



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**DESCRIPCIÓN E IDENTIFICACIÓN DE MADERAS  
DE ANGIOSPERMAS DEL MIOCENO DE CHIAPAS Y  
TLAXCALA, MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

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

**ANGÉLICA QUINTANAR CASTILLO**



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

**Ciudad Universitaria, CDMX, 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del Alumno

Quintanar

Castillo

Angélica

68 11 77 67

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

307211138

2. Datos del tutor

Dr.

Sergio Rafael Silvestre

Cevallos

Ferriz

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Guadalupe Judith

Márquez

Guzmán

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

Josefina

Barajas

Morales

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Estela

Sandoval

Zapotitla

6. Datos del Sinodal 4

Dra.

Aurora

Zlotnik

Espinosa

7. Datos de la tesis

Descripción e identificación de maderas de angiospermas del Mioceno de Chiapas y Tlaxcala, México

158 p.

2018

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

## **Dedicatoria**

*A mi familia. A mis mamás Irene y Carmen, a papá Jaime (†), Jorge, Edith, Elena, Martín, Gil y Lupita, gracias por el cariño, la constancia y el invaluable apoyo, por permitirme ser hija y hermana, por darme voz y decisión. A las criaturas Santy, July, Rodris, Andy, Coquis y Romi por las risas.*

*A Rambo, Baloo, Botas, Mazapán y Serena; amigos de cuatro patas, fieles acompañantes en las noches de desvelo.*

*Todo ser vivo es también un fósil. Lleva en sí, y hasta en la estructura microscópica de sus proteínas, las huellas y los estigmas de su ascendencia.*

*Jacques Monod*

*La ciencia describe con precisión desde el exterior, la poesía describe con precisión desde el interior. La ciencia explica, la poesía implica. Ambas celebran lo que describen. Necesitamos los lenguajes tanto de la ciencia como de la poesía para salvarnos de acumular información infinita que no consigue educar ni nuestra ignorancia ni nuestra irresponsabilidad.*

*Ursula K. Le Guin*

## Agradecimientos

Agradezco al Dr. Sergio Cevallos, por aceptar ser mi director de tesis. Por transmitir su entusiasmo por la paleobotánica y la anatomía vegetal y por enseñarme a no tenerle miedo a las maderas, y “escucharlas”. Gracias por los ánimos y apoyo que me han llevado a realizar cosas que no imagine. Y sobre todo gracias por su confianza e infinita paciencia.

A mis sinodales, la Dra. Judith Márquez Guzmán, la M. en C. Josefina Barajas Morales, la Dra. Estela Sandoval Zapotitla, y a la Dra. Aurora Zlotnik Espinosa por tomarse el tiempo de revisar esta tesis. Gracias por las sugerencias, los atinados comentarios y las discusiones generadas que enriquecieron este trabajo.

A los profesores del taller de “Sistemas vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”. Dr. Sergio Cevallos Ferriz, Dra. Laura Calvillo Canadell, Dra. Hilda Flores Olvera, Dra. Helga Ochoterena Booth, Dr. Enrique González Torres, Dra. Socorro Lozano García, Dra. Claudia Inés Serrano Brañas y la Dra. Uxue Villanueva Amadoz, por transmitir su conocimiento y pasión por la geología, la paleobotánica y las plantas; por avivar la curiosidad de los estudiantes y brindar una nueva perspectiva de las plantas y su entorno.

Al técnico Enoch Ortiz Montejo por la preparación del material estudiado, por el apoyo y las pláticas en campo.

A los profesores de la Facultad de Ciencias, M en C. Rosa María Fonseca Juárez y M. en C. Ernesto Velázquez Montes, por el apoyo y la confianza. Por compartir su conocimiento e interés hacia las plantas y permitirme incursionar en un área tan interesante como la taxonomía. Al Dr. Francisco Sánchez Beristain y Dr. Miguel Ángel Torres Martínez por incentivar mi curiosidad hacia la paleontología

A mis compañeros del Laboratorio de Paleobotánica, Angie buena, Cipatli, Itzel, Xochilt, Diana, Gustavo, Aldo, Isabel, Gris, Ixchel, Mar, Alma Loranca, Cesar, Jero y Luis, aunque algunos ya no estén, gracias por las pláticas y los buenos momentos en campo.

Por compartir un interés en común e intercambiar ideas y opiniones que contribuyeron al desarrollo de esta tesis. A Luis por guiarme en el inicio de este trabajo. Y en especial a Ana Lilian, Marco y Fabiola, gracias por su paciencia y constancia en la devastación.

A mis compañeros de la Facultad de Ciencias, Annette, Alejandra, Itzel, Roxana, Raúl, Shama, Ilse, Ramón y Xochilt a quienes el interés común por la biología nos brindó momentos muy agradables de discusión y aventuras.

A mis amigos de media vida, Antonio, Edna, Laura y Pamela, por confiar, escuchar, reír, bailar, recordar y resistir junto a ustedes, por ser mis *maniwis*, mi segunda familia. *It's the terror of knowing what this world is about; watching some good friends screaming "let me out!"*

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por los servicios, por haberme brindado invaluable recuerdos y por permitirme desarrollarme académicamente Al Instituto de Geología por el apoyo económico brindado para la realización de esta tesis.

# ÍNDICE

<b>Resumen</b> .....	5
<b>Introducción</b> .....	6
<b>Antecedentes</b> .....	8
Panorama general del Mioceno.....	8
Mioceno en México.....	9
Registro fósil y preservación.....	11
Registro paleobotánico en México .....	12
Registro de Maderas fósiles en México.....	14
Anatomía de la Madera y Sistemática.....	17
<b>Justificación</b> .....	18
<b>Hipótesis</b> .....	19
<b>Objetivo</b> .....	19
<b>Material y Método</b> .....	19
Área de estudio .....	19
Colecta.....	23
Preparación del material.....	23
Descripción e Identificación de las muestras .....	24
<b>Resultados</b> .....	26
<i>Dysoxydendron mexicana</i> .....	26
<i>Pachiroxylon cristalliferum</i> .....	37
<i>Laurinoxylon chiapensis</i> .....	53
<i>Sapinoxylon uniseriata</i> .....	68
<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> .....	87
<i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i> .....	103
<b>Discusión</b> .....	117
<b>Conclusión</b> .....	132
<b>Bibliografía</b> .....	134

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Carta estratigráfica del Mioceno.....	8
<b>Figura 2.</b> Reconstrucción esquemática de México durante el Mioceno .....	10
<b>Figura 3.</b> Localidades donde se colectó el material fósil.....	20
<b>Figura 4.</b> Estratigrafía de las regiones donde se colectó el material fósil .....	22
<b>Figura 5.</b> <i>Disoxydendron mexicana</i> .....	29
<b>Figura 6.</b> <i>Pachiroxylon cristaliferum</i> .....	40
<b>Figura 7.</b> <i>Laurinoxylon chiapensis</i> .....	56
<b>Figura 8.</b> <i>Sapindoxylon uniseriata</i> .....	71
<b>Figura 9.</b> <i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> .....	90
<b>Figura 10.</b> <i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i> .....	106

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Registro de maderas de Angiospermas para el Mioceno de México.....	16
<b>Tabla 2.</b> Comparación de <i>Dysoxydendron mexicana</i> , con géneros de Meliaceae. <i>Aphanamixis</i> , <i>Chisocheton</i> , <i>Dysoxylum</i> y <i>Synoum</i> .....	34
<b>Tabla 3</b> Comparación de <i>Dysoxydendron mexicana</i> , con las especies <i>Dysoxylum excelsum</i> , <i>D. fraserianu</i> , <i>D. mollissimum</i> , <i>D. rigidum</i> y <i>D. spectabile</i> .....	35
<b>Tabla 4.</b> Comparación de <i>Dysoxydendron mexicana</i> , con <i>Disoxydendron kalagarhense</i> .....	36
<b>Tabla 5.</b> Comparación de <i>Pachiroxylon cristalliferum</i> , con Malvaceae y Meliaceae .....	48
<b>Tabla 6.</b> Comparación de <i>Pachiroxylon cristalliferum</i> , con géneros de Bombacoideae: <i>Bombax</i> , <i>Hampea</i> , <i>Pachira</i> y <i>Quararibea</i> .....	49
<b>Tabla 7.</b> Comparación de <i>Pachiroxylon cristalliferum</i> con <i>Bombax buonopozense</i> , <i>B. insigne</i> , <i>B. valetorri</i> , <i>Pachira insignis</i> , <i>P. nervosa</i> y <i>P. quinata</i> .....	50
<b>Tabla 8.</b> Comparación de <i>Pachiroxylon cristalliferum</i> con <i>Bombacoxylon owenii</i> . .....	52
<b>Tabla 9.</b> Comparación de <i>Laurinoxylon chiapensis</i> , con Lauraceae y Monimiaceae .....	65
<b>Tabla 10.</b> Comparación de <i>Laurinoxylon chiapensis</i> con <i>Ocotea</i> , <i>Aniba</i> y <i>Licaria</i> .....	66
<b>Tabla 11.</b> Comparación de <i>Laurinoxylon chiapensis</i> , con <i>Ocotea corymbosa</i> , <i>O. floribunda</i> , <i>O. glomerata</i> , <i>O. oblonga</i> y <i>O. odorata</i> .....	67
<b>Tabla 12.</b> Comparación de <i>Sapindoxylon uniseriata</i> con Burseraceae, Combretaceae y Sapindaceae .....	80
<b>Tabla 13.</b> Comparación de <i>Sapindoxylon uniseriata</i> con <i>Erythrophysa</i> , <i>Filicium</i> , <i>Ganophyllum</i> , <i>Thouinidium</i> y <i>Toulicia</i> .....	81
<b>Tabla 14.</b> Comparación de <i>Sapindoxylon uniseriata</i> con ejemplares de <i>Sapindoxylon</i> . .....	83
<b>Tabla 15.</b> Comparación de <i>Sapindoxylon uniseriata</i> con <i>Teminalioxylon panotlensis</i> ... ..	85
<b>Tabla 16.</b> Comparación de <i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> , con Anacardiaceae y Burseraceae .....	96
<b>Tabla 17.</b> Comparación de <i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> con <i>Cyrtocarpa</i> , <i>Harpephyllum</i> , <i>Lanea</i> , <i>Pentaspadon</i> , <i>Spondias</i> y <i>Tapirira</i> .....	97
<b>Tabla 18.</b> Comparación de <i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> con <i>Cyrtocarpa veluntinifolia</i> , <i>Spondias dulcis</i> , <i>S. lakonensis</i> , <i>S. lutea</i> , <i>S. mombin</i> , <i>S. pinnata</i> y <i>S. purpurea</i> .....	99

<b>Tabla 19.</b> Comparación de <i>Spondioxylon tlaxcalensis</i> con <i>Lanneoxylon grandiosum</i> y <i>Tapirira peninsularis</i> .....	101
<b>Tabla 20.</b> Comparación de <i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i> , con las familias Flacourtiaceae y Phyllanthaceae .....	114
<b>Tabla 21.</b> Comparación de <i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i> , con <i>Antidesma</i> , <i>Bischofia</i> , <i>Bridelia</i> , <i>Glochidion</i> y <i>Neowawrea</i> .....	115
<b>Tabla 22.</b> Comparación de <i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i> , con fósiles asignados dentro de la familia Phyllanthaceae .....	116
<b>Tabla 23.</b> Asignación de las seis maderas permineralizadas a cada orden, familia y género, se menciona la edad y procedencia de cada una. ....	127
<b>Tabla 24.</b> Tipos de vegetación en los que actualmente están establecidos los géneros más afines a las maderas fósiles.....	127

