo un análisis de agrupamiento para explicar la similitud florística de las formaciones que conforman la zona climática megatermal. Los géneros fósiles fueron tratados como caracteres binarios, esto es, ausencia o presencia (0. 1) del género fósil en cada formación. Se usó el coeficiente de similitud de Jaccard, y

como algoritmo de unión el ligamiento promedio (UPGMA). Los datos fueron tratados con el programa *Paleontological Statistics* PAST 3.15 (Hammer *et al.*, 2001). Anexo, tabla 14.

7.4.2.2. Análisis de Componentes Principales

Se evaluó la relación de los caracteres anatómicos de los ejemplares descritos para la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos contra descripciones de madera fósil de coníferas de los géneros fósiles más afines a las maderas aquí descritas. Se elaboró una matriz de entidades (especies) vs variables (multiestado) (Anexo, tablas 15 y 16), la matriz usada fue de varianza-covarianza. Los datos fueron tratados con el programa *Paleontological Statistics* PAST 3.15 (Hammer *et al.*, 2001).

Se empleó la regla de significación de los pesos de los Componentes Principales (CP) de Hair *et al.* (1987), las variables con peso mayor a 0.30 o menor de -0.30 es una variable significativa. Variable con un peso de 0.40 o menos de -0.40 es más importante. Variable con un peso mayor de 0.50 o menor de -0.50 variable muy significativa.

7.5. Determinación taxonómica

Para los términos y nomenclatura de las descripciones taxonómicas se tomó como base el IAWA *List of microscopic features for softwood identification* (Comité IAWA, 2004). En cuanto a la identificación y afinidad taxonómica de las muestras analizadas se consultó literatura especializada, tales como Cevallos-Ferriz (1992); García *et al.*, 2002; Philippe y Bamford (2008) y Wheeler y Lehman (2005). Para la organización de los niveles taxonómicos se siguió la clasificación propuesta por Christenhusz *et al.* (2011).

8. RESULTADOS

La colección de maderas fósiles de la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos se conformó de un total de 25 ejemplares. Se recolectaron 21 muestras en total para ambas formaciones (11 muestras para la Fm. San Carlos y 10 muestras para la Fm. Olmos), además de la inclusión de tres ejemplares previamente recolectados en la Fm. Olmos. Se incluyó y amplió la descripción del ejemplar IPN-PB 02 (DECA 7) identificado como *Agathoxylon* de la Fm. San Carlos, Chihuahua. De las 24 muestras recolectadas sólo 21 se procesaron por la técnica de la lámina delgada, y únicamente 12 fueron estudiadas a detalle, de las cuales se logró identificar a los géneros fósiles *Cupressinoxylon* y *Taxodioxylon* para ambas formaciones. Los xilotipos ST-1 y ST-6 se identificaron sólo a nivel de familia correspondiendo sus características anatómicas a la familia Cupressaceae. Las maderas denominadas xilotipos de gimnospermas, término acuñado por Wheeler y Lehmann (2005), corresponde a la madera Cupressoide/ Podocarpoide donde se incluyó el xilotipo RDC-16. Con respecto a la identificación de los géneros fósiles *Cupressinoxylon* y *Taxodioxylon*, éstos se decidieron dejar a nivel de género, reconociendo sólo para el género fósil *Cupressinoxylon* “tipos” a nivel de especie, debido a la variabilidad que presentaron las muestras, pero sin llegar a asignarle una especie ya conocida o proponer una nueva.

Aunque el Comité IAWA (2004) reconoce 45 caracteres anatómicos microscópicos para la identificación de madera de coníferas actuales, la elección de caracteres en el presente trabajo conto con un total de 23 caracteres anatómicos de tipo cualitativo y 6 de tipo cuantitativo (tabla 1 y 2). En el apartado de Anexos se presenta una breve descripción de cada uno de ellos, con su expresión del carácter correspondiente (Tabla 12). Tal elección, parte del hecho de que no todos los caracteres propuestos por dicho comité son observables en madera fósil, lo que depende en la mayoría de los casos del estado de preservación del material analizado. Por lo que, las descripciones anatómicas presentadas a continuación, reflejan los caracteres observados con mayor frecuencia en el total de muestras

analizadas. Asimismo, éstos se tomaron como base para evaluar la relación de los caracteres anatómicos de los ejemplares descritos con las posibles afinidades halladas.

8.1 Descripciones anatómicas

DIVISIÓN GYMNOSPERMAE

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Araucariaceae Henkel et W. Hochstetter. *Synopsis der Nadelholzer* 17: 1 (1865).

Agathoxylon Harting. *Botanische Zeitung* (Berlin) 6, 122-128, 137-141, 166-172 y 185-190 (1848).

Espécimen: IPN-PB 02, muestra DECA 7. No. de láminas delgadas 1-12.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad. D.E.C.A (Daniel Eduardo/David Ernesto Carrillo Acosta) Parque Cretácico A.C., 28° 51' 45" N y 105° 24' 05" W, localizada aproximadamente a 55 km al este del poblado de Juan Aldama, Municipio de Aldama, Chihuahua, México.

Observaciones. Ejemplar de 12 metros de largo y 1 metro de diámetro, que se recolectó como material rodado (para-autóctono).

Corte transversal. Anillos de crecimiento poco diferenciados (Figura 16-A). En algunas zonas se observan traqueidas estrechas formando capas delgadas, no se observa madera tardía como tal (traqueidas con paredes engrosadas) (Figura 16-A y B). Traqueidas de contornos rectangulares, en algunas zonas se observan circulares, de pared delgada (Figura 16-C). Canales resiníferos ausentes. Radios uniseriados, separados por una a siete hileras de traqueidas. Parénquima axial raro o ausente; las células con contenido oscuro difícilmente se pudieron determinar si pertenecían al parénquima o si se debía al proceso de fosilización, así mismo no se observó ningún patrón de acuerdo al arreglo de éste. Promedio del diámetro tangencial de las traqueidas 46 (intervalo = 30–58) μm . Se observa la

estructura denominada torus, que, aunque no es significativo para la descripción, su observación en material fósil no es común (Figura 16-D). Se presentan espacios intercelulares, y posiblemente algunas traqueidas con contenidos oscuros (Figura 16-C).

Corte tangencial. Los radios son predominantemente uniseriados, ocasionalmente se observan biseriados (Figura 16-E). Presentan 12 (intervalo = 2–24) células y 298 (intervalo = 73–596) μm de altura. Presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, se observan uniseriadas y espaciadas entre sí (Figura 16-F). Presencia de parénquima axial, carácter no recurrente en la observación de este corte, se observan las paredes lisas.

Corte radial. Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales predominantemente uniseriadas, ocasionalmente biseriadas, ordenadas en hilera y con punteaduras areoladas de forma circular (Figura 16-G) en disposición alterna, espaciadas entre sí, en ocasiones haciendo contacto entre ellas. Traqueidas radiales, engrosamientos helicoidales y callitroides ausentes. Parénquima radial de paredes horizontales lisas y pared terminal de las células de radio lisas (Figura 16-H). Presenta punteaduras de tipo oculiporo cupresoide, de 1 a 3 (generalmente 2) por campo de cruce (Figura 16-I).

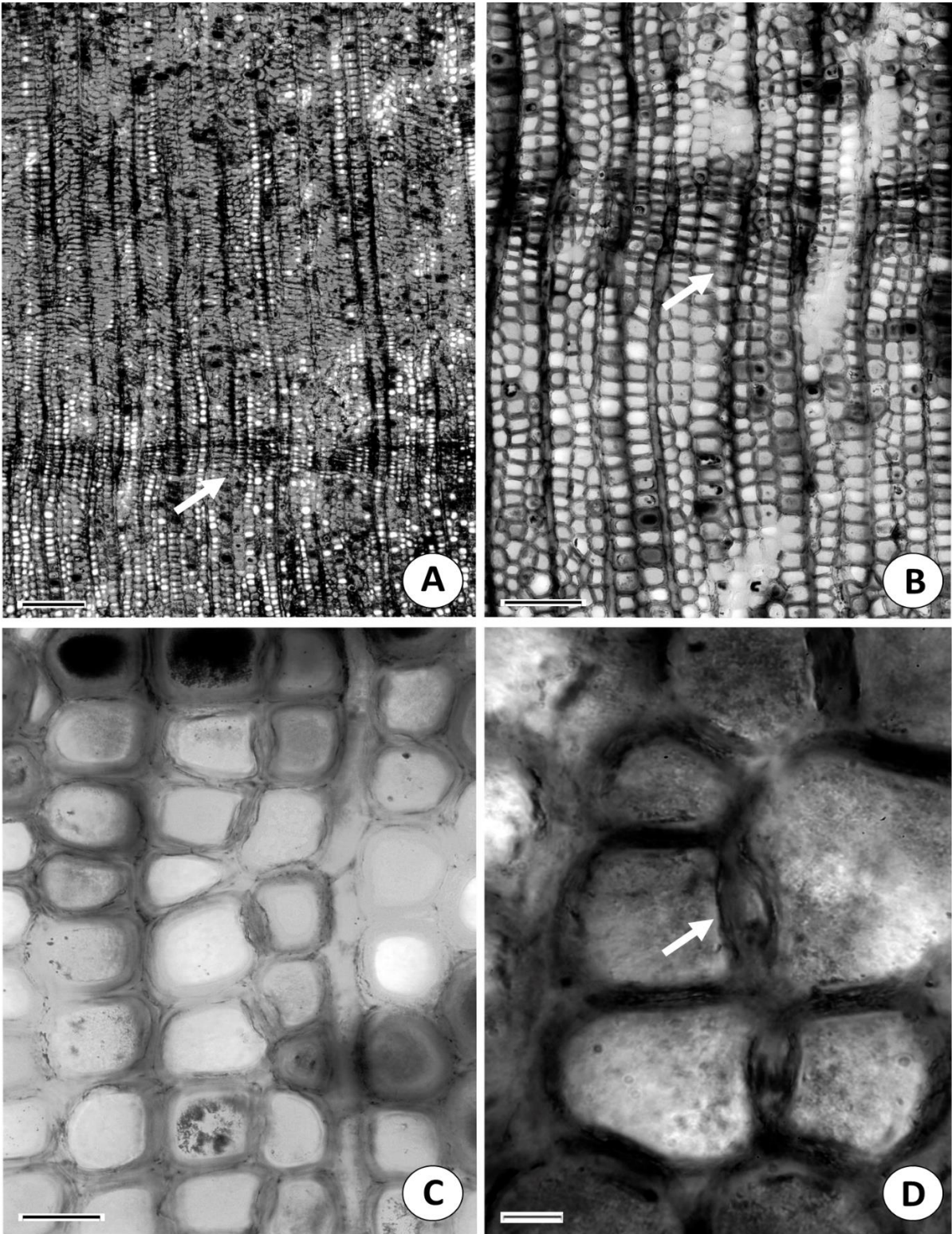


Figura 16. Descripción en la página 45.

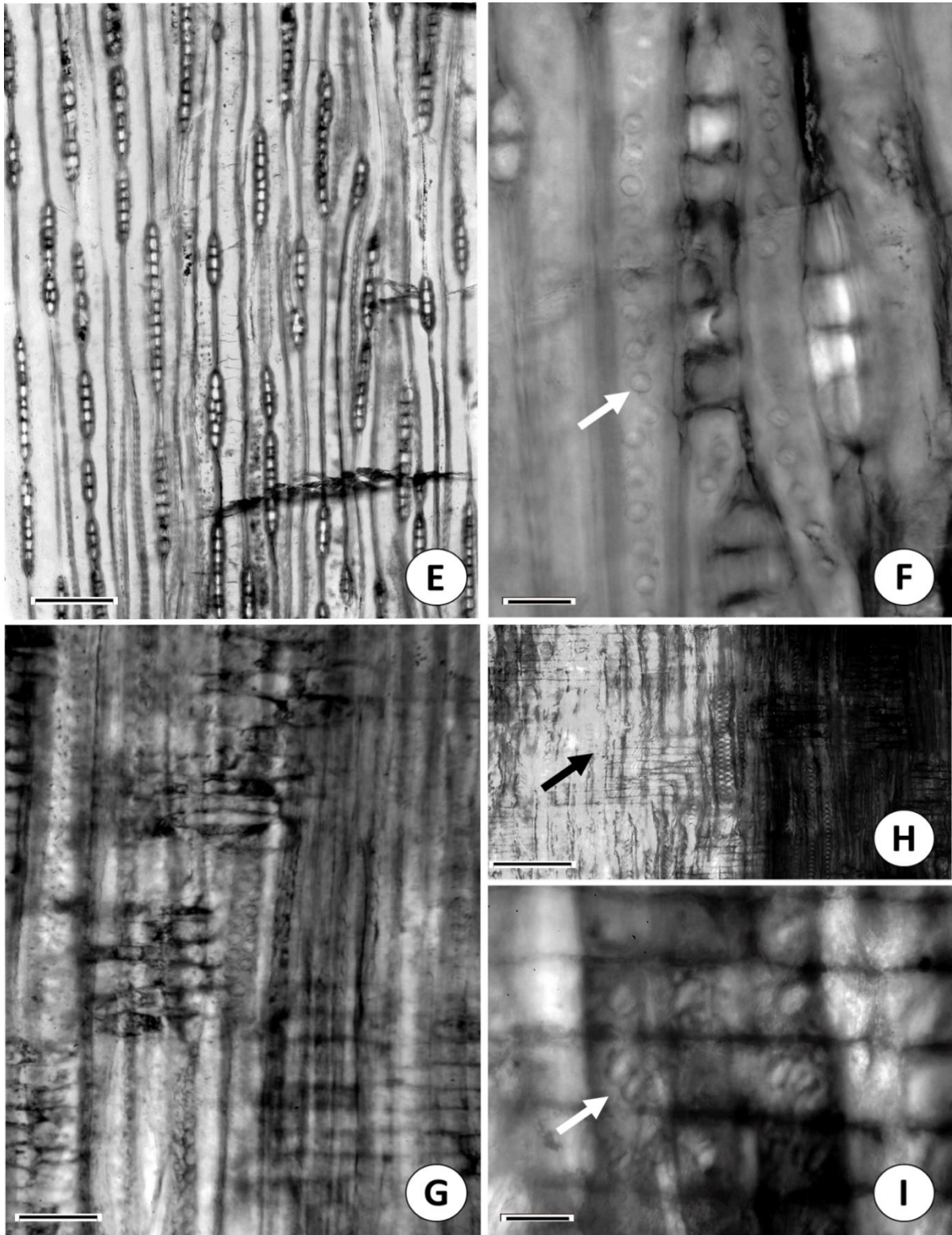


Figura 16. Descripción en la página 45.

Figura 16. Microfotografías del género fósil *Agathoxylon* de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección transversal (ST). Ausencia de anillos de crecimiento, banda de traqueidas estrechas (flecha). **B.** (ST). Detalle de traqueidas estrechas (flecha). **C.** (ST). Traqueidas de contornos rectangulares con pared delgada. **D.** (ST). Estructura torus (flecha). **E.** Sección tangencial (STA). Radios principalmente uniseriados, ocasionalmente biseriados. **F.** (STA). Punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de la traqueida. **G.** Sección Radial (SR). Punteaduras intertraqueales predominantemente uniseriadas, ocasionalmente biseriadas, en disposición alterna. **H** (SR). Paredes de los radios delgadas y lisas. **I.** (SR). Punteaduras de campo de cruzamiento de tipo cupresoide, (flecha). **Escala:** 200 μm en **A**; 100 μm en **B, C, E, G** y **H**; 50 μm en **D**; 20 μm en **F** e **I**.

El género fósil *Agathoxylon* Harting, 1848, se incluye dentro de la familia Araucariaceae por presentar los siguientes caracteres: anillos de crecimiento indistinguibles o poco distinguibles; traqueidas de contorno angular a rectangular; radios principalmente uniseriados, ocasionalmente biseriados; punteaduras radiales uniseriadas, localmente biseriadas en disposición alterna (punteaduras radiales araucarianas); parénquima axial raro o escaso; parénquima radial con paredes horizontales y tangenciales lisas; punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce y ausencia de canales resiníferos (García *et al.*, 2002; Comité IAWA, 2004).

Una nueva revisión del espécimen permitió observar la presencia de capas formadas por traqueidas estrechas y punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas, lo que confirma su inclusión dentro de la familia Araucariaceae.

A continuación, se enlistan los caracteres anatómicos que definen a esta familia (García *et al.*, 2002., Farjon, 2010., Gernandt y González, 2007 y *The Gymnosperm Database*, 2018). La descripción anatómica es exclusivamente sobre el xilema secundario.

Araucariaceae Henkel et W. Hochstetter 1865

En la actualidad esta familia sólo se conforma por los géneros *Agathis*, *Araucaria* y *Wollemia* con 41 especies.

- ⇒ Madera con anillos de crecimiento diferenciados o poco o nada diferenciados.
- ⇒ Traqueidas de sección poligonal, circular.
- ⇒ *Presencia ocasional de meatos.¹
- ⇒ Parénquima longitudinal ausente o escaso, en distribución dispersa. Con resina en su interior y paredes transversales lisas.
- ⇒ Punteaduras areoladas presentes en las paredes tangenciales de las traqueidas longitudinales. Salvo en la especie *Agathis labillardieri*.
- ⇒ *Presencia de traqueidas resinosas.
- ⇒ Radios leñosos exclusivamente uniseriados, uniseriados y en ocasiones parcialmente biseriados.
- ⇒ Punteaduras areoladas de las paredes radiales de las traqueidas longitudinales poligonales, en ocasiones se presentan ornadas, de abertura ocluida o circular, y se disponen en filas uniseriadas, biseriadas, triseriadas o pluriseriadas.
- ⇒ *Presencia de trabécula.
- ⇒ Radios leñosos homogéneos.
- ⇒ Parénquima radial con o sin contenido de resina y de paredes axiales y horizontales lisas. La especie *Agathis vitiensis* puede presentar paredes axiales lisas y noduladas.
- ⇒ Punteaduras de los campos de cruce de tipo araucarioide.

¹ Los caracteres no constantes están marcados con el símbolo (*).

***Agathoxylon* Harting, 1848**

Por un acuerdo entre los paleobotánicos se ha decidido usar el nombre genérico de *Agathoxylon* Harting, 1848 (especie tipo *Agathoxylon cordaiatum* Harting, 1848), para aquellas maderas con características similares a las araucarias, esto surge de propuestas como las de Bamford y Philippe (2001), Philippe y Bamford (2008) y Rößler *et al.* (2014), por lo que atendiendo a esta propuesta se mantiene el nombre genérico de *Agathoxylon* en la madera aquí analizada. Otros nombres que se han usado para este tipo de maderas son *Araucarioxylon* Kraus, 1870, *Dadoxylon* Endlicher, 1847 y *Dammaroxylon* Schultze-Motel, 1966, que han ido cayendo en desuso (Philippe y Bamford, 2008).

Entre sus taxa hermanos se encuentran: *Agathis*, *Alkastrobis*, *Araucaria*, *Araucariacites*, *Araucarioides*, *Araucarioxylon*, *Araucarites*, *Balmeisporites*, *Cyclusphaera*, *Dilwynites*, *Pagiophyllum*, y *Wairarapaia*. Se ha reportado en ambiente de estuario/ bahía, terrestre, lacustre y deltaico. Su rango de edad es de 167.7 a 5.332 Ma. Se ha registrado en el Jurásico para Francia, el Cretácico de Argentina, Francia e Italia, en el Eoceno de la Antártida y el Mioceno de Argentina (*fossilworks*, 2018).

Comparación con géneros actuales

La comparación se hace con dos géneros actuales de la familia Araucariaceae: *Agathis* Salisbury, 1807 (género con 17 especies); *Araucaria* Jussieu, 1789 (género con 19 especies).

Se toma como punto de partida, sólo aquellas especies que presentan “punteaduras areoladas predominantemente uniseriadas y raramente biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas”, carácter observado en la madera de San Carlos y exclusivo de algunas especies de la familia Araucariaceae. Entre las especies que presentan dicho carácter tenemos a: *Agathis dammara* (Lamb.) Rich. et A. Rich. 1826, *A. moorei* (Lindl.) Mast. 1892, *A. ovata* (C. Moore ex Veill.)

Warburg 1900, *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch 1873, *A. humboldtensis* Buchholz 1949, *A. muelleri* (Carrière) Brong. et Griseb. 1871 y *A. subulata* Vieill. 1862.

La especie que más se relacionó con la madera incluida en *Agathoxylon* fue *Agathis moorei*; con respecto al género *Araucaria*, tres especies presentan punteaduras en las paredes tangenciales: *Araucaria araucana*, *A. humboldtensis* y *A. muelleri* (en la tabla 3 se comparan los caracteres anatómicos de las especies actuales con el género fósil).

Agathis moorei puede presentar radios uniseriados y parcialmente biseriados, traqueidas resinosas, parénquima radial con contenidos resinosos y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas; caracteres que comparte con la madera de San Carlos, salvo la presencia de contenidos resinosos en el parénquima radial, carácter que hasta el momento no se puede confirmar. Con respecto a la altura de los radios, éstos son más bajos en *A. moorei*, con una altura promedio de 8 células, en comparación con la madera de San Carlos que presento en promedio 12 células. Asimismo, el número de punteaduras en los campos de cruce fue mayor en la madera actual, con un máximo de 6 punteaduras por campo. Es importante mencionar que este carácter fue difícilmente observable en el ejemplar de *Agathoxylon*, por lo general se contaron tres punteaduras por campo, pero esto sólo podría ser un aproximado (Farjon, 2010; García *et al.*, 2002).

Araucaria araucana presenta punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas como el ejemplar aquí analizado. Se diferencia en que presenta radios uniseriados de 1-8 células de alto y punteaduras del campo de cruce de tipo taxodioide (Díaz-Vaz, 1984; García *et al.*, 2002).

Araucaria humboldtensis presenta punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas y radios uniseriados de 1-4 células de alto, en

cambio la madera de San Carlos presento en promedio 12 células de alto (García *et al.*, 2002).

Araucaria muelleri presenta trabéculas, punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, radios uniseriados y traqueidas con contenidos resinosos. La madera de San Carlos se diferencia en que los radios presentaron la condición de biseriados, y posiblemente presente traqueidas con contenidos resinosos, pero este carácter puede confundirse con la preservación de la muestra (Greguss, 1955; García *et al.*, 2002).

En general, la madera de San Carlos comparte con el género *Araucaria*, la presencia de punteaduras areoladas de tipo uniseriadas y biseriadas en la pared radial de las traqueidas; presencia de punteaduras areoladas en la pared tangencial de la traqueida; traqueidas con contenidos resinosos (es posible que este carácter se presente). La diferencia con este género es que la madera de San Carlos presenta radios principalmente uniseriados y raramente biseriados. En cuanto a la altura de los radios, la madera de San Carlos presenta radios de 12 (rango = 2–24) células y 298 (rango = 73–596) μm de altura.

Tabla 3. Comparación anatómica de *Agathoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua con los géneros actuales *Agathis* y *Araucaria*.

	<i>Agathis moorei.</i>	<i>Araucaria spp.</i>	<i>Agathoxylon sp.</i>
Anillos de crecimiento	Indiferenciados	Indiferenciados/ diferenciados	Indiferenciados
Punteaduras intertraqueales en PR	Uniseriadas (predominante) y biseriadas	Uniseriadas y biseriadas	Predominantemente uniseriadas y parcialmente biseriadas
Punteaduras intertraqueales en PT	Presentes	Presentes	Presentes
Arreglo de las punteaduras intertraqueales en PR	Araucariana (contiguas y alternas)	Araucariana (contiguas y alternas)	Araucariana (contiguas y alternas)
Contenido del parénquima (en corte radial)	Presente	Ausente/ presente	No determinado
Espacios intercelulares	X	X	Presentes
Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	X	X	Delgada
Torus	X	X	Presente
Trabécula	Ausente	Ausente/ presente	Ausente
Contorno de la traqueida	Poligonal	Hexagonal/ circular	Rectangulares <circulares
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Ausente o escaso	Ausente o escaso	Raro o ausente
Arreglo del parénquima axial	0	0	Difuso
Paredes transversales del parénquima axial (STA)	0	0	Lisas
Paredes transversales del parénquima axial en (SR)	0	0	Lisas
Traqueidas radiales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas	Lisas
Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	Araucaroide	Araucaroide	Cupresoides
Número de punteaduras por campo de cruce	3-4 (6)	1-8	1-3 (2)
Promedio de la altura de los radios (número de células)	1-5 (8)	1-10	2-24 (12)
Ancho de los radios (células)	1>, 2<	Uniseriados	1>, 2<

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **0**= no aplica; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

Comparación con otros géneros fósiles

Se compara la madera de San Carlos incluida en el género fósil *Agathoxylon* sp. con ejemplares del Jurásico Superior de México (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018). Cretácico Inferior de Sudamérica (Vera y Césari, 2011). Cretácico Inferior y Superior del centro-sur de EUA (Hudson, 2006; Wheeler y Lehman, 2005) y del Paleoceno del norte de México (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018). En la tabla 4 se comparan los caracteres anatómicos de los géneros fósiles con el género fósil *Agathoxylon*.

Agathoxylon gillii Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018. Esta especie fue descrita en la Fm. Todos Santos del Jurásico Superior de Chiapas. Se relaciona con la madera de San Carlos en que presenta anillos de crecimiento poco distinguibles, paredes terminales y horizontales de las células del parénquima radial delgadas y lisas. Las punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas en esta madera son principalmente uniseriadas, rara vez biseriadas en arreglo opuesto, a comparación de la madera de Chihuahua que son de tipo alterna. Además la madera de San Carlos presenta punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, caracter no presente en la madera de Chiapas, lo que descarta cualquier afinidad (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018).

Agathoxylon angosturense Ríos-Santos, 2018. Esta especie fue descrita en la Fm. Todos Santos del Jurásico Superior de Chiapas. Se diferencia de la madera de San Carlos en que esta madera carece de anillos de crecimiento y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas. Además, presenta punteaduras tipo araucarioide en los campos de cruce con 4 (2-7) punteaduras por campo (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018).

Agathoxylon jericoense Ríos-Santos, 2018. Esta especie fue descrita en la Fm. Todos Santos del Jurásico Superior de Chiapas. Esta especie presenta traqueidas de contornos redondos, punteaduras areoladas tipo araucarioide de uni- a

tetraseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, células del parénquima radial con contenidos resinosos, ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, las punteaduras del campo de cruce son de tipo araucarioide con 7 (3-12) punteaduras por campo, y radios con 39 células de alto. Caracteres no observados en las maderas de San Carlos (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018).

Agathoxylon parrensis Ríos-Santos, 2018. Ejemplar proveniente de la parte superior de la Fm. Las Encinas del Paleoceno, en la localidad de Cuenca de Parras en Coahuila. Presenta traqueidas de contornos redondos, no presenta parénquima axial y punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas, las punteaduras del campo de cruce son de tipo araucarioide con 4 (2-6) punteaduras por campo, y radios con 18 células de alto. Caracteres no observados en la madera de San Carlos (Ríos-Santos, 2016; Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018).

Agathoxylon sp. Harting, 1848. Ejemplar del Cretácico Inferior de Argentina. Este presenta anillos indistinguibles, con una zona de traqueidas estrechas de 1 a 3 células de ancho de madera tardía; traqueidas de 51 (31-72) μm de diámetro; los radios exclusivamente uniseriados de 1-13 (6) células de alto; punteaduras intertraqueales de forma poligonal y circular, principalmente uniseriadas y en menor proporción biseriadas alternas y opuestas, y punteaduras de tipo araucarioide en los campos de cruce de 1 a 6 (3) punteaduras circulares. La madera de San Carlos difiere de ésta, en que no presenta un engrosamiento de la pared en la zona de traqueidas estrechas propio de la madera tardía; el promedio de las traqueidas es de 46 (30-58) μm de diámetro; radios principalmente uniseriados parcialmente biseriados de 2 a 24 (12) células de alto, punteaduras intertraqueales principalmente uniseriadas, cuando biseriadas en disposición alterna, y punteaduras del campo de cruce de 1 a 3 (2) de tipo cupresoide (Vera y Césari, 2012).

***Araucarioxylon* sp.** Ejemplar del Cretácico Inferior de la Cuenca de San Juan (formaciones Fruitland y Kirtland). Se diferencia de la madera de San Carlos, en que presenta anillos de crecimiento no distinguibles, punteaduras intertraqueales opuestas y radios exclusivamente uniseriados. En la madera de San Carlos los anillos de crecimiento están presentes, las punteaduras intertraqueales son alternas y los radios son principalmente uniseriados parcialmente biseriados (Hudson, 2006).

Tipo 3 madera Araucarioide. Ejemplar del Cretácico Superior de la Fm. Aguja del Big Bend National Park, Texas. Se relaciona con la madera de San Carlos en que presenta escaso parénquima axial de paredes lisas, punteaduras intertraqueales de tipo araucariana alternas, anillos de crecimiento indistintos (madera ligeramente comprimida en la región donde las traqueidas son ligeramente más estrechas radialmente). Se diferencia en que la madera del Big Bend presenta sólo radios uniseriados (Wheeler y Lehman, 2005).

Tabla 4. Comparación anatómica de *Agathoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua con géneros fósiles.

	<i>Agathoxylon gillii</i>	<i>A. angosturense</i>	<i>A. jericoense</i>
Anillos de crecimiento	Indistintos	Ausentes	Indistintos
Punteaduras intertraqueales en PR	1>, 2<	1>, 2<	1 a 4 series
Punteaduras intertraqueales en PT	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Arreglo de las punteaduras intertraqueales en PR	Araucariana (opuesta)	Araucariana >1, <2	Araucariana, >2 y 3
Contenido del parénquima (SR)	X	X	Presente
Espacios intercelulares	X	X	X
Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	X	X	X
Torus	X	X	Presente
Trabécula	X	X	X
Traqueidas resinosas/ tílides	X	X	Presentes
Contorno de la traqueida	Redondeada	Cuadrada, <redonda	Redondeada, <poligonales
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Ausente	Ausente	Ausente
Arreglo del parénquima axial	0	0	0
Paredes transversales del parénquima axial (STA y SR)	0	0	0
Traqueidas radiales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas	Lisas
Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	Araucarioide	Araucarioide	Araucarioide
No. de punteaduras por campo de cruce	5 (2-8)	4 (2-7)	7 (3-12)
Promedio de la altura de los radios (número de células)	1-23 (15)	1-5-10 (15)	1-25 (39)
Ancho de los radios (células)	1>, 2<	1>, 2<	1 a <2

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **0**= no aplica; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

Cont. **Tabla 4.** Comparación anatómica de *Agathoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua con géneros fósiles.

	<i>Agathoxylon parrensis</i>	<i>Agathoxylon</i> sp. (Cretácico inferior)	Tipo 3 madera Araucarioide
Anillos de crecimiento	Indistintos	Indistintos	Indistintos
Punteaduras intertraqueales en PR	1>, 2<	1>, 2<	X
Punteaduras intertraqueales en paredes tangenciales	Ausentes	X	X
Arreglo de las punteaduras intertraqueales en PR	Araucariana	Araucariana	Araucariana (alterna)
Contenido del parénquima (SR)	X	X	X
Espacios intercelulares	X	X	X
Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	X	X	X
Torus	X	X	X
Trabécula	X	X	X
Traqueidas resinosas/ tílides	X	X	X
Contorno de la traqueida	Redondas	X	X
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	X	X
Engrosamientos callitroides	Ausentes	X	X
Canales resiníferos	Ausentes	X	X
Parénquima axial	Ausente	X	Presente (escaso)
Arreglo del parénquima axial	0	X	X
Paredes transversales del parénquima axial (STA)	0	X	Lisas
Traqueidas radiales	Ausentes	X	X
Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas	X	X
Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas	X	X
Punteaduras del campo de cruce	Araucarioide	Araucarioide	X
No. de punteaduras por campo de cruce	4 (2-6)	3 (1-6)	X
Promedio de la altura de los radios (número de células)	1-6- 12 (18)	1-13 (6)	<5
Ancho de los radios (células)	>1, <2	Uniseriados	Uniseriados

PR= paredes radiales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **0**= no aplica; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

Cont. **Tabla 4.** Comparación anatómica de *Agathoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua con géneros fósiles.

	<i>Araucarioxylon</i> sp. (Cuenca San Juan)	<i>Agathoxylon</i> sp. (Fm. San Carlos)
Anillos de crecimiento	Indistintos	Indistintos
Punteaduras intertraqueales en PR	X	Predominantemente uniseriadas y parcialmente biseriadas
Punteaduras intertraqueales en PT	X	Presentes
Arreglo de las punteaduras intertraqueales en PR	Araucariana (opuestas)	Araucariana (contiguas y alternas)
Contenido del parénquima (SR)	X	No determinado
Espacios intercelulares	X	Presentes
Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	X	Delgada
Torus	X	Presente
Trabécula	X	Ausente
Traqueidas resinosas/ tílides	X	Presentes
Contorno de la traqueida	Cuadrada a poligonal	Rectangulares <circulares
Engrosamientos helicoidales	X	Ausentes
Engrosamientos callitroides	X	Ausentes
Canales resiníferos	X	Ausentes
Parénquima axial	Difuso	Raro o ausente
Arreglo del parénquima axial	X	¿Difuso?
Paredes transversales del parénquima axial (STA y SR)	X	Lisas
Traqueidas radiales	X	Ausentes
Paredes terminales de las células del parénquima radial	X	Lisas
Paredes horizontales de las células del parénquima radial	X	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	X	Cupresoides
No. de punteaduras por campo de cruce	1-4	1-3 (2)
Promedio de la altura de los radios (número de células)	X	2-24 (12)
Ancho de los radios (células)	Uniseriados	1>, 2<

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **0**= no aplica; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

Los subsiguientes géneros fósiles identificados en este trabajo, se incluyen en la familia Cupressaceae y Podocarpaceae según las características anatómicas que presenten, se enlistan los caracteres anatómicos que definen a estas familias (García *et al.*, 2002., Farjon, 2010., Gernandt y González, 2007 y *The Gymnosperm Database*, 2018). La descripción anatómica es exclusivamente sobre el xilema secundario y sólo en un ejemplar (ST-1) se realizó de igual manera sobre la corteza.

Podocarpaceae Endlicher 1847

La familia Podocarpaceae en la actualidad se compone de 18 géneros: *Acmopyle*, *Afrocarpus*, *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, *Falcatifolium*, *Halocarpus*, *Lagarastrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao*, *Microcachrys* (arbusto), *Nageia*, *Parasitaxus*, *Pherosphaera*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Retrophyllum* y *Saxegothaea* (*Sundacarpus* en la propuesta de Christenhuys *et al.*, 2011) con 173 especies. En México sólo se presenta el género *Podocarpus* sp. (Gernandt y González, 2007).

- ⇒ Madera con anillos de crecimiento poco o nada diferenciados.
- ⇒ Traqueidas de sección cuadrada o poligonal. En algunos casos se pueden presentar de tipo circular y cuadrada, como en la especie *Phyllocladus hypophyllum*.
- ⇒ Parénquima longitudinal con paredes transversales lisas.
- ⇒ Radios leñosos uniseriados y en ocasiones parcialmente biseriados. Carácter no constante en todos los géneros.
- ⇒ Los radios leñosos, por lo general son medios (aproximadamente de 5 a 15 células de alto). Sin embargo, éstos pueden llegar a ser más altos, como, por ejemplo, la especie *Dacrycarpus dacrydioides* que puede llegar a tener hasta 60 células de altura en los radios uniseriados.

- ⇒ Las punteaduras areoladas de las paredes radiales de las traqueidas longitudinales son redondeadas y se disponen en filas uniseriadas y biseriadas.
- ⇒ Radios leñosos homogéneos.
- ⇒ Parénquima radial de paredes axiales y horizontales lisas.
- ⇒ Punteaduras de los campos de cruce de tipo taxodioide y cupresoide.

La presencia del carácter “punteaduras areoladas presentes en las paredes tangenciales de las traqueidas”, aunque no es constante en todos los géneros, este carácter posee un peso taxonómico considerable.

Cupressaceae Gray 1822

Las cupresáceas son la tercera familia más grande de coníferas con un total de 28 (30) géneros y 135 especies, se encuentran representadas en todos los continentes con excepción de la Antártida. Su origen se remonta al Mesozoico medio (Triásico) cuando Pangea estaba todavía intacta, se cree que se originaron posiblemente en Asia. La presencia de fósiles y de especies existentes de cupresáceas basales en Australasia y Sudamérica y el morfogénero *Widdringtonia* en América del Norte, explican la radiación que hubo de éstas cuando los dos supercontinentes se separaron; esto es congruente con la división actual de la familia en dos subfamilias: Cupressoideae (restringida a Laurasia) y Callitroideae (restringida a Gondwana), y la división filogeográfica de Laurasiana y Gondwana (Mao *et al.*, 2012).

La familia comprende árboles y arbustos perennifolios, originarios de regiones templado-frías a templado-cálidas de ambos hemisferios. Dentro de los géneros tenemos a *Actinostrobus*, *Austrocedrus*, *Callitris*, *Diselma*, *Fitzroya*, *Libocedrus*, *Neocallitropsis*, *Papuacedrus*, *Pilgerodendron* y *Widdringtonia* para el Hemisferio Sur; y *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Fokienia*, *Juniperus*, *Microbiota*, *Platycladus*, *Tetraclinis*, *Thuja* y *Thujopsis* para el Hemisferio Norte (De Magistris, 2003). En la clasificación de Christenhuys *et al.* (2011) se incluyen los géneros

Cunninghamia, *Taiwania*, *Athrotaxis*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Cryptomeria*, *Glyptostrobus* y *Taxodium*. Para México los géneros presentes son *Cupressus*, *Juniperus*, *Calocedrus* y *Taxodium* (Gernandt y González, 2007).

Las características que presentan los miembros de esta familia son:

- ⇒ Madera con anillos de crecimiento diferenciados o anillos de crecimiento poco o nada diferenciados.
- ⇒ Traqueidas de sección cuadrada, poligonal y circular.
- ⇒ Parénquima longitudinal presente, en distribución dispersa, metatraqueal terminal.
- ⇒ *En ocasiones presencia de pared terciaria verrugosa.
- ⇒ Punteaduras areoladas presentes en las paredes tangenciales de las traqueidas longitudinales.
- ⇒ Parénquima longitudinal con resina en su interior y de paredes transversales lisas o noduladas.
- ⇒ Radios leñosos uniseriados y en ocasiones parcialmente biseriados.
- ⇒ Punteaduras areoladas de las paredes radiales de las traqueidas longitudinales redondas de abertura ocluida o circular, dispuestas en filas uniseriadas y biseriadas, o sólo uniseriadas, en algunos casos, cuando son biseriadas, éstas pueden presentar barra de Sanio. También, en ocasiones pueden presentar bóveda estriada.
- ⇒ *Engrosamientos callitroides presentes. Por ejemplo, en el género *Callitris*.
- ⇒ *Presencia de trábecula.
- ⇒ Radios leñosos homogéneos, también pueden presentar traqueidas de radio.
- ⇒ Parénquima radial con contenido de resina y de paredes axiales y horizontales lisas y punteadas.
- ⇒ Punteaduras de los campos de cruce de tipo cupresoide y piceoide.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Xilotipo 1 (Madera Cupressoide/ Podocarpoide). Wheeler y Lehman (2005).

Ejemplar: RDC-16. Número de láminas 1-5.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad. Rancho Don Chuy a 28° 46' 17.0" N y 105° 27' 25.6" W elevación 1134 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Observaciones. Muestra escasamente preservada, no se pudo obtener el corte tangencial y los elementos anatómicos observables en el corte transversal son insuficientes.

Corte transversal. Traqueidas de forma cuadrada, algunas se observan circulares (Figura 17-A). En gran parte de la lámina se observan deformadas por el proceso de fosilización. Sin más caracteres observables.

Corte radial. Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales y callitroides. Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales exclusivamente uniseriadas de forma circular (Figura 17-B), espaciadas entre sí y algunas haciendo contacto (Figura 17-C), de apertura circular (Figura 17-D). Radios homogéneos (Figura 17-E). Parénquima radial de paredes horizontales lisas y pared terminal de las células de radio lisas (Figura 17-F). Punteaduras de tipo taxodioide de 1 a 2 por campo de cruce (Figura 17-G). Se observa madera tardía y parénquima axial con contenido.

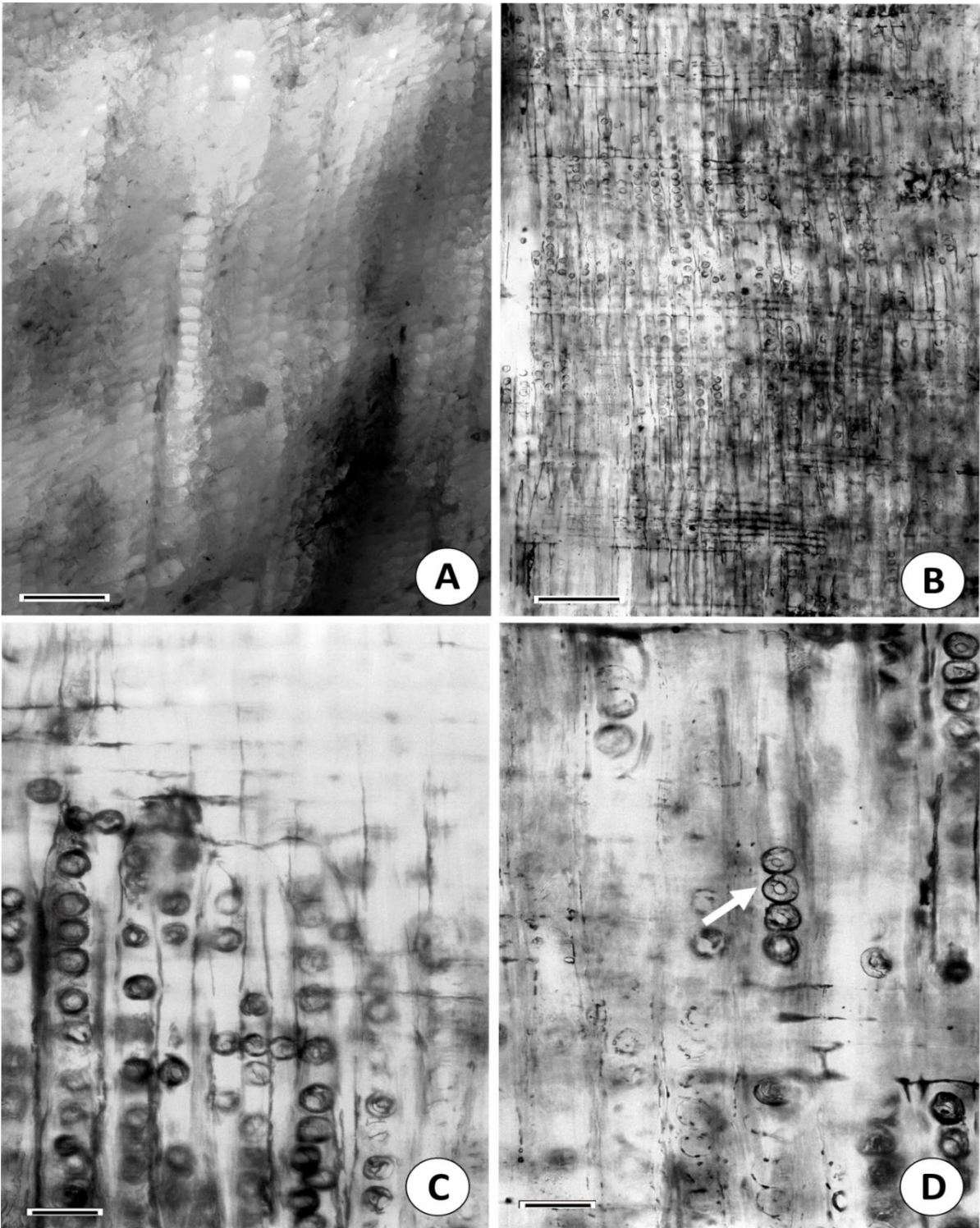


Figura 17. Descripción en la página 62.

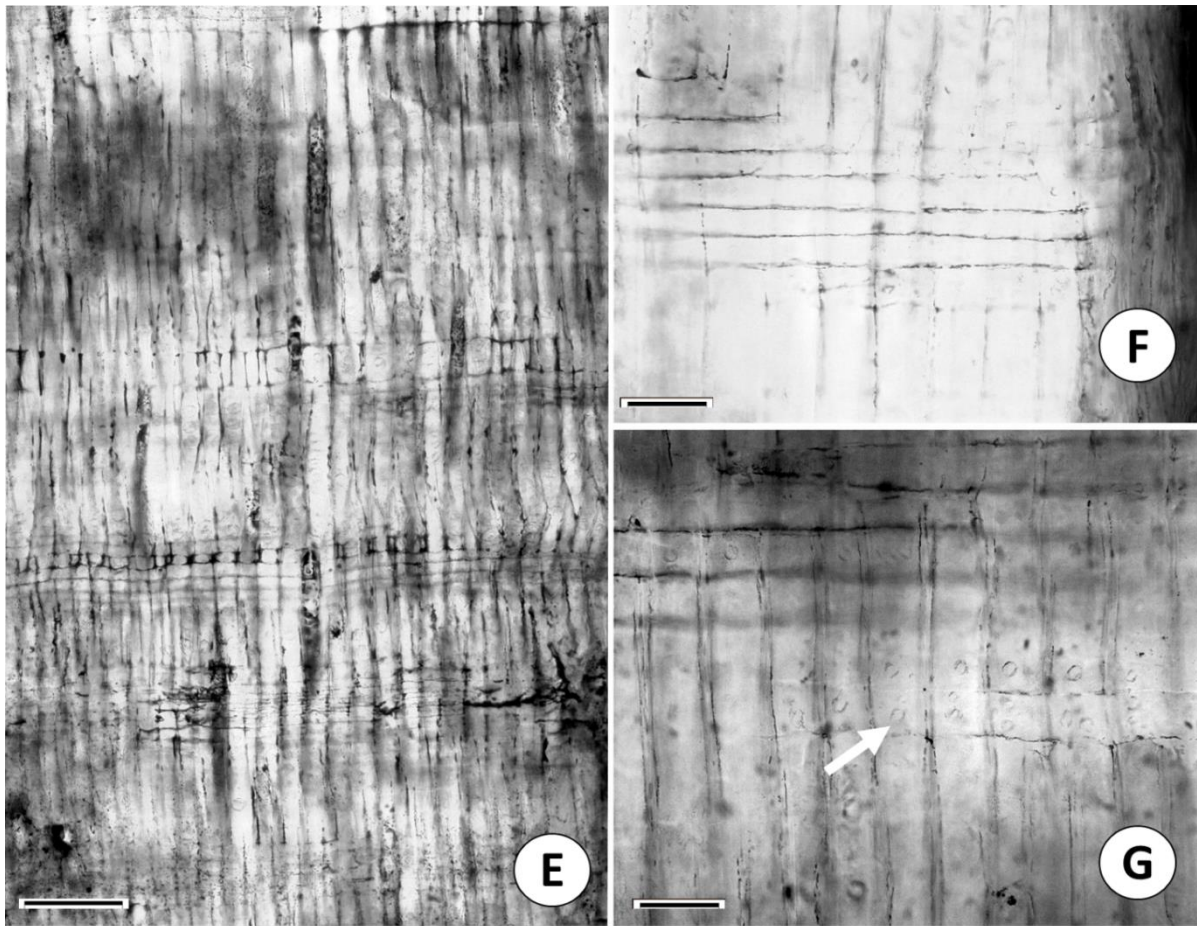


Figura 17. Microfotografías del ejemplar RDC-16 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección transversal (ST). Traqueidas de apariencia cuadrada. **B.** Sección radial (SR). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas. **C.** (SR). Punteaduras circulares espaciadas entre sí y haciendo contacto. **D.** (SR). Punteaduras de apertura circular (flecha). **E.** (SR). Radios homogéneos. **F.** (SR). Parénquima radial de paredes axiales lisas. **G.** (SR). Punteaduras de tipo taxodioide (flecha). Escala: 100 μ m en **A**, **B** y **E**; 20 μ m en **C**, **D**, **F**, y **G**.

De acuerdo al grupo tipo de maderas Cupressoide/ Podocarpoide descritas por Wheeler y Lehman (2005), el xilotipo RDC-16 se relaciona con este tipo de maderas por no presentar canales resiníferos, engrosamientos helicoidales y callitroides. Por otro lado, se asemejan en que presentan radios homogéneos y punteaduras del campo de cruce de tipo cupresoide-taxodioide, que en este caso posiblemente sólo sean tipo taxodioide (en las láminas analizadas este carácter fue difícilmente observable).

Comparando este xilotipo con el género fósil *Podocarpoxylon*, ambas maderas presentan traqueidas de contornos cuadrados, las punteaduras areoladas de las paredes radiales se observan de forma circular y exclusivamente uniseriadas, separadas o haciendo contacto entre ellas (tipo abietineanas) y radios de paredes lisas. Sin embargo, por la poca preservación de la muestra, no se observó la presencia de radios prominentes en corte transversal, la ausencia de punteaduras areoladas en vista tangencial; por lo que los caracteres son insuficientes para incluir al xilotipo RDC-16 en el género fósil *Podocarpoxylon* (Bamford y Corbett, 1994; Pujana y Ruiz, 2017). Con respecto al tipo de punteaduras del campo de cruce la familia Podocarpaceae presenta de tipo cupresoide y piceoide

Como no se cuenta con más elementos de identificación, se justifica su inclusión en este tipo de maderas, ya que estos caracteres ocurren exclusivamente en las familias Cupressaceae y Podocarpaceae. Como lo mencionan Wheeler y Lehman (2005), este tipo de maderas pueden representar una especie variable, como la documentada por Bailey y Faull (1934) para *Sequoia sempervirens*, o pueda tratarse de diferentes especies, por ejemplo, en los pinos blandos con poca madera tardía frente a pinos duros con distintas bandas de madera tardía en el carácter distintivo de los anillos de crecimiento (Wheeler y Lehman, 2005).

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Orden Cupressales Link *Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse* 2: 471 (1829).

Xilotipo 2: Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Ejemplar: ST-1. Número de láminas 1-12 y ejemplar: ST-6. Número de láminas 1-3.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad. Sierra Tatachano a 28° 45' 01.2.0" N y 105° 26' 00.2" W elevación 1128 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Observaciones. Muestras del ejemplar ST-1 tomadas *in situ* (autóctono) (Figura 18 A y B), las láminas elaboradas pertenecen al xilema secundario y corteza. Muestras pobremente preservadas.

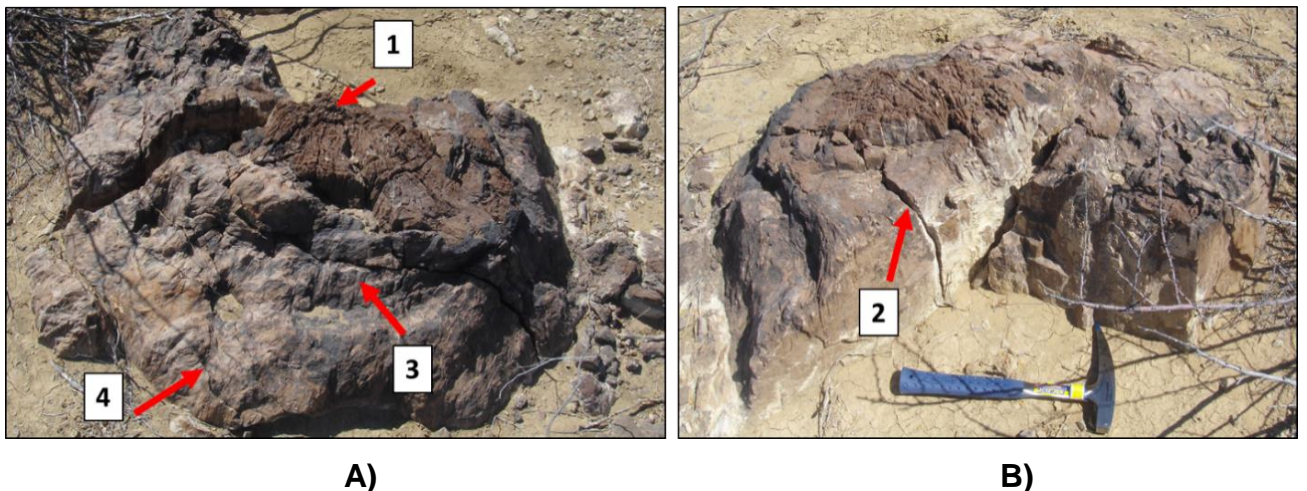


Figura 18. Ejemplar ST-1 en posición *in situ*. Los números indican las zonas en donde se tomaron muestras. **A)** 1-núcleo (correspondiente a la medula), 3-periferia (xilema secundario) y 4-corteza. **B)** 2-centro.

Ejemplar ST-1 (1-4 corteza)

Corte transversal. Floema consistente de células cribosas, parénquima y fibras dispuestas en hileras simples que conforman bandas tangenciales (Figura 19-E, F y G). Las fibras presentan forma cuadrada a rectangular. Los radios floemáticos son rectilíneos, se observan de una y dos células (Figura 19-A y B).

Corte tangencial. Radios bajos y altos, uniseriados a parcialmente biseriados. Presentan una altura de 1 a 43 células (16) (Figura 19-C). Presencia de parénquima (Figura 19-D).

Corte radial. Radios homocelulares, compuestos por células procumbentes (Figura 19-H e I).

Ejemplar ST-1 (1-8 xilema secundario)

Corte transversal. Anillos de crecimiento no visibles, la pared de la traqueida es gruesa debido a la presencia de madera de compresión; no se observa la presencia de canales resiníferos fisiológicos (Figura 20-A). Traqueidas de apariencia circular, tal forma se debe a la presencia de madera de compresión (Figura 20-B y D), se observan espacios intercelulares (Figura 20-D). Traqueidas con diámetro tangencial de $26.4 \mu\text{m}$ ($\text{sd}=5.143$), intervalo de $16.04\text{-}39.07 \mu\text{m}$; diámetro radial de $27.8 \mu\text{m}$ ($\text{sd}=5.940$), intervalo de $14.37\text{-}39.12 \mu\text{m}$; grosor de la pared de $7 \mu\text{m}$ ($\text{sd}=2.172$), intervalo de $4.06\text{-}13.44 \mu\text{m}$. En este corte no se observó parénquima axial.

Corte tangencial. Radios medianos predominantemente uniseriados algunos parcialmente biseriados, la frecuencia de estos últimos es muy baja (en las dos láminas examinadas sólo se observaron cuatro radios con esta condición) de 3 a 14 (7) células de alto, $\text{sd}=3.57$ (Figura 20-C). En la muestra ST-6 los radios se observan más bajos (Figura 21-A y B). Con una longitud promedio de $163 \mu\text{m}$ ($68\text{-}288$), $\text{sd}= 67.24$. Se observó la presencia de parénquima axial, las paredes terminales transversales del parénquima son lisas, se observa un engrosamiento

de éstas (Figura 20-E). Presencia de punteaduras areoladas uniseriadas. Se observan las hendiduras espiraladas propias de la madera de compresión (Figura 20-F).

Corte radial. Punteaduras areoladas intertraqueales de forma circular, dispuestas en filas uniseriadas, las punteaduras observadas se presentan principalmente espaciadas entre sí y pocas haciendo contacto entre ellas (Figura 20-G, H). En algunas partes de la muestra se observan de tipo biseriado, pero el carácter se encuentra pobremente preservado para ser confirmado (Figura 20-I y Figura 21-D). Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales y callitroides. Radios leñosos homogéneos con contenido. Parénquima radial de paredes horizontales lisas y pared terminal de las células de radio lisas (Figura 20-J). Las punteaduras del campo de cruce no se lograron observar. Las paredes del parénquima axial son lisas, así también se observan engrosadas, éste se aprecia por su contenido oscuro (Figura 21-C).

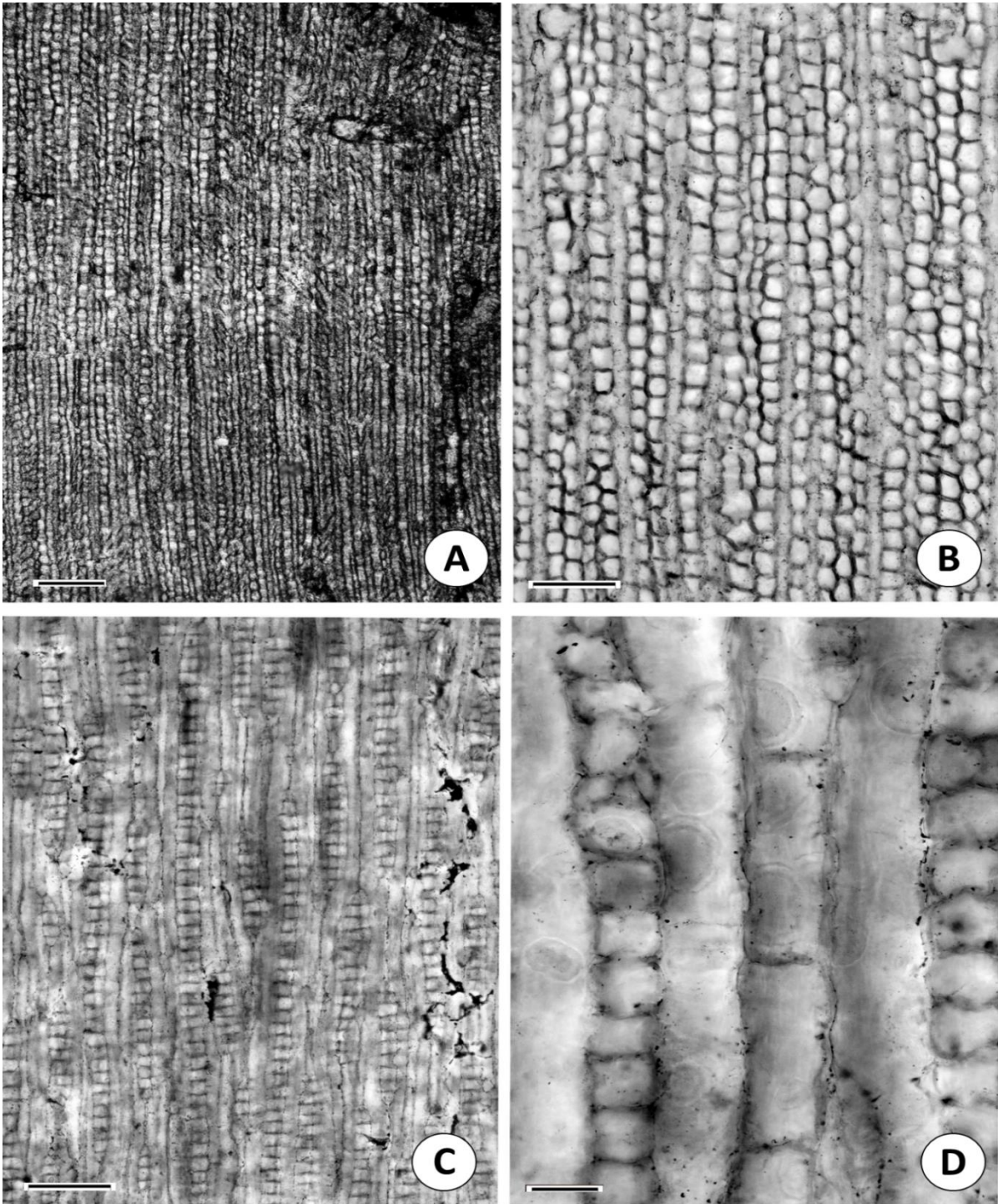


Figura 19. Descripción en la página 72.

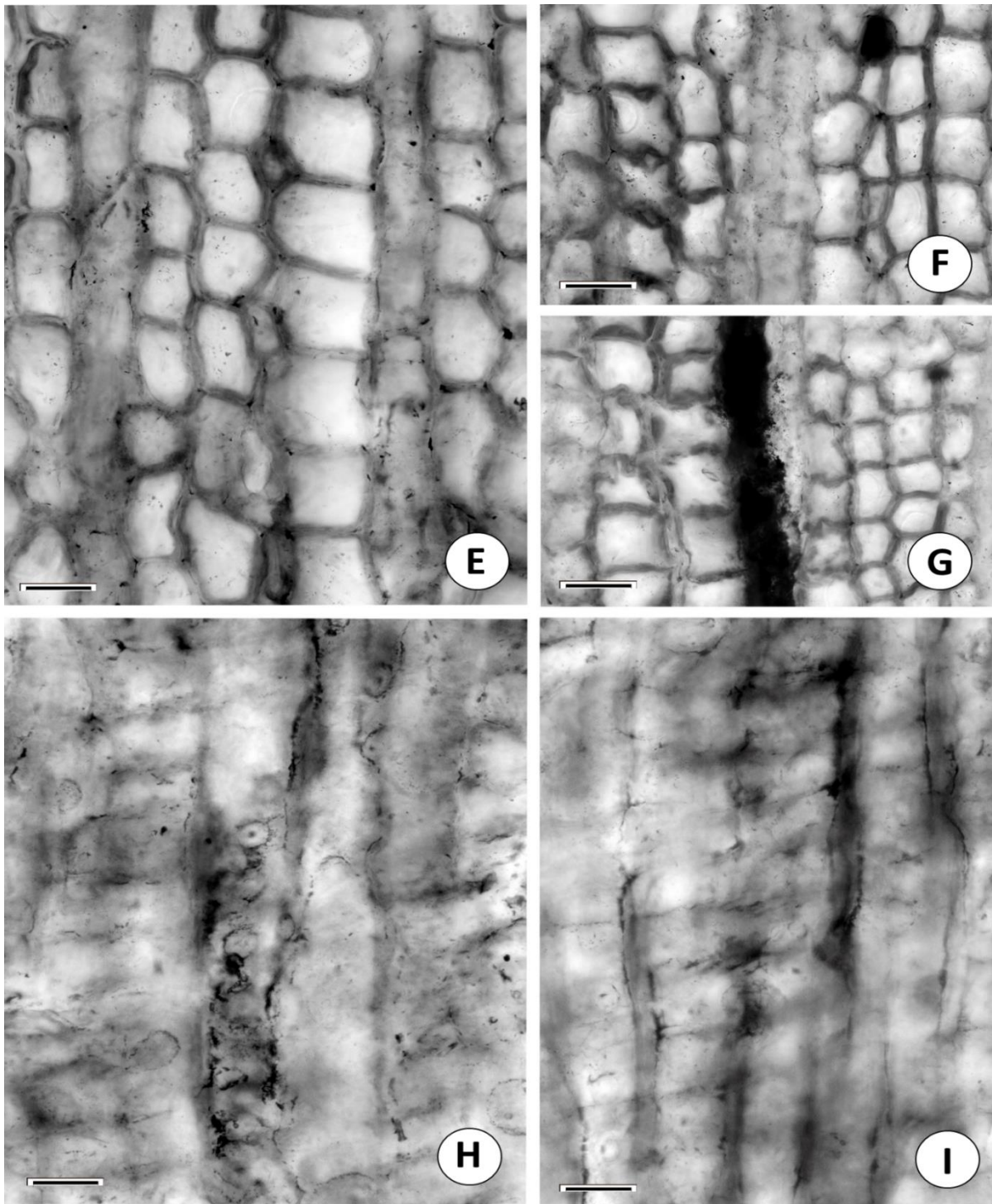


Figura 19. Descripción en la página 72.

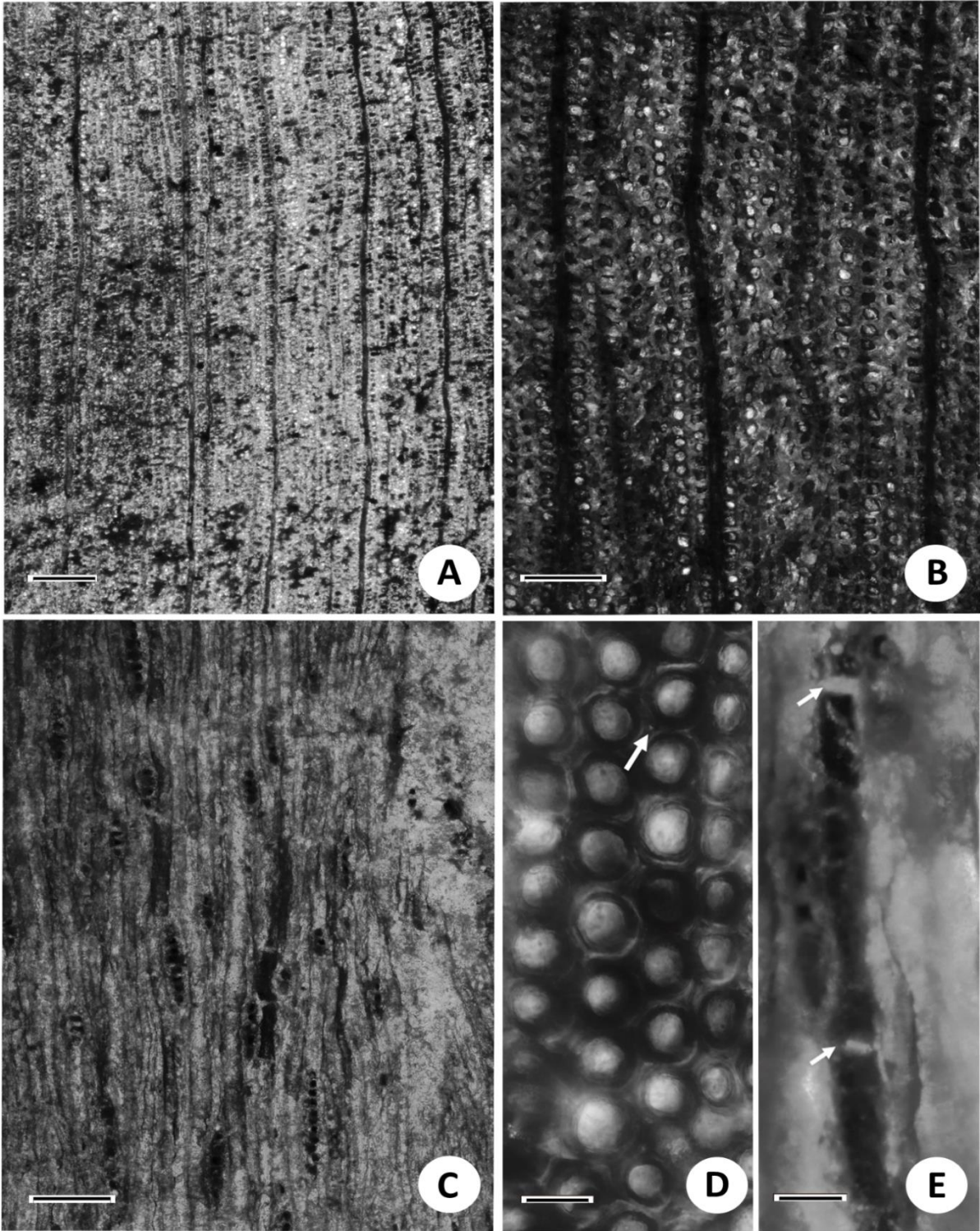


Figura 20. Descripción en la página 72.