## RESUMEN

La anatomía de la madera es una herramienta de gran utilidad para la identificación taxonómica, varios son los trabajos paleobotánicos que se valen de ella para la identificación de maderas permineralizadas. En este estudio se realizó la descripción anatómica e identificación de seis maderas permineralizadas de angiospermas, provenientes de dos localidades del Mioceno de México, Marqués de Comillas, Chiapas y Panotla, Tlaxcala. Las maderas fueron identificadas a partir de la distinción de caracteres anatómicos con valor diagnóstico y su posterior comparación con maderas de especies actuales y fósiles. Tres maderas fueron identificadas para la localidad Marqués de Comillas en Chiapas, *Dysoxydendron mexicana*, *Pachiroxylum cristalliferum* y *Laurinoxylon chiapensis*. Las tres maderas restantes pertenecen a la localidad de Panotla, Tlaxcala, y fueron identificadas como *Sapindoxylon uniseriata*, *Spondioxylon tlaxcalensis* y *Paraphyllanthoxylon panotlii*. Se describen cuatro nuevos géneros y seis nuevas especies, todas constituyen nuevos registros para México. Los caracteres anatómicos de las maderas identificadas sugieren que estas se desarrollaron en regiones tropicales o subtropicales. Además tienen una gran similitud con maderas de plantas actuales que se encuentran en selvas altas perennifolias o subcaducifolias y en selvas bajas subcaducifolias o caducifolias. La presencia de estos registros durante el Mioceno en México sugiere que durante esta época las comunidades vegetales estaban conformadas por elementos muy similares a los actuales, contribuyendo a las hipótesis que señalan que el establecimiento de la vegetación actual en el país es reciente. Esta es una pequeña contribución al largo quehacer paleontológico que se ha venido realizando durante años para entender y explicar el origen y desarrollo de la vegetación en México.

**Palabras clave:** Anatomía de maderas, maderas permineralizadas, angiospermas, Mioceno, México, Arroyo Maderas, Chiapas, Panotla, Tlaxcala, Anacardiaceae, Lauraceae, Malvaceae, Meliaceae, Phyllanthaceae, Sapindaceae

## INTRODUCCIÓN

Desde un punto de vista biológico, México es un centro de origen, evolución, migración y extinción de muchos grupos a través del tiempo, por ello, tiene una riqueza en diversidad que motiva a propios y extraños a estudiar y comprender su historia (Carreño y Montellano-Ballesteros, 2005). En particular, el país cuenta con una gran diversidad de angiospermas (plantas con flor) y un alto porcentaje de especies endémicas, tanto a nivel genérico como específico (Villaseñor y Ortiz, 2013).

Tal diversidad biológica implica una larga historia con diversos cambios biológicos a través del tiempo, los cuales no pueden ser explicados sin tomar en cuenta al registro fósil. Hay que tener en consideración que muchos de los grupos que constituyen la flora de México arribaron al territorio, procedentes de otras partes del continente o del mundo; de esta manera, establecer los lugares y las fechas de origen de linajes vegetales y de floras, así como la forma como estos conjuntos migraron a través de la Tierra y del tiempo requieren de un firme y masivo apoyo del registro fósil (Rzedowzki, 1992). Conocer esta historia es esencial en la paleobotánica, los fósiles son las herramientas que nos permiten armar y descubrir los cambios que ha sufrido la vegetación a través del tiempo.

Es importante conocer a partir de cuándo las comunidades vegetales comienzan a manifestar una similitud con las comunidades actuales (Rzedowsky, 1978; Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). La presencia de familias como Fagaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Lauraceae y Euphorbiaceae durante el Cretácico sugieren que desde temprana edad se empezaron a establecer comunidades semejantes a las actuales; una segunda hipótesis se refiere a los procesos geológicos que ocurrieron durante el Paleógeno, cuya influencia se observa en el despliegue de diversidad de la vegetación durante el Neógeno, la cual presenta cierta similitud con las comunidades actuales (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Otras ideas indican que en el cierre del Istmo de Panamá y la unión de Norteamérica y Sudamérica durante el Plioceno y Pleistoceno, México actuó como un punto de cruce para las floras de ambos hemisferios, aumentando la tasa de recambio

entre especies (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005; Leigh *et al.*, 2014), esto pudo contribuir al establecimiento de nuevas comunidades vegetales que aunado a los procesos geológicos, constituyeron un patrón de comunidades similar al actual.

A pesar del escaso estudio del registro paleobotánico de México, las pistas que ha proporcionado, han permitido explicar el origen, evolución y establecimiento de algunas comunidades vegetales que actualmente conforman al país. Descubrir y explicar el origen de estas comunidades implica conocer su historia geológica, pues ésta también juega un papel importante en la historia de la vegetación.

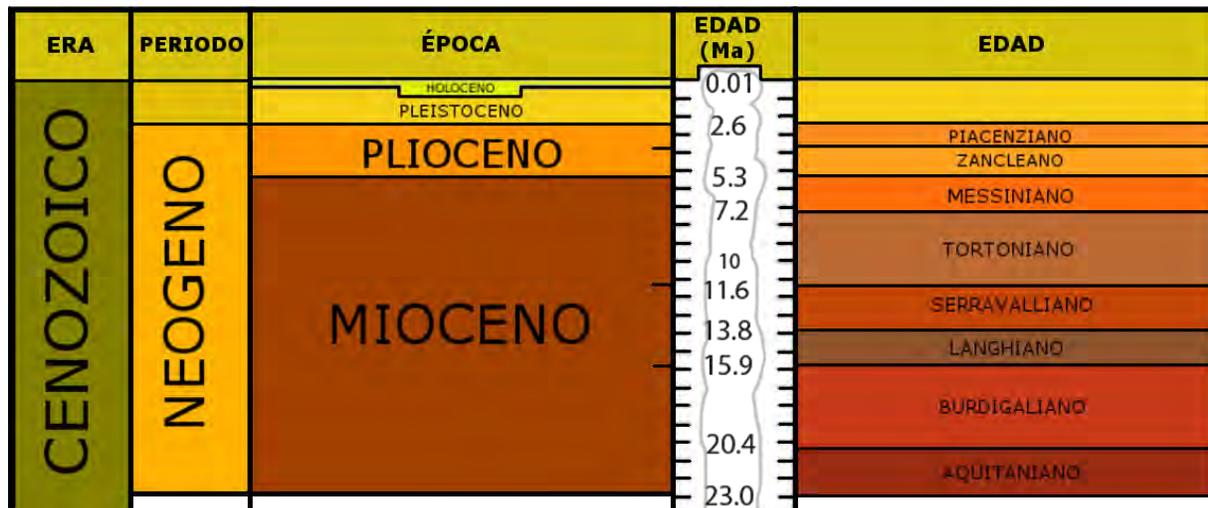
Así, la interacción entre la historia geológica y biológica permite dilucidar los cambios a los que las comunidades actuales y del pasado fueron sometidas. El tener una comprensión clara y precisa sobre la evolución de linajes y comunidades de plantas y los cambios en sus interacciones con el medio, resulta fundamental para el entendimiento de los ecosistemas terrestres (Serrano-Brañas y Reyes-Luna, 2014).

Los fósiles aportan la información acerca de estos cambios, evidencian la aparición de caracteres y taxones, actúan como herramienta para la reconstrucción de climas y ecología del pasado, además permiten establecer hipótesis sobre el establecimiento de la diversidad actual en México. Un ejemplo de estas herramientas son las maderas permineralizadas. Las maderas son las estructuras vegetales que mejor se conservan en el registro fósil, el análisis de su estructura anatómica nos permite conocer que elementos conformaban a las paleocomunidades y bajo qué condiciones ambientales se desarrollaron.

## ANTECEDENTES

### Panorama general del Mioceno

El Mioceno es una época geológica ubicada en el Cenozoico (Fig. 1) que abarca de los 23.8-5.3 ma. (Walker *et al.*, 2012). Se caracteriza por presentar un clima más cálido, comparado con el Oligoceno y el Plioceno, que estimula la diversificación de los tipos de vegetación; desiertos y pastizales comienzan a expandirse y las vegetaciones cerradas como los bosques disminuyen su extensión (UCPM, 2016).



**Figura 1.** Carta estratigráfica del Mioceno, con las respectivas edades que lo componen (Tomado y modificado de British Geological Survey, 2017).

Es en el Mioceno cuándo los continentes comienzan a tomar su posición actual (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005) y los patrones de circulación atmosférica y marina actuales se desarrollan (Behrensmeyer *et al.*, 1992). Estos cambios en los patrones de circulación global y en la posición de los continentes provocaron que las condiciones en estos últimos se modificaran de alguna manera.

La ampliación en la distribución de los pastizales se vio beneficiada debido al incremento de zonas áridas y al establecimiento de climas más secos, promovidos por periodos de sequía y disminución general en las precipitaciones causado por la formación de cadenas montañosas (UCMP, 2016). En Eurasia la aparición de estepas

fue promovida por este aumento de aridez, pero regiones como Siria e Irán permanecieron húmedas (Behrensmeyer *et al.*, 1992).

Los movimientos tectónicos jugaron un papel importante no solo en la formación de cadenas montañosas, también en la conformación de las masas continentales (Paleomap Project, 2016); como es el caso del desplazamiento de África hacia el norte y su unión con Eurasia, dicha unión influyó en la disminución de la humedad y precipitación de ambas regiones, además de promover el intercambio de flora y fauna (Behrensmeyer *et al.*, 1992; UCPM, 2016).

Norteamérica y Sudamérica estaban separadas, el Istmo de Panamá aún no se formaba y los océanos Pacífico y Atlántico estaban en conexión; las corrientes de aire cálido-húmedo que se distribuían entre América del Norte y América del Sur provocaron condiciones cálido subhúmedas en las costas (Behrensmeyer *et al.*, 1992). Por un lado, en Norteamérica el surgimiento de las elevaciones montañosas causó un clima no estacional y seco; mientras que en Sudamérica el levantamiento de los Andes provocó un efecto de sombra orográfica en la parte sureste del continente.

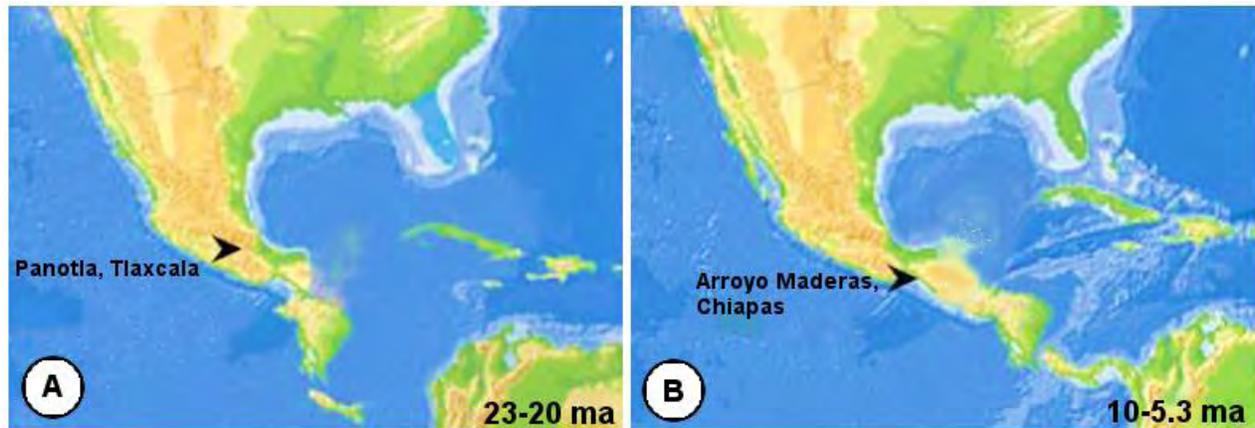
Se calcula que para finales del Mioceno, cerca del 95% de familias modernas de espermatofitas ya se encontraban presentes (UCMP, 2016).