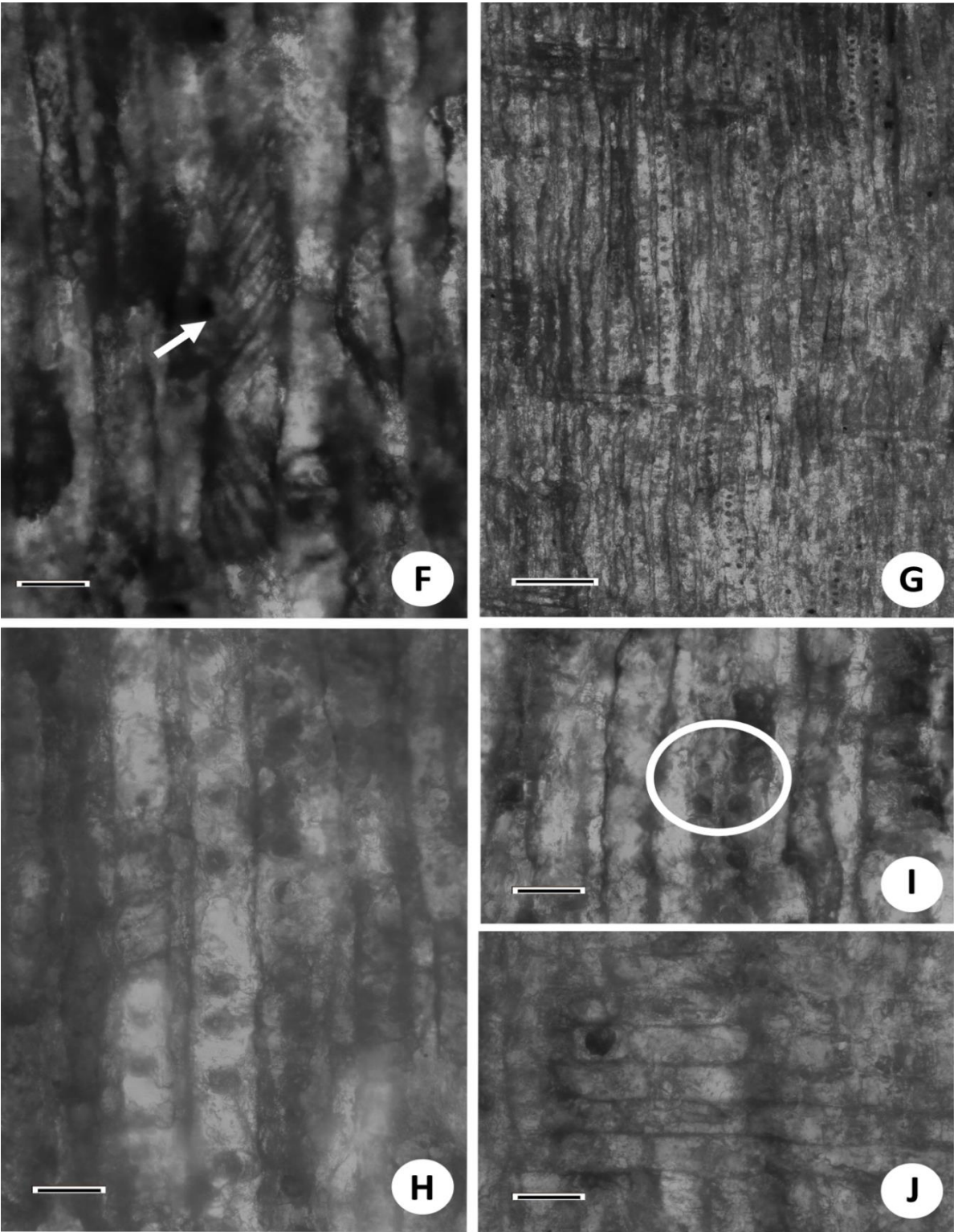


Figura 20. Descripción en la página 72.

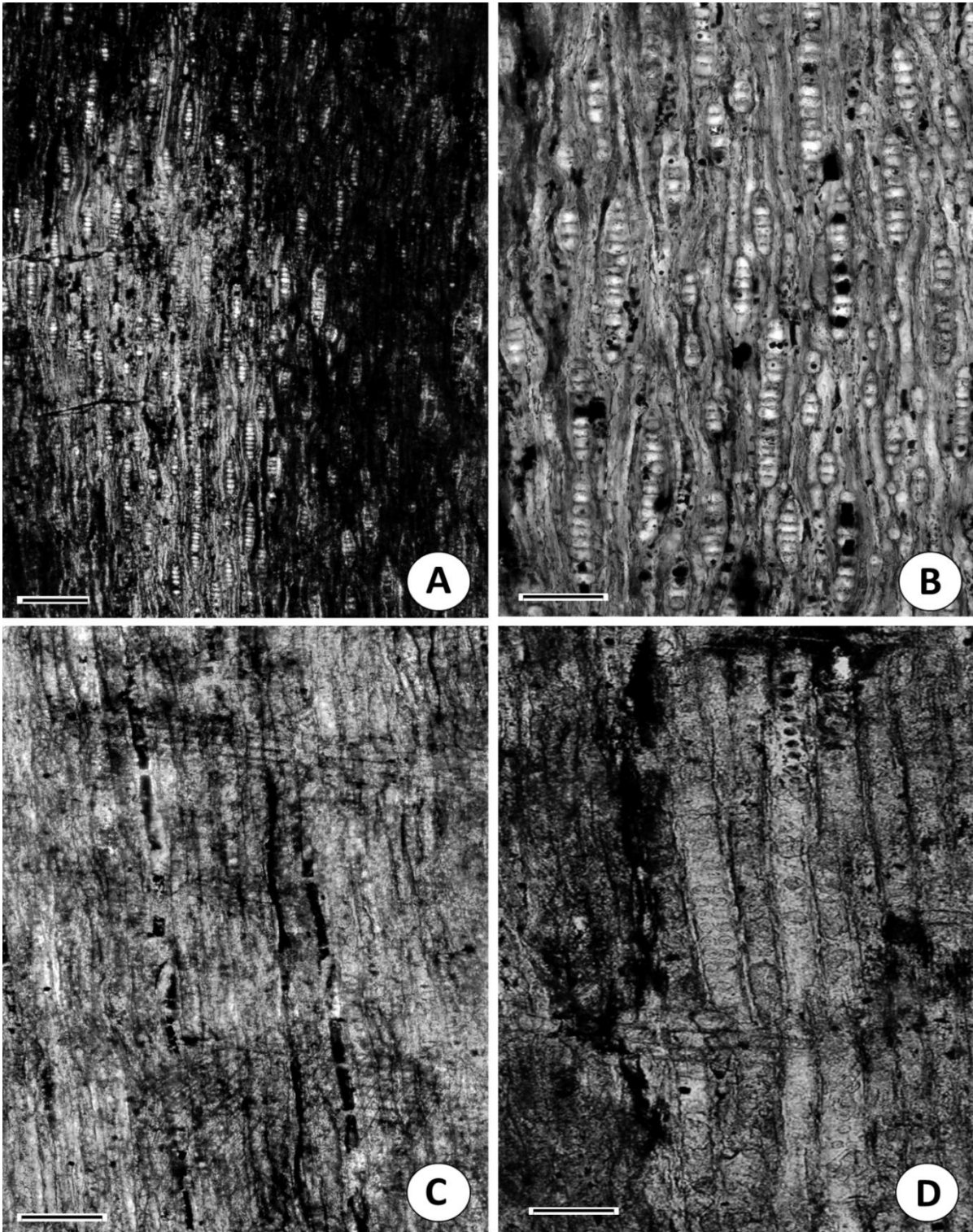


Figura 21. Descripción en la página 72.

Figura 19. Microfotografías del ejemplar ST-1 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A y B.** Sección transversal (ST). Fibras de forma cuadrada a rectangular y radios floemáticos rectilíneos. **C.** Sección tangencial (STA). Radios bajos y altos, uniseriados a parcialmente biseriados. **D.** (STA) Presencia de parénquima. **E, F y G.** (ST). Floema consistente de células cribosas, parénquima y fibras dispuestas en hileras simples que conforman bandas tangenciales. **H e I.** Sección radial (SR). Radios homocelulares, compuestos por células procumbentes. **Escala:** 200 μm en **A**; 100 μm en **B y C**; 20 μm en **D, E, F, G, H, I.**

Figura 20. Microfotografías del ejemplar ST-1 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección transversal (ST). Anillos de crecimiento no visibles. **B** (ST). Traqueidas de apariencia circular. **C.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados. **D** (ST). Espacios intercelulares (flecha). **E** (STA). Paredes terminales transversales del parénquima lisas, se observa un engrosamiento de éstas (flecha). **F** (STA). Hendiduras espiraladas (flecha). **G y H.** Sección radial (SR). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas. **I** (SR) biseriadas (círculo). **J** (SR). Radios homogéneos. **Escala:** 200 μm en **A**; 100 μm en **B, C y G**; 20 μm en **D, E, F, H, I, J.**

Figura 21. Microfotografías del ejemplar ST-6 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados bajos. **B.** (STA). Detalle de los radios uniseriados. **C.** (STA). Engrosamientos en la pared terminal del parénquima axial. **D.** (STA). Punteaduras biseriadas opuestas. **Escala:** 200 μm en **A**; 100 μm en **B, C y D.**

La corteza está compuesta por floema y peridermis y su renovación depende de la actividad del cámbium vascular y el felógeno; dentro de ésta se reconocen dos zonas bien diferenciadas: la corteza interna o floema secundario vivo y la corteza externa o ritidoma (Figura 22-A). Al igual que el xilema, el floema secundario en las coníferas es de estructura relativamente sencilla (Fahn, 1982). En las láminas analizadas se observaron elementos propiamente de la corteza interna, específicamente del floema conductivo (Figura 22-B), donde los elementos anatómicos se observan en estratos ordenados característico de este tipo de tejido.

Cabe señalar que la importancia de este xilotipo radica en que la corteza es un elemento que raramente se fosiliza y la única guía para su posición sistemática se encuentra en la estructura microscópica de la madera (Barber, 1898), lo que fue posible en esta muestra donde la preservación de algunos elementos anatómicos fue la idónea para determinar que lo observado se trataba de este tipo de tejido.

Este tipo de elemento anatómico ha sido descrito por Ramanujam (1970) para el Cretácico Superior, a través de una muestra de corteza permineralizada propone a *Cupressinocortex albertaense* gen. et. sp. nov., para la Fm. Foremost en el sureste de Alberta.

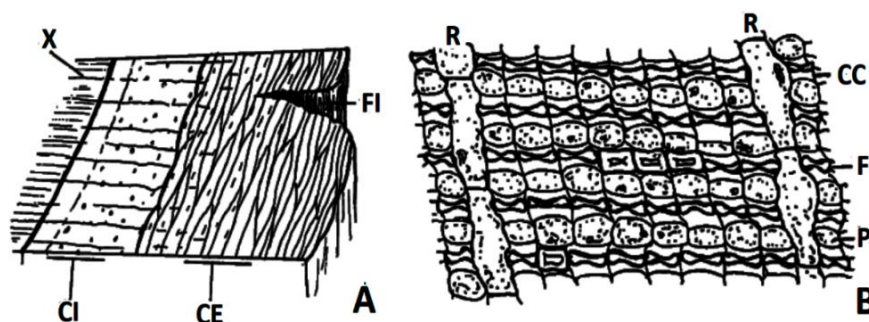


Figura 22. Elementos de la corteza. **A.** Detalle del corte transversal y **B.** Floema conductivo en *Cupressus macrocarpa*. **X** (xilema), **CI** (corteza interna), **CE** (corteza externa), **FI** (fisura), **R** (radio), **F** (fibras) y **P** (parénquima). Tomado y modificado de De Magistris, 2003.

Este es el único ejemplar que se encontró *in situ* con los elementos mencionados en la figura 18, también se encontró evidencia de otros ejemplares hallados en posición de crecimiento como las muestras RDC-11, RDC-12, RDC-16, RDC-18 y RDC-19 (Figura 23), pero el grado de preservación es escaso comparado con éste (en algunos casos se encontró que el material ya había sido removido, como en la muestra RDC-19). Además, tanto el ejemplar ST-1 y ST-6 fueron los únicos que presentaron madera de compresión. Este tipo de madera se localiza generalmente en la parte inferior de ramas o en la cara interna de los troncos curvos. Vista a través del microscopio, ésta se caracteriza por presentar traqueidas de forma circular, y la subsecuente formación de meatos, las paredes celulares son gruesas y en vista longitudinal presentan fendas inclinadas (hendiduras espiraladas) de 40 a 60° con respecto al eje, las que en ocasiones llegan a confundirse con engrosamientos helicoidales que presentan algunas coníferas (García *et al.*, 2003). Todas estas características fueron observadas en el morfotipo ST-1. En las maderas del Big Bend National Park, Texas, descritas por Wheeler y Lehman (2005), ellos encuentran una alta incidencia de este tipo de madera y argumentan que pueda deberse a un sustrato inestable o frecuentes tormentas con vientos fuertes. Con respecto a la identificación del xilema secundario, esta se decidió dejar a nivel de familia debido a que no se observó el tipo de punteadura en el campo de cruce y fue escasa la observación de punteaduras radiales intertraqueales en las muestras analizadas. En la muestra ST-6 se observaron punteaduras uniseriadas y biseriadas en arreglo opuesto (figura 21-D).



Figura 23. Ejemplares hallados *in situ* o donde se muestra evidencia que se encontraban en esta posición. **1.** RDC-12, **2.** RDC-19 y **3.** RDC-10 (sólo registro fotográfico, corresponde a una angiosperma). Fm. San Carlos, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Cupressinoxylon (Göppert) Gothan. *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108 (1905).

Ejemplares: RA-1. Número de láminas 1-6 y RSE-3. Número de láminas 1-4.

Horizonte estratigráfico. Fm. Olmos, Coahuila.

Edad. Campaniano-Maastrichtiano.

Localidad. Rancho Atascoso a 27° 53' 35.7" N y 101° 34' 30" W, localizado al noroeste del poblado de Múzquiz, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.

Corte transversal. Anillos de crecimiento presentes, se observa una zona de traqueidas estrechas con delgadas capas de madera tardía; no se observa la presencia de canales resiníferos fisiológicos (Figura 24-A). Traqueidas de contornos poligonales, en algunas zonas se observan cuadradas, de pared delgada (Figura 24-A y B). Parénquima axial presente, posiblemente de arreglo difuso (Figura 24-B).

Corte tangencial. Radios uniseriados y biseriados (Figura 24-C y D). Punteaduras areoladas presentes en las paredes tangenciales de las traqueidas (Figura 24-E). El parénquima axial se encuentra asociado a los radios, de paredes lisas, en algunas zonas la pared terminal transversal del parénquima axial se observa engrosada (posiblemente paredes nodulares) (Figura 24-D). Radios de 2 a 45 (16) células de alto. Con una longitud promedio de 332.10 μm (917.87-56.39).

Corte radial. Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales, ni callitroides. Radios homogéneos. Parénquima radial de paredes horizontales posiblemente punteadas y paredes terminales lisas. Punteaduras intertraqueales principalmente uniseriadas y localmente biseriadas, cuando biseriadas en posición opuesta,

presencia de barras de Sanio. Las punteaduras intertraqueales uniseriadas se observan espaciadas y haciendo contacto entre ellas. Punteaduras de tipo cupresoide, 2 por campo de cruce.

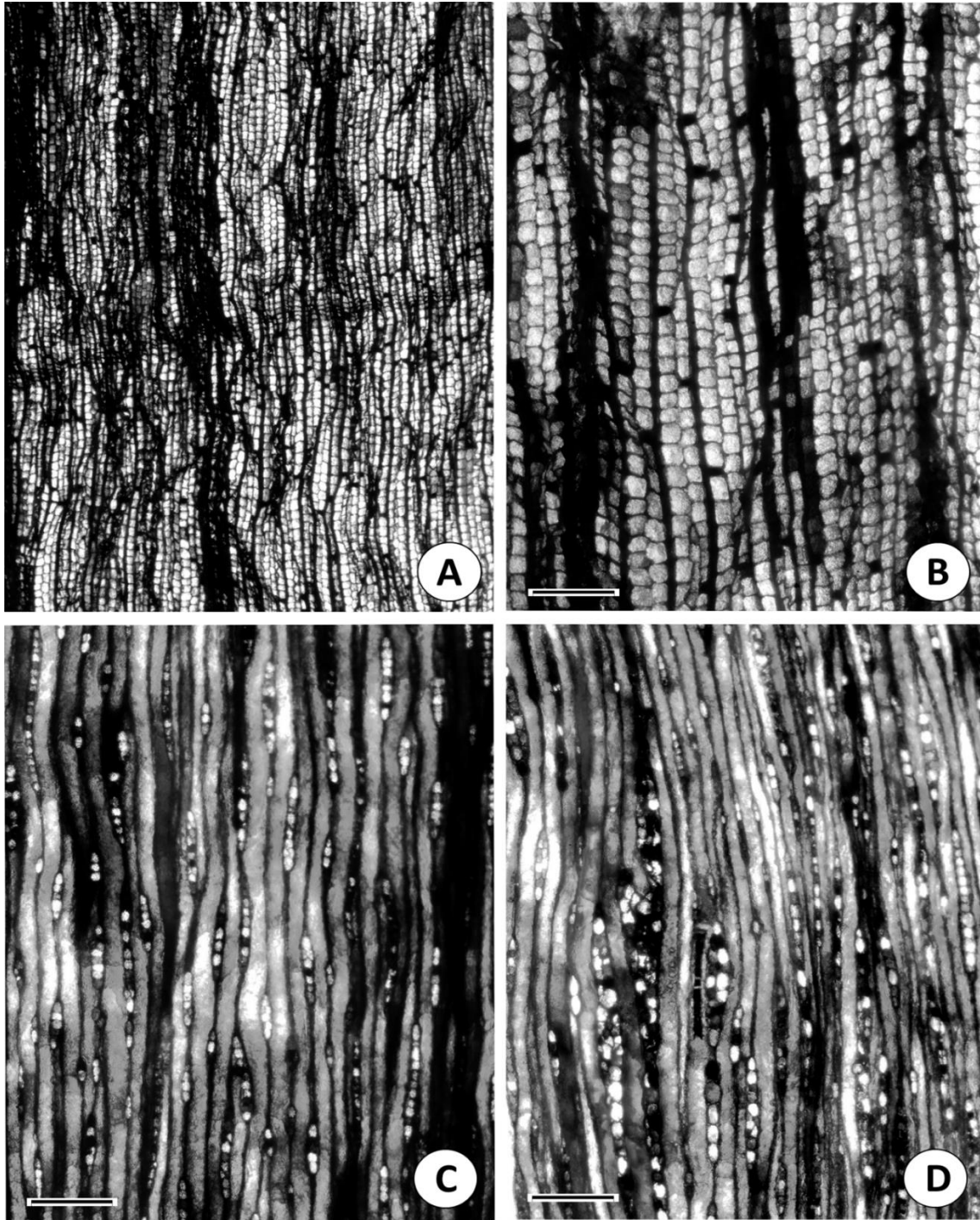


Figura 24. Descripción en la página 79.

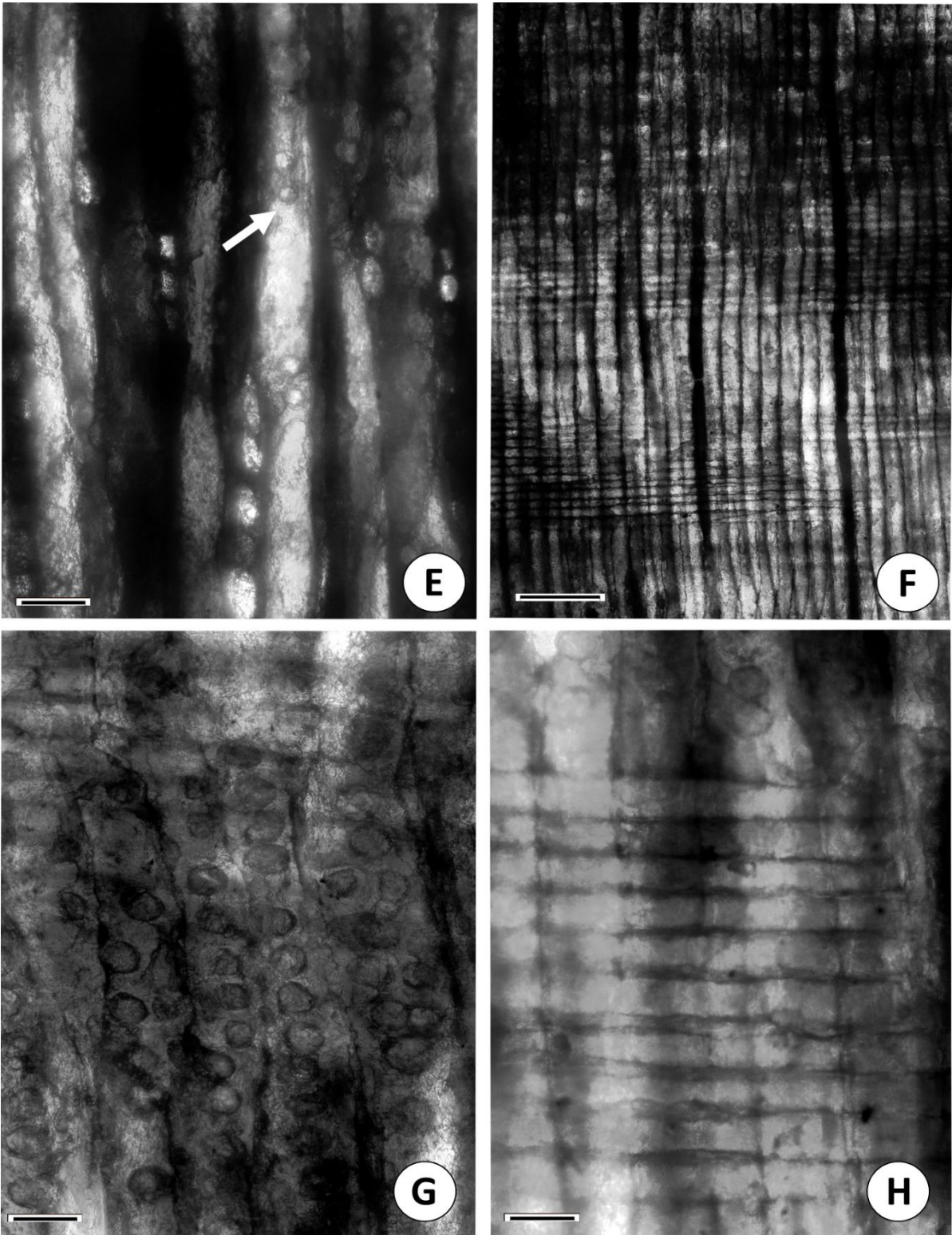


Figura 24. Descripción en la página 79.

Figura 24. Microfotografías del ejemplar RA-1 RSE-3 de la Fm. Olmos, Coahuila, México. **A.** Sección transversal (ST). Anillos de crecimiento visibles. **B** (ST). Traqueidas de apariencia cuadrada y parénquima axial en arreglo difuso. **C.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados. **D** (STA). Radios parcialmente biseriados. **E** (STA). Punteaduras areoladas en las paredes tangenciales (flecha). **F.** Sección radial (SR). Radios homogéneos y parénquima axial con contenido. **G.** (SR). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas y raramente biseriadas. **H** (SR). Radios homogéneos y punteaduras tipo cupresoide. Escala: 200 μm en **A**; 100 μm en **B, C, D** y **F**; 20 μm en **E, G** y **H**.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Cupressinoxylon tipo I (Göppert) Gothan *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108 (1905).

Ejemplar: ST-3. Número de láminas 1-8.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad Sierra Tatachano a 28° 45' 01.2.0" N y 105° 26' 00.2" W elevación 1128 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Observaciones. Muestra pobremente preservada.

Corte transversal. Anillos de crecimiento distintos, estrechos, con capas delgadas de madera tardía, sólo en una lámina se observa uno de aproximadamente tres células de ancho, el espesor de la pared de la traqueida es delgado; no se observa la presencia de canales resiníferos fisiológicos (Figura 25-A). Traqueidas de contornos circulares a poligonales con diámetro tangencial de 39.86 μm (sd=9), intervalo de 24.22-56.92 μm ; diámetro radial de 51.268 μm (sd=12), intervalo de 30.06-79 μm ; grosor de la pared de 9 μm (sd=3.42), intervalo de 4.72-21.54 μm ,

(Figura 25-B). Presencia de espacios intercelulares. En este corte no se observó parénquima axial. En algunas partes de la muestra se observan las paredes de las traqueidas engrosadas, no propiamente pertenecientes a madera tardía.

Corte tangencial. Radios altos predominantemente uniseriados algunos parcialmente biseriados de 4 a 26 (15) células de altura, $sd= 6.17$ (Figura 25-C y D). Con una longitud promedio de $491.3 \mu\text{m}$ ($132.61-958.46$), $sd= 215.56$. Se observó la presencia de parénquima axial, las paredes terminales transversales de este son lisas, en algunas zonas se observan engrosadas (posiblemente paredes nodulares). Presencia de punteaduras areoladas.

Corte radial. Punteaduras areoladas intertraqueales de forma circular con abertura circular, dispuestas en filas uniseriadas y biseriadas, cuando biseriadas en posición opuesta (Figura 25-E). Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales, ni callitroides, ni presencia de traqueidas de radio. (Figura 25-F). Parénquima radial de paredes horizontales lisas y pared terminal de las células de radio lisas, pareciera que este presenta contenidos resinosos (Figura 25-G). Se observan punteaduras de tipo crupesoide, aproximadamente de dos punteaduras por campo de cruce (Figura 25-H).

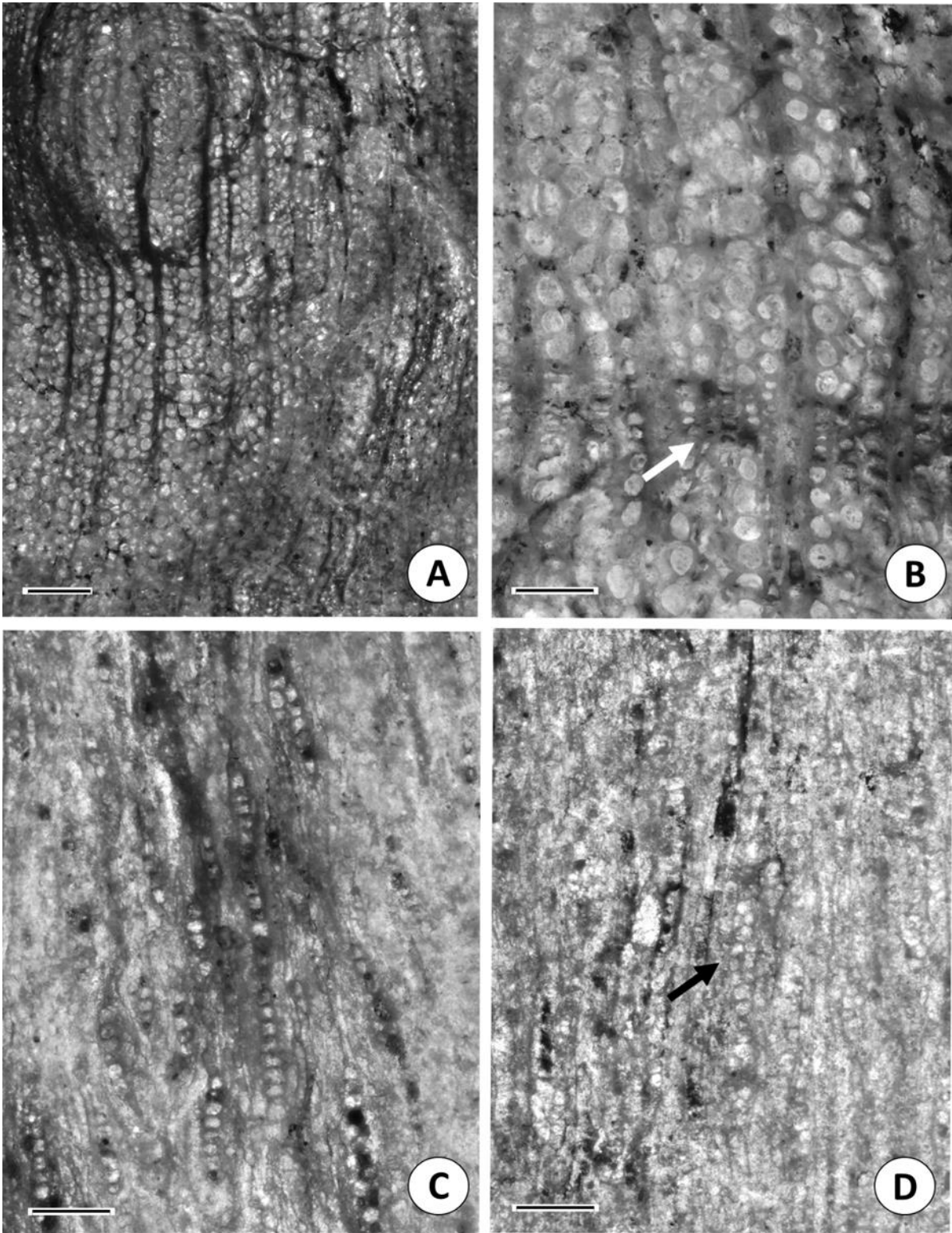


Figura 25. Descripción en la página 83.