### **Mioceno en México**

Durante el Mioceno, México tenía el aspecto de una semipenínsula (Fig. 2) y se encontraba caracterizado por una cambiante orografía, donde el levantamiento de las masas continentales provocó el retiro de cuerpos de agua, alteró el paso de corrientes de aire, que a su vez modificó el clima, cambiando la vegetación y disminuyendo la estacionalidad de la flora presente en aquella época (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005).

A finales del Oligoceno y principios del Mioceno, una serie de eventos geológicos relacionados con cambios hidrológicos, secaron una serie de cuencas lacustres en el centro y sur de México; estos acontecimientos se vieron acompañados por cambios orográficos, la actividad volcánica comenzó a aumentar abarcando el área de la Sierra

Madre Occidental, grandes proporciones de la Altiplanicie, al igual que partes de Baja California y del sur de México (Rzedowski, 1978; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).



**Figura 2.** Reconstrucción esquemática del panorama general de México durante el Mioceno. **A.** Mioceno Temprano. Expansión de la actividad volcánica, desarrollo de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental, inicia la formación de la Faja Volcánica Transmexicana. **B.** Mioceno Tardío. Formación de la Faja Volcánica Transmexicana, inicia la apertura del golfo de México (Tomado y modificado de Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Dichos cambios orográficos incluyen la formación e inicio de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), el desarrollo de la Sierra Madre Occidental y de la Sierra Madre Oriental. El levantamiento de la Sierra Madre Oriental dio lugar a un efecto geográfico interesante, conocido como sombra orográfica, que por un lado, provocó una aridez variable en las zonas que quedaron al sotavento, favoreciendo el desarrollo de una biota más xerófila y por otro lado, con la vertiente a barlovento, se estableció una vegetación tropical en bajas latitudes (González-Medrano, 1998).

Con el inicio de la formación de la FVT surgieron importantes cambios fisiográficos en el territorio, cambios en la altitud, temperatura, humedad, suelos y en los patrones hidrológicos; además actuó como una barrera biogeográfica que junto a la actividad volcánica, actuaron como un factor selectivo de importancia en la evolución de linajes y comunidades, modelando así la vegetación actual en el centro del país (Ramírez-Garduño *et al.*, 2000).

El desplazamiento del bloque “Chortis” por el margen occidental de México, durante el Paleógeno, y la posterior coalición de esta porción de corteza continental con la parte sur de México, contribuyó a la formación de la Sierra madre Sur, incrementado la compleja fisiografía de la región (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1994) y su vez facilitando la migración de biotas entre el bloque y el continente.

Las fluctuaciones de temperatura durante el Mioceno medio facilitaron el desplazamiento de comunidades desde el norte, permitiendo el intercambio entre comunidades cálido-templadas y tropicales, lo que favoreció la migración de las biotas y en particular la expansión de la biota tropical (González-Medrano, 1998).

### **Registro fósil y preservación**

La naturaleza decidua de gran parte del grupo de las angiospermas dificulta la preservación de ejemplares completos en conexión con todas sus partes, por lo que es común encontrar piezas aisladas de los organismos, como tallos, hojas, flores, polen, frutos y semillas. Son escasos los registros de ejemplares en conexión con otras estructuras, e incluso pueden encontrarse en relación con todas sus partes, es decir, ejemplares completos (e.g. Hickey, 1977; Manchester y Crane, 1983; Manchester, 1989; Manchester *et al.*, 1998; Manchester, 2001; Ji *et al.*, 2004; Denk y Dillhoff, 2005; Manchester *et al.*, 2006); la preservación de estos ejemplares es variable, en ocasiones su excelente preservación puede proveer un altísimo detalle estructural, digno de ejemplares actuales.

Los distintos potenciales de preservación, que presentan los fósiles dependen de la composición química de los órganos vegetales, además de una serie de factores físicos, químicos y/o biológicos presentes en los diferentes ambientes de depósito (Serrano-Brañas y Reyes-Luna, 2014). La preservación de plantas fósiles puede encontrarse en estados como impresiones carbonosas, compresiones, momificación, inclusión en ámbar o permineralizaciones. El estudio de estos restos es importante para demostrar la presencia de vida pasada, reconstruir estos organismos permite un mejor entendimiento de los aspectos de su biología.

Claramente el registro paleobotánico es incompleto, espacial y temporalmente, la clave es entender si la información que provee su ausencia o presencia en el registro paleobotánico es útil o no (Crane *et al.*, 2004). Hay que añadir que muchas veces no es la calidad de preservación que presenta el material fósil lo que limita la información que este puede proveer, sino la falta de información morfológica y anatómica a detalle de sus parientes actuales.

Además de utilizar las características morfo-anatómicas de los fósiles, la identificación de éstos se realiza bajo el principio de actualismo biológico, cuya condición en la paleontología es que los fenómenos observados en el presente pueden ser estudiados en el pasado (Meléndez, 1999).

La información que pueden proveer los fósiles requiere de un meticuloso estudio y un análisis riguroso de los caracteres, para generar descripciones detalladas, además de una cuidadosa comparación de los ejemplares fósiles con taxones actuales, como base para determinar sus relaciones sistemáticas (Crane *et al.*, 2004).

### **Registro paleobotánico en México**

Los estudios paleobotánicos de angiospermas en México se extienden desde hace más de 130 años (Ramírez-Garduño, 1996), sin embargo, el aumento en los últimos años del conocimiento de la paleoflora de México genera un concepto más claro de cómo y cuándo las formas de vida fueron llegando y comenzaron a formar asociaciones (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Dichos estudios indican que miembros de linajes comunes en el presente ya se encontraban en el país desde el Cretácico. En la región sur de México, en la localidad “El Chango” en Chiapas se han recolectado angiospermas fósiles que tienen similitud con familias actuales como Proteaceae, Myrtaceae y algunos pastos marinos (Guerrero-Márquez *et al.*, 2013); para el Cretácico Superior de México en la Formación Olmos en Coahuila, se han encontrado familias como Anacardiaceae, Arecaceae, Ceratophyllaceae, Fagaceae, Hamamelidaceae, Lauraceae, Lythraceae, Malvaceae, Menispermaceae, Phytolacaceae, Ranunculaceae, Salicaceae, entre otras (Cevallos-Ferriz y Weber, 1992; Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005; Estrada-Ruiz y

Cevallos-Ferriz, 2007; Estrada-Ruiz, *et al.*, 2009; Guzmán-Vázquez, 2015); para la Formación Cerro del Pueblo se tienen registradas las familias Musaceae, Phytolaccaceae, Proteaceae y Zingiberaceae (Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994; Vázquez-Rueda, 2015).

Para el Eoceno, en la Formación La Carroza en La Popa en el Municipio de Mina, Nuevo León se reporta la presencia de familias como Arecaceae, Anacardiaceae, Boraginaceae, Burseraceae, Lauraceae, Leguminosaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Rutaceae y Salicaceae (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005, 2007; Rodríguez-Reyes, 2009; Calvillo-Canadell *et al.*, 2013; Pérez-Maussán, 2013; Guerrero-Márquez, 2014).

En el Oligoceno la presencia de las familias Anacardiaceae, Berberidaceae, Eucommiaceae, Phyllantaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Salicaceae y Ulmaceae está documentada en la formación Pie de Vaca en la Localidad de los Ahuehuetes, Puebla (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994b, 1994c; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000, 2002; Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005; Estrada-Salinas, 2014); en la localidad San Juan Atzingo, Puebla las familias Boraginaceae y Leguminosae se reportan para el límite Oligoceno-Mioceno (Sainz-Reséndiz, 2011).

Estudios de la paleoflora del Mioceno indican que familias como Anacardiaceae, Arecaceae, Celastraceae, Euphorbiaceae, Humiriaceae, Lauraceae, Leguminosaceae, Meliaceae, Rhamnaceae, Salicaceae y Staphyleaceae se encontraban en Chiapas (Poinar, 2002; Poinar y Brown, 2002; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010; Flores-Rocha *et al.*, 2013; Flores-Rocha, 2014; Hernández-Damián, 2014); los estudios palinológicos de sedimentos del Mioceno de Chiapas han reconocido la presencia de más de 80 familias dentro de las cuales destaca el género *Rhizophora*, componente principal en manglares (Langenheim *et al.*, 1967; Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993). Mientras que en Tlaxcala se han encontrado familias como Combretaceae, Lauraceae, Meliaceae y Leguminosae (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Hernández-Damián, 2011; Flores-Rocha, 2014).

Estos trabajos incluyen el estudio y la descripción de compresiones e improntas foliares (Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2000; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002; Pérez-Maussan, 2013; Estrada-Salinas, 2014); el análisis de la morfología de hojas fósiles para la reconstrucción paleoclimática de las comunidades (Hernández-Villalba, 2012; Domínguez de la Torre, 2013; González-Vanegas, 2014); la descripción e identificación de compresiones e inclusiones de flores (Miranda, 1963; Poinar, 2002; Gómez-Bravo, 2005; Chambers *et al.*, 2012; Hernández-Damián, 2014), el análisis de granos de polen (Graham, 1976, 1999; Palacios-Chávez *et al.*, 1985), y descripciones de frutos y semillas permineralizados (Cevallos-Ferriz, 1994; Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994a, 1994b, 1994c; Estrada-Ruiz y Cevallos-Ferriz, 2007; Vázquez-Rueda, 2015).

- **Registro de Maderas fósiles en México**

Numerosos estudios se han realizado desde el siglo pasado referentes a la anatomía de maderas permineralizadas (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994; Martínez-Millán, 2000; Castañeda-Posadas, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Estrada-Ruiz *et al.*, 2010; Sáenz-Reséndiz, 2011; Méndez-Cárdenas *et al.*, 2013; Flores-Rocha, 2014), dichos trabajos incluyen tanto descripciones taxonómicas como el análisis de los caracteres estructurales para la estimación de climas y comunidades vegetales.

Las maderas de angiospermas más antiguas conocidas para México datan del Cretácico, y pertenecen a familias como Arecaceae, Cornaceae, Fagaceae, Lauraceae y Malvaceae, (Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2009, 2010) y fueron recolectadas en el Norte de México.

Los estudios de maderas permineralizadas en México han tenido un mayor enfoque en el Neógeno de México, considerando que a partir del Mioceno (23 ma), los ejemplares fósiles comienzan a exhibir mayor similitud morfológica y anatómica con especies actuales (Tabla 1).