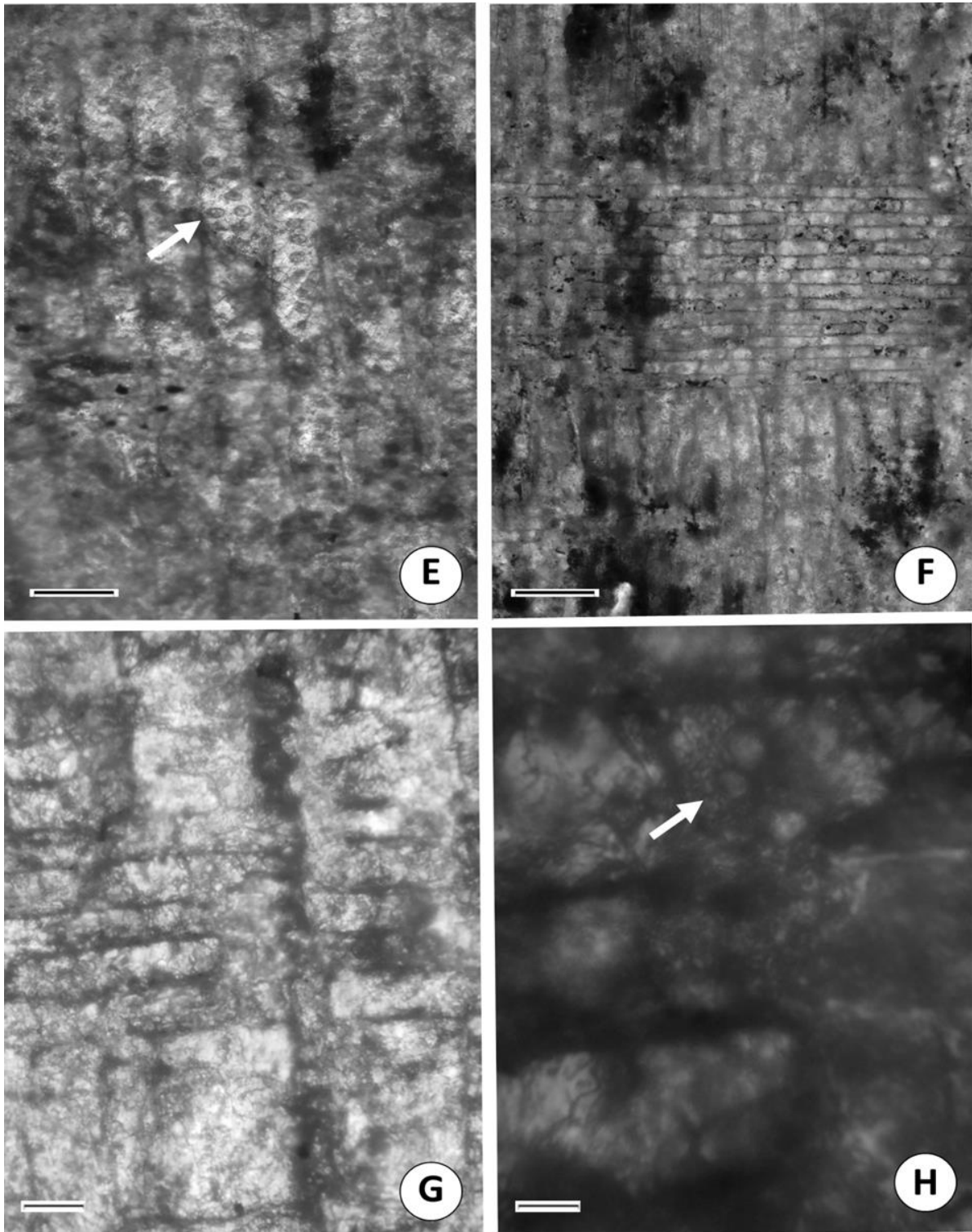


Figura 25. Descripción en la página 83.

Figura 25. Microfotografías del ejemplar ST-3 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección transversal (ST). Presencia de anillos de crecimiento. **B** (ST). Anillo de crecimiento (flecha) y traqueidas de contornos circulares y poligonales. **C.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados. **D.** (STA). Radios localmente biseriados (flecha). **E.** Sección radial (SR). Punteaduras areoladas intertraqueales circulares uniseriadas y biseriadas opuestas (flecha). **F** (SR). Radios homogéneos **G** (SR). Parénquima radial de paredes horizontales lisas. **H** (SR). Punteaduras del campo de cruce del tipo cupresoide (flecha). Escala: 200 μm en **A**; 100 μm en **B**, **C**, **D**, **E** y **F**; 20 μm en **G** y **H**.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Cupressinoxylon tipo II (Göppert) Gothan *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108 (1905).

Ejemplar: RDC-11. Número de láminas 1-8. RSE-1. Número de láminas 1-3. RSE-8. Número de láminas 1-3.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad Rancho Don Chuy a 28° 46' 17.0" N y 105° 27' 25.6" W elevación 1134 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Localidad Rancho Santa Elena a 27° 56' 10" N y 101° 34' 10" W, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.

Corte transversal. Anillos de crecimiento poco diferenciados (Figura 26-A), localmente se observa un conjunto de células con la pared engrosada. El espesor de la pared de la traqueida es delgado, no se observa la presencia de canales resiníferos fisiológicos. Traqueidas de contornos poligonales, en algunas zonas se

observan cuadradas (Figura 26-B); algunas traqueidas en su diámetro se observan con un lumen muy reducido y otras con un lumen más amplio, el grosor de la pared de la traqueida se conserva. Traqueidas con diámetro tangencial de 39.98 μm (sd=9), intervalo de 21.97-61.89 μm ; diámetro radial de 45.93 μm (sd=8), intervalo de 31.74-64.13 μm ; intervalo de la pared de 7.87 μm (sd=1.52), intervalo de 5.39-11.53 μm . Parénquima axial presente, en disposición difusa (Figura 26-B). Espacios intercelulares presentes.

Corte tangencial. Radios uniseriados y biseriados (Figura 26-C). Las paredes terminales transversales del parénquima lisas, aparentemente se observan engrosadas, pero debido a la preservación de la muestra esto no se puede confirmar. Radios de 3 a 32 (17) células de altura, sd= 8.38. Con una longitud promedio de 353.38 μm (77.14-689.77), sd= 171.36.

Corte radial. Radios homogéneos con contenido (Figura 26-D). Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales, ni callitroides, ni presencia de traqueidas de radio. Punteaduras areoladas intertraqueales de forma circular con abertura circular, uniseriadas, algunas se observan biseriadas en disposición opuesta, presencia de barras de Sanio (Figura 26-E). Pared transversal del parénquima axial se observa engrosada, posiblemente sea de tipo nodular (Figura 26-F). Parénquima radial de paredes terminales y horizontales lisas (Figura 26-G). Punteaduras de tipo cupresoides de 1 a 3 por campo de cruce (Figura 26-H).

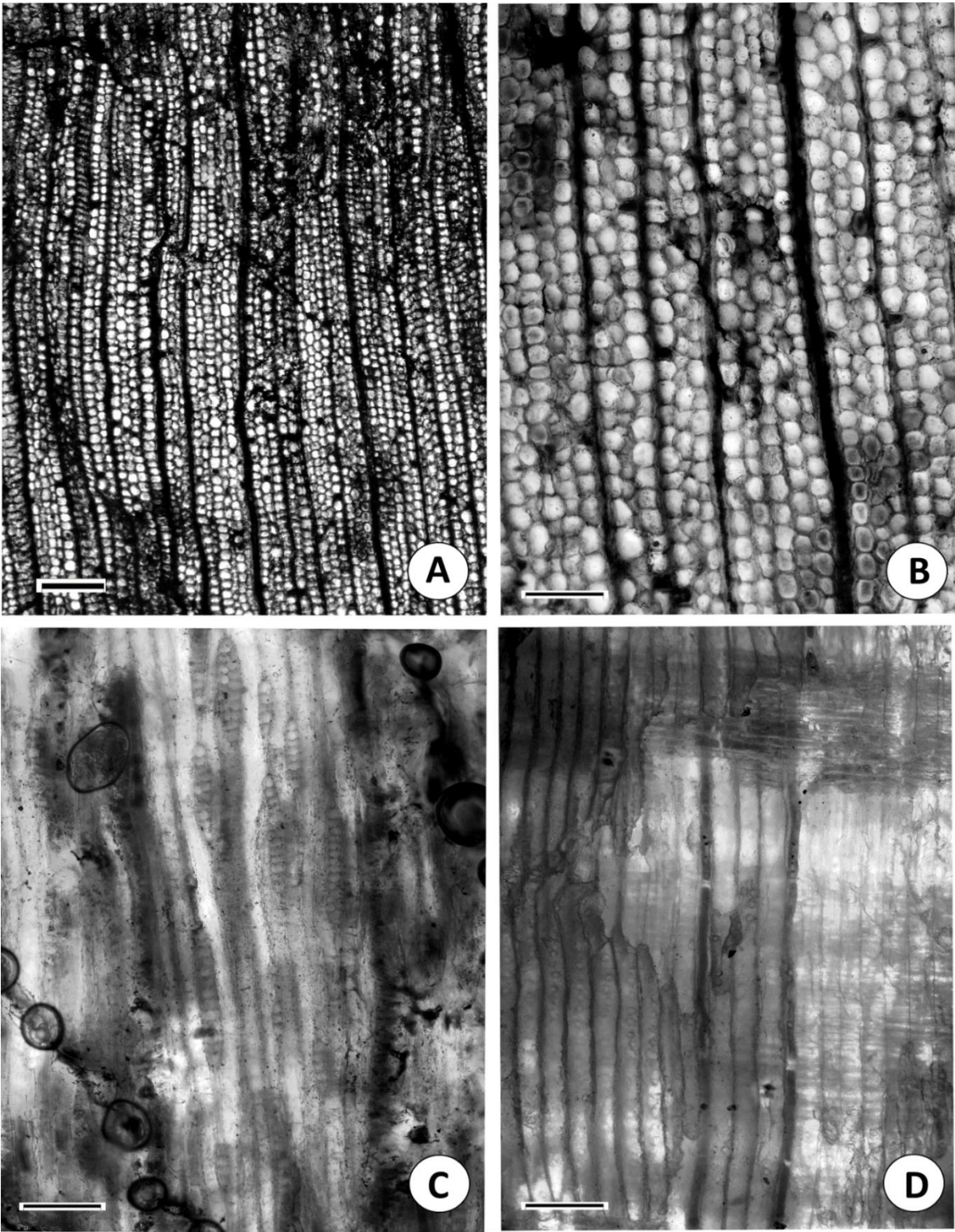


Figura 26. Descripción en la página 87.

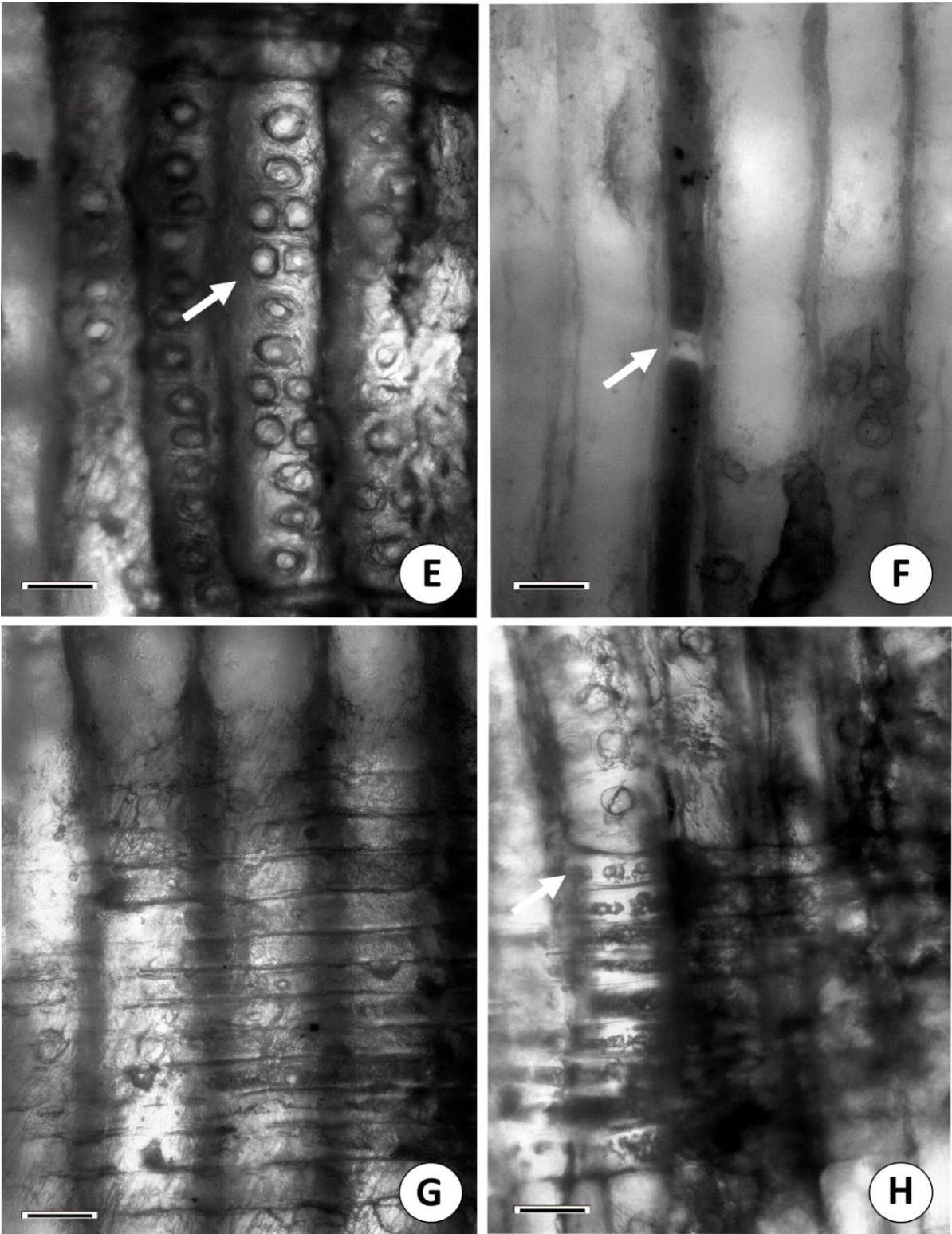


Figura 26. Descripción en la página 87.

Figura 26. Microfotografías del ejemplar RDC-11 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** Sección transversal (ST). Anillos de crecimiento poco diferenciados. **B** (ST). Traqueidas de contornos poligonales y células de parénquima axial en disposición difusa. **C.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados y biseriados. **D.** Sección radial (SR). **E.** Punteaduras intertraqueales uniseriadas y biseriadas opuestas, presencia de barras de Sanio (flecha). **F** (SR). Pared transversal del parénquima axial engrosada, posiblemente sea nodular (flecha). **G.** (SR). Parénquima radial de paredes axiales y horizontales lisas. **H.** (SR). Punteaduras de tipo cupresoide (flecha). **Escala:** 200 μm en **A** y **D**; 100 μm en **B** y **C**; 20 μm en **E**, **F**, **G** y **H**.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Cupressinoxylon tipo III (Göppert) Gothan *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108 (1905).

Ejemplar: RDC-12. Número de láminas 1-6.

Horizonte estratigráfico. Fm. San Carlos, Chihuahua.

Edad. Coniaciano-Maastrichtiano.

Localidad Rancho Don Chuy a 28° 46' 17.0" N y 105° 27' 25.6" W elevación 1134 m, Municipio de Aldama, Chihuahua.

Observaciones. Debido a la preservación de la muestra no fue posible obtener el corte tangencial, por lo tanto, no se obtuvieron las medidas pertinentes.

Corte transversal. Anillos de crecimiento distintos, transición de tipo abrupta (Figura 27-E). Traqueidas de contornos poligonales (Figura 27-A y B), en algunas traqueidas el lumen se observa muy reducido y otras con un lumen más amplio, el grosor de la pared de la traqueida se conserva, no se observa la presencia de canales resiníferos fisiológicos. Traqueidas con diámetro tangencial de 36.81 μm (sd=9.24), intervalo de 21.73-54.67 μm ; diámetro radial de 41 μm (sd=11.52),

intervalo de 16.77-61.69 μm ; grosor de la pared de 6.76 μm (sd=2.21), intervalo de 3.67-12.02 μm . Parénquima axial presente en posición metatraqueal (Figura 27-E y F).

Corte radial. Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales, ni callitroides, ni presencia de traqueidas de radio (Figura 27-C). Parénquima radial de paredes terminales y horizontales lisas (Figura 27-C y D). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas y biseriadas opuestas, presencia de barras de Sanio (Figura 27-D). La preservación es insuficiente para determinar la naturaleza de las punteaduras del campo de cruce.

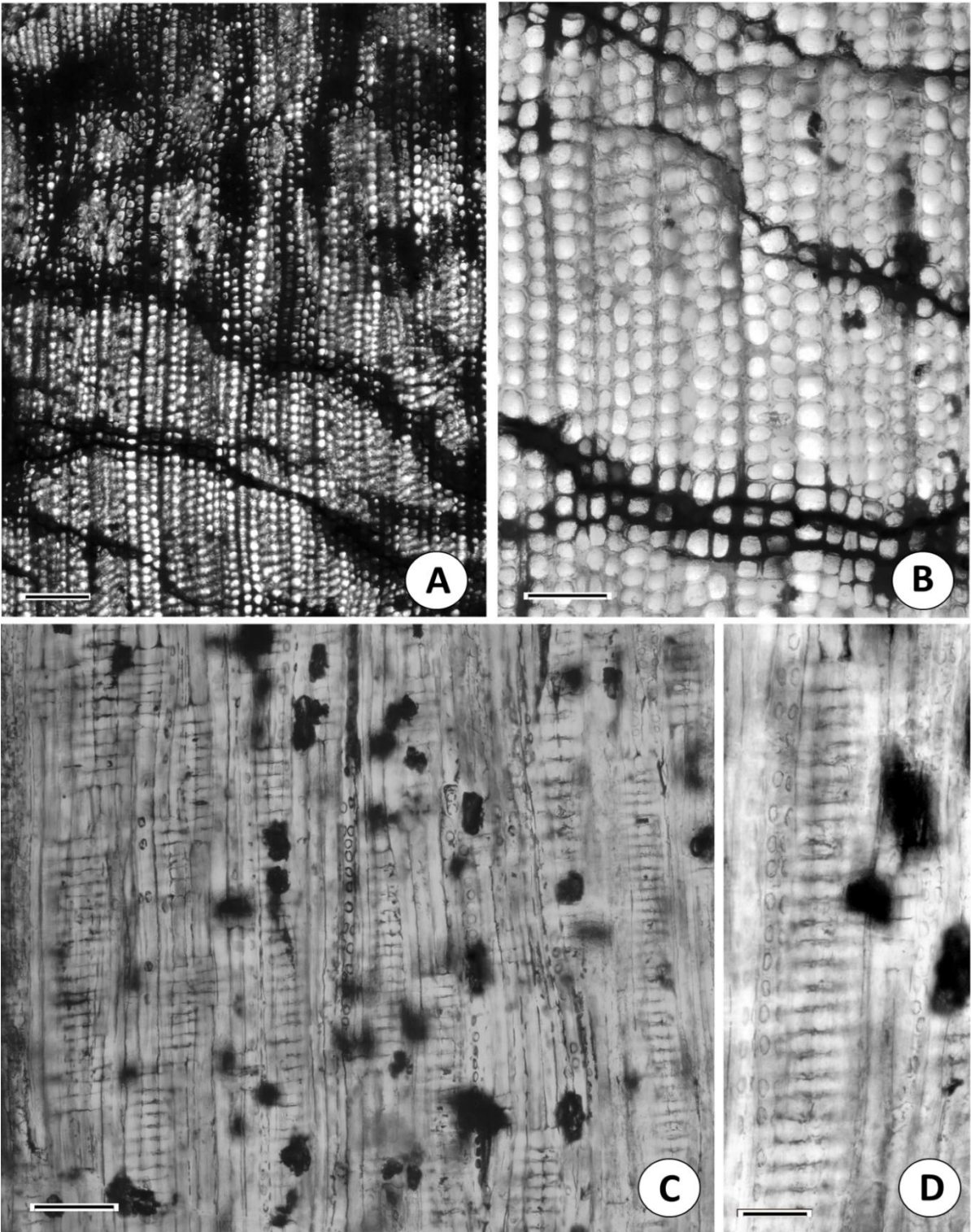


Figura 27. Descripción en la página 90.

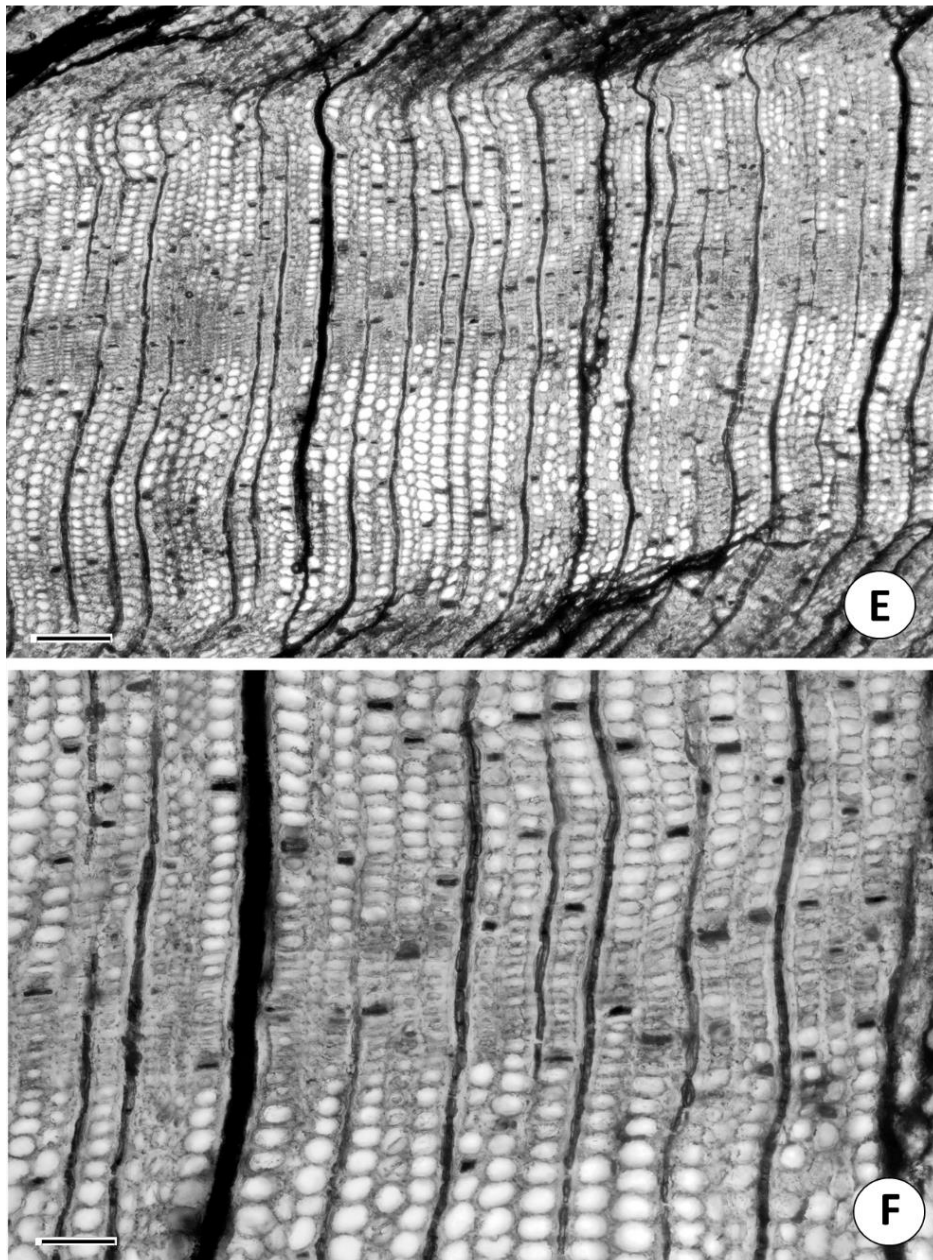


Figura 27. Microfotografías del ejemplar RDC-12 de la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A y B.** Sección transversal (ST). Traqueidas de contornos poligonales. **C.** Sección radial (SR). Radios homogéneos. **D** (SR). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas y biseriadas (opuestas). **E** (ST). Anillo de crecimiento. **F** (ST). Parénquima longitudinal en posición metatraqueal. **Escala:** 200 μm en **A**; 100 μm en **B**, **C** y **E**; 20 μm en **D** y **F**.

***Cupressinoxylon* (Göppert) Gothan (1905)**

Este género fósil fue propuesto por Göppert (1850, citado en Barber, 1898), y caracterizaba a todas las maderas que presentaran traqueidas y parénquima axial, pero que carecieran de canales resiníferos, e incluía a todos los fósiles pertenecientes a las familias Cupressaceae, Taxodiaceae y Podocarpaceae. Gothan (1905) modifica esto y propone al género fósil *Podocarpoxylon* incluyéndolo dentro de la familia Podocarpaceae (Wang *et al.*, 1996).

Entre sus taxa hermanos tenemos a: *Bungarbia*, *Drumhelleria*, *Heyderia*, *Mesocypris*, *Monarophyllum*, *Protocupressinoxylon* y *Thuites* como géneros fósiles, y a *Callitris*, *Diselma*, *Fitzroya*, *Fokienia*, *Juniperus*, *Libocedrus* y *Papuacedrus* como géneros actuales, todos presentes en el Hemisferio Sur, a excepción del género *Juniperus* que encuentra su distribución en el Hemisferio Norte. En los ambientes donde se ha reportado se encuentran el terrestre, marino, fluvial, "llanuras de inundación" y deltaico. Su rango de edad es de 189.6 a 5.332 Ma. Se tienen registros desde el Jurásico en Azerbaijan, China, Francia y el Reino Unido, en el Cretácico para EUA (en Idaho y Kansas), en el Eoceno para la Antártida y el Reino Unido, y en el Mioceno para Argentina (*fossilworks*, 2018).

En cuanto a la descripción diagnóstica del género fósil *Cupressinoxylon*, éste presenta las siguientes características: anillos de crecimiento anuales bien definidos, a menudos estrechos; hileras verticales de parénquima, a menudo conteniendo resina y reconocibles por su contenido oscuro incluso en la sección transversal, disperso a través de la madera de primavera y la de verano. Punteaduras areoladas en las traqueidas usualmente separadas y circulares y si hay más de una serie opuestas; células del radio generalmente caracterizados por la presencia de varias pequeñas punteaduras en el campo.

En el presente trabajo los ejemplares determinados como *Cupressinoxylon* incluyendo los tipos I, II y III de ambas formaciones en estudio, en general, presentaron lo siguiente:

Traqueidas - Anillos de crecimiento distintos/ indistintos, con capas delgadas de traqueidas estrechas. El diámetro de las traqueidas es de 38.88 μm en dirección tangencial y de 46.06 μm en dirección radial, con un grosor promedio de la pared de la traqueida de 8.15 μm . Traqueidas de contorno circular y poligonal. Las punteaduras areoladas en la pared radial de la traqueida son circulares de 1 a 2 series. Las punteaduras uniseriadas pueden estar separadas o ligeramente contiguas. Punteaduras biseriadas opuestas. Barras de Sanio presentes. Apertura de la punteadura areolada de tipo circular. Punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas longitudinales.

Parénquima - Parénquima axial de tipo difuso y metatraqueal, en algunos casos abundante. Las células aparecen de forma cuadrada y en algunos casos con depósitos oscuros. Las paredes terminales lisas y engrosadas, en algunos casos posiblemente punteadas.

Radios leñosos – Predominantemente uniseriados, parcialmente biseriados, de 3 a 32 células de alto. Paredes horizontales y tangenciales de las células radiales lisas. Punteaduras del campo de cruce de tipo cupresoide. Traqueidas de radio ausentes.

Canales resiníferos - Canales resiníferos horizontales y verticales ausentes.

Cupressinoxylon tipo I. Debido al estado de preservación de la muestra, la presencia y arreglo del parénquima axial en corte transversal no fue posible determinar a esta muestra. El contorno circular de las traqueidas y el engrosamiento de la pared que éstas presentan fuera de los límites de los anillos de crecimiento pueda deberse a la presencia de madera de compresión, ya que en la muestra también se observan de forma poligonal. Sin embargo, la presencia de hendiduras espiraladas que son evidentes en la muestra ST-1, en ST-6, puedan confundirse con una intervención de la técnica de preparación (las láminas en corte tangencial y radial presentan hendiduras, pero algunas de ellas atraviesan

todos los elementos anatómicos). Este tipo de madera se diferencia de los otros dos tipos, en que presenta traqueidas de contornos circulares a poligonales

***Cupressinoxylon* tipo II.** Presenta traqueidas de contornos poligonales a cuadrados, comparte con el tipo I la presencia de espacios intercelulares, y las paredes terminales y horizontales del parénquima radial lisas.

***Cupressinoxylon* tipo III.** El contorno de las traqueidas fue exclusivamente de forma poligonal, y fue el único que presentó parénquima axial en arreglo metatraqueal.

En cuanto al diámetro de las traqueidas en dirección tangencial y radial no se observaron diferencias significativas en los tres tipos, y con respecto al grosor de la pared de dicho elemento anatómico, sólo en *Cupressinoxylon* I fue de mayor grosor, con un espesor de 10 µm.

Comparación con géneros actuales distribuidos en el Hemisferio Norte

De los 27 géneros actuales que presenta la familia Cupressaceae, las maderas del norte de México presentaron afinidad con los siguientes géneros, sólo se contemplan aquellos géneros que son taxa hermanos:

Fokienia hodginsii (Dunn) A. Henry y H.H. Thomas, 1911. Este género comparte con las maderas del norte de México los siguientes caracteres: traqueidas de contorno poligonal; punteaduras areoladas radiales exclusivamente uniseriadas, aunque también se pueden presentar parcialmente biseriadas; punteaduras areoladas en la pared tangencial; parénquima axial de distribución tangencial y terminal; sólo en una muestra (RDC-12) se observó en distribución tangencial, la mayoría fue difuso; paredes transversales del parénquima axial noduladas, también lisas y ocasionalmente irregulares; paredes horizontales y finales lisas y punteaduras del campo de cruce de tipo cupresóide, de 1 a 4 punteaduras por campo. Se diferencia de las maderas de la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos en que este género presenta trabécula, traqueidas de radio de manera ocasional y radios

uniseriados de 1 y 10 células de altura (Greguss, 1955; García *et al.*, 1996, 2002, y 2004; Román, 2016).

***Juniperus* spp.** Linnaeus, 1753. Comparte con las maderas fósiles del norte de México el contorno de las traqueidas que son generalmente poligonales; la presencia de espacios intercelulares; punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas de tipo uniseriadas, ocasionalmente biseriadas opuestas; la presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales y presencia de barras de Sanio. El parénquima axial es principalmente de distribución tangencial, este puede aparecer de tipo tangencial y terminal, o difuso y tangencial. En las muestras analizadas sólo se constato de tipo difuso y tangencial. Las paredes transversales son principalmente noduladas, aunque también pueden ser irregulares y lisas. Los radios son homogéneos y las paredes finales del parénquima radial de tipo noduladas, aunque también se han observado lisas; las paredes horizontales del parénquima radial son lisas. En cuanto a las punteaduras del campo de cruce éstas son de tipo cupresoide, aunque también se han citado taxodioide de 1 a 3. Para el género fósil *Cupressinoxylon* aquí analizado no se observaron estas últimas punteaduras del campo de cruce. La presencia de trabécula, radios exclusivamente uniseriados, por lo general con 1 a 15 células de alto es lo que diferencia al género *Juniperus* de las maderas del norte de México (Comité IAWA, 2004; Román, 2016).

Comparación con géneros actuales distribuidos en el Hemisferio Sur

Como se mencionó anteriormente, estos géneros actualmente se distribuyen en el Hemisferio Sur, a excepción del género *Juniperus* que también se encuentra en el Hemisferio Norte.

***Callitris* spp.** Ventenat, 1808. Se relaciona con las maderas del norte de México en los siguientes caracteres: las traqueidas son de sección redondeada o poligonal; presencia de punteaduras areoladas en la pared radial de las traqueidas exclusivamente uniseriadas, aunque se han citado ocasionalmente biseriadas

como en *C. sulcata* y *C. rhomboidea*. Presencia de punteaduras en la pared tangencial, barras de Sanio y ocasionalmente espacios intercelulares. El parénquima axial es principalmente de distribución tangencial, ocasionalmente difuso. En la mayoría de las muestras aquí analizadas referidas al género *Cupressinoxylon* se observó principalmente difuso. Las paredes horizontales y finales son lisas, aunque las paredes horizontales se pueden observar punteadas. En cuanto a las paredes transversales, éstas también se presentan lisas. Las punteaduras del campo de cruce son de tipo cupresoide de 1 a 5. Los caracteres que diferencian al género *Callitris* de las maderas fósiles son: la presencia de radios exclusivamente uniseriados, traqueidas de radio ocasionales y de engrosamientos callitroides que es lo que caracteriza a este género, con excepción de la especie *C. macleayana* (Comité IAWA, 2004; García *et al.* 2002, 2004; Román, 2016).

Diselma archeri Hooker f. 1857. Traqueidas de contorno poligonal. Las punteaduras areoladas en la pared radial se disponen exclusivamente de manera uniseriada. Pocas punteaduras en la pared tangencial de la traqueida. Trabécula presente. Parénquima axial abundante, de distribución principalmente tangencial, también se puede presentar de distribución difusa en los anillos. Paredes transversales lisas, irregulares y noduladas. Radios homogéneos, ocasionalmente se presentan traqueidas de radio. Paredes horizontales lisas; paredes finales lisas y noduladas. Punteaduras de tipo cupresoide de 1 y 2 por campo de cruce. Radios leñosos uniseriados de 1 y 10 células de altura. La presencia de punteaduras areoladas exclusivamente uniseriadas, la presencia de trabécula y la presencia ocasional de traqueidas de radio es lo que lo diferencia con los ejemplares fósiles (Greguss, 1955; García *et al.* 1996, 2002, 2004; Román, 2016).

Fitzroya cupressoides (Molina) Johnston 1924. Los caracteres que comparte este género con las maderas fósiles son: la presencia de traqueidas de contorno poligonal; punteaduras areoladas en la pared radial exclusivamente de manera uniseriada, aunque también se han reportado biseriadas; punteaduras areoladas

presentes en la pared tangencial; parénquima axial de distribución difusa y tangencial; paredes transversales lisas, aunque este género también presenta paredes irregulares y noduladas; paredes horizontales lisas, aunque también se pueden presentar punteadas; paredes finales noduladas y ocasionalmente lisas, todas las muestras aquí analizadas incluídas en el género fósil *Cupressinoxylon* son lisas. Las punteaduras son de tipo cupresoide de 1 y 3 hasta 5 por campo de cruce. Radios principalmente uniseriados, aunque también se han registrado biseriados de 1 y 10 hasta 15 células de altura. Se diferencia en que puede presentar ocasionalmente traqueidas de radio y la presencia de trabécula, aunque generalmente no se ha descrito para este género. (Comité IAWA, 2004; Greguss, 1955; García *et al.* 1996, 2002, 2004; Román, 2016).

Libocedrus spp. Endlicher, 1847. Este género comparte con las maderas fósiles la presencia de traqueidas de contorno poligonal y espacios intercelulares. Las punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas se presentan uniseriadas, ocasionalmente biseriadas. Es esporádica la presencia de punteaduras en la pared tangencial de la traqueida y barras de Sanio. El parénquima axial es de distribución difusa, tangencial y terminal, principalmente se observó de distribución difusa en las maderas del norte de México. La pared transversal es exclusivamente lisa, en las muestras analizadas se observó engrosada. Paredes horizontales y finales lisas. Punteaduras de tipo cupresoide de 1 a 3 hasta 5 punteaduras por campo de cruce. *Libocedrus* se diferencia de las maderas del norte de México en que los radios son exclusivamente uniseriados de altura media, entre 5 y 15 células; la presencia de trabécula y aunque los radios están compuestos únicamente de parénquima radial, raramente puede presentar traqueidas de radio (García *et al.*, 2002, 2004; Román, 2016).

Papuacedrus papuana (F. Muell.) H.L. Li 1953. Los caracteres que comparte con las maderas del norte de México son: traqueidas de contorno poligonal; punteaduras areoladas en las paredes radiales de las traqueidas uniseriadas, ocasionalmente biseriadas en disposición opuesta; punteaduras en la pared

tangencial de las traqueidas poco presentes y la presencia de barras de Sanio. El parénquima axial como las muestras aquí analizadas es de distribución difusa. Las paredes transversales son exclusivamente lisas, aunque se han reportado ligeramente noduladas; el engrosamiento que presentan las maderas fósiles pueda relacionarse con que realmente sean ligeramente noduladas, pero el nivel de preservación de las muestras analizadas no permite confirmar esto. Paredes horizontales y finales lisas. Punteaduras tipo cupresoide entre 1 y 3 punteaduras por campo de cruce. Radios principalmente uniseriados, pocos se observan biseriados, entre 1 y 10 hasta 15 células de altura. Este género se diferencia por presentar trabécula y la presencia de traqueidas de radio (Greguss, 1972; Román, 2016).

En la tabla 5 se resumen las características observadas en los géneros actuales comparados con *Cupressinoxylon* sp del norte de México.

Tabla 5. Comparación anatómica de *Cupressinoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila con géneros actuales.

	<i>Fokienia hodginsii</i>	<i>Juniperus spp.</i>	<i>Callitris spp.</i>	<i>Diselma archeri</i>
Anillos de crecimiento	Distintos	Distintos	Distintos	Distintos (estrechos)
Punteaduras en PR	1 (<2)	1 (<2)	1 (<2)	1
Punteaduras PT	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes (escasas)
Arreglo punteaduras en PR	Abietineanas	Abietineanas	Abietineanas	Abietineanas
Contenido del parénquima (SR)	X	X	X	X
Espacios intercelulares	Presentes*	Presentes	Presentes (ocasionales)	Ausentes
Trabécula	Presente	X	Presente	Presente
Barras de Sanio	Presentes*	Presentes (ocasional)	Presentes	Ausentes
Contorno de la traqueida	Poligonal	Poligonal (variable)	Redondeada a poligonal	Poligonal
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Presente	Presente	Presente	Presentes
Arreglo del parénquima axial	Tangencial/ terminal	Tangencial	Tangencial/ difuso (ocasional)	Tangencial/ difuso en anillos
Paredes transversales	Lisas y noduladas/ irregulares	Lisas (irregulares, noduladas-variable)	Lisas	Lisas, irregulares y noduladas
Traqueidas radiales	Ocasionales	Ocasionales	Ocasionales	Ocasionales
Paredes terminales (SR)	Lisas	Noduladas/ lisas (ocasionales)	Lisas	Lisas y noduladas
Paredes horizontales (SR)	Lisas	Lisas	Lisas/ punteadas	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	Cupresoide	Cupresoide/ taxodioide	Cupresoide	Cupresoide
No. de punteaduras por campo de cruce	1 y 4	1 y 3	1 y 2 hasta 5	1 y 2
Promedio de la altura de los radios	1 y 10	1 y 10 hasta 15	1 y 10 hasta 20	1 y 10
Ancho de los radios (células)	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado; *****= carácter no siempre citado.

Cont. **Tabla 5.** Comparación anatómica de *Cupressinoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila con géneros actuales.

	<i>Fitzroya cupressoides</i>	<i>Libocedrus spp.</i>	<i>Papuacedrus papuana</i>	<i>Cupressinoxylon sp.</i>
Anillos de crecimiento	Distintos	Distintos	Distintos	Indistintos
Punteaduras en PR	1 (<2)	1 (<2)	1 (<2)	1 (<2)
Punteaduras PT	Presentes	Poco presentes	Poco presentes	Presentes
Arreglo punteaduras en PR	Abietineanas	Abietineanas	Abietineanas	Abietineanas
Contenido del parénquima (SR)	X	X	X	Presente
Espacios intercelulares	X	Presentes	X	Presentes
Trabécula	Presente	Presente	Presente	X
Barras de Sanio	X	Poco presentes	Presentes	Presentes
Contorno de la traqueida	Poligonales	Poligonales	Poligonales	Poligonales
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Presente	Presente	Presente	Presente
Arreglo del parénquima axial	Difusa y tangencial	Difusa, tangencial y terminal	Difuso	Difuso/ metatraqueal
Paredes transversales (STA)	Irregulares, noduladas y lisas	Lisas/ noduladas (ocasional)	Lisas/ noduladas (pocas)	Lisas (engrosadas)/ punteadas?
Traqueidas radiales	Ocasionales	Ocasionales	Ocasionales	Ausentes
Paredes terminales (SR)	Noduladas/ lisas	Lisas	Lisas	Lisas
Paredes horizontales (SR)	Lisas/ punteadas	Lisas	Lisas	Lisas/ punteadas
Punteaduras del campo de cruce	Cupresoides	Cupresoides	Cupresoides	Cupresoides
No. de punteaduras por campo de cruce	1 y 3 hasta 5	1 y 3 hasta 5	1 y 3	1-3
Promedio de la altura de los radios	1 y 10 hasta 15	5 y 15	1 y 10 hasta 15	3-32
Ancho de los radios (células)	Uniseriados y biseriados	Uniseriados	>1, <2	>1, <2

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado. *****= carácter no siempre citado. **Metatraqueal**= difuso y tangencial según el Comité *IAWA* (2004).

Comparación con otras maderas del género fósil *Cupressinoxylon* sp.

Cupressinoxylon jiyinense Wang, Wang y Chen, 1996. Ejemplar descrito en Jiayin, en la provincia de Heilongjiang, China del Cretácico Tardío. Comparte con las maderas del norte de México en que presenta traqueidas con contornos cuadrados a rectangulares, presencia de barras de Sanio, punteaduras del campo de cruce de tipo cupresoide, aunque también presenta de tipo taxodioide de 2 a 3 por campo. Se diferencia en que los radios de 4 a 68 células son más altos a comparación de las maderas de México con un máximo de 32 células de alto y la presencia ocasional de traqueidas de radio (Wang *et al.*, 1996).

***Cupressinoxylon* sp.** Ejemplar descrito en la Cuenca de San Juan en Nuevo México, EUA. De las maderas del norte de México presenta semejanza con *Cupressinoxylon* tipo II. Ambos ejemplares presentan traqueidas de contornos cuadrados a poligonales, presencia de parénquima axial en arreglo difuso. Se diferencian en que el ejemplar de San Juan presenta de 2 a 4 punteaduras por campo de cruce, a diferencia de las maderas de México que presentaron de 1 a 3 punteaduras por campo de cruce (Hudson, 2006).

***Cupressinoxylon* sp.** Ejemplar descrito en la Fm. Aguja del Big Bend National Park, Texas. Se diferencia de las maderas del norte de México en que presenta de 2 a 4 punteaduras por campo de cruce, los radios son bajos con 1 a 8 células de alto (3) exclusivamente uniseriados, los anillos de crecimiento son ausentes. Se asemeja con las maderas de la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos en que presenta traqueidas de cuadradas a poligonales, y traqueidas con diámetro tangencial de 36 μm (38.88 μm para las maderas de México) y diámetro radial de 45 μm (46.06 μm para las maderas de México) (Wheeler y Lehman, 2005).

La tabla 6 resume las características observadas en los géneros fósiles comparados con *Cupressinoxylon* sp.

Tabla 6. Comparación anatómica de *Cupressinoxylon* sp. de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila con géneros fósiles.

	<i>Cupressinoxylon jayinense</i>	<i>Cupressinoxylon</i> sp. (San Juan)	<i>Cupressinoxylon</i> sp. (Fm. Aguja)	<i>Cupressinoxylon</i> sp. (norte de México)
Anillos de crecimiento	Distintos	X	Ausentes	Distintos
Punteaduras en PR	1 (2)	1 (<2)	1 (<2)	1 (<2)
Punteaduras PT	Presentes	X	X	Presentes
Arreglo punteaduras en PR	Abietineana	Abietineana	Abietineana	Abietineana
Contenido del parénquima (SR)	X	X	X	Presente
Espacios intercelulares	X	X	X	Presentes
Barras de Sanio	Presentes	X	X	Presentes
Contorno de la traqueida	Cuadradas a rectangulares	Cuadradas a poligonales	Cuadradas a poligonales	Poligonales (cuadradas y circulares)
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Presente	Presente	Presente	Presente
Arreglo del parénquima axial	Difuso	Difuso	Difuso	Difuso/ metatraqueal
Paredes transversales	Lisas	X	X	Lisas y engrosadas
Traqueidas radiales	Ocasional	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales (SR)	Lisas	X	Lisas	Lisas
Paredes horizontales (SR)	Lisas	X	Lisas	Lisas/ punteadas?
Punteaduras del campo de cruce	Cupresoides/ taxodioides	Cupresoides	Cupresoides	Cupresoides
No. de punteaduras por campo de cruce	2 a 3	2 a 4	2 a 4	1-3
Promedio de la altura de los radios (número de células)	4 a 68	X	1-8	3-32
Ancho de los radios (células)	>1, <2	>1, <2	Uniseriados	>1, <2

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **0**= no aplica; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

Clase Equisetopsida C. Agardh. *Classes Plantarum* 1: 7 (1825).

Subclase Pinidae Cronquist, Takhtajan y Zimmerman. *Taxon* 15: 134 (1966).

Familia Cupressaceae Gray. *A Natural Arrangement of British Plants* 2: 222, 225 (1822).

Taxodioxylon (Harting) emend Gothan. *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108 (1905).

Ejemplares: RA-2. Número de láminas 1-15 y RA-3. Número de láminas 1-12.

Horizonte estratigráfico. Fm. Olmos, Coahuila.

Edad. Campaniano-Maastrichtiano.

Localidad. Rancho Atascoso a 27° 53' 35.7" N y 101° 34' 30" W, localizado al noroeste del poblado de Múzquiz, Municipio de Melchor Múzquiz, Coahuila.

Corte transversal. Anillos de crecimiento presentes, aproximadamente 3 a 7 células de ancho (Figura 28-A). Traqueidas de contornos cuadrados (Figura 28-B), algunas de ellas se observan con un lumen muy reducido y otras con un lumen más amplio, el grosor de la pared de la traqueida se conserva, se observan espacios intercelulares. Traqueidas con diámetro tangencial de 45.43 μm (sd=14.15), intervalo de 25.49-75.15 μm ; diámetro radial de 47.35 μm (sd=14), intervalo de 25.39-78.17 μm ; grosor de la pared de 6.24 μm (sd=1.82), intervalo de 3.67-10.56 μm . Parénquima axial presente de ordenamiento difuso (Figura 28-A).

Corte tangencial. Radios predominantemente uniseriados, algunos se observan biseriados (Figura 28-C y D). Presencia de punteaduras en la pared tangencial de las traqueidas. Parénquima longitudinal con resina en su interior y de paredes transversales lisas engrosadas (Figura 28-D y E). Traqueidas septadas (Figura 28-E). Radios de 2-28 (13) células de altura, sd= 6.4. Con una longitud promedio de 273 μm (73-548), sd= 113.

Corte radial. Parénquima radial con contenido de resina (Figura 28-F). Radios homogéneos (Figura 28-F). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales

principalmente uniseriadas (Figura 28-G), algunas se observan biseriadas en disposición opuesta (Figura 28-H). Traqueidas radiales sin engrosamientos helicoidales, callitroides y traqueidas de radio. Parénquima radial de paredes axiales lisas. Presencia de trabécula (Figura 28-I). Parénquima radial de paredes horizontales y terminales lisas (Figura 28-J). Punteaduras del campo de cruce de tipo taxodioide, posiblemente de 1 a 2 por campo de cruce (Figura 28-J).

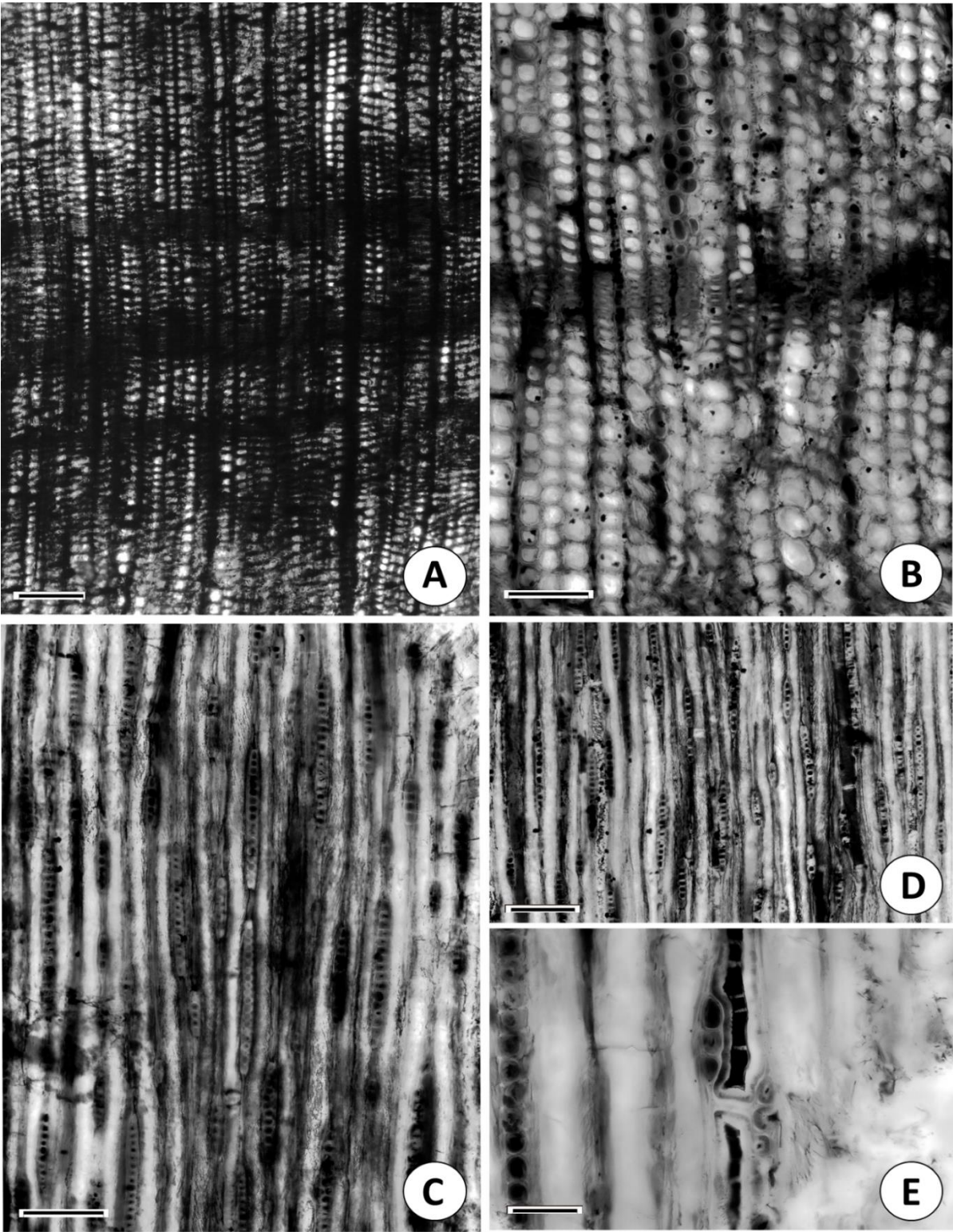


Figura 28. Descripción anatómica en la página 106.

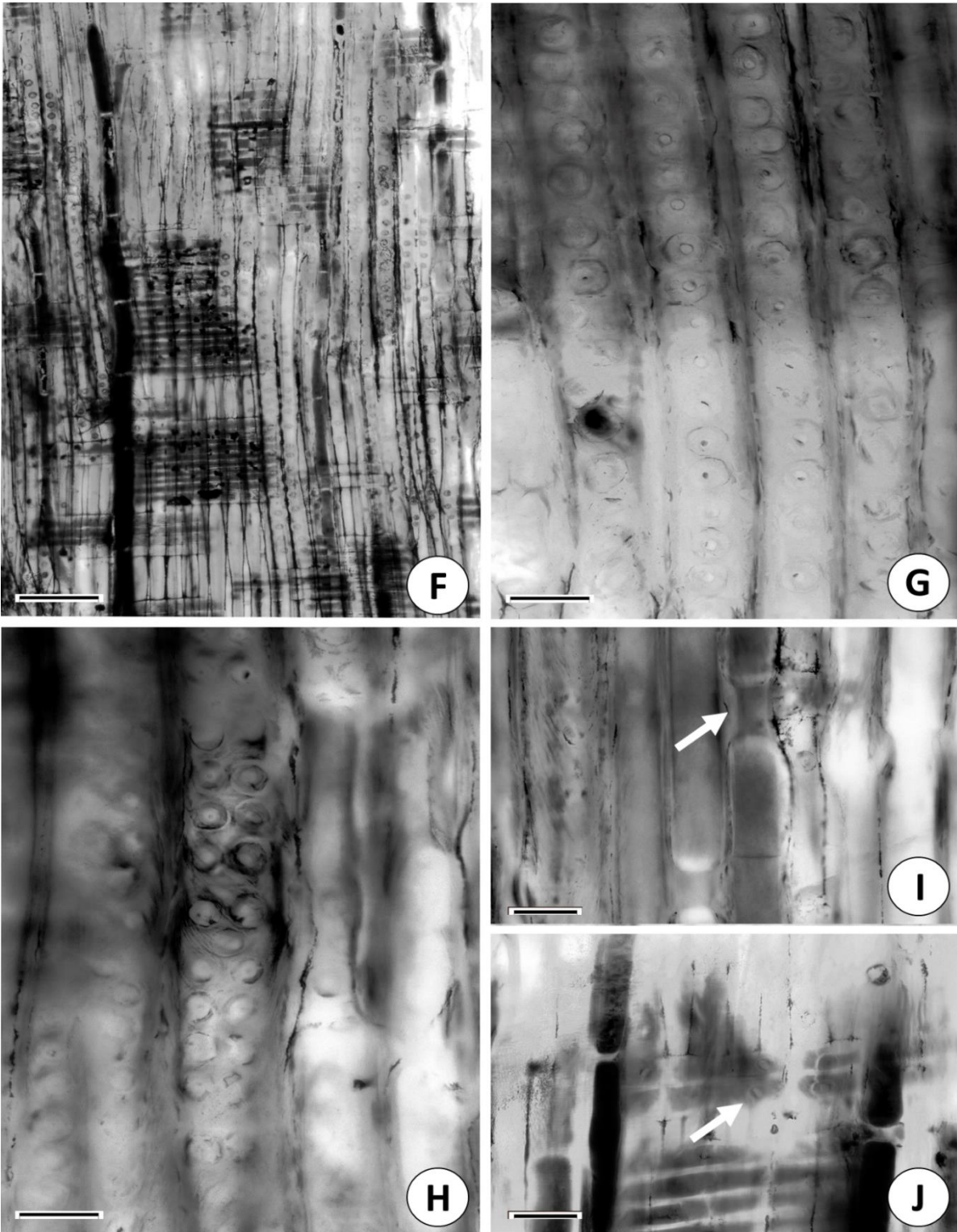


Figura 28. Descripción anatómica en la página 106.

Figura 28. Microfotografías del ejemplar RA-2 y RA-3 de la Fm. Olmos, Coahuila, México. **A.** Sección transversal (ST). Anillos de crecimiento y parénquima axial de ordenamiento difuso. **B** (ST). Traqueidas de contornos cuadrados. **C.** Sección tangencial (STA). Radios uniseriados. **D** (STA). Parénquima longitudinal con resina en su interior y de paredes transversales lisas engrosadas. **E** (STA) traqueidas septadas. **F.** Sección radial (SR). Parénquima radial con contenido de resina y de paredes axiales y horizontales lisas. **G** (SR). Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales uniseriadas. **H** (SR) Punteaduras de las traqueidas en las paredes radiales biseriadas (opuestas). **I** (SR). Trabécula (flecha). **J** (SR). Radios homogéneos y punteaduras del campo de cruce de tipo taxodioide (flecha). Escala: 200 µm en **A**; 100 µm en **B, C, D** y **F**; 20 µm en **E, G, H, I** y **J**.

Taxodioxylon (Harting) emend Gothan (1905)

El género fósil *Taxodioxylon* Harting, 1848 se ha reportado en ambientes de tipo marino y fluvial-lacustre; su rango de edad abarca de 189.6 a 55.8 Ma. Se ha reportado en el Paleoceno de Francia, el Cretácico de Canadá (en Alberta) y en el Jurásico del Reino Unido (*fossilworks*, 2018).

Comparación con géneros actuales

La presencia de punteaduras areoladas tipo abietinoide en las paredes radiales de las traqueidas, parénquima axial abundante y con contenidos oscuros, presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, paredes terminales y horizontales del parénquima radial lisas, permiten relacionar los ejemplares RA-2 y RA-3 con los géneros actuales: *Athrotaxis* spp., *Cryptomeria japónica* y *Cunninghamia* spp.

***Athrotaxis* spp.** D. Don, 1838. Se diferencia de las maderas del norte de México, en que, las traqueidas son de contorno generalmente poligonal. Puede presentar punteaduras del campo de cruce de tipo cupresoide, y parénquima de distribución tangencial. Comparte caracteres con las maderas fósiles mexicanas: punteaduras

areoladas en las paredes radiales de las traqueidas uniseriadas, ocasionalmente biseriadas opuestas en la madera de primer crecimiento. Presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, asociadas a la madera tardía. Presencia ocasional de barras de Sanio. Presencia de trabécula. Paredes transversales exclusivamente lisas. Radios homogéneos, Paredes finales y horizontales del parénquima radial lisas. Punteaduras del campo de cruce de tipo taxodioide, de 1 a 3 hasta 4 por campo de cruce. Radios uniseriados, también se presentan biseriados, de entre 1 a 15 células de alto, se han citado hasta 20 células como máximo (Comité IAWA, 2004; Greguss, 1972; García *et al.*, 1996, 2002; Román, 2016).

Cryptomeria japonica (Thunb. ex L. f.) D. Don, 1839. Traqueidas de contorno poligonal. Punteaduras areoladas uniseriadas, ocasionalmente biseriadas opuesta en la madera de primer crecimiento: Punteaduras en la pared tangencial asociadas a la madera final. Presencia de barras de Sanio. Parénquima axial abundante de distribución difusa y tangencial. Paredes transversales lisas, irregulares y noduladas. Radios homogéneos. Paredes horizontales y finales lisas. Punteaduras cupresoides y taxodioides, de 1 y 2 hasta 4, 6 punteaduras por campo de cruce. Radios leñosos uniseriados y parcialmente biseriados, de altura de 1 y 15 células hasta 20, 32 células. La presencia de canales resiníferos traumáticos no se observó en las muestras estudiadas (Comité IAWA, 2004; Greguss, 1972; García *et al.*, 1996, 2002; Román, 2016).

Cunninghamia R. Br., 1826. Dentro de este género se reconocen dos especies: *C. konishii* y *C. lanceolata*. Este género comparte con las maderas fósiles del norte de México que, las punteaduras areoladas se disponen de manera uniseriada o biseriada en la pared radial, en *C. konishii* pueden ser de los dos tipos, mientras que en *C. lanceolata* suelen ser exclusivamente uniseriadas, aunque aparecen biseriadas generalmente en la madera de primer crecimiento, Presencia de barras de Sanio alrededor de las punteaduras biseriadas. Presencia de punteaduras

areoladas en la pared tangencial, sólo en *C. lanceolata* asociadas generalmente a la madera tardía (Comité IAWA, 2004; García *et al.*, 1996, 2002; Román, 2016).

La siguiente tabla resume las características observadas en los géneros actuales comparados con *Taxodioxyton* sp.

Tabla 7. Comparación anatómica de *Taxodioxylon* sp. de la Fm. Olmos, Coahuila con géneros actuales.

	<i>Athrotaxis</i> spp.	<i>Cryptomeria japonica</i>	<i>Cunninghamia</i> spp.	<i>Taxodioxylon</i> sp.
Anillos de crecimiento	Distintos	Distintos	Distintos	Distintos
Punteaduras en PR	1 (< 2)	1 (< 2)	1 (< 2)	1 (< 2)
Punteaduras PT	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Arreglo punteaduras en PR	Abietineana	Abietineana	Abietineana	Abietineana
Espacios intercelulares	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes
Trabécula	Presente	Presente ocasional	Ausente	Presente
Barras de Sanio	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
Contorno de la traqueida	Poligonales	Poligonales/ redondeadas	Poligonales	Cuadradas
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Presente	Presente	Presente	Presente
Arreglo del parénquima axial	Tangencial y difuso	Difuso y tangencial	Difuso y tangencial	Difuso
Paredes transversales (STA)	Lisas	Lisas, irregulares y noduladas	Lisas, irregulares y noduladas	Lisas engrosadas
Traqueidas radiales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales (SR)	Lisas	Lisas	Lisas	Lisas
Paredes horizontales (SR)	Lisas	Lisas	Lisas	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	Taxodioide y cupresoide	Cupresoides o taxodioides	Cupresoide	Taxodioide
No. de punteaduras por campo de cruce	1 a 3 hasta 4	1 y 3 hasta 6	1 y 2 hasta 6	1 y 2
Promedio de la altura de los radios	1 a 15 hasta 20	1 y 15 hasta 30	5 y 15 hasta 30	2-28 (13)
Ancho de los radios (células)	1 y 2	>1, <2	>1, <2	>1, <2

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado; *****= carácter no siempre citado.

Comparación con otras maderas fósiles

Las maderas de la Fm. Olmos presentan similitud con los géneros fósiles *Taxodioxylon* Harting y *Sequoioxylon* Torrey de acuerdo al carácter “oculiporos en los campos de cruce de la madera temprana de tipo taxodioide” (Philippe y Bamford, 2008). Como indican Philippe y Bamford (2008), ambos géneros guardan estrecha similitud en su descripción anatómica. Sin embargo, se puede descartar al género fósil *Sequoioxylon* Torrey, ya que éste puede presentar punteaduras intertraqueales en las paredes radiales uni-, bi-, y triseriadas; punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas uni- o biseriadas; paredes transversales del parénquima axial lisas y noduladas; paredes radiales y tangenciales punteadas; traqueidas de radio y canales resiníferos traumáticos presentes (Blokhina *et al.*, 2010). Todos estos caracteres no se observaron en las maderas base de nuestro estudio, por lo que se incluye a éstas en el género fósil *Taxodioxylon sensu* Gothan. Los caracteres anatómicos diagnósticos para definir este género fósil son: anillos de crecimiento distintos, ausencia de engrosamientos espiralados en las traqueidas, parénquima axial abundante, radios uniseriados y esporádicamente biseriados, punteaduras del campo de cruce de tipo taxodioide o cupresoide y ausencia de canales resiníferos. Todos estos caracteres se observaron en los ejemplares de la Fm. Olmos.

***Taxodioxylon* sp.** Ejemplar descrito en la localidad Palaú-Sabinas-Barroterán, Coahuila del Cretácico Superior por Cevallos-Ferriz, 1992. Comparte con los ejemplares RA-2 y RA-3 la presencia de traqueidas septadas. Se diferencia del género fósil *Taxodioxylon* aquí propuesto, porque el ejemplar de Palaú-Sabinas-Barroterán presenta barras de Sanio y la altura de los radios son mayores con una altura máxima de 40 células (Cevallos-Ferriz, 1992). Otro género fósil que presenta traqueidas septadas es *Protopiceoxylon*, que según la propuesta de Philippe y Bamford (2008) se incluye en el grupo A, cuya característica principal es que las paredes terminales de las células radiales son de punteadas a nodulares, en las muestras analizadas se observaron lisas.

Taxodioxylon cabullensis Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018. Ejemplar del Cretácico Superior, descrito en la Fm. Lutita Packard, Sonora. Los caracteres que comparte con las maderas de la Fm. Olmos son: la presencia de anillos de crecimiento, traqueidas de contornos cuadrados, punteaduras de las traqueidas radiales predominantemente uniseriadas, raramente biseriadas en arreglo opuesto, parénquima axial de distribución difusa, contenido del parénquima, paredes terminales horizontales y terminales lisas. El número de punteaduras por campo de cruce en las maderas del norte de México son menores a la madera de Sonora, con un máximo de nueve punteaduras por campo (Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz, 2018).

La tabla 8 resume las características observadas en los géneros fósiles comparados con *Taxodioxylon* sp de la Fm. Olmos, Coahuila.

Tabla 8. Comparación anatómica de *Taxodioxylon* sp. de la Fm. Olmos, Coahuila con géneros fósiles.

	<i>Taxodioxylon</i> (Palaú-Sabinas-Barroterán)	<i>Taxodioxylon</i> <i>cabullensis</i>	<i>Taxodioxylon</i> sp. (Rancho Atascoso)
Anillos de crecimiento	Distintos	Distintos	Distintos
Punteaduras intertraqueales en PR	1 (2)	1 (<2)	1 (< 2)
Punteaduras intertraqueales en PT	Presentes	Ausentes	Presentes
Arreglo de las punteaduras intertraqueales en PR	Abietineana	Abietineana	Abietineana
Contenido del parénquima (SR)	X	Presente	Presente
Espacios intercelulares	X	Ausentes	Presentes
Traqueidas septadas	Presentes	Ausentes	Presentes
Trabécula	Ausente	Ausente	¿Presente?
Barras de Sanio	Presentes	Ausentes	No se observaron
Contorno de la traqueida	Redondas	Cuadradas	Cuadradas
Engrosamientos helicoidales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Canales resiníferos	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Presente	Presente (abundante)	Presente (abundante)
Arreglo del parénquima axial	X	Difuso	Difuso
Paredes transversales del parénquima axial (STA)	Lisas	Lisas	Lisas/ engrosadas
Traqueidas radiales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales del PR	X	Lisas	Lisas
Paredes horizontales del PR	X	Lisas	Lisas
Punteaduras del campo de cruce	Circulares	Cupresoide/ taxodioide	Taxodioide
No. de punteaduras por campo de cruce	1 a 2	2 a 4 hasta 9	1 a 2
Promedio de la altura de los radios (número de células)	2 y 40	1-18 (25)	2-28 (13)
Ancho de los radios (células)	1>, 2<	1 y 2	1>, 2<

PR= paredes radiales; **PT**= paredes tangenciales; **STA**= sección tangencial; **SR**= sección radial; **X**= carácter no descrito; **1**= una serie; **2**= dos series; **>**= carácter predominante; **<**= carácter parcial o rara vez observado.