Para el límite Oligoceno-Mioceno, Sainz-Reséndiz (2011) identifica restos de maderas permineralizadas provenientes de los afloramientos de la Formación

Tehuacán, en la localidad de San Juan Atzingo, Puebla. Las maderas permineralizadas encontradas indican una afinidad taxonómica a los géneros actuales *Cordia* (Boraginaceae), *Dalbergia* y *Prioria* (Leguminosae), además, propone que la presencia de estas especies indican que éstas se desarrollaban en un clima húmedo con una disponibilidad constante de agua, en regiones tropicales a subtropicales. Rubalcava-Knoth (2016) realizó la estimación del clima y vegetación de la localidad San Juan Atzingo, con base en los caracteres anatómicos de las maderas permineralizadas, proponiendo que las condiciones bajo las que se desarrolló la paleoflora de San Juan Atzingo fueron en general húmedas, similares a las que presentan las selvas altas actuales, pero con elementos caducifolios característicos de selvas bajas caducifolias.

En el Mioceno también se reconoce la presencia de Arecaceae en la Formación “El Cien” en Baja California Sur (Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995). Es en esta formación donde Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2004, 2008) indica que para el Mioceno, familias como Anacardiaceae, Burseraceae, Leguminosae y Moraceae, convivían en una vegetación similar a una selva alta perennifolia o selva baja subperennifolia o caducifolia.

En las localidades miocénicas de Marqués de Comillas Chiapas y Panotla, Tlaxcala, Castañeda-Posadas (2004, 2007; *et al.*, 2009) analizó las características anatómicas de maderas permineralizadas para determinar las condiciones ambientales bajo las que prosperaron. Los resultados indican que en Panotla, Tlaxcala, se desarrolló una selva alta perennifolia con elementos de las familias Combretaceae, Meliaceae y Lauraceae. Por su parte en Chajul, Chiapas, parece haber prosperado una selva tropical con elementos de la familias Huimiriaceae, Lauraceae y Leguminosaceae (Flores-Rocha *et al.*, 2013; Flores-Rocha, 2014). Flores Rocha (2014) describe e identifica especies de la familia Leguminosae del Neógeno (Mioceno y Pleistoceno) de los estados de Chiapas, Tlaxcala y Sinaloa. En su trabajo reconoce a las tres subfamilias de Leguminosae, resaltando no solo la importancia de la familia durante el Neógeno de México, sino también como un ejemplo del incremento en diversidad que se da, en particular, en el Mioceno de México.

**Tabla 1. Registro de maderas de Angiospermas para el Mioceno de México (Modificada de Flores-Rocha, 2014).**

	Formación/Localidad	Autores
<b>Arecaceae</b>		
<i>Palmoxylon livingstoniforme</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995
<b>Anacardiaceae</b>		
<i>Tapirira peninsularis</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004
<b>Boraginaceae</b>		
<i>Cordia laureana</i>	Formación Tehuacán, Puebla	Sainz-Reséndiz, 2011
<b>Burseraceae</b>		
<i>Tetragastroxylon magniporus</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera et al., 2006
<b>Combretaceae</b>		
<i>Terminalioxylon panotlensis</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2009
<b>Humiriaceae</b>		
aff. <i>Sacoglottis</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha et al., 2013
<b>Incertae sedis</b>		
<i>Paraphyllanthoxylon coloradensis</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera et al., 2006
<i>Paraphyllanthoxylon mennegae</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera et al., 2006
<b>Lauraceae</b>		
<i>Argapaloxylon richterii</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2009
aff. <i>Actinodaphne</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha et al., 2013
<b>Leguminosae</b>		
<i>Andiroxylon cevallosii</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<i>Andiroxylon cinnamomeus</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera et al., 2006
<i>Bajacalifornioxylon cienense</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994
<i>Copaiferoxylon matanzensis</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994
<i>Dalbergioxylon chiapense</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<i>Dalbergia sainzae</i>	Formación Tehuacán, Puebla	Sainz-Reséndiz, 2011
<i>Dalbergioxylon uniseriatum</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<i>Gleditsioxylon mexicana</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Flores-Rocha, 2014
<i>Gymnocladoxylon septata</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Flores-Rocha, 2014
<i>Libidibioxylon miocenica</i>	Marqués de Comillas, Chiapas y Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Flores-Rocha, 2014
<i>Libidibioxylon tracheidata</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<i>Lonchocarpoxyylon sousai</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Flores-Rocha, 2014
<i>Mimosoxylon tenax</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994
<i>Prioria mariensis</i>	Formación Tehuacán, Puebla	Sainz-Reséndiz, 2011
<i>Styphnolobioxylon panotlensis</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Flores-Rocha, 2014
<i>Swartzioxylon comillasense</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<i>Swartzioxylon delteil-desneuxii</i>	Marqués de Comillas, Chiapas	Flores-Rocha, 2014
<b>Meliaceae</b>		
<i>Cedreloxylon tlaxcaliensis</i>	Bloque Tlaxcala, Panotla, Tlaxcala	Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2009
<b>Moraceae</b>		
<i>Ficoxylon bajacaliforniense</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera et al., 2006
<b>Polygonaceae</b>		
<i>Ruprechtioxylon multiseptatus</i>	Formación El cien, Baja California Sur	Martínez-Cabrera 2004

## **Anatomía de la Madera y Sistemática**

La anatomía vegetal es una herramienta útil para la determinación taxonómica de los ejemplares fósiles y es ampliamente utilizada en la identificación de maderas permineralizadas. Los restos de maderas constituyen una de las partes mejor preservadas en las plantas, debido a que el proceso de fosilización conserva de manera fiel la estructura y organización celular (Contreras *et al.*, 1997).

Las maderas permineralizadas son de gran utilidad para conocer los componente de las paleofloras, su estudio contribuye al conocimiento sobre la especialización, diversificación y establecimiento de grupos, además de sugerir las características ambientales bajo los que se desarrollaron, que en conjunto enriquecen la visión histórica de las plantas (Poole *et al.*, 2000).

Los caracteres estructurales de la madera pueden ser considerados como diagnósticos para identificar familias, géneros e incluso especies, además dan pistas sobre la predominancia de cierto tipo de clima en alguna región, indicando algunas variables climáticas como la temperatura o precipitación.

El análisis de la estructura anatómica de la madera puede esclarecer importantes hechos de valor taxonómico (Kribs, 1930) y actuar como una importante fuente de información sistemática. Su uso se ha extendido en los últimos años dando origen a la elaboración de bases de datos como “Wood Anatomy” e “Inside Wood”, las cuales permiten contar con un gran respaldo para las comparaciones entre plantas actuales y entre estas y las plantas fósiles (Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012). Hay que agregar que los caracteres anatómicos también arrojan conocimiento sobre la ecología de las especies, en particular, variables climáticas como temperatura y disponibilidad de agua e incluso condiciones de crecimiento (Wheeler y Baas, 1993; Woodcock e Ingas 1994).

La IAWA (International Association of Wood Anatomists), presenta una lista de caracteres útiles para el estudio de la anatomía de la madera (IAWA, 1989). Dichos caracteres son usados con un enfoque taxonómico y sistemático, así la combinación de

ciertos caracteres encontrados en un ejemplar facilita su reconocimiento dentro de ciertos grupos taxonómicos.

## JUSTIFICACIÓN

Es muy raro encontrar en el registro fósil una planta en conexión con todas sus partes lo más común es encontrar tallos, troncos, hojas, flores, granos de polen, frutos o semillas, de manera aislada. Sin embargo, el estudio de estas partes es importante para demostrar la presencia de vida pasada.

Las partes aisladas de las plantas sirven como una herramienta morfoanatómica, que permite observar y comparar similitudes entre estas partes con sus parientes actuales y de esta manera hacer inferencias taxonómicas sobre las plantas que crecieron en el pasado, entender las relaciones de estas con otros organismos y el ambiente, además de realizar interpretaciones sobre sus patrones de distribución y diversificación, así como análisis paleoambientales y paleoclimáticos.

El Mioceno en México está caracterizado por el establecimiento de la orografía actual. Los procesos geológicos involucrados provocaron cambios fisiográficos que modificaron el clima y la vegetación. Para contrastar o soportar dichas hipótesis resulta de vital importancia el estudio del registro fósil. En particular el registro fósil de angiospermas del Mioceno está caracterizado por la presencia de hojas, flores, frutos y semillas, granos de polen y tallos o maderas. La preservación de las permite observar detalladamente su estructura anatómica y distinguir caracteres de valor taxonómico.

El análisis de la estructura anatómica de maderas fósiles permineralizadas del Mioceno de Marqués de Comillas, Chiapas, y Panotla, Tlaxcala, no solo permitirá descubrir las similitudes anatómicas y las relaciones taxonómicas de éstas con organismos actuales, también contribuirá al conocimiento de la paleovegetación de estas dos localidades y de la evolución de la vegetación en México a través del tiempo y cuándo es que las comunidades vegetales del pasado comienzan a tener mayor similitud a las comunidades vegetales actuales.

## HIPÓTESIS

Si la estructura anatómica de la madera aporta información en la identificación taxonómica de ejemplares actuales, los componentes anatómicos de maderas permineralizadas del Mioceno de Marqués de Comillas, Chiapas, y Panotla, Tlaxcala, aportaran pistas para su identificación, tomando en cuenta que es a partir del Mioceno que las características anatómicas de los grupos fósiles y actuales presentan una mayor afinidad taxonómica.

## OBJETIVO

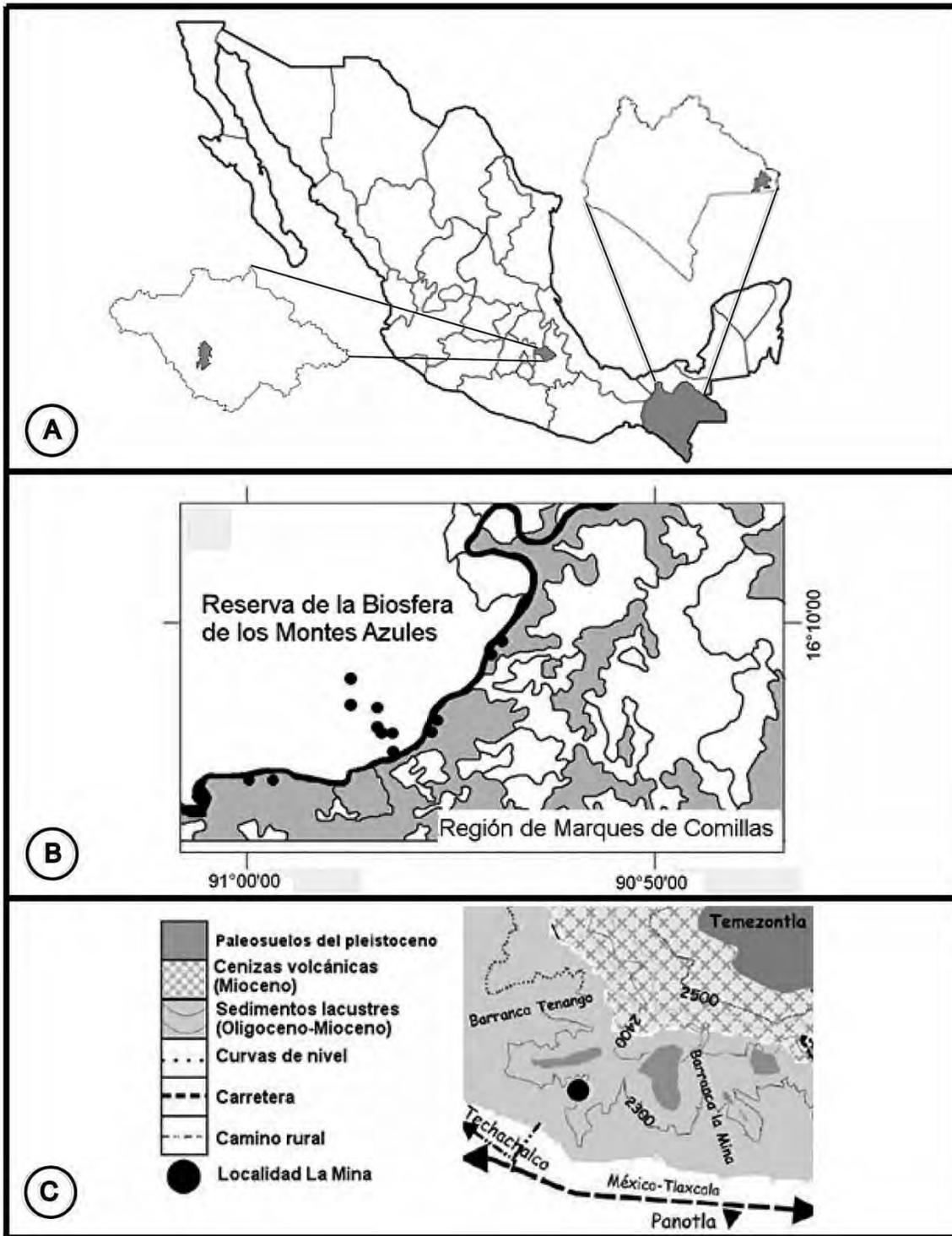
Realizar la descripción e identificación taxonómica de seis maderas permineralizadas pertenecientes al Mioceno de Marqués de Comillas, Chiapas, y Panotla, Tlaxcala, a través de su estructura anatómica y la comparación con taxones actuales.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Área de estudio