El xilema secundario de las 12 muestras analizadas tienen en común: traqueidas como elementos conductores, parénquima axial, por lo general, de tipo difuso y sólo en el morfotipo RDC-12 de tipo metatraqueal, este en la Fm. Olmos se observó en las muestras de forma abundante, radios principalmente uniseriados y localmente biseriados, punteaduras de forma circular y sólo en el género fósil *Agathoxylon* de forma hexagonal, principalmente uniseriadas y localmente biseriadas en posición opuesta, sólo en el morfotipo RDC-16 fueron exclusivamente uniseriadas, y posiblemente en la muestra ST-1, pero esto no se puede constatar por la escasa preservación que presentó; en algunos casos se observó la presencia de barras de Sanio (RDC-11 y RA-1), punteaduras areoladas en las paredes tangenciales, radios homogéneos, pared del parénquima axial y radial lisas, en las muestras se observó el parénquima axial con la pared engrosada y punteaduras de tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce. Estas características permiten incluir a las maderas del norte de México dentro del grupo de las coníferas. En la tabla 9 se resumen los caracteres anatómicos de los géneros fósiles y xilotipos identificados para ambas formaciones, y en la tabla 10 se presenta un resumen de las características que definen a cada género fósil identificado.

De manera general, todas las muestras aquí analizadas se caracterizaron por no presentar canales resiníferos, traqueidas de radio, ni engrosamientos helicoidales y callitroides.

Tabla 9. Comparación de los xilotipos y géneros fósiles identificados en la Formación San Carlos, Chihuahua y la Formación Olmos, Coahuila.

Número de muestra	Anillos de crecimiento	Puntead. traqueales -series	Arreglo-puntead. traqueales	Puntead. traqueales-PT	Contenido del parénquima	Espacios intercelulares	Torus	Barras de Sanio	Contorno de la traqueida
<i>Agathoxylon</i> sp.	Distinguibiles	1(2)	Araucariana	Presentes	Ausente	Presentes	Presente	Ausentes	Rectangulares-circulares
Madera cupresoide/podocarpoide	X	1	Abietineana	X	X	X	Ausente	Ausentes	Cuadradas a circulares
Cupressaceae	No determinado	1(<2)	Abietineana	Presentes	Presente	Presentes	Ausente	X	> Circulares (madera de compresión)
<i>Cupressinoxylon</i> sp	Distinguibiles	1(<2)	Abietineana	Presentes	X	No se observaron	Ausente	Presentes	Poligonales a cuadradas
<i>Cupressinoxylon</i> I	Distinguibiles	1 (<2)	Abietineana	Presentes	Presente	Presentes	Ausente	No se observaron	Circulares a poligonales
<i>Cupressinoxylon</i> II	Distinguibiles	1 (<2)	Abietineana	No observadas	Presente	Presentes	Ausente	Presentes	Poligonales a cuadradas
<i>Cupressinoxylon</i> III	Distinguibiles	1 (<2)	Abietineana	X	X	X	Ausente	No se observaron	Poligonales
<i>Taxodioxylon</i> sp.	Distinguibiles	1 (<2)	Abietineana	Presentes	Presente	Presentes	Ausente	No se observaron	Cuadradas

PT= paredes tangenciales; X= carácter no descrito; 1= una serie; 2= dos series; >= carácter predominante; <= carácter parcial o rara vez observado.

Cont. **Tabla 9.** Comparación de las 12 muestras de la Formación San Carlos, Chihuahua y la Formación Olmos, Coahuila.

Muestra	Parénquima axial	Arreglo del parénquima	Paredes transversales finales	Paredes terminales -PR	Paredes horizontales -PR	Punteaduras del campo de cruce	No. de punteaduras (campo de cruce)	Altura de los radios	Ancho de los radios
<i>Agathoxylon sp.</i>	Escaso	-----	Lisas	Lisas	Lisas	Cupresoides	1-3 (2)	2-24 (12)	1 (<2)
Madera cupresioide/ podocarpoide	X	X	X	Lisas	Lisas	Taxodioide	1 y 2	X	X
Cupressaceae	Presente	No observado	Lisas	Lisas	Lisas	No observadas	X	3 a 14 (7)	1 (<2)
<i>Cupressinoxylon sp.</i>	Presente	Difuso	Lisas y engrosadas	Lisas	Punteadas	Cupresoides	2	2 a 45 (16)	1 y 2
<i>Cupressinoxylon I</i>	Presente	No observado	Lisas y engrosadas	Lisas	Lisas	Cupresoides	2	4 a 26 (15)	1 (<2)
<i>Cupressinoxylon II</i>	Presente	Difuso	Lisas y engrosads	Lisas	Lisas	Cupresoides	1 a 3	3 a 32 (17)	1 (<2)
<i>Cupressinoxylon III</i>	Presente	Metatraqueal	X	Lisas	Lisas	No se determinaron	X	X	X
<i>Taxodioxylon sp.</i>	Presente	Difuso (abundante)	Lisas y engrosadas	Lisas	Lisas	Taxodioide	1 y 2	2 a 28 (13)	1 (<2)

PR= paredes radiales; X= carácter no descrito; 1= una serie; 2= dos series; >= carácter predominante; <= carácter parcial o rara vez observado.

Tabla 10. Comparación de los caracteres cualitativos y cuantitativos de los géneros fósiles de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila del Cretácico Superior del norte de México.

Carácter anatómico	Género fósil		
	<i>Agathoxylon</i>	<i>Cupressinoxylon</i>	<i>Taxodioxylon</i>
Anillos de crecimiento	Distintos (estrechos)	Distintos (estrechos)	Distintos (estrechos)
Punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Principalmente uniseriadas, localmente biseriadas	Principalmente uniseriadas, localmente biseriadas	Principalmente uniseriadas, localmente biseriadas
Arreglo (de dos o más series) de las punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Araucariana	Abietineana	Abietineana
Contenido del parénquima	Ausente	Presente	Presente
Espacios intercelulares	Presentes	Presentes	Presentes
Barras de Sanio	Ausentes	Presentes	Ausentes
Torus	Presente	Ausente	Ausente
Contorno de la traqueida	Rectangulares-circulares	Poligonales Poligonales-cuadradas	Cuadradas
Engrosamientos helicoidales en traqueidas longitudinales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Engrosamientos callitroides	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Parénquima axial	Escaso	Presente	Presente (abundante)
Arreglo del parénquima axial	Difuso	Difuso Metatraqueal	Difuso
Paredes transversales finales	Lisas	Lisas y engrosadas	Lisas y engrosadas

Cont. **Tabla 10.** Comparación de los caracteres cualitativos y cuantitativos de los géneros fósiles de la Fm. San Carlos, Chihuahua y la Fm. Olmos, Coahuila del Cretácico Superior del norte de México.

Carácter anatómico	Género fósil		
	<i>Agathoxylon</i>	<i>Cupressinoxylon</i>	<i>Taxodioxylon</i>
Traqueidas radiales	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas	Lisas
Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas	Lisas/ punteadas	Lisas
Trabécula	Ausentes	Ausentes	¿Presente?
Punteaduras del campo de cruce	Cupresoides	Cupresoides	Taxodioide
Número de punteaduras por campo de cruce	1-3 (2)	1-3	1 y 2
Promedio de la altura de los radios (número de células)	2-24 (12)	3-32	2-28 (13)
Ancho de los radios (células)	>1, <2	>1, <2	>1, <2

8.2 Análisis estadísticos multivariados

Agrupamiento. Los resultados del análisis de *cluster* de los géneros fósiles de las formaciones que comprenden la zona climática megatermal, se observan en la Figura 29. El dendrograma muestra dos grupos principales: el primero formado por las formaciones Olmos de Coahuila, San Carlos de Chihuahua, Fruitland y Kirtland de Nuevo México (Área I), el elemento compartido es la presencia de la familia Cupressaceae, aunque con excepción de la Fm. Olmos todas comparten a la familia Araucariaceae. El segundo grupo está constituido por las formaciones Crevasse Canyon y McRae de Nuevo México, y Javelina y Aguja del Big Bend National Park, Texas (Área II).

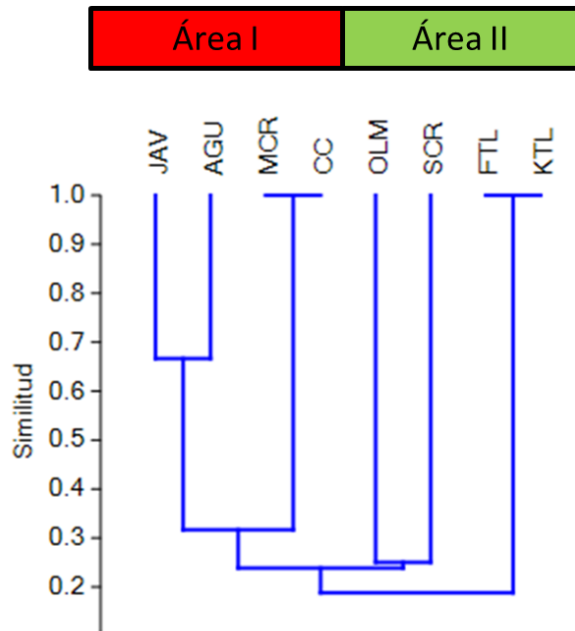


Figura 29. Dendrograma del análisis de agrupamiento basado en el coeficiente de asociación de Jaccard donde se muestran las relaciones jerárquicas de semejanza florística de las formaciones de la zona climática megatermal. **JAV**= Fm. Javelina; **AGU**= Fm. Aguja; **MCR**= Fm. MacRae; **CC**= Crevasse Canyon; **OLM**= Fm. Olmos; **SCR**= Fm. San Carlos; **FTL**= Fm. Fruitland y **KTL**= Fm. Kirtland. Los colores en la parte superior del dendrograma denotan la distribución geográfica de las floras. Área I corresponde a sur-centro de EUA y Área II norte de EUA y norte de México.

Análisis de Componentes Principales. El análisis de componentes principales mostró que los dos primeros explican el 62.75% de la variabilidad de los resultados (Tabla 11).

Tabla 11. Resumen de los CP, eigenvalores y porcentaje de varianza.

CP	Eigenvalor	% varianza
1	2.97926	38.657
2	1.85683	24.093
3	0.698417	9.0622
4	0.648798	8.4184
5	0.426891	5.5391
6	0.310631	4.0306
7	0.197945	2.5684
8	0.17695	2.296
9	0.126079	1.6359

En los métodos del *Scree Plot* y *Broken Stick* se observa que el CP 1 y el CP 2 reflejan una mejor interpretación de las variables multiestado de la que se tendría por azar (Figura 30).

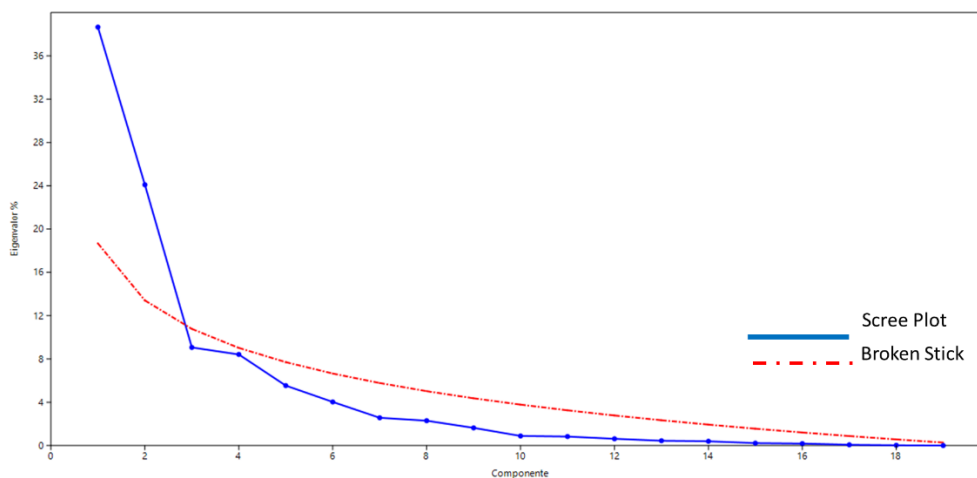


Figura 30. Métodos de *Scree Plot* y *Broken Stick* donde se observa que los CP 1 y CP 2 presentan mayor peso.

El gráfico del ACP bajo una concentración elíptica del 95% a una escala de eigenvalores (Figura 31), separó a los géneros fósiles (GF) en cuatro posibles grupos:

Grupo 1. GF-2 (*Agathoxylon gillii*), GF-4 (*Agathoxylon angosturense*), GF-5 (*Agathoxylon parrensis*) y GF-10 (Xilotipo Cupressaceae).

Grupo 2. GF-3 (*Agathoxylon angosturense*), GF-6 (*Agathoxylon* sp.). GF-7 (Madera Araucarioide) y GF-8 (*Araucarioxylon* sp).

Grupo 3. GF-11(*Cupressinoxylon* sp.), GF-12-(*Cupressinoxylon* I), GF-14 (*Cupressinoxylon* III) y GF-19 (*Taxodioxylon*-Palaú-Sabinas-Barroterán).

Grupo 4. GF-1 (*Agathoxylon* sp.-San Carlos), GF-9 (Xilotipo Cupresoide/ Podocarpoide), GF-13 (*Cupressinoxylon* II), GF-15 (*Cupressinoxylon jiyinense*), GF-16 (*Cupressinoxylon* sp.-San Juan), GF-17 (*Cupressinoxylon* sp.-Fm. Aguja), GF-18 (*Taxodioxylon* sp.-Rancho Atascoso) y GF-20 (*Taxodioxylon cabullensis*).

Aunque el grupo 1 y 2 bien podrían agruparse en uno solo, al ser los que presentaron las variables con mayor peso (Figura 31-círculo café).

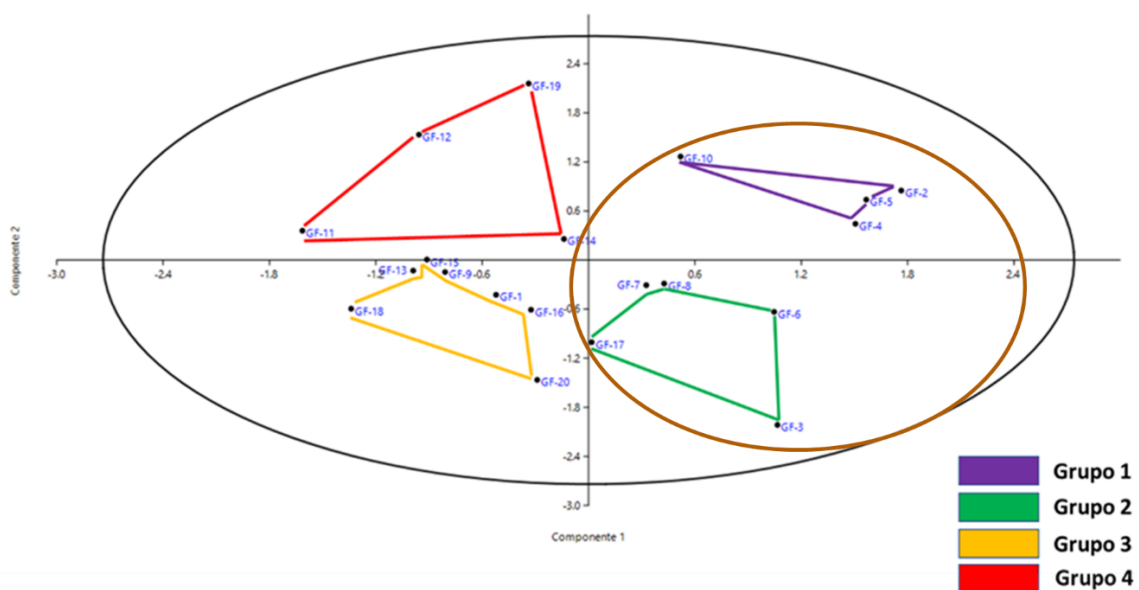


Figura 31. Diagrama de ordenación donde se muestran los dos primeros CP (escala en eigenvalores). El círculo café reúne los géneros fósiles de las variables con mayor peso.

De acuerdo a los criterios de significación de Hair *et al.* (1987), tenemos que, en el CP 1, las variables significativas fueron: contorno de la traqueida con peso de 0.413, tipo de punteadura del campo de cruce con un peso de 0.378 y la variable más significativa, número de punteaduras del campo de cruce con un peso de 0.577 (Figura 32).

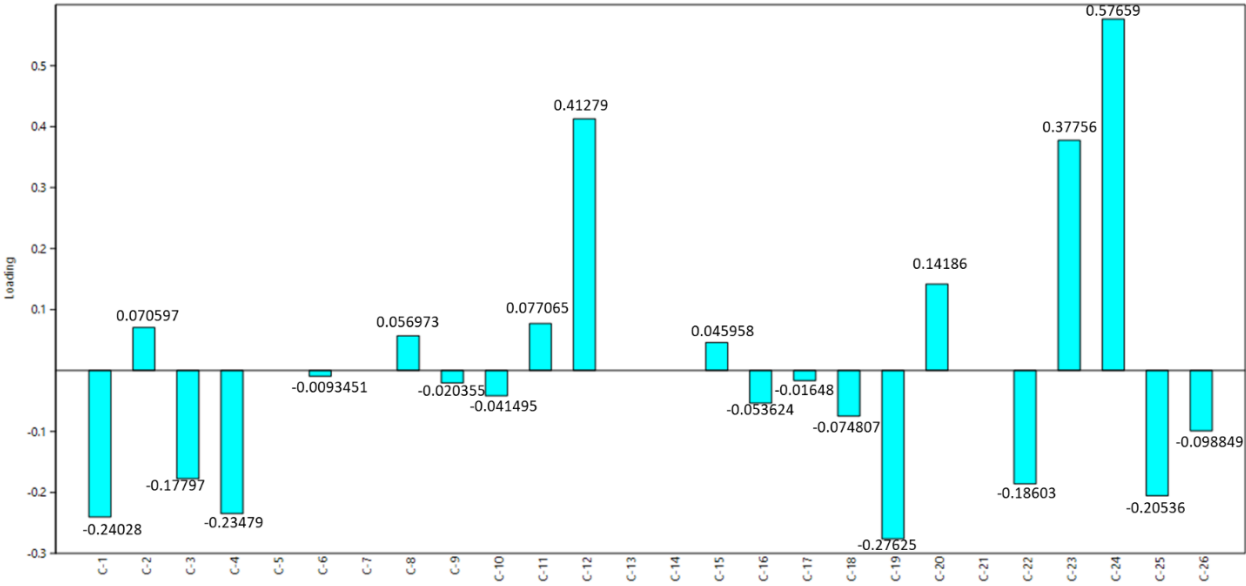


Figura 32. Gráfico del CP 1 donde se muestran las variables con mayor peso.

En el CP-2, las variables significativas fueron: contorno de la traqueida con un peso de 0.862 siendo la variable más significativa y la variable número de punteaduras en el campo de cruce con un peso de 0.577 (Figura 33).

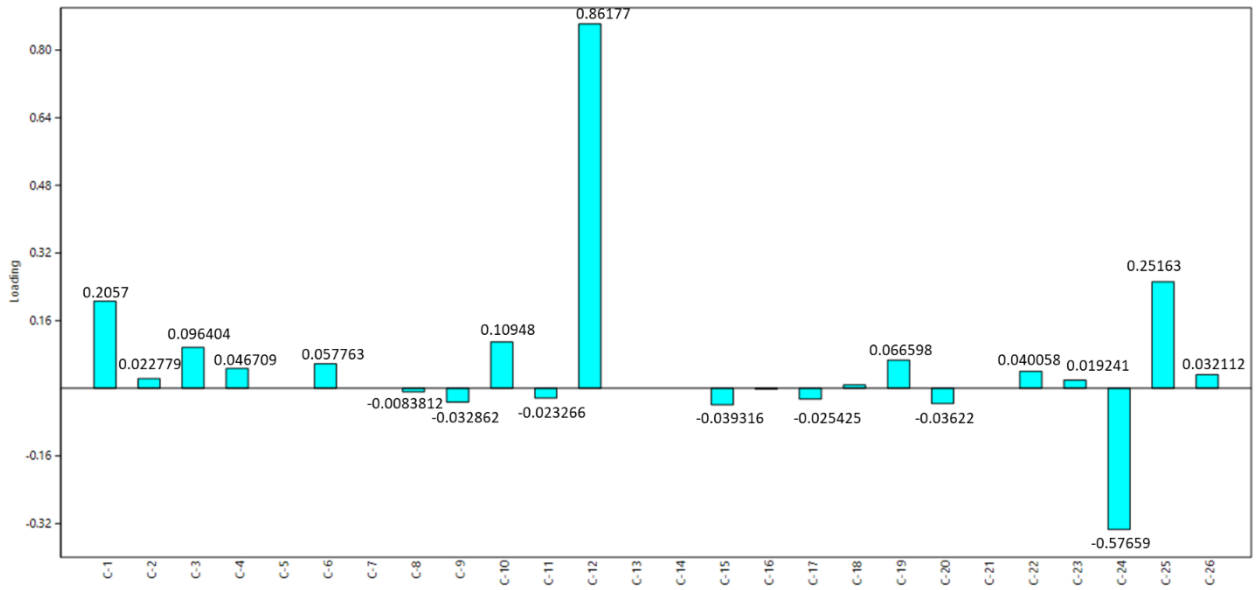


Figura 33. Gráfico del CP 2 donde se muestran las variables con mayor peso.

9. Discusión

Caracteres anatómicos

Las maderas fósiles del norte de México se relacionan con el grupo de las coníferas que con los grupos restantes de gimnospermas (Gnethales, Cycadales y Ginkgoales), debido a que, las Gnethales (*Gnetum*, *Ephedra* y *Welwitschia*) se caracterizan por presentar vasos. Las Cycadales presentan radios anchos (una a siete series) y numerosas punteaduras por campo de cruce (Greguss, 1972) y, por último, las Ginkgoales se caracterizan por presentar en la pared tangencial y radial de las traqueidas, punteaduras triseriadas y ocasionalmente múltiples (Greguss, 1972). Características no observadas en la colección de maderas fósiles de la Fm. San Carlos y la Fm. Olmos.

De las seis familias de coníferas reconocidas por Christenhuzs *et al.* (2011), se excluye a la familia Pinaceae por no observarse la presencia de canales resiníferos fisiológicos característicos de esta familia. En cuanto a la familia Taxaceae, todos los géneros (*Cephalotaxus*, *Taxus*, *Torreya*, *Amentotaxus* y *Pseudotaxus*), a excepción del género *Austrotaxus*, presentan engrosamientos helicoidales. Asimismo, los géneros *Acropyle*, *Austrocedrus* y *Dacrydium* de la familia Podocarpaceae también los presentan (García *et al.*, 2002). Por lo tanto, se descarta la presencia de la familia Taxaceae y de los dos géneros de la familia Podocarpaceae, ya que este carácter no se observó en el total de muestras analizadas. La familia Sciadopityaceae conformada por un solo género *Sciadopitys* con distribución exclusiva en Japón, anteriormente relacionada con la familia Podocarpaceae (*Podocarpus verticillatus*), se caracteriza por presentar punteaduras tipo ventana y canales resiníferos (Román, 2016), caracteres no observados en las maderas del norte de México.

La presencia de paredes lisas en las paredes terminales y horizontales de los radios sugieren afinidad con Araucariaceae, Podocarpaceae y algunas Cupressaceae, aunque éstas últimas también pueden presentar algún otro tipo de

ornamento (Greguss, 1955). Asimismo, el contorno de las traqueidas en sección transversal, de formas circulares (redondeadas), poligonales y cuadradas también son características de estas familias. A excepción del género fósil *Agathoxylon* sp. incluido en la familia Araucariaceae; las restantes muestras se incluyen dentro de la familia Cupressaceae, por presentar: radios uniseriados y parcialmente biseriados, abundante parénquima axial (éste no siempre se constató debido a la preservación de las muestras), punteaduras tipo cupresoide y taxodioide en los campos de cruce.

El género *Agathoxylon*² se incluye en este trabajo como parte de la colección de maderas de la Fm. San Carlos. Sin embargo, aunque eran dominantes las familias Araucariaceae y †Cheirolepidiaceae durante el Cretácico Tardío, las muestras recolectadas en los años 2016 y 2017 no presentaron características de estas dos familias, el carácter principal “punteaduras intertraqueales radiales de forma poligonal y de arreglo alterno” y “punteaduras del campo de cruce de tipo araucarioide” no se observaron en ninguna de las muestras analizadas. Estos dos tipos de caracteres son exclusivos de estas dos familias y por lo tanto no es posible que se presenten en las restantes familias. Aunque en la familia Protopinaceae, la especie *Protopodocarpoxyton oaxacensis* presenta punteaduras areoladas en las paredes radiales uniseriadas de tipo araucarioide (Ríos-Santos, 2016).

Las 12 muestras analizadas de ambas formaciones de estudio presentaron una mayor afinidad con la familia Cupressaceae, en tanto el ejemplar IPN-PB 02, anteriormente descrito, reafirmó su inclusión dentro de la familia Araucariaceae. De los 8 taxos reconocidos en este trabajo, el carácter anatómico que presentó mayor peso y permitió identificar las muestras analizadas en estas dos familias, fue el carácter “arreglo de dos o más series de punteaduras areoladas intertraqueales en paredes radiales” (punteaduras radiales araucarianas,

² Se amplió la descripción original de este ejemplar con la observación de nuevos caracteres que refuerzan su inclusión en la familia Araucariaceae.

abietineanas y mixtas o tipo transicional) propuestas por Philippe y Bamford (2008). Así, los morfotipos y géneros fósiles incluidos dentro de la familia Cupressaceae presentaron punteaduras radiales del tipo abietineanas. Este tipo de punteadura definen el grupo C en la clave de Philippe y Bamford (2008). Aunque, la condición del 90% de presencia de este carácter no se observó debido a la escasa preservación de las muestras fósiles, es claro que no se trata de punteaduras intertraqueales del tipo mixtas. En cuanto al ejemplar identificado dentro de la familia Araucariaceae presento punteaduras radiales de tipo araucariana. Por lo que, se concluyó que las muestras estudiadas pertenecen a Araucariaceae y Cupressaceae.

Aunque la definición de taxones en coníferas fósiles es complicado debido a la variabilidad anatómica que puede presentar el xilema secundario dentro de una especie, los caracteres observados en las muestras analizadas coincide con la propuesta de Román (2016) sobre caracteres ancestrales en anatomía de madera de la familia Cupressaceae. Asimismo, el carácter anatómico “presencia o ausencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de las traqueidas” reflejo información interesante en el momento de encontrar las posibles afinidades con las identificaciones propuestas para ambas formaciones de estudio. Es importante señalar que los caracteres ancestrales propuestos por Román (2016) son sobre la familia Cupressaceae, aunque algunos de ellos también se observaron en el género fósil *Agathoxylon* sp. incluido en la familia Araucariaceae De acuerdo a esta autora, los caracteres considerados como ancestrales son: presencia de punteaduras tangenciales, ausencia de engrosamientos helicoidales, presencia generalizada de parénquima axial, traqueidas radiales ausentes, paredes horizontales del parénquima radial lisas, punteaduras del campo de cruce de tipo cupresoide y ausencia de canales resiníferos fisiológicos, todos estos caracteres se presentaron en las muestras incluidas en la familia Cupressaceae y en *Agathoxylon* sp. Estos caracteres son considerados sinapomorfias dentro de la familia, a excepción del carácter

presencia de punteaduras areoladas en las paredes tangenciales de la traqueida, que no se presenta de manera homogénea en los géneros que actualmente conforman a la familia. De acuerdo a este carácter, García *et al.* (2000) mencionan que su presencia indica un grado mayor de evolución en las especies. Asimismo, Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz (2018) en ejemplares del Jurásico Superior de Chiapas con respecto al género fósil *Agathoxylon* especies *A. gillii*, *A. angosturense*, *A. jericoense* y *A. parrensis* mencionan la ausencia de este carácter. Aunque el estudio de Román (2016) es referido exclusivamente a la familia Cupressaceae, nos deja inferir con lo observado por García *et al.* (2000) y Ríos-Santos y Cevallos-Ferriz (2018) que posiblemente este carácter estuvo ausente antes del periodo Cretácico, que su presencia fue común durante este periodo, y que en posteriores radiaciones del grupo de las coníferas este podría estar ausente o presente, o de presentarse de manera ocasional como en los géneros actuales de *Fitzroya*, *Libocedrus* y *Papuacedrus*. Con respecto a la familia Araucariaceae, dicho carácter lo presentan especies actuales como *Araucaria araucana*, que se distribuye en el sur de Chile y suroeste de Argentina y *Agathis moorei* que se presenta sólo en Nueva Caledonia, isla rica en coníferas. Aunque la madera de San Carlos guardó mayor afinidad con este último género (Farjon, 2010; *The Gymnosperm Database*, 2018).

En cuanto a la distribución de la familia Araucariaceae; *Agathis moorei* y *Araucaria araucana* los podemos encontrar de 200 a 1000 m, y las especies *Araucaria humboldtensis* y *Araucaria muelleri* crecen en regiones de suelos ultramáficos³ (Farjon, 2010). Esto sugiere, de acuerdo a los géneros fósiles identificados que la vegetación cretácica creció en altitudes poco elevadas. Siguiendo a Wheeler y Lehman (2005), los tipos de madera araucarioide se producen dentro de las facies de las llanuras de inundación interiores con buen drenaje. A lo largo de este intervalo, las maderas de coníferas aparecen sólo como registros aislados raros. Así, los árboles araucarioides están claramente subordinados a los árboles

³ Suelos que suelen presentar baja disponibilidad de nutrientes y altas concentraciones de Mg y metales pesados (Brooks, 1987).

dicotiledóneos en la Fm. Javelina, donde *Javelinoxylon* es abundante y en la Fm. Black Peaks, donde abunda *Paraphyllanthoxylon* (Wheeler y Lehman, 2005). Este tipo de asociación florística es similar a la que se presenta en la Fm. San Carlos, donde Estrada-Ruíz y Martínez Cabrera (2011) también registran la presencia del género *Javelinoxylon*.

En los muestreos llevados a cabo en los años 2016 y 2017 se observó la nula presencia de ejemplares que presentaran caracteres anatómicos relacionadas con las maderas araucarianas. Esto lleva a suponer que su presencia de este tipo de madera era rara, que los troncos se transportaron río abajo fuera de su entorno de crecimiento original, o que su descomposición fue más rápida. Sin embargo, la presencia de ejemplares *in situ* de coníferas y angiospermas en la zona, y de que el ejemplar de donde fue extraída la muestra se encontrara poco erosionado, puede indicar que el material se depositó a cortas distancias (Wheeler y Lehman, 2005).

Sólo las Araucariaceae tienen madera del tipo *Agathoxylon*, pero en el Jurásico-Cretácico Temprano, otros grupos de plantas pudieron tener madera de este tipo, por ejemplo, Pteridospermales y †Cheirolepidiaceae (Philippe *et al.*, 2004). La familia †Cheirolepidiaceae presenta punteaduras areoladas, hexagonales u ovaladas, biseriadas ordenadas al mismo nivel o alternadas también, carácter observado en la madera de San Carlos. Sin embargo, si comparamos las características observadas en la madera de *Agathoxylon* sp. con el género fósil *Brachyoxylon* Jeffrey, la presencia de anillos de crecimiento perfectamente distinguibles, madera temprana sobre tardía 40:1 células y traqueidas de contornos redondos y radios uniseriados, localmente biseriados con célula de contorno casi triangular (ocho células de alto), no presenta afinidad con la madera de la Fm. San Carlos (Cevallos-Ferriz, 1992).

La relación de la madera de San Carlos con el género *Agathis* es justificable, debido a que este género de coníferas se encuentra por excelencia en las selvas

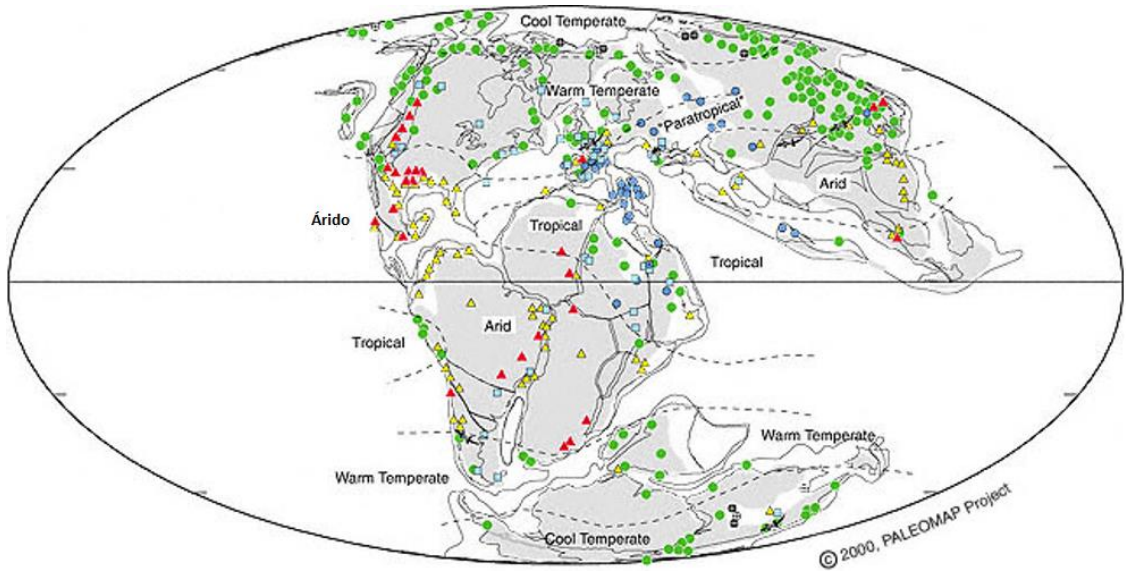
tropicales de tierras bajas. El género *Agathis*, por lo general, suele ser un género solitario y se encuentra distribuido desde el nivel del mar hasta la altitud de 2000 m en diversos suelos y en una amplia variedad de hábitats, aunque también se le puede encontrar como un elemento dominante o como árboles de dosel (Wheeler y Lehman, 2005).