- Arroyo Maderas, Marqués de Comillas, Chiapas

La localidad Arroyo Maderas se encuentra en el Municipio Marqués de Comillas, en el Estado de Chiapas (Fig. 3A, 3B), ubicado entre los paralelos 16° 04' y 16° 29' de latitud norte, los meridianos 90° 33' y 90° 58' de longitud oeste y a una altitud de entre 100 y 300 msnm. Colinda al norte con los municipios de Ocosingo y Benemérito de las Américas; al este con el municipio de Benemérito de las Américas; al sur con el municipio de Benemérito de las Américas y la República de Guatemala; al oeste con los municipios de Maravilla Tenejapa y Ocosingo (INEGI, 2010). Se encuentra en la parte más austral de la Selva Lacandona, entre la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (REBIMA) y estribaciones de la Sierra de los Cuchumatanes (Castañeda-Posadas, 2007; Flores- Rocha, 2014).



**Figura 3.** Localización geográfica de las localidades donde se colectó el material fósil. **A.** Se resaltan los estados de Chiapas y Tlaxcala, donde se encuentran las regiones Marqués de Comillas y Panotla, respectivamente. **B.** Región de Marqués de Comillas delimitada por el Rio Lacantún, la cual separa a la región de la Reserva de la Biosfera de los Montes Azules (REBIMA) (Tomado y Modificado de López-Toledo y Martínez-Ramos, 2011). **C.** Región de Panotla, Tlaxcala, el punto negro indica la localidad La Mina (Tomado y Modificado de Castañeda-Posadas *et al.*, 2009).

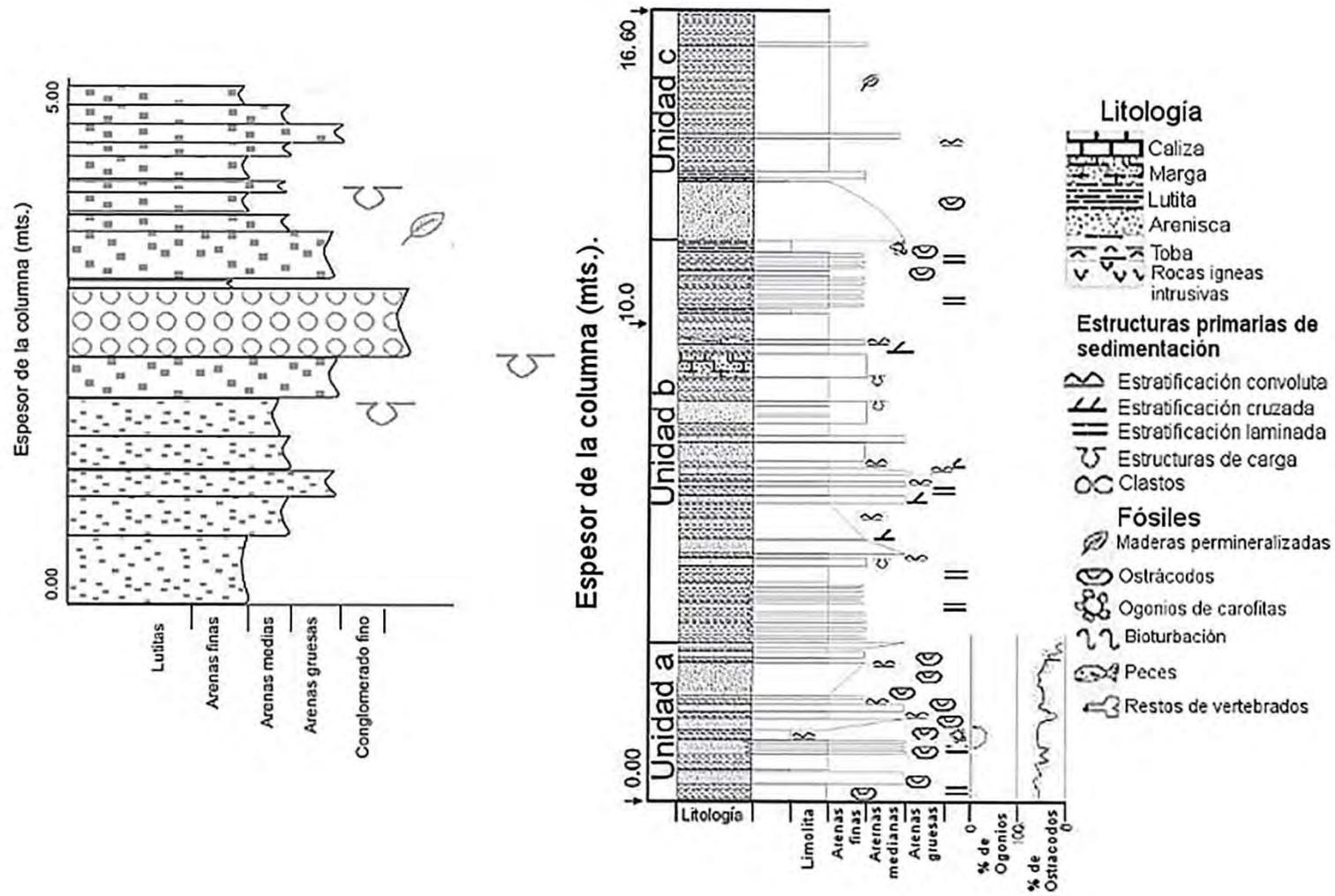
La mayoría del territorio (85.55%) presenta un clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, mientras que el resto es subhúmedo con lluvias en verano (Fernández *et al.*, 2010; CONAMP, 2000). La precipitación media anual es de 2,143 mm llegando a sobrepasar los 4000 mm al año. La temperatura media anual varía entre 22 y 26 °C. La topografía y la gran diversidad de suelos, además de la compleja red fluvial hacen que este lugar presente una diversidad de tipos de vegetación característicos del trópico, destacando la selva tropical húmeda, en particular la selva tipo inundable (Carabias *et al.* 2012).

Los sedimentos encontrados en la localidad son una alternancia de areniscas finas y gruesas. Se sugiere que esta secuencia de sedimentos pertenece al Mioceno (Fig. 4a). La presencia de un colmillo de rinoceronte, vértebras de cocodrilo, placas de un caparazón de tortuga y algunos gasterópodos hallados en la localidad son evidencias que sustentan la edad sugerida (Castañeda- Posadas, 2007; Flores-Rocha 2014).

- La Mina, Panotla, Tlaxcala

La localidad de “La Mina” se encuentra al norte del municipio de Panotla, en un pequeño sistema montañoso llamado los Volcanes Blancos (Fig. 3a y 3c), ubicada entre los paralelos 19° 17' y 19° 25' de latitud norte y 98° 14' y 98° 20' longitud oeste a una altitud entre 2300 y 2600 msnm. Colinda al norte con los municipios de Hueyotlipan y Xaltocan; al este con los municipios de Xaltocan, Totolac y Tlaxcala; al sur con los municipios de Tlaxcala y San Damián Texóloc; al oeste los municipios de san Damián Texóloc, Santa Ana Nopalucan, Ixtacuixtla de Mariano Matamoros y Hueyotlipan (Castañeda- Posadas, 2007; INEGI, 2010).

El territorio presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano y un rango de precipitación media anual de 700 a 1000 msnm. La temperatura media anual varía de los 12 a 16°C (INEGI, 2010). La vegetación de la zona está constituida por bosques de encino y de coníferas, destacando especies como pino chalamite (*Pinus oaxacana* Mirov), pino blanco (*Pinus pseudostrobus* Lindl.), encino blanco (*Quercus crassipes* Humb. et Bonpl.), capulincillo (*Quercus castanea* Née) y *Cupressus benthamii* Endl., en áreas poco perturbadas.



**Figura 4.** Estratigrafía de las regiones donde se colectó el material fósil. **A.** Columna estratigráfica de la localidad Arroyo Maderas, en Marqués de Comillas, Chiapas. **B.** Columna estratigráfica de la localidad La Mina en Panotla, Tlaxcala (Tomado y modificado de Castañeda-Posadas, 2007).

En las partes medias de los cerros de este municipio se encuentra de manera abundante vegetación secundaria, similar a la que presentan los matorrales xerófilos (Klink, 1973; Rzedowski, 1978). Esta vegetación es el resultado de la compleja topografía e historia geológica de la zona, por ejemplo, la variación altitudinal y la influencia de la sombra orográfica proyectada por la Sierra Madre Oriental (Rzedowsky, 1978; Castañeda- Posadas, 2007).

La localidad se encuentra dentro de la provincia fisiográfica de la Faja Volcánica Mexicana y pertenece al “Bloque Tlaxcala”; está conformado por secuencias lacustres, compuestas de areniscas y limolitas y de areniscas y calizas de manera alterna pertenecientes al Oligoceno-Mioceno, cubiertas por derrames andesíticos y tobas intermedias que corresponden al Mioceno, la parte superior del bloque presenta sedimentos de naturaleza volcánica y depósitos de diatomita del Plioceno (Fig.4b) (Castañeda Posadas 2004; Sedov *et al.*, 2009; Vilaclara *et al.*, 2010).

### **Colecta**

Las muestras procedentes de Panotla, Tlaxcala, se recolectaron durante los años 2001-2004 por los miembros del laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM. Con la colaboración del Museo de Paleontología Eliseo Palacios, y algunos miembros del laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM, se obtuvieron las muestras de Marqués de Comillas Chiapas. El material estudiado fue previamente descrito por Carlos Castañeda-Posadas, pero no identificado.

### **Preparación del material**

La preparación de las muestras se realizó en años anteriores por el Técnico Enoch Ortiz Montejo. La preservación de las maderas fósiles (permineralización), dificulta el manejo y observación de éstas, por lo que es conveniente emplear técnicas que devasten la roca y faciliten su manejo. La técnica de laminación delgada es actualmente un método estandarizado para la preparación y observación de maderas permineralizadas.