El género fósil *Agathoxylon* fue omnipresente en Gondwana. Este género estuvo muy extendido en el Hemisferio Norte, sin embargo lo observado en este estudio y lo registrado por Wheeler y Lehman (2005) indica que este género fósil posiblemente no fuera dominante. Así, el largo alcance y la distribución cosmopolita de este tipo de madera antigua y plesiomórfica (punteaduras de traqueidas tipo araucariana y punteaduras de campos de tipo araucarioides) implica que las plantas progenitoras colonizaron gran parte de Pangea antes de la fragmentación de la masa de tierra. Además, el género fósil fue capaz de sobrevivir en todas las zonas climáticas durante el período temprano del Jurásico al Cretácico Temprano (Philippe *et al.*, 2004).

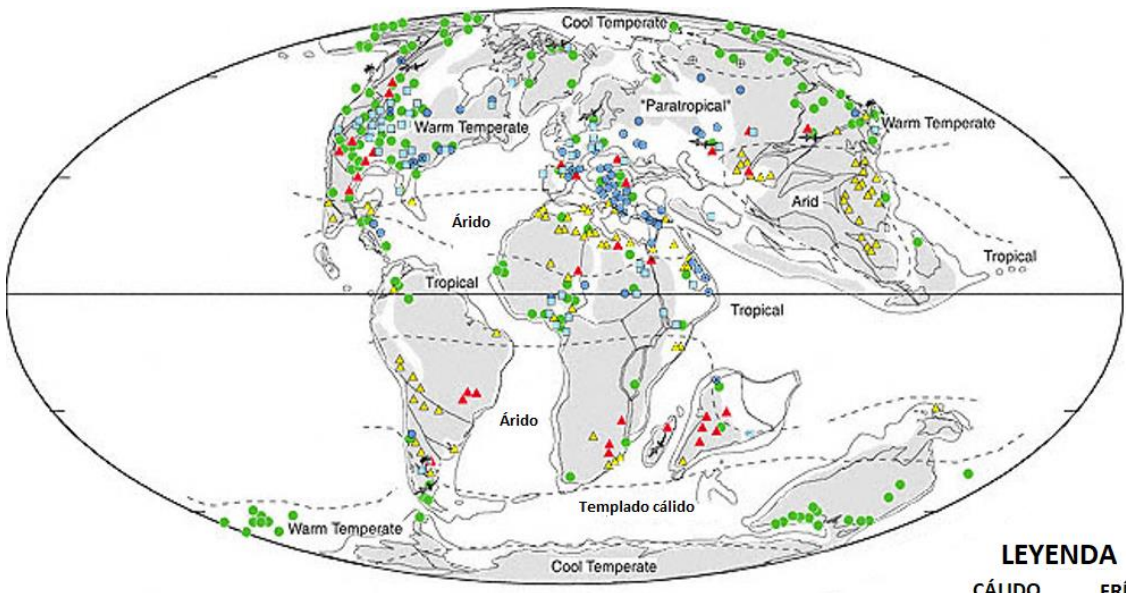
En cuanto a la familia Cupressaceae, en las formaciones Aguja y Javelina del Big Bend National Park de Texas, *Paraphyllanthoxylon* cf. *P. anzasii* ocurre en asociación con la madera Cupressoide/ Podocarpoide en algunos sitios, al igual que tallos de palma. Estas observaciones sugieren que las coníferas cupressoides/ podocarpoides formaron típicamente rodales separados en bosques de llanuras inundables de tierras bajas, aunque aquí también pueden haber ocurrido en bosques mixtos de coníferas y angiospermas (Wheeler y Lehman, 2005). En la Fm. Olmos también se observa la presencia de coníferas de la familia Cupressaceae con material relacionado con las palmas (hecho referente a las identificaciones y no a un análisis estratigráfico). Sainz-Resendiz *et al.*, (2015) registran la presencia de *Palmoxyton kikaapoa*; Estrada-Ruiz *et al.* (2007) identifican a *Javenoxylon weberi* (Malvaceae), *Quercinium centenoae* (Fagaceae) y *Sabinoxylon pasac* (Ericales). Estrada-Ruiz *et al.* (2010), describen a *Olmosoxylon upchurchii* (Lauraceae), *Coahuiloxylon terrazasiae* (? Anacardiaceae/

?Burseraceae), *Muzquizoxylon porrasii* (Cornaceae), *Wheeleroxylon atascosense* (Malvaceae s.l.) y *Metcalfeoxylon* planta que se ha descrito en otras floras de América del Norte (Wheeler *et al.*, 1995; Wheeler y Lehman, 2005) que llegaron a formar varios estratos arbóreos dentro de la selva paratropical (Estrada-Ruiz *et al.*, 2013). Así, la presencia de troncos de coníferas de hasta 1 m de diámetro, indica que también formaban parte del dosel de dicha selva (Wheeler y Lehman, 2005).

En cuanto a la distribución de los géneros fósiles en cinco zonas climáticas (verano húmedo, desierto, invierno húmedo, templado cálido y templado fresco) para el Cretácico Temprano, el género fósil *Cupressinoxylon* ocurrió sólo en zonas húmedas templadas, cálidas e invernales; *Taxodioxylon*, que se conoce desde el Jurásico Superior en Laurasia, es referido a la zona templada, y *Agathoxylon* es referido a las cinco zonas, mostrando así, su amplia distribución (Philippe, 1993). En la figura 34 se muestra la distribución de zonas climáticas en el Cretácico Inferior y Superior. Durante el Cretácico Inferior había nieve y hielo durante las temporadas de invierno, y los bosques templados frescos cubrían las regiones polares. En el Cretácico Superior, el clima global era más cálido que el clima actual, por lo que, no había hielo en los polos (Scotese, 2018). Esto hace suponer que la paleoflora del Cretácico Superior del norte de México es una extensión de la flora tropical mesotermal a la flora tropical megatermal, por lo que se interpreta que la mayoría de las plantas del Cretácico evolucionaron en un clima caracterizado por temperaturas de moderadas a altas con baja precipitación (Graham, 2011).



CRETÁCICO INFERIOR



CRETÁCICO SUPERIOR

LEYENDA

	CÁLIDO	FRÍO
<i>Tropical</i>	● Coal	● Coal & Tillites
<i>HÚMEDO</i>	● Bauxite ● Laterite	
	<i>Templado cálido</i>	
	□ Caolinita (& coal & evaporite)	
	🌴 Cocodrilos	
	🌴 Palmas y pantanos	
<i>SECO</i>	▲ Evaporite	⊕ Frio ⊕ Tillite ⊕ Dropstone
	▲ Calcrete	● Glendonite

Paratropical = Bauxitas de altas latitudes

Figura 34. Zonas climáticas del Cretácico Inferior y Superior (Modificado de Scotese, 2018).

En la actualidad algunas especies tropicales de la familia Cupressaceae pueden aparecer en las tierras bajas en condiciones edáficas adversas, como los sustratos ultramáficos de Nueva Caledonia, pero esto parece ser una excepción (Farjon, 2010). Como se mencionó en párrafos anteriores esta condición también se presenta en algunos miembros de la familia Araucariaceae, posiblemente esta condición se pudo haber presentado en los suelos cretácicos donde habitó este tipo de vegetación.

De manera general, las coníferas se vieron influenciadas por eventos como la deriva continental o los procesos del cambio climático (Beaulieu *et al.*, 2013). Por ejemplo, con la separación de Pangea, ocurre la dicotomía que presenta la familia Cupressaceae en dos subfamilias: Callitroideae (restringida a Gondwana) y Cupressoideae (restringida a Laurasia), dicha división refleja un origen Mesozoico medio y una radiación mesozoica posterior cuando los dos supercontinentes se habían separado (Mao *et al.*, 2012). Las incursiones de Laurasia a Gondwana y viceversa pueden explicar la presencia fósil y actual de los taxones basales de Cupressaceae en Australasia y Sudamérica y el fósil *Widdringtonia* en América del Norte, lo que indica que esta familia se ha visto sometida a distintos periodos climáticos de frío y calor del mundo (Gadek *et al.*, 2000).

Anillos de crecimiento

Los anillos de crecimiento están presentes en todo el material analizado, a excepción de los ejemplares ST-1 y ST-6 que presentaron madera de compresión. Se puede considerar que las maderas descritas para ambas formaciones presentan en común, anillos de crecimiento escasos o reducidos, similar a las formaciones Javelina y Aguja de acuerdo a lo señalado por Wheeler y Lehman (2005). Asimismo, la presencia de traqueidas estrechas y menos distinción en los anillos de crecimiento, indican la posible estrategia de poseer madera juvenil durante el Cretácico Tardío.

Con base en la reconstrucción paleoclimática hecha por Creber y Chaloner (1984) del periodo Cretácico, ésta indica una zona ecuatorial muy amplia (32°N – 32°S), lo que se refleja en la ausencia de anillos de crecimiento o por aquellos poco definidos. En consecuencia, las latitudes más bajas generalmente experimentaron un clima no estacional, que permitió un crecimiento más o menos continuo de los árboles como resultado del mecanismo fotoperiódico (Creber y Chaloner, 1984).

Brison *et al.* (2001) en su estudio sobre la distribución de tipos de anillos de crecimiento en 643 muestras del Jurásico al Cretácico, agruparon los seis tipos basales de Creber y Chaloner (1984) en tres super-tipos: A, B, C (zona clara de madera tardía que es relativamente ancha con 4 o más hileras de madera tardía, transición de madera temprana a madera tardía distinta o algo gradual), D, E (madera tardía estrecha con pocas filas de madera tardía) y O (madera que carece de límites definidos de madera tardía y crecimiento). Con base en sus resultados, al comparar el tipo de anillo de crecimiento contra taxonomía, encuentran que los tipos D y E son dominantes y que los 30 géneros fósiles considerados en su estudio pueden producirlos. En cuanto a la paleolatitud señalan que el Cretácico Superior muestra un patrón completamente diferente a los otros dos periodos (Jurásico y Cretácico Inferior), que se caracterizan por presentar una amplia frecuencia del anillo de crecimiento tipo O, y que el supertipo (A, B, C) se encuentra sólo a los 45° S o a los 25° N. Ellos observan que el supertipo (A, B, C) desaparece del Hemisferio Norte y los anillos tipo O se encuentran en una zona latitudinal mucho más amplia (65° S 75° N). Para los tres períodos de tiempo considerados, el supertipo (D, E) se distribuye ampliamente. Por lo que, la madera tardía bien desarrollada no ocurre a latitudes bajas y desaparece del Hemisferio Norte durante el Cretácico Tardío (Brison *et al.*, 2001).

El total de las muestras analizadas pueden incluirse, según la clasificación de Brison *et al.* (2001), en los supertipos D y E. Los anillos de crecimiento observados correspondieron a delgadas capas de traqueidas estrechas, en donde no siempre se observó la pared engrosada de éstas, característica de la madera tardía. Esto

concuera con los autores, ya que la zona megatermal de las formaciones del centro-sur de EUA y norte de México, se encontraba a una latitud de 40° N 30°S.

De acuerdo a lo reportado por Wheeler y Lehman (2005), de 45 ejemplares bien conservados de coníferas del Cretácico Superior estudiados en el Big Bend National Park, 17 ejemplares se adaptan al supergrupo A / B / C, 14 ejemplares al supergrupo D / E y 14 en el tipo O. Estos tipos de anillo de crecimiento se producen en los mismos depósitos y en el mismo sitio. Además, los límites del anillo de crecimiento no claramente definidos, en los que los diámetros radiales de las traqueidas se estrecharon gradualmente y luego se agrandaron gradualmente, también se observaron en las maderas del norte de México. De las 12 muestras analizadas,

Es importante mencionar que lo observado en las muestras de las maderas del norte de México no es posible alcanzar conclusiones sobre las condiciones paleoecológicas a partir de los resultados taxonómicos obtenidos y del carácter anatómico observado, debido a que el número de maderas determinadas no es suficiente. Sin embargo, la presencia de anillos de crecimiento en casi todas las muestras del norte de México, apunta a que pudo haber fluctuaciones climáticas poco marcadas (Creber y Chaloner 1984). Además, el desarrollo de anillos de crecimiento no está determinado sólo por el efecto del clima. Algunas especies de árboles forman anillos incluso en áreas caracterizadas por condiciones externas uniformes. En estos casos, la presencia de interrupciones del crecimiento depende del legado genético y no está influenciada por factores externos (Creber, 1977; Brisson *et al.*, 2001). Este tipo de anillo generalmente muestra una gran variabilidad en el ancho y tiene una pequeña porción de madera tardía, como las muestras aquí analizadas.

En cuanto a los análisis estadísticos, el análisis de agrupamiento jerárquico (Análisis de *Cluster*), mostró que las formaciones que presentaron mayor similitud son las formaciones Fruitland y Kirtland, y MacRae y Crevasse Canyon de Nuevo

México. Las ocho formaciones geológicas comparadas comparten la presencia de la familia Cupressaceae, lo que podría indicar que esta familia estaba bien representada en la zona megatermal del Cretácico Superior del centro-sur de EUA y norte de México. Sin embargo, los problemas de nomenclatura y taxonomía que presentan las maderas de Laurasia sólo se pueden hacer comparaciones superficiales (Philippe *et al.*, 2004), aunado a que un muestreo más exhaustivo y la comparación de un número mayor de morfotipos sustenten esta afirmación.

En el análisis de ordenación y de conglomerados en las floras cretácicas del centro-sur de EUA y norte de México llevado a cabo por Estrada-Ruiz *et al.* (2013) con base en angiospermas, ellos reconocen dos grupos principales: el primer grupo lo conforman las formaciones Olmos, San Carlos, Crevasse Canyon y Aguja, todas ellas compartiendo al género fósil *Paraphyllanthoxylon*; mientras que el segundo grupo está compuesto por las formaciones Kirtland, Fruitland y Javelina que comparten al género fósil *Baasoxylon*, lo que muestra una asociación muy general con la posición geográfica relativa de las paleofloras. Esto también se observa en el dendograma obtenido (Figura 29), donde la formación de grupos también se mantiene similar con la distribución de las formaciones geológicas (Figura 6), aunque la asociación de las formaciones geológicas no sea similar. Esto tal vez, se deba a que el material descrito para esta área de estudio (zona megatermal) es insuficiente, o que realmente refleja la similitud de las formaciones con los géneros fósiles. Si esto último fuese cierto, el área I ubicada en el centro-sur de EUA, hacia el interior del continente se caracterizaría por presentar sistemas fluviales. La Fm. San Carlos, aunque se agrupa en el área II, presentaría un sistema fluvial, mientras que la Fm. Olmos mostraría un nivel intermedio entre las dos áreas propuestas al conformarse tanto de un sistema deltaico y un fluvial (Flores-Espinoza, 1989). La conformación del área II, en cuanto a su distribución, se encuentra más cercana a la línea de costa con ambientes deltaicos. Su asociación se debe a la presencia de *Cupressinoxylon* y de la familia Araucariaceae, de acuerdo al género fósil *Cupressinoxylon*, habría que confirmar

con estudios futuros si su distribución en la zona megatermal se confiere a esta área, o su distribución sea mayor, esto último es más viable ya que también se registra en la Fm. Aguja (Wheeler y Lehman, 2005).

En el ACP las variables con mayor peso resultaron ser: contorno de la traqueida, tipo y número de punteaduras en el campo de cruce. Sin embargo, aunque la segunda variable se define como un carácter diagnóstico en la identificación de coníferas a nivel de género y especie (Wheeler y Baas, 1998); debido a la escasa preservación que presentaron las muestras aquí analizadas este carácter fue poco observado, conjunto a que el contorno de la traqueida en material fósil también está condicionado a la preservación del material. En la Figura 31 se reconocen cuatro grupos, sin embargo, los elementos de madera con afinidad araucariana se encuentran en los grupos 1, 2 y 4, donde el grupo 1 y 2 bien podría formar un solo grupo. La amplia presencia de este tipo de madera, como se mencionó en párrafos anteriores puede deberse a su distribución que tuvo durante el Mesozoico (Philippe, 1993). Sin embargo, los géneros fósiles de las maderas araucarioides se encuentran identificados a nivel de especie, esto puede suponer organismos ya extintos, o que la designación de un epíteto específico de material fósil va más allá de que realmente se trate de especies distintas. De acuerdo a Bailey y Faull (1934) la variación que puede presentar un solo ejemplar es diversa, por lo que al no encontrarse en composición orgánica los ejemplares analizados, se corre el riesgo de proponer un número mayor de especies.

En general, se encontró que los caracteres anatómicos compartidos entre las formaciones incluídas en la zona megatermal, son los propuestos como caracteres ancestrales en los estudios de anatomía de madera. Estos caracteres pudieron ser comunes durante el Mesozoico como se atestigua en el género *Agathoxylon* sp. que presentó afinidad con el género actual *Agathis moorei*, este último considerado un relictos de la época mesozoica.

10. CONCLUSIONES

Se registraron dos géneros fósiles para las formaciones del norte de México (Fm. Olmos y San Carlos): *Cupressinoxylon* sp. y *Taxodioxylon* sp.

Se amplió la descripción del género fósil *Agathoxylon* sp. lo que confirma a más detalle su parecido con las maderas araucarianas.

El género fósil *Cupressinoxylon* es nuevo registro para las formaciones del norte de México y para nuestro país, dicho género fósil se registró para ambas formaciones.

Se confirma la presencia del género fósil *Taxodioxylon* para la Fm. Olmos.

La colección de maderas fósiles de coníferas del norte de México, con excepción del género fósil *Agathoxylon*, se incluyen en el grupo C (punteaduras radiales abietineanas) de la clave para maderas mesozoicas.

En el total de muestras analizadas, no se constató la presencia de traqueidas radiales, engrosamientos helicoidales y callitroides.

Los caracteres anatómicos de las muestras analizadas refieren a géneros actuales que hoy se desarrollan en climas cálidos, como el parecido de *Agathoxylon* sp. con *Agathis moorei*.

En el total de muestras analizadas, los anillos de crecimiento se observaron poco diferenciados correspondiendo a anillos tipo D y E, lo que indicaría una ausente o baja estacionalidad climática.

La presencia de ejemplares *in situ* en la Formación San Carlos sugiere que el material rodado no fue transportado lejos de su origen.

Las maderas de la Fm. Olmos se encontraban en llanuras de inundación de tierras bajas, y las de San Carlos en llanuras de inundación interiores, esto muestra cierta

congruencia con el mapa paleogeográfica de localidades fosilíferas del Campaniano-Maastrichtiano en la zona megatermal.

Se reconocen dos áreas principales (área I y II) donde los elementos compartidos son la familia Cupressaceae y Araucariaceae.

La ubicación geográfica del área I es hacia el interior del continente (centro-sur de EUA) y el área II (norte de EUA y norte de México) más cercana a la línea de costa del mar epicontinental. Las formaciones San Carlos y Olmos incluidas en el área II, representan un nivel intermedio entre los sistemas deltaicos y fluviales.

La colección de maderas del norte de México presentó caracteres anatómicos considerados como ancestrales en estudios filogenéticos de la madera.

11. GLOSARIO

Anillo de crecimiento. Crecimiento de la madera durante un año, en plantas de la zona boreal, o durante una estación, en plantas de la zona tropical.

Campo de cruce. Superficie de contacto entre las traqueidas longitudinales y las células de parénquima del radio.

Canal resinífero. Es aquel que se presenta en la madera de forma natural. Espacio hueco intercelular en el que vierten resinas las células que lo recubren interiormente. Según su dirección en la madera, pueden ser longitudinales o transversales.

Carácter intrínseco. Carácter que forma parte del propio material de trabajo y permanece indeleblemente unido a él, excepto, por ejemplo, las producidas por transformaciones químicas durante el proceso de conservación.

Corte longitudinal radial. Aquella que pasa por el eje y un radio de la rama o tronco.

Corte longitudinal tangencial. Aquella que es paralela a un plano tangente al tronco o al anillo de crecimiento.

Corte transversal. Aquella que es perpendicular al eje de la rama o tronco.

Corteza. Conjunto de tejidos que se hallan por fuera del cámbium vascular, en plantas con crecimiento secundario.

Corteza externa. También llamada ritidoma, se encuentra constituida por capas de floema inactivo o muerto separadas por sucesivas capas de peridermis.

Corteza interna. También conocida como floema secundario vivo.

Engrosamiento calitroide. Engrosamiento de la pared secundaria asociado a las punteaduras areoladas, situándose sobre la cara exterior de la bóveda de la punteadura.

Engrosamiento helicoides. Engrosamiento que se produce en la pared secundaria de las traqueidas, y se desarrolla en forma helicoides.

Felógeno. Meristema lateral de origen secundario que forma súber (felema) hacia el exterior y felodermis hacia el interior. Sus células se asemejan a las del cámbium en estado de reposo, pero se caracterizan por contener grandes vacuolas con taninos.

Floema. Constituido por células cribosas, parénquima axial y radial, y fibras.

Floema conductivo. Tejido ordenadamente estratificado, presenta un espesor que varía entre 15 y 40% del espesor total de la corteza interna. Se reconoce por la presencia de calosa cubriendo cada poro individual de las áreas cribosas.

Floema secundario. Está compuesto por células cribosas alargadas que se comunican entre sí por medio de áreas cribosas ubicadas generalmente hacia los extremos de la célula.

Madera. Conjunto de tejidos del xilema que forman el tronco, las raíces y las ramas de los vegetales leñosos, excluida la corteza.

Parénquima. Tejido fundamental constituido por células vivas de paredes celulares delgadas.

Parénquima axial. Es originado por las células iniciales fusiformes del cámbium, junto con las fibras y los elementos traqueales. Pueden ser células fusiformes, largas, o un cordón de células cortas formado por divisiones transversales.

Parénquima radial. Tejido de células formador del radio leñoso. Las células aparecen perfectamente diferenciadas por la naturaleza de las punteaduras, por sus paredes radiales lisas o punteadas y por las axiales lisas o noduladas.

Peridermis. La constituyen la felodermis, el felógeno y el súber. Puede formar una capa más o menos uniformemente extendida o disponerse de manera fragmentada o imbricada.

Punteadura. Concavidad en la pared secundaria de una célula, junto con su membrana de cierre hacia el exterior; internamente desemboca en el lumen.

Punteadura areolada. Punteadura con reborde que se presenta como una separación de la pared secundaria de la célula, prolongándose en forma de bóveda perforada en su vértice, dejando bajo sí un espacio o cámara.

Radio. Tejido horizontal incluido en la sección radial, constituido por parénquima, traqueidas y células secretoras de los canales resiníferos transversales en su forma más compleja en coníferas.

Traqueida. Tejido fibroso lignificado, con punteaduras areoladas y extremos no perforados, de forma análoga a la de un prisma alargado con sus dos extremos truncados por planos oblicuos.

Traqueidas radiales. Traqueidas en dirección transversal formadoras del radio en algunas coníferas. Se diferencian de las demás células de parénquima radial, por su forma y por la presencia de punteaduras areoladas.

Vasos. Tubos de conducción de agua y savia dentro del tejido vegetal, se extienden en el sentido longitudinal del árbol.

Xilema Tejido conductor especializado que constituye la madera del vegetal maduro.

Xilema secundario. Leño producido por el cambium.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, M.P. 2003. Paleontología de una localidad del Cretácico Tardío de Altares-Chihuahua. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM, México. 60 pp.
- Archangelsky, S. 1962. Conceptos y métodos en paleobotánica. Serie técnica y didáctica No. 9. Universidad Nacional de la Plata, República de Argentina. 34 pp.
- Bailey, I. W. 1933. The cambium and its derivative tissues: VII Problems in identifying the Wood of Mesozoic. *Annals of Botany* 47: 145-157.
- Bailey, I.W. y A.F. Faull. 1934. The cambium and its derivative tissues: IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. *Journal of the Arnold Arboretum* 15: 233–254.
- Bamford, M.K., y I.B. Corbett. 1994. Fossil wood of Cretaceous age from The Namaqualand continental shelf, South Africa. *Palaeontologica Africana* 31: 83-95.
- Bamford, M.K. y M. Philippe. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxyloous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Paleobotany and Palynology* 113: 287-297.
- Barber, C. A. 1898. *Cupressinoxylon vectense*, a fossil Conifer from the Lower Greensand of Shanklin, in the Isle of Wight. *Annals of Botany* 12: 329-361.
- Beaulieu, J.M. D.C. Tank y M.J. Donoghue. 2013. A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology* 13: 80-97.
- Blokhina, N.I., M.A. Afonin y T.M. Kodrul. 2010. Fossil Wood of *Sequoioxylon burejense* sp. nov. (Taxodiaceae) from the Upper Cretaceous of the Zeya-Bureya Basin (Russian Far East). *Paleontological Journal* 44: 1231-1239.
- Brison, A. L., M. Philippe y F. Thevenard. 2001. Are Mesozoic Wood Growth Rings Climate-Induced? *Paleobiology* 27: 531-538.

- Brooks, R.R. 1987. *Serpentine and its vegetation, a multidisciplinary approach*. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- Brown H. P., A. J. Panshin y C. C. Forsaith. 1949. *Textbook of wood technology*. Volume 1. Structure, identification, defects and uses of the commercial woods of the United States. McGraw-Hill Book Company. New York, USA. 652 pp.
- Cantrill, D. J. y I. Poole. 2005. Taxonomic turnover and abundance in Cretaceous to Tertiary wood floras of Antarctica: implications for changes in forest ecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 215: 205–219.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1992. Tres maderas de Gimnospermas Cretácicas del Norte de México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Botánica* 63: 111-137.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., E. A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva Paleobotánica y Geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana* 100: 317-350.
- Chamberlaine, C. J. 1935. The Gymnosperms. *The Botanical Review* 1: 183-209.
- Christenhusz, M. J. M., J. L. Reveal, A. Farjon, M. F. Gardner, R. R. Mill y M. W. Chase. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* 19: 55-70.
- Committee IAWA. 2004. IAWA List of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25: 1-70.
- Creber. G. T. 1974. Tree rings: a natural data-storage system. *Biological Reviews* 52: 349-383.
- Creber, G. T. y W. G. Chaloner. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Botanical Review* 50:357-448.

- De Magistris, A. A. 2003. Anatomía de la corteza de las Cupressaceae nativas y cultivadas de la Argentina. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 285 pp.
- Díaz-Vaz, J. 1984. *Araucaria araucana*, descripción anatómica. Bosque (Valdivia), (5) 2: 117-118.
- Diéguez, C. 2003. Flora y vegetación durante el Jurásico y el Cretácico. Monografías del Jardín Botánico de Córdoba 11:53-62.
- Eckenwalder, J. E. 2009. Conifers of the world: the complete reference. Timber Press. Portland, Oregon, USA. 720 pp.
- Endlicher, S.L. 1847. Synopsis Coniferarum. Scheitlin und Zollikofer, Sangalli (Sankt Gallen).
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2da. ed. John Wiley & Sons. New York, USA. 547 pp.
- Estrada-Ruiz, E. 2009. Reconstrucción de los ambientes de depósito y paleoclima de la región de Sabinas-Saltillo, estado de Coahuila, con base en plantas fósiles del Cretácico Superior. Tesis de Doctorado. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Estrada-Ruiz, E., H. I. Martínez-Cabrera y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. Fossil woods from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. Review of Palaeobotany and Palynology 145: 123-133.
- Estrada-Ruiz, E., H. I. Martínez-Cabrera y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (Late Campanian - Early Maastrichtian) Coahuila, México. American Journal of Botany 97: 1179-1194.
- Estrada-Ruiz, E. y H. I. Martínez-Cabrera. 2011. A new late Cretaceous (Coniacian-Maastrichtian) *Javelinoxylon* wood from Chihuahua, Mexico. IAWA Journal 32: 521-530.

- Estrada-Ruiz, E., J.M. Parrot, G.R. Jr. Upchurch, E.A. Wheeler, D.L. Thompson, G. Mack, y M.M. Mindy. 2012. The wood flora from the Upper Cretaceous Crevasse Canyon and McRae formations, south-central New Mexico, USA: a progress report. Field Guide of New Mexico Geological Society, 63rd Field Conference, Sierra County. 121-136 pp.
- Estrada-Ruiz, E., H. I. Martínez-Cabrera, J. Callejas-Moreno y G. R. Upchurch Jr. 2013. Floras tropicales cretácicas del norte de México y su relación con floras del centro-sur de América del Norte. *Polibotánica* 26: 115-135.
- Evert, R. F. 2006. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the plant body – Their Structure, Function, and Development*. 3ra. ed. John Wiley & Sons, Inc. New Jersey, USA. 567 pp.
- Fahn, A. 1982. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford, 545 pp.
- Farjon, A. 2008. *A Natural History of Conifers*. Timber Press. Portland, Oregon, USA. 304 pp.
- Farjon, A. 2010. *A Handbook of the World's Conifers*. Brill. Boston, USA. 1111 pp.
- Farjon, A. y D. Filer. 2013. *An atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status*. Brill. Boston, USA. 512 pp.
- Fernández-López, S. R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. 167 pp.
- Flores-Espinoza, E. 1989. *Stratigraphy and sedimentology of the Upper Cretaceous terrigenous rocks and coal of the Sabinas-Monclova area, northern Mexico*. Tesis de doctorado. Universidad de Texas en Austin. Texas, USA. 315 pp.
- Florin, C. R. 1963. The distribution of conifer and taxa genera in time and space. *Acta Horti Bergiani* 20: 121–312.

- Gadek, P.A. D. L. Alpers, M.M. Heslewood y C.J. Quinn. 2000. Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. *American Journal of Botany* 87: 1044–1057.
- García Esteban, L. 1996. A. Guindeo y P. de Palacios. 1996. Madera de coníferas. Anatomía de géneros. Fundación Conde del Valle de Salazar.
- García Esteban, L., A. Guindeo y P. de Palacios. 2000. Clave de identificación de maderas de coníferas a nivel de especie. Región Europea y Norteamericana. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For* 9: 117-136.
- García Esteban, L., P. de Palacios de Palacios, A. Guindeo Casasús, Ly. García Esteban, I. Lázaro Durán, L. González Fernández, Y. Rodríguez Labrador, F. García Fernández, I. Bobadilla Maldonado y A. Camacho Atalaya. 2002. Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie. Mundi-Prensa. Madrid, España. 421 pp.
- García Esteban, L., A. Guindeo Casasús, C. Peraza Oramas y P. de Palacios de Palacios. 2003. La madera y su anatomía: anomalías y defectos, estructura microscópica de coníferas y frondosas, identificación de maderas, descripción de especies y pared celular. Mundi-Prensa. Madrid, España. 325 pp.
- García Esteban, L., P. de Palacios, C.A. Guindeo, F.F. García. 2004. Characterisation of the xylem of 352 conifers. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 13: 452–478.
- García-Hernández, I. P., E. Estrada-Ruiz y H. I. Martínez-Cabrera. 2016. Estructuras vegetativas de la Formación San Carlos (Cretácico Superior), Chihuahua, México. *Botanical Sciences* 94: 1-12.
- Gernandt, D. S. y M. González. 2007. Colección de coníferas. En: Castillo-Cerón, J.M. y J. Márquez. (eds.). Colecciones del Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo, México. 11-16 pp.

- Gernandt, D. S. y J. A. Pérez-de la Rosa. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 126-133.
- Gnaedinger, S. 2006. Anatomía de las maderas del orden Taxales del Jurásico de Argentina. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas* (resumen B-030), Universidad Nacional del Nordeste, Argentina.
- Gothan, W. 1905. Zur anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44: 1–108.
- Graham, A. 2011. A natural history of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas. The University of Chicago. USA. 173-208 pp.
- Greguss, P. 1955. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. Akadémiai Kiado, Budapest.
- Greguss, P. 1972. Xylotomy of the living conifers. Academia Kiado. Budapest, Hungría. 329 pp.
- Hair, J.F., Anderson, R. E. y Tatham, R.L. 1987. *Multivariate data analysis with Readings*. 2 ed. New York. Macmillan Publishing.
- Hammer, O. Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4, issue 1, art. 4: 9 pp.
- Harting, T., 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanische Zeitung* (Berlin) 6, 122-128, 137-141, 166-172 y 185-190.
- Hass, H. y N. P. Rowe. 1999. Thin sections and wafering. In: Jones, T.P. y N. P. Rowe. (eds.). *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. Geological Society, London, UK. Pp. 76-81.