Dicha técnica consiste en distinguir la ubicación tridimensional de la muestra, para observar los planos radial, tangencial y transversal, posteriormente se elaboran cortes de los planos elegidos utilizando una cortadora de disco con filo de diamante. Cada una de estos cortes se devasta con un esmeril de disco móvil y abrasivos de diferente tamaño de grano (120, 240, 320, 400, 600 y 1000), hasta dejar la superficie totalmente lisa y lista para fijarla en un portaobjetos con pegamento termoplástico. La cara que queda expuesta continúa devastándose (utilizando la misma secuencia de abrasivos), hasta obtener un espesor promedio de 30  $\mu\text{m}$ . Posteriormente la muestra se cubre con bálsamo de Canadá, o resina epóxica, y un cubreobjetos para su posterior observación en el microscopio.

### **Descripción e Identificación de las muestras**

Para distinguir el material de cada localidad, éste se etiquetó con las iniciales de las localidades a las que pertenecen, de esta manera se nombró "GCh" al material procedente de Chiapas y "Tlax" al material de Tlaxcala, además se designó un número por cada ejemplar. Para la observación y cuantificación de los caracteres anatómicos se utilizó un microscopio óptico Zeiss. Las muestras fueron observadas bajo los objetivos 4X, 10X, 20X, 40X y 100X, utilizando aceite de inmersión para este último. Se observaron cerca de 200 muestras y se seleccionaron 6 morfotipos, 3 provenientes de Marqués de Comillas, Chiapas y 3 provenientes de Panotla, Tlaxcala, tomando en cuenta la presencia de caracteres compartidos.

La descripción anatómica de los 6 morfotipos se basó en la ubicación de los planos transversal, tangencial y radial. La lista de caracteres utilizados y la terminología empleada, sigue los lineamientos sugeridos por el glosario de términos del comité de nomenclatura de la IAWA (1964) y la lista de caracteres para la identificación de maderas de la IAWA (IAWA Committee, 1989). Las descripciones abarcaron caracteres cualitativos y cuantitativos, para estos últimos se tomaron mínimo 25 mediciones por carácter y se obtuvo su promedio, los valores mínimo y máximo y una desviación estándar. Los caracteres cuantitativos incluidos en las descripciones se organizaron de la siguiente manera: los valores fuera del paréntesis muestran el promedio y una desviación estándar del conteo ( $\pm$ ), mientras que los valores incluidos en paréntesis

muestran el intervalo de valores del carácter (mínimo-máximo). La extensión de los elementos de vaso y de las fibras fue calculada midiendo las células de extremo a extremo en el plano tangencial de las preparaciones, puesto que no se realizaron disociaciones. La distinción de cristales se realizó mediante la observación en microscopia de campo claro y con base en la forma angular del lumen que mostraban algunas células.

Se utilizó el sitio web InsideWood (2016), una clave electrónica multientrada que permite la selección de caracteres anatómicos útiles en la identificación de maderas y que sirve como herramienta para sugerir afinidades a nivel familia y género con los ejemplares fósiles, tomando en cuenta la presencia de uno o varios caracteres determinados. De manera alterna se realizó una búsqueda bibliográfica relacionada a la anatomía de la madera y en específico trabajos relacionados con familias similares a los ejemplares fósiles. El uso correcto de nombres de especies utilizados en el trabajo se basó en los sitios web The Plant List (2016) y TROPICOS (2016). Las maderas identificadas se nombraron siguiendo los lineamientos del Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (McNeil *et al.*, 2012), como un ejercicio para aprender a hacer el trabajo taxonómico, sin embargo, carece de validez, hasta que el presente trabajo sea publicado.

Finalmente se tomaron fotografías de las preparaciones de los ejemplares fósiles utilizando una cámara fotográfica Canon Power Shot A640, con el fin de ilustrar los caracteres distintivos de cada morfotipo descrito.

## RESULTADOS

**Familia:** Meliaceae Juss.

**Subfamilia:** Melioideae

**Tribu:** Guareeae

**Género:** *Dysoxydendron* Trivedi y Misra, 1979.

**Especie:** *Dysoxydendron mexicana* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 5)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Arroyo Maderas, Chiapas

**Holotipo:** GCh37

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

**Muestras fotografiadas:** GCh37

**Nombre genérico:** Reconoce la similitud anatómica del ejemplar fósil con la madera del género *Dysoxylum*.

**Epíteto específico:** Hace referencia a que es el primer registro del género para México.

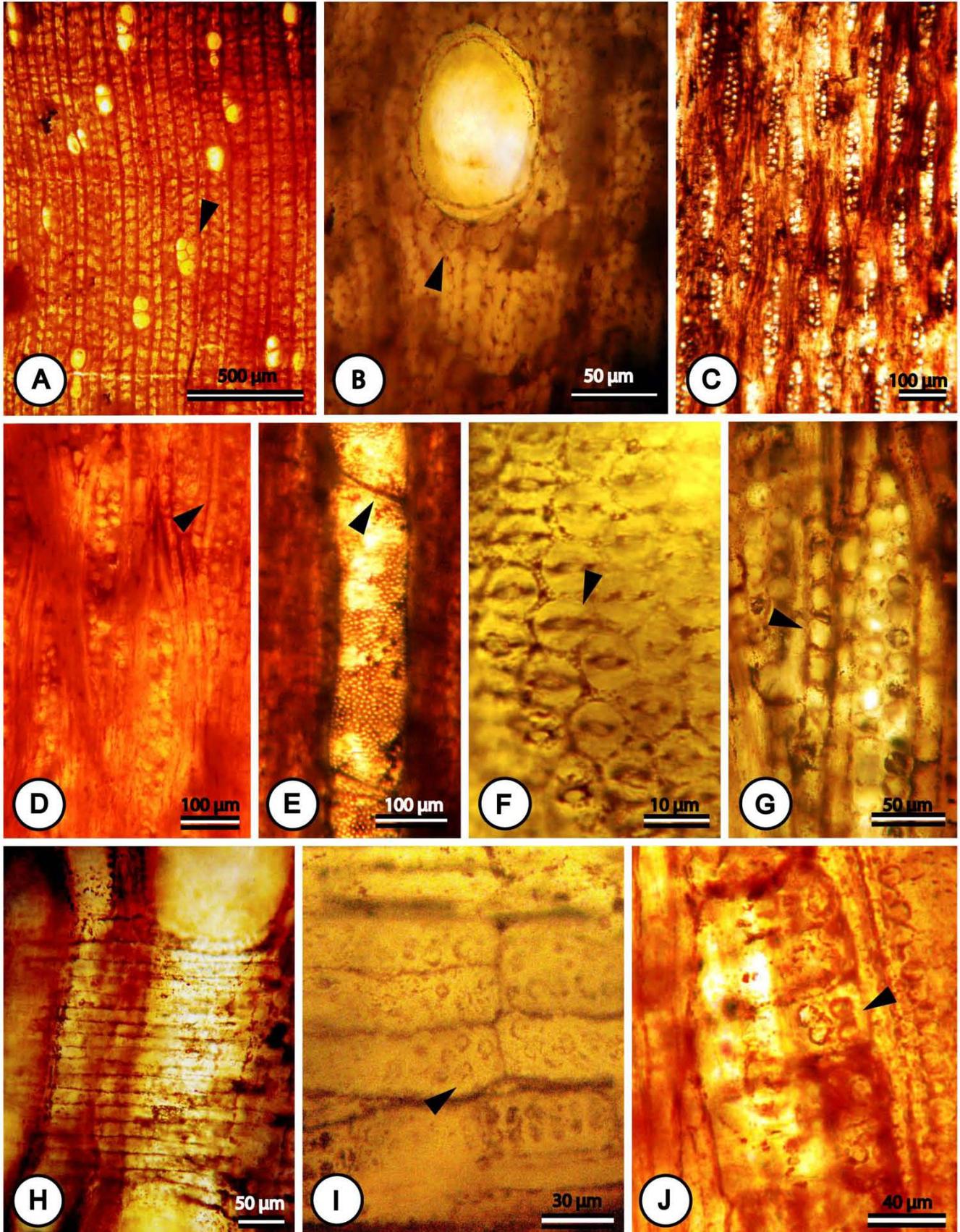
**Diagnosis:** Anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares chicas a medianas, con arreglo alterno y bordes ovales y poligonales, punteaduras vaso-radio redondeadas y ovales; fibras septadas sin punteaduras aparentes; parénquima axial vasicéntrico y reticular, conformado por bandas tangenciales de una a dos células de ancho; cadenas de parénquima axial conformadas por 8 ó más células de largo, cristales prismáticos dentro de las células de parénquima; radios heterogéneos, con 2 a 3 células de ancho, con una línea marginal de células cuadradas o erectas.

**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por fibras de menor diámetro, porosidad difusa (Fig. 5A), sin arreglo aparente. Vasos solitarios en 52%, múltiples radiales de 2-5 con frecuencia de 41% (múltiples de 2 en 26%, múltiples de 3 en 9% y múltiples de 4 ó más vasos en 6%), el 7% restante son racimos. Se cuentan de  $6.8 \pm 2.1$  (3-11) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso tienen forma redondeada a oval, diámetro tangencial de  $109.7 \pm 21.9$  (70-150)  $\mu\text{m}$ , paredes con grosor de  $9.6 \pm 3.3$  (5-17.5)  $\mu\text{m}$  y longitud de  $372 \pm 70.6$  (210-520)  $\mu\text{m}$ . La placa de perforación es simple (Fig. 5E), las punteaduras intervasculares son alternas con areolas ovals a poligonales (Fig. 5F), pequeñas o medianas y tienen diámetro de  $6.9 \pm 1.8$  (5-10)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-radio son alternas y algunas opuestas, redondeadas a ovals (Fig. 5I), con diámetro similar a las punteaduras intervasculares, de  $6.1 \pm 1.3$  (5-7.5)  $\mu\text{m}$  y con aberturas lenticulares. Las punteaduras vaso-parénquima son alternas, simples, circulares u ovals (Fig. 5J) con diámetro de  $6.6 \pm 1.5$  (5-10)  $\mu\text{m}$ .

Fibras libriformes, septadas y no septadas, con longitud de  $608.9 \pm 80.6$  (500-930)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas con  $9.2 \pm 1.8$  (6-14) septos (Fig. 5D). Tienen diámetro de  $9.9 \pm 1.9$  (7.5-15)  $\mu\text{m}$  y grosor de pared delgado a medio, de  $3 \pm 0.8$  (2-5)  $\mu\text{m}$ .

El parénquima axial es vasicéntrico unilateral y reticular, conformado por bandas tangenciales de una a dos células de ancho, que al intersectarse con los radios dan el aspecto de un retículo fino (Fig. 5B). Las cadenas de parénquima axial están compuestas con 8 a 10, ó más células, cada una. Hay cristales prismáticos incluidos en las células (Fig. 5G).

Radios heterogéneos tipo II y III (Kribs, 1935). Se cuentan de  $6.4 \pm 1.3$  (3-9) radios por mm. En su mayoría biseriados (2-3 seriados), miden  $35.1 \pm 6.1$  (30-50)  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. 5C), la altura es de  $344.6 \pm 61.1$  (190-460)  $\mu\text{m}$ , con  $19 \pm 4.1$  (12-29) células. El cuerpo del radio está formado por células procumbentes y tienen una línea marginal de células cuadradas o erectas (Fig. 5H).



**Figura 5.** *Disoxydendron mexicana* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018. **Figs. A-B.** Sección transversal. **A.** Porosidad difusa, parénquima en bandas tangenciales formando un retículo junto con los radios, la flecha indica la presencia de racimos. **B.** Parénquima vasicéntrico unilateral (flecha). **Figs. C-G, J.** Sección tangencial. **C.** Radios generalmente biseriados, no estratificados. **D.** Fibras septadas cerca de los radios (flecha). **E.** Placa de perforación simple (flecha), se observa el arreglo alterno de las punteaduras intervasculares. **F.** Punteaduras intervasculares (flecha), alternas, areoladas, de forma poligonal u ovalada, con aberturas lenticulares. **G.** Cristales incluidos en células de parénquima axial (flecha). **J.** Punteaduras vaso-parénquima, alternas, simples y semiareoladas de forma oval y circular (flecha). **Figs. H-I.** Sección radial. **H.** Cuerpo del radio, se observan las células procumbentes y una fila marginal de células cuadradas. **I.** Punteaduras vaso-radio en las células procumbentes del cuerpo del radio, redondeadas, simples y con disposición alterna, (flecha).

**Comparación con taxones actuales.** La búsqueda de familias afines a la madera GCh37 en InsideWood (2015) arrojó similitudes con las familias Lecythidaceae, Meliaceae y Vochysiaceae.

La familia Lecythidaceae tiene una alta diversidad anatómica en su madera, pero ciertos caracteres permanecen constantes a lo largo de la familia, como lo son la presencia de porosidad difusa, vasos solitarios y múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, parénquima axial difuso, en agregados, aliforme a confluyente, formando bandas tangenciales de grosor variable y cristales en las filas marginales de los radios y en el parénquima axial (Prance y Mori, 2004; Lens *et al.*, 2007).

Lens y colaboradores (2007) mencionan que estudios previos realizados por Carl de Zeeuw (no publicado) reconocían la presencia de fibras septadas en 7 especies del género *Planchonia* y en algunas otras especies de los géneros *Careya*, *Chydenanthus* y *Barringtonia*. Después de reexaminar la estructura anatómica de 24 de los 25 géneros de la familia, se encontró que la presencia de fibras septadas solo se aprecia en algunas especies de los géneros *Crateranthus*, *Oubanguia* y *Planchonia* (Lens *et al.*, 2007). A pesar de la presencia de fibras septadas en estos tres géneros, se encontró que poseen características que no coinciden con el ejemplar fósil. Por un lado, *Crateranthus* tiene tanto placa de perforación simple como escalariforme, punteaduras vaso radio escalariformes con areolas altamente reducidas, radios uniseriados comunes, y radios multiseriados que presentan de 3 a 7 células de ancho. *Oubanguia* posee una combinación de placa de perforación simple y escalariforme y punteaduras vaso-radio típicamente escalariformes u opuestas con areolas conspicuas a simples. Las paredes de las células del parénquima axial tienen engrosamientos. Por último, *Planchonia* tiene dos tipos de punteaduras vaso-radio, en diferentes células radiales, punteaduras redondeadas a ovales con areolas reducidas a simples, y punteaduras más pequeñas con areolas conspicuas. El parénquima axial es difuso, en agregados o estrechamente bandeado con una célula de ancho.

La familia Vochysiaceae se distingue por tener vasos solitarios o en múltiples radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y areoladas, tálides presentes, parénquima axial en bandas tangenciales, fibras exclusivamente

libriformes, frecuentemente septadas y canales intracelulares traumáticos (Meltcafe & Chalk, 1950; Quirk 1980; Kawasaki, 2007). En particular el género *Callisthene* tiene porosidad difusa, vasos en su mayoría solitarios, radios heterocelulares de tipo Kribs IIA y IIB, una línea marginal de células en los radios y fibras septadas. Estas características coinciden con el ejemplar fósil, sin embargo, la presencia de radios uniseriados y multiseriados y la disposición de parénquima axial en anillos vasicéntricos incompletos o en bandas tangenciales de 2 a 5 células de ancho, no permiten situar al ejemplar fósil dentro de este género.

La similitud de la madera con la familia Meliaceae es más congruente, pese a que, el traslape de su anatomía dificulta la identificación de las especies y solo es posible reconocer algunos géneros (Kribs, 1930). Algunas características constantes dentro de la familia son los vasos solitarios o en múltiples radiales de 2-4 ó más células, placa de perforación exclusivamente simple, punteaduras intervasculares alternas, con areolas ovales a poligonales y aberturas lenticulares, las punteaduras vaso-parénquima y vaso-radio son similares pero estas últimas con las areolas más reducidas. Tíldes ausentes. Radios homogéneos o heterogéneos, con 1 a 3 células de ancho, aunque algunos géneros pueden presentar más. El parénquima axial puede ser vasicéntrico, aliforme, confluyente o bandeado. Las filas marginales de los radios y el parénquima axial pueden contener cristales (Kribs, 1930; Mabberley *et al.*, 1995; Negi *et al.*, 2003; Mabberley, 2011).

Dentro de la subfamilia Melioideae los géneros, cuya estructura anatómica es similar a la del ejemplar fósil, son *Aphanamixis*, *Chisocheton*, *Dysoxylum* y *Synoum*. La Tabla 2 resume diferencias y similitudes principales que comparten dichos géneros con el ejemplar fósil. El género *Aphanamixis* tiene vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-4 y hasta 5 vasos, en ocasiones tiene agrupaciones de vasos, los elementos de vaso tienen un diámetro tangencial de 60-180  $\mu\text{m}$ , punteaduras intervasculares con (4.5) 6-7.5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los radios son heterocelulares con una línea marginal. Las fibras son septadas y el parénquima axial es confluyente y en bandas tangenciales, con o sin cristales. El género *Chisocheton* tiene vasos solitarios o en múltiples radiales de 2-4 y hasta 5 vasos, con diámetro tangencial de 60 a 180  $\mu\text{m}$ , y punteaduras intervasculares

de 3.5 a 6  $\mu\text{m}$ . Los radios son heterocelulares con 1-3 (5) células de ancho y una o dos filas marginales; las fibras son septadas. El parénquima axial es bandeado, algunas veces confluyente y bandeado, conteniendo cristales. El género *Synoum* tiene vasos en múltiples radiales de 2 hasta 6 poros, con diámetro tangencial de 60-160  $\mu\text{m}$ , punteaduras intervasculares de 4.5  $\mu\text{m}$  de diámetro y gomas presentes. Los radios son heterogéneos, uniseriados o biseriados, con una fila marginal; las fibras son septadas. El parénquima axial es confluyente y bandeado, ocurre en bandas terminales, y los cristales están ausentes (Pennington y Styles, 1975). Sin embargo, la madera tiene una mayor similitud anatómica con el género *Dysoxylum*, el cual se caracteriza por poseer un arreglo de vasos solitarios o en múltiples radiales, incluso racimos, el diámetro tangencial de los vasos es de 40-240  $\mu\text{m}$ , sus punteaduras intervasculares miden de 3.5-7.5  $\mu\text{m}$  y hay gomas presentes. Los radios son heterogéneos de tipo I, II ó III, homogéneos de tipo I, y tienen de 1-4 células de ancho, con una y hasta 6 filas marginales; las fibras son septadas. El parénquima axial es abundante, con arreglo bandeado, rara vez confluyente. Las células de parénquima axial pueden presentar septos y pueden contener cristales de formas angulares; los septos de las fibras también pueden contener cristales (Patel, 1974; Pennington y Styles, 1975; Negi *et al.*, 2003).

Dentro del género *Dysoxylum* las especies que tienen una mayor similitud con el ejemplar fósil son *Dysoxylum excelsum* Blume, *D. fraserianum* (A. Juss.) Benth., *D. mollissimum* Blume, *D. rigidum* (Ridl.) Mabb. y *D. spectabile* (G. Forst.) Hook.f. (Tab. 3). Las dos primeras especies se diferencian del ejemplar fósil por poseer punteaduras intervasculares de menor tamaño y punteaduras en las fibras (Inside Wood, 2015), dichas punteaduras no lograron detectarse en el ejemplar fósil. Aunque ambas especies presentan parénquima axial con un patrón reticulado, las bandas son más espaciadas o más gruesas; en particular *D. rigidum*, llega a tener bandas tangenciales de parénquima de más de tres células de ancho, es decir, más anchas de las que presenta el ejemplar fósil (Inside Wood, 2015). A su vez *D. spectabile* tiene punteaduras en las fibras y la distribución de su parénquima no da un aspecto reticulado, pero tienen punteaduras intervasculares de tamaño similar al del ejemplar fósil.

El ejemplar fósil posee un mayor número de características en común con *D. excelsum*; pero la carencia de otros órganos que confirmen su asignación dentro del género e incluso en la especie, hacen necesario reconocerla como una nueva especie.

**Comparación con taxones fósiles.** El registro fósil de la familia Meliaceae basado en maderas permineralizadas, está bien representado por algunos géneros, que se distribuyen principalmente en los continentes África, Asia y Europa (Gregory *et al.* 2009). En México solo se tiene registro de una madera permineralizada, designada como *Cedredoxygen tlixcaliensis* del Mioceno de Panotla, Tlaxcala (Castañeda-Posadas, *et al.*, 2009).

En 1979, Trivedi y Misra describieron un ejemplar de madera fósil recolectado en depositos del Mioceno de la India, y lo designaron como un nuevo género y una nueva especie, perteneciente a la familia Meliaceae; *Dysoxydendron kalagarhense* Trivedi y Misra. Dicho ejemplar presenta similitudes anatómicas con el género actual *Dysoxylum* y en particular a la especie *D. benectariferum*.

Este fósil exhibe características en común con el ejemplar fósil de Chiapas, en particular, la presencia de vasos solitarios, en múltiples radiales y en racimos escasos, punteaduras intervasculares de un diámetro mayor al que presentan taxones de géneros actuales, y bandas de parénquima axial que alternan con bandas de fibras de mayor grosor. Aunque también hay diferencias marcadas, como la distribución del parénquima axial que puede ser vasicéntrico, zonado o en bandas de 4-7 células de ancho y radios 1-2 seriados (Tabla 4). Debido a esto, el ejemplar fósil de Chiapas puede agruparse dentro del mismo género, pero se reconoce como una nueva especie, *Dysoxydendron mexicana* sp. nov.