- Hernández-Noriega, L., E. Ramírez-Tello, F. Ávila-Lugo y A. Carrizales-Aguilar. 2000. Carta Geológico-Minera, Ciudad Delicias H13-11, Chihuahua, Servicio Geológico Mexicano, Primera Edición. Map 1: 250 000.
- Hoadley, R. B. 1990. Identifying Wood. Accurate results with simple tools. The Taunton Press, Newtown, U.S.A. Price. 223 pp.
- Hudson, P. J. 2006. Taxonomic and paleoclimatic significance of late Cretaceous wood from The San Juan Basin, New Mexico. University of Nebraska, USA. 82 pp.
- Hunt, A. P. y S. G. Lucas. 1992. Stratigraphy paleontology and age of the Fruitland and Kirtland Formations (Upper Cretaceous), San Juan Basin, New Mexico. In: Lucas, S. G., B. S. Kues, T. E. Williamson y A. P. Hunt. (eds.). San Juan Basin IV. New Mexico Geological Society 43rd Annual Fall Field Conference Guidebook. 217-239 pp.
- Izco, J. 2004. Botánica. 2da. ed. Mc Graw-Hill Interamericana, Madrid. 920 pp.
- Klusek, M. 2014. Miocene coniferous woods of the Polish Carpathian Foredeep. Acta Paleontológica Polonica 59: 697-708.
- Maldonado-Koerdell, M. 1950. Faunas del alto Cretácico Superior, del Paleoceno y del Eoceno inferior y medio de Chiapas, México: Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México 6: 181-220.
- Mao, K., R.I. Milne, L. Zhang, Y. Peng, J. Liu, P. Thomas, R.R. Mill y S.S. Renner. 2012. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 109: 7793-77-98.
- Martínez-Hernández, E., L. Almeida-Leñero, M. Reyes-Salas y Y. Betancourt-Aguilar. 1980. Estudio palinológico para la determinación de ambientes en la cuenca Fuentes-Río Escondido (Cretácico Superior), región de Piedras Negras, Coahuila. Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México 4: 167-185.

- Mathews, S. 2009. Phylogenetic relationships among seed plants: persistent questions and the limits of molecular data. *American Journal of Botany* 96:228-236.
- Montaño-Ruiz, L. Z. 2013. Geoquímica orgánica de las rocas siliciclásticas del Cretácico Superior de la Sierra Cuesta El Infierno (municipio de Aldama, Chihuahua), mediante la interpretación de Biomarcadores. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. 121 pp.
- Passalia, M.G., G. del Fueyo y S. Archangelsky. 2010. An Early Cretaceous zamiaceous cycad of South West Gondwana: *Restrepophyllum* nov. gen from Patagonia, Argentina. *Review of Paleobotany y Palynology* 161: 137-150.
- Peralta-Medina, E. 2013. Influence of paleogeography, climate and evolution on Cretaceous vegetation biomes. Tesis de doctorado. University of London, UK. 222 pp.
- Pessagno, E. A. 1969. Upper Cretaceous Stratigraphy of the Western Gulf Coast Area of Mexico, Texas and Arkansas. *Geological Society of America, Memoir* 3: 139 pp.
- Philippe, M. 1993. Nomenclature générique des trachéïdoxyles mesozoïques á champs araucarïdes. *Taxon* 42: 74-80.
- Philippe, M., M. Bamford, S. McLoughlin, L.S.R. Alves, H.J. Falcon-Lang, S. Gnaedinger, E.G. Ottone, M. Pole, A. Rajanikanth, R.E. Shoemaker, T. Torres y A. Zamuner. 2004. Biogeographic analysis of Jurassic -Early Cretaceous Wood assemblages from Gondwana. *Palaeobotany and Palynology* 129: 141-173.
- Philippe, M. y M. K. Bamford. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Paleobotany and Palynology* 148: 184-207.
- Philippe, M., G. Cuny, M. Bamford, E. Jaillard, G. Barale, B. Gomez, M. Ouaja, F. Thevenard, M. Thiebaut y P. von Seng-busch. 2003. *Metapodocarpoxylon libanoticum* (Edwards) Duperon-Laudoueneix et Pons and Late Jurassic–Early Cretaceous continental biogeography. *Journal of Biogeography* 30:389–400.

- Poole, I. 2000. Fossil angiosperm Wood: its role in y the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 361-381.
- Pujana, R. R., A. M. Umazano y E. S. Bellosi. 2007. Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia central (Argentina). *Revista del Museo. Argentino de Ciencias Naturales* 9: 161-167.
- Pujana, R. R. y D. P. Ruiz. 2017. *Podocarpoxyton* Gothan reviewed in the light of a new species from the Eocene of Patagonia. *IAWA Journal* 38: 220-244.
- Ramanujam, C. G. K. 1970. A petrified bark of Cupressaceae from the Upper Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Botany* 48: 855-858.
- Ríos-Santos, C. 2016. Descripción e identificación de maderas gimnospérmicas del Jurásico, Cretácico, Paleoceno y Mioceno de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 155 pp.
- Ríos-Santos, C. y S.R.S Cevallos-Ferriz. 2018. Upper Jurassic, Upper Cretaceous and Palaeocene conifer woods from Mexico. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 1–20.
- Robeck, R. C., R. Pesquera-Velázquez y A. S. Ulloa. 1956. Geología y depósitos de carbón en la región de Sabinas, Estado de Coahuila. XX Congreso Geológico Internacional, México. 109 pp.
- Robinson, L. N. y M. A. Kirschbaum. 1995. Paleogeography of the Late Cretaceous of the Western Interior of Middle North America-Coal Distribution and Sediment Accumulation. U. S. Geological survey professional paper 1561.111 pp.
- Rößler, R., M. Philippe, J.H.A van Konijnenburg-van Cittert, S. McLoughlin, J. Sakala, G. Zijlstra, M. Bamford, M. Booi, M. Brea, A. Crisafulli, A.L. Decombeix, M. Dolezych, T. Dutra, L.G. Esteban, P. Falaschi, Z. Feng, S. Gnaedinger, M.G. Sommer, M. Harland, R. Herbst, E. Lamandei, S. Lamandei, H. Jiang, L. Kunzmann, F.

Kurzawe, S. Merlotti, S. Naugolnykh, H. Nishida, R. Noll, C. Oh, O. Orlova, P.P. de Palacios, I. Poole, R.R. Pujana, A. Rajanikanth, P. Ryberg, K. Terada, F. Thévenard, T. Torres, E. Vera, W. Zhang y S. Zheng. 2014. Wich name(s) should be used for Araucaria-like fossil wood? Results of a poll. *Taxon* 63: 177-184.

Román, E. 2016. Anatomía comparada de la madera de Cupressaceae y su correspondencia con los estudios de filogenia. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Madrid, España. 446 pp.

Sainz-Resendiz, B.A. E. Estrada-Ruiz, L. E. Mateo-Cid y H. Porras-Múzquiz. 2015. Primer registro de un estípite de Coryphoideae: *Palmoxydon kikaapoa* de la Formación Olmos del Cretácico Superior, Coahuila, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 872-881.

Schopf, J. M. 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 20: 27-53.

Stephenson, L. W. 1927. Notes on the stratigraphy of the Upper Cretaceous formations of Texas and Arkansas. *American Association of Petrologist and Geologist Bulletin* 11: 1-17.

Torres, T. y M. Philippe. 2002. Nuevas especies de *Agathoxydon* y *Baieroxydon* del Lías de La Ligua (Chile) con una evaluación del registro paleoxilológico en el Jurásico de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 29: 151-165.

Vaughan, T. W. 1900. Reconnaissance in Rio Grande coal fields of Texas. Washington, United States. *Geological Survey Bulletin* 164 pp.

Vera, E.I. y S.I. Cesári. 2012. Fossil woods (Coniferales) from the Baqueró Group (Aptian), Santa Cruz Province, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84: 617-625.

Wang, R., Y. Wang y Y. Chen. 1996. *Cupressinoxylon jiyinense*, a new species of the late Cretaceous from Heilongjiang province, China. *IAWA Journal* 17: 319-326.

- Weber, R. 1972. La vegetación Maastrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 33: 5-19.
- Weber, R. 1980. Megafósiles de coníferas del Triásico tardío y del Cretácico tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México 4: 111-124.
- Wheeler, E.A., J. McClamer y C.A. LaPasha. 1995. Similarities and differences in dicotyledonous woods of the Cretaceous and Paleocene. San Juan Basin, New Mexico, USA. IAWA Journal 16: 223-254.
- Wheeler, E. A. y P. Baas. 1998. Wood identification-a review. IAWA Journal 19: 241-264.
- Wheeler, E. A. y T. M. Lehman. 2005. Upper Cretaceous – Paleocene conifer Woods from Big Bend National Park, Texas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology 226: 233-258.
- Willis, K. J. y J. C. McElwain. 2002. The Evolution of Plants. University Press, Oxford. New York, USA.

REFERENCIAS ELECTRÓNICAS

- Moutee, M. 2006. Modélisation du comportement mécanique du bois au cours du séchage. Collection Mémoires et theses électroniques, Université Laval. <http://theses.ulaval.ca/archimede/fichiers/23791/23791.html> (consultada mayo de 2017).
- Fossilworks. 2018. Gateway to the Paleobiology Database. <http://fossilworks.org/> (consultada junio de 2017).
- Palaeobiology Research Group. 2018. The Cretaceous Terrestrial Revolution. University of Bristol. <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/macro/supertree/ KTR.html> (consultada junio de 2017).

Schoch, W., I. Heller, F.H. Schweingruber y F. Kienast. 2004: Wood anatomy of central European Species. www.woodanatomy.ch (consultada enero de 2018).

Scotese, C.R. 2018. PALEOMAP Project. www.scotese.com/ (consultada enero de 2018).

The Gymnosperm Database. 2018. www.conifers.org/ (consultada febrero de 2017).

13. ANEXOS

Tabla 12. Relación de la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Formación	Edad	Número de muestra	Número de láminas delgadas	División	Identificación
FORMACIÓN SAN CARLOS, CHIHUAHUA	CONIACIANO-MAASTRICHTIANO	ST-1	1-12	Gimnosperma	Cupressaceae
		ST-3	1-8	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon I</i>
		ST-6	1-3	Gimnosperma	Cupressaceae
		ST-8	1-6	Angiosperma	-----
		RDC-9	1-3	Angiosperma	-----
		RDC-10	1-6	Angiosperma	-----
		RDC-11	1-8	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon II</i>
		RDC-12	1-6	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon III</i>
		RDC-16	1-5	Gimnosperma	Madera Cupressoide/ Podocarpoide
		IPN-PB 02 (DECA 7)	1-12	Gimnosperma	<i>Agathoxylon</i>
FORMACIÓN OLMOS	CAMPANIANO TARDIO	1 MZ	1-5	Angiosperma	-----
		RA-2	1-15	Gimnosperma	<i>Taxodioxylon sp.</i>
		RA-3	1-11	Gimnosperma	<i>Taxodioxylon sp.</i>
		RSE-1	1-3	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon II</i>


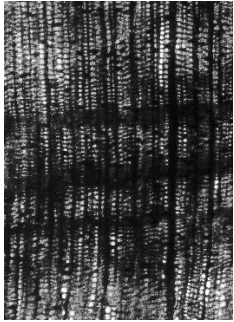
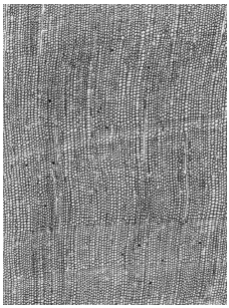
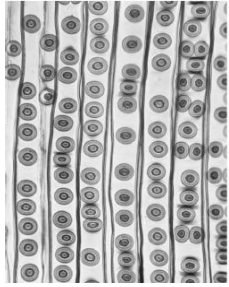
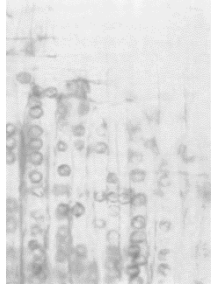
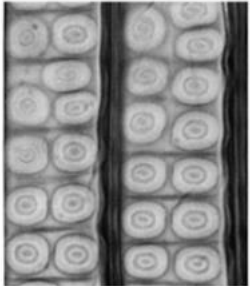

Acrónimos de las localidades muestreadas para la clave provisional (a excepción de **MZ**-Museo Múzquiz). **Formación San Carlos:** **ST**=Sierra Tatachano, **RDC**=Rancho Don Chuy. **Formación Olmos:** **MZ**=Múzquiz, **RSE**=Rancho Santa Elena, **RA**=Rancho Atascoso, **CS**=Cloete Sur.

Cont. **Tabla 12.** Relación de muestras de la colección de maderas de coníferas del norte de México.

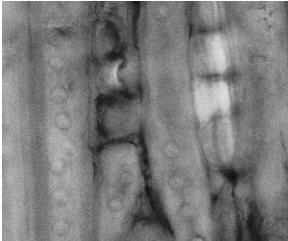
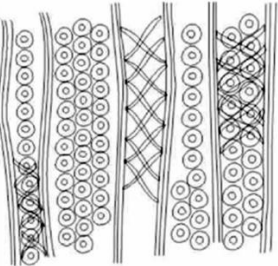
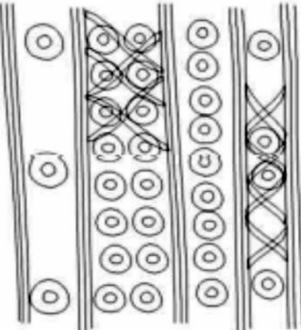
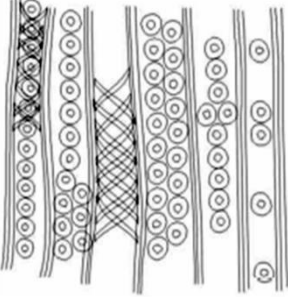
Formación	Edad	Número de muestra	Número de láminas delgadas	Clase	Identificación
FORMACIÓN OLMOS	CAMPANIANO TARDÍO	RSE-2	1-5	Angiosperma	-----
		RSE-3	1-5	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon</i> sp.
		RSE-7	1-3	Angiosperma	-----
		RSE-8	1-3	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon</i> II
		RA-1	1-5	Gimnosperma	<i>Cupressinoxylon</i> sp.
		CS-1	1	Angiosperma	Monocotiledónea (en observación).

Acrónimos de las localidades muestreadas para la clave provisional (a excepción de **MZ**-Museo Múzquiz e **IPN-PB**). **Formación San Carlos:** **ST**=Sierra Tatachano, **RDC**=Rancho Don Chuy. **Formación Olmos:** **MZ**=Múzquiz, **RSE**=Rancho Santa Elena, **RA**=Rancho Atascoso, **CS**=Cloete Sur.

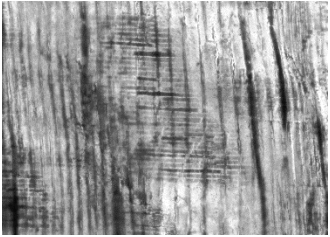
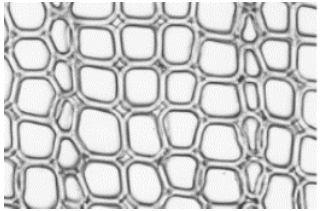
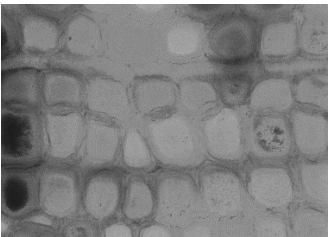
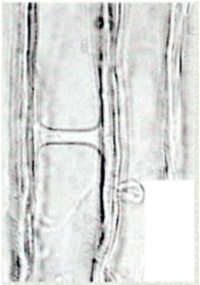
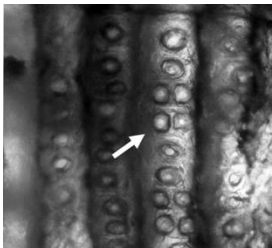
Tabla 13. Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Anillos de crecimiento	Diferenciados	Las células de la madera de primavera (temprana) presentan paredes delgadas y lumen amplio, y las de verano (tardía), paredes gruesas y lumen reducido.	  Tomado de Schoch <i>et al.</i> (2004) RA-2
	Poco o nada diferenciados	La similitud entre la madera de primavera y la de verano complica la diferenciación de los anillos de crecimiento.	 Tomado de Comité IAWA, 2004
Punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Uniseriadas	Las punteaduras se disponen en filas de una serie, tanto en la madera de primavera como la de verano.	  Tomado de Comité IAWA, 2004 RDC-16
	Biseriadas	Las punteaduras se sitúan de dos en dos sobre las paredes radiales a lo largo de las traqueidas, pudiendo también presentarse simultáneamente en filas uniseriadas, tanto sobre las traqueidas de la madera de primavera como de verano.	  Tomado de Hoadley, 1990 RA-2

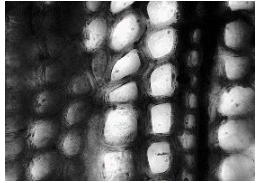
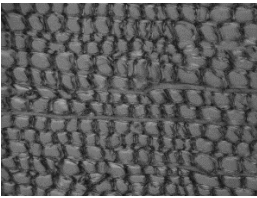
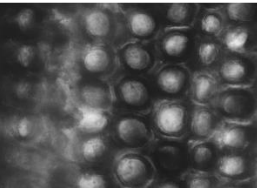
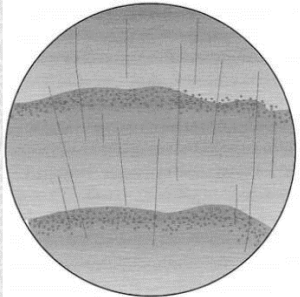
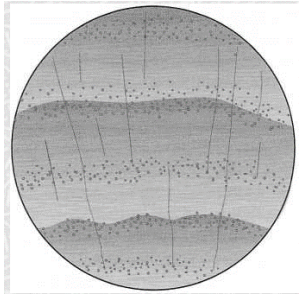
Cont. **Tabla 13.** Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Punteaduras intertraqueales en paredes tangenciales	Presentes	Se considera un carácter analítico importante, debido a que no todas las especies lo presentan. Su presencia indica un grado mayor de evolución en las especies (García <i>et al.</i> , 2000).	 <p data-bbox="1273 630 1377 655">IPN-PB 02</p>
Arreglo (de dos o más series) de las punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Tipo araucariana	Estado donde más del 90% de las punteaduras en la pared radial de las traqueidas son contiguas a las punteaduras vecinas; en este estado, las punteaduras a menudo se aplanan un poco y si son multiseriadas siempre están dispuestas de forma alterna. Barras de Sanio ausentes (Philippe y Bamford, 2008).	 <p data-bbox="1182 970 1468 995">Tomado de Gnaedinger, 2006</p>
	Tipo abietineana	Estado donde las punteaduras radiales están separadas, o como mucho el 10% de las punteaduras radiales son contiguas con una de las dos punteaduras adyacentes o, si hay más, están separadas por barras de Sanio; en este estado las punteaduras son generalmente redondas. Cuando biseriadas o pluriseriadas las punteaduras son opuestas. Las barras de Sanio no siempre están presentes (Philippe y Bamford, 2008).	 <p data-bbox="1182 1369 1468 1394">Tomado de Gnaedinger, 2006</p>
	Tipo mixta	Estado donde no se realiza ninguna de las condiciones anteriores (Philippe y Bamford, 2008).	 <p data-bbox="1182 1780 1468 1806">Tomado de Gnaedinger, 2006</p>

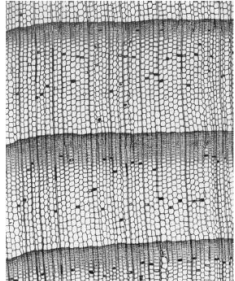
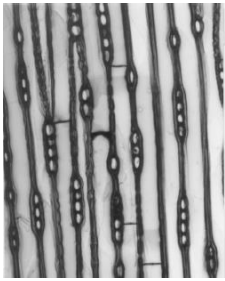
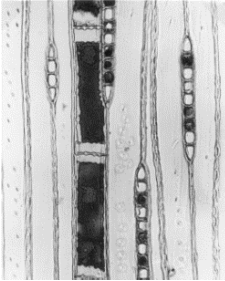
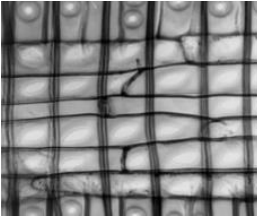
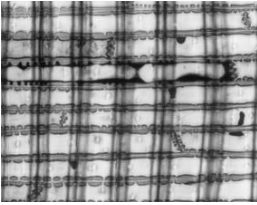
Cont. **Tabla 13.** Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Contenido del parénquima (en corte radial)	Presente	El contenido del parénquima radial puede estar presente o ausente. Cuando se presenta, éste se reconoce por su color oscuro.	 <p>RA-1</p>
Espacios intercelulares	Presentes	Espacios en forma de diamante con cuatro lados ligeramente cóncavos (Comité IAWA, 2004).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>
Torus	Presente	Es el espacio intercelular que queda entre tres o más traqueidas longitudinales. Principalmente se presenta en traqueidas con contornos circulares, pero también puede presentarse en las de forma poligonal (Comité IAWA, 2004).	 <p>IPN-PB 02</p>
Trabécula	Presente	Barra cilíndrica que atraviesa la luz de la traqueida dentro de las paredes tangenciales de la misma. La presencia de esta estructura no debe tomarse como dato analítico de diferenciación específica (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de García <i>et al.</i>, 2003</p>
Barras de Sanio (crásulas)	Presentes	Se encuentran presentes en todas las familias de coníferas, excepto en las araucariáceas. Formado por un engrosamiento localizado de la laminilla media y pared primaria en el entorno de las punteaduras.	 <p>RDC-11</p>

Cont. **Tabla 13.** Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Contorno de la traqueida	Cuadrada	El corte transversal de las traqueidas longitudinales define una sección de forma cuadrada	 <p>RA-2</p>
	Poligonal	El corte transversal de las traqueidas longitudinales define una sección de forma poligonal.	 <p>sin clave</p>
	Circular	El corte transversal de las traqueidas longitudinales define una sección de forma circular.	 <p>SC-12</p>
Parénquima axial	Limítrofe (marginal)	Cuando se presenta en el límite del anillo de crecimiento (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de García <i>et al.</i>, 2003</p>
	Metatraqueal (tangencial)	Cuando se presenta en el interior del anillo formando bandas o fajas (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de García <i>et al.</i>, 2003</p>

Cont. **Tabla 13.** Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Parénquima axial	Difuso	Células más o menos aisladas y distribuidas irregularmente (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>
Paredes transversales finales del parénquima axial en sección tangencial y radial	Lisas	Pared terminal del parénquima axial de apariencia lisa.	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>
	Con cuentas o nodulares	Pared terminal del parénquima axial de apariencia nodular	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>
Paredes terminales y horizontales de las células del parénquima radial	Lisas (no punteadas)	Las paredes horizontales superior e inferior muestran apariencia lisa.	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>
Paredes terminales y horizontales de las células del parénquima radial	Punteadas	Las paredes horizontales superior e inferior muestran apariencia punteada.	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004</p>

Cont. **Tabla 13.** Descripción de los caracteres anatómicos presentes en la colección de maderas de coníferas del norte de México.

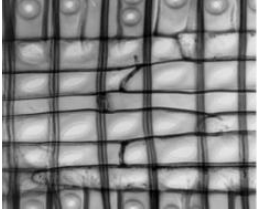
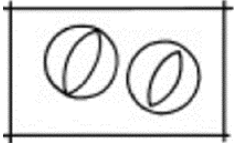
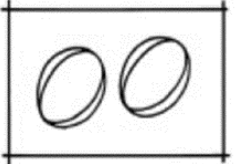
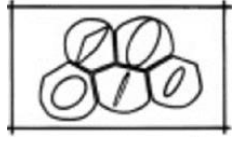
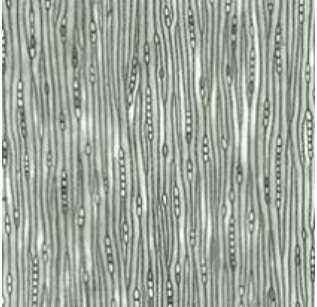
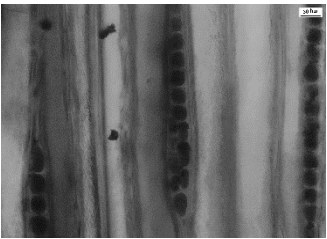
Carácter	Estado	Descripción	Imágenes
Radios homogéneos	Presentes	Radio formado exclusivamente por parénquima (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004.</p>
Punteaduras del campo de cruce	Cupresioide	La punteadura tiene reborde y las aberturas, de forma ovalada, están contenidas en el reborde de la misma (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004.</p>
	Taxodioide	La punteadura tiene reborde y las aberturas, con tendencia circular o elíptica, llegan a los bordes de aquella, de forma también circular u ovoide (García <i>et al.</i> , 2003).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004.</p>
	Araucarioide	Punteaduras individuales predominantemente cupresoides. Las punteaduras están arregladas en hileras alternas, usualmente de tres o más con sposición a agruparse (Comité IAWA, 2004).	 <p>Tomado de Comité IAWA, 2004.</p>
Ancho de los radios (células)	Uniseriados	Todas las maderas de coníferas tienen radios leñosos uniseriados de mayor o menor altura, pero ha sido incluido para diferenciar las maderas que contienen radios parcialmente biseriados (García <i>et al.</i> , 2000).	 <p>Tomado de Schoch <i>et al.</i>, 2004</p>
	Biseriados	Existen géneros de coníferas que de forma habitual presentan en sus radios uniseriados una pequeña parte biseriada. Cuando tiene carácter ocasional su número es muy escaso (García <i>et al.</i> , 2000).	 <p>RA-2</p>

Tabla 14. Géneros fósiles del centro-sur de EUA: **CC**=Formación Crevease Canyon, **MCR**=Formación McRae, **FTL**=Formación Fruitland, **KTL**=Formación Kirtland, **JAV**=Formación Javelina, **AGU**=Formación Aguja, y norte de México: **OLM**=Formación Olmos, **SCR**=Formación San Carlos.

Género fósil	CC	MCR	FTL	KTL	JAV	AGU	OLM	SCR
<i>Araucaria</i> sp.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Araucaria longifolia</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Araucarioxylon</i> sp.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Agathoxylon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Brachyphyllum macrocarpum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
Araucariaceae	1	1	1	1	1	1	0	1
Tipo madera araucarioide II	0	0	0	0	1	0	0	0
Tipo madera araucarioide III	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Sequoia</i> sp.	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Sequoia reichenbachii</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Sequoia obovata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Sequoia cuneata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Cupressinoxylon</i> sp	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Cupressinoxylon</i> tipo I	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cupressinoxylon</i> tipo II	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Cupressinoxylon</i> tipo III	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipo madera Cupressaceae/ Podocarpaceae	0	0	0	0	1	1	0	1
Tipo madera podocarpoide	0	0	0	0	0	1	0	0
Cupressaceae	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Podocarpoxyylon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	0
Podocarpaceae	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Taxodioxyylon</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cunninghamites pulchellus</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
Taxodiaceae	1	1	1	1	0	0	1	0
Cheirolepidiaceae	0	0	0	0	1	1	0	0

Tabla 15. Lista de caracteres anatómicos multiestado.

Carácter anatómico		Expresión del carácter	Codificación
1	Anillos de crecimiento	Ausentes	0
		Indistintos (poco diferenciados)	1
		Distintos	2
2	Punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Uniseriadas	1
		Predominantemente uniseriadas y localmente biseriadas	2
		Predominantemente biseriadas o más	3
3	Punteaduras intertraqueales en paredes tangenciales	Ausentes	0
		Presentes	1
4	Arreglo (de dos o más series) de las punteaduras intertraqueales en paredes radiales	Tipo araucariana (alterna)	1
		Tipo abetiniana (opuesta)	2
		Tipo mixta	3
5	Contenido del parénquima (en corte radial)	Ausente	0
		Presente	1
6	Espacios intercelulares	Ausentes	0
		Presentes	1
7	Engrosamiento de la pared de la traqueida de madera tardía	Pared delgada	1
		Pared gruesa	2
8	Torus	Ausente	0
		Presente	1
9	Trabécula	Ausente	0
		Presente	1
10	Barras de Sanio	Ausente	0
		Presente	1
11	Traqueidas resinosas/tílides	Ausentes	0
		Presentes	1
		Cuadrada	1
		Cuadrada a poligonal	2
12	Contorno de la traqueida	Poligonal	3
		Circular a poligonal	4
		Circular	5
13	Engrosamientos helicoidales en traqueidas longitudinales	Ausentes	0
		Presentes	1
14	Engrosamientos callitroides	Ausentes	0
		Presentes	1

Cont. **Tabla 15.** Lista de caracteres anatómicos multiestado.

Carácter anatómico		Expresión del carácter	Codificación
15	Canales resiníferos	Ausentes	0
		Presentes	1
16	Parénquima axial	Ausente o raro	0
		Presente	1
		Limítrofe (marginal)	1
17	Arreglo del parénquima axial	Metatraqueal (tangencial)	2
		Difuso	3
18	Paredes transversales finales del parénquima axial en sección tangencial	Lisas	1
		Irregularmente gruesas	2
		Con cuentas o nodulares	3
		Lisas y nodulares	4
19	Paredes transversales finales del parénquima axial en sección radial	Lisas	1
		Lisas engrosadas	2
		Irregularmente gruesas	3
		Con cuentas o nodulares	4
20	Traqueidas radiales	Ausentes o muy raras	0
		Comúnmente presentes	1
21	Paredes terminales de las células del parénquima radial	Lisas (no punteadas)	1
		Punteadas	2
22	Paredes horizontales de las células del parénquima radial	Lisas (no punteadas)	1
		Punteadas	2
23	Punteaduras del campo de cruce	Fenestroide	1
		Pinoide	2
		Cupresoide	3
		Taxodioide	4
		Araucarioide	5
24	Número de punteaduras por campo de cruce	1-2	1
		1-3	2
		3-5	3
		6 o más	4
25	Promedio de la altura de los radios (número de células)	Muy bajos (hasta 4 células)	1
		Medianos (5 a 15 células)	2
		Altos (16 a 30 células)	3
		Muy altos (> de 30 células)	4
26	Ancho de los radios (células)	Exclusivamente uniseriados	1
		Uniseriados parcialmente biseriados	2
		Uniseriados y biseriados	3
		Predominantemente biseriados	4

Tabla. 16. Matriz básica de datos.

	GF1	GF2	GF3	GF4	GF5	GF6	GF7	GF8	GF9	GF10	GF11	GF12	GF13	GF14	GF15	GF16	GF17	GF18	GF19	GF20
1	1	1	0	1	1	1	1	1	999	999	2	2	2	2	2	999	0	2	2	2
2	2	2	2	3	2	2	999	999	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
3	1	0	0	0	0	99	999	999	999	1	1	1	1	999	1	999	999	1	1	0
4	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
5	999	999	99	1	999	999	999	999	999	1	999	1	1	999	999	999	999	1	999	1
6	1	999	99	999	999	999	999	999	999	1	999	1	1	999	999	999	999	1	999	0
7	1	999	99	999	999	999	999	999	999	1	1	1	1	1	999	999	999	1	999	999
8	1	999	99	1	999	999	999	999	999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	999	99	999	999	999	999	999	999	0	0	0	0	0	0	999	999	1	0	0
10	0	999	99	1	0	0	0	999	0	999	1	999	1	999	1	999	999	0	1	0
11	1	0	0	1	999	999	999	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	2	5	1	4	5	999	999	999	2	5	2	4	2	3	2	2	2	1	5	1
13	0	0	0	0	0	999	999	999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	999	999	999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	999	999	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	999	999	999	0	999	1	999	999	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
17	3	999	999	999	999	999	999	999	999	999	3	999	3	2	3	3	3	3	999	3
18	1	999	999	999	999	999	1	999	999	1	2	2	2	999	1	999	99	2	1	1
19	1	0	0	0	999	999	999	999	999	1	2	2	2	999	1	999	99	2	1	1
20	0	1	1	1	0	999	999	999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	1	1	1	1	1	999	999	999	1	1	1	1	1	1	1	999	1	1	999	1
22	1	0	0	0	1	999	999	999	1	1	2	1	1	1	1	999	1	1	999	1
23	3	5	5	5	5	5	999	999	4	999	3	3	3	999	3	3	3	4	999	3
24	2	4	4	4	4	4	999	3	1	999	1	1	2	999	2	3	3	1	1	4
25	3	3	2	4	2	2	2	999	999	2	4	4	999		4	999	2	3	4	3
26	2	2	2	2	2	1	1	2	999	2	3	2	2	999	2	2	1	2	2	3