**Tabla 2. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Dysoxydendron mexicana*, con géneros actuales de la familia Meliaceae *Aphanamixis*, *Chisocheton*, *Dysoxylum* y *Synoum*. Basado en caracteres descritos por Patel, 1974; Pennington y Styles, 1975; Mabberley *et al.*, 1995; Negi *et al.*, 2003 Mabberley, 2011 e InsideWood, 2015.**

	<i>Aphanamixis</i>	<i>Chisocheton</i>	<i>Dysoxylum</i>	<i>Synoum</i>	<i>Dysoxydendron mexicana</i>
<b>Vasos solitarios</b>	+	+	+	+	+
<b>Múltiples radiales</b>	2-4 (5)	2-4 (5)	2-4 (6)	(2) 3 ó 4 (6)	2-4 (6)
<b>Agregados</b>	+	-	+	-	+
<b>Frecuencia (vasos/mm<sup>2</sup>)</b>	5-20	5-20	5-20 (40)	5-20	3-11
<b>Diámetro tangencial (µm)</b>	60-180	60- 180	40-240	60-160	70-150
<b>Punteaduras v-v (µm)</b>	(4.5) 6- 7.5	3.5- 6	3.75- 7.5	4.5- 6	5-10
<b>Fibras (septos)</b>	+	+	+	+	+
<b>Grosor de pared (µm)</b>	Delgada a gruesa	Muy delgada a muy gruesa	Muy delgada a gruesa	Delgada a muy gruesa	2-5 delgada a medio
<b>Parénquima axial</b>	Líneas tangenciales, onduladas o rectas, o confluyente	Líneas tangenciales, confluyente	Líneas tangenciales, rara vez terminal, vasicéntrico o aliforme	Líneas tangenciales, confluyente	Líneas tangenciales
<b>Ancho de bandas de parénquima</b>	3 ó más células de ancho	3 ó más células de ancho	3 ó más células de ancho	3 ó más células de ancho	1-2 células de ancho
<b>Cristales en parénquima</b>	Presente o ausente, en cámaras o no.	Sí, en cámaras	Sí, en cámaras	Si, en cámaras, o ausentes.	Presentes
<b>Radios (tipo Kribs)</b>	Heterogéneos, tipo 3	Heterogéneos, tipo 3, ó tipo 2	Heterogéneos, tipo 3, a veces tipo 2; homogéneos tipo 1	Heterogéneos, tipo 3	Heterogéneos, tipo 2
<b>Ancho (Series)</b>	1-2, mayoría 1	1-3 (5)	1-3 (4) o más	1-2, mayoría 2	2-3, mayoría 2
<b>Líneas marginales</b>	1	1, en ocasiones muchas	1-6	1	1
<b>Alto de radios (número de células)</b>	35	60	70	15	12-29

+ presencia, - ausencia

Tabla 3 Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Dysoxydendron mexicana*, con especies actuales de *Dysoxylum*: *D. excelsum*, *D. fraserianu*, *D. mollissimum*, *D. rigidum* y *D. spectabile*. Basado en caracteres descritos en Inside Wood, 2015.

	<i>Disoxydendron mexicana</i>	<i>Dysoxylum excelsum</i>	<i>Dysoxylum fraserianum</i>	<i>Dysoxylum mollissimum</i>	<i>Dysoxylum rigidum</i>	<i>Dysoxylum spectabile</i>
5- 20 vasos por mm <sup>2</sup>	+	+	+	+	+	+
Punteaduras intervasculares alternas de forma poligonal	+	+/-	+/-	+/-	+/-	+/-
Punteaduras intervasculares diminutas (<4 µm)	-	+	+	+	+	-
Punteaduras intervasculares pequeñas (4-7 µm)	+	-	-	-	-	+
Punteaduras intervasculares medianas (7-10 µm)	+	-	-	-	-	-
Fibras con punteaduras	-	+	+	+	+	+
Fibras septadas	+	+	+	+	+	+
Parénquima axial bandeado con más de tres células de ancho	-	-	-	-	+	+
Bandas de parénquima axial con hasta tres células de ancho	+	+	-	-	-	-
Parénquima axial reticulado	+	+	-	-	+/-	-
Radios con 1-3 series	+	+	+	+	+	+
Radios con una fila de células marginales	+	+	+	+	+	+
Cristales presentes en células de parénquima axial	+	+	+	+	+	+

+ presencia, - ausencia. +/- puede estar presente o no

Tabla 4. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Dysoxydendron mexicana*, con el ejemplar fósil de la India, *Disoxydendron kalagarhense*. Basado en las características descritas por Trivedi y Misra, 1979.

	<i>Dysoxydendron kalagarhense</i>	<i>Dysoxydendron mexicana</i>
<b>Porosidad difusa</b>	+	+
<b>Anillos de crecimiento</b>	-	+/-
<b>Vasos solitarios</b>	+	+
<b>Múltiples radiales</b>	2-5	2-4 (6)
<b>Vasos por mm<sup>2</sup></b>	2-6	3-11
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	<4- 10	5-10
<b>Parénquima axial</b>	Difuso, vasicéntrico y bandeado.	Bandeado de aspecto reticulado
<b>Ancho de radios (células)</b>	1- 2	2- 3
<b>Radios heterogéneos</b>	+	+
<b>Número de filas marginales en radios</b>	1-3	1
<b>Fibras septadas</b>	+	+

+ presencia, - ausencia. +/- puede estar presente o no

**Familia:** Malvaceae Juss.

**Subfamilia:** Bombacoideae

**Género:** *Pachiroxylon* Quintanar-Castillo, 2018

**Especie:** *Pachiroxylon cristalliferum* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 6)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Arroyo maderas, Chiapas

**Holotipo:** GCh38

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

**Muestras fotografiadas:** GCh38

**Nombre genérico:** Reconoce la similitud anatómica del ejemplar fósil con la madera del género *Pachira*.

**Epíteto específico:** Hace referencia a la abundancia de cristales en las células del parénquima axial.

**Diagnosis genérica:** Porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares de tamaño medio y disposición alterna, punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares; fibras libriformes, septadas; parénquima axial vasicéntrico y reticular, dispuesto en bandas tangenciales delgadas, cadenas de parénquima 10 células de largo; radios heterogéneos, generalmente 2-3(5) células de ancho.

**Diagnosis específica:** Anillos de crecimiento no distinguibles, punteaduras intervasculares alternas, con areolas redondeadas o poligonales, punteaduras vaso-radio alternas, simples y redondeadas, punteaduras vaso-parénquima alternas y areoladas; tílides de pared delgada; fibras septadas y no septadas, sin punteaduras aparentes; parénquima axial vasicéntrico unilateral y reticular, en bandas tangenciales, de una y

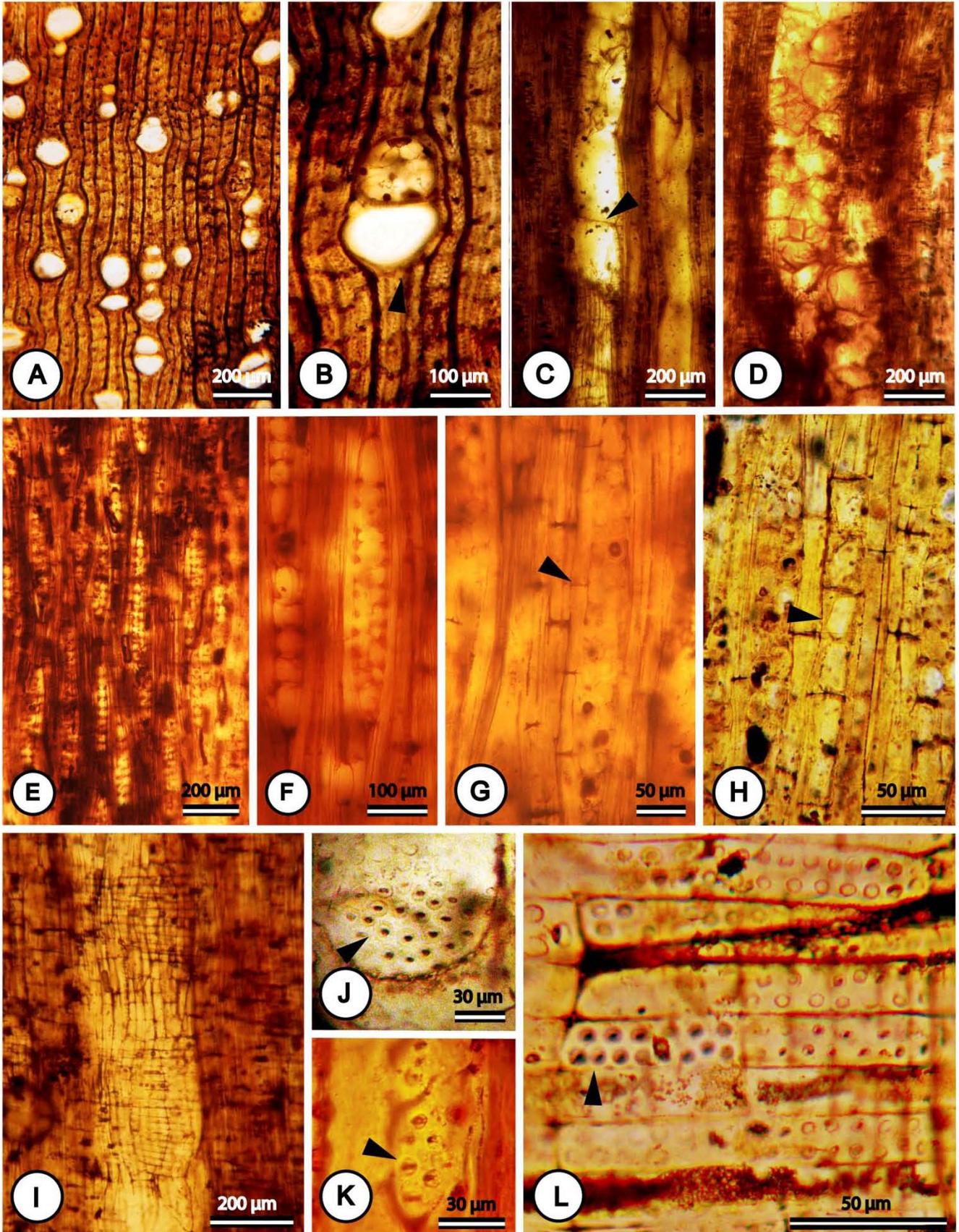
hasta dos células de ancho, cadenas de parénquima de 8 ó más células de largo, radios con 1-5 células de ancho cristales poligonales incluidos en las células de parénquima.

**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento no distinguibles, porosidad difusa (Fig. 6A) sin patrón de distribución aparente. Vasos solitarios en 47%, múltiples radiales con frecuencia de 50% (múltiples de 2 en 39%; múltiples de 3 en 9% y múltiples de 4 o más vasos en 2%), el 3% restante son racimos. Frecuencia de  $5.9 \pm 1.6$  (3-10) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso tienen forma oval a circular (Fig. 6B), diámetro tangencial de  $188.3 \pm 31.7$  (130-250)  $\mu\text{m}$ , las paredes con grosor de  $12.2 \pm 2.1$  (10-15)  $\mu\text{m}$  y longitud de  $426 \pm 53.8$  (300-540)  $\mu\text{m}$ . La placa de perforación es simple (Fig. 6C), las punteaduras intervasculares son alternas con areolas redondeadas y poligonales (Fig. 6J), tienen un diámetro de  $7.9 \pm 1.6$  (5-11)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-radio son alternas (Fig. 6L), simples, ó con areolas ovales a redondeadas y diámetro de  $5.6 \pm 1.4$  (3-10)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-parénquima son alternas areoladas (Fig. 6K), con diámetro de  $6.2 \pm 1.3$  (3-8)  $\mu\text{m}$ . Tíldes de pared delgada (Fig. 6D).

Fibras libriformes, septadas y no septadas. Tienen una longitud de  $503.7 \pm 51$  (400-600)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas tienen de  $5 \pm 1.6$  (3-8) septos (Fig. 6G). El diámetro del lumen es de  $13.9 \pm 1.5$  (12-18)  $\mu\text{m}$ , con grosor de pared delgado a medio, de  $2.5 \pm 0.6$  (2-4)  $\mu\text{m}$ .

El parénquima axial es vasicéntrico unilateral y reticular, dispuesto en bandas tangenciales, de una y hasta dos células de ancho, dando un aspecto de retículo fino junto con los radios. Hay cadenas de parénquima de 8 ó más células de largo. Hay cristales prismáticos incluidos en las células de parénquima (Fig. 6H).

Los radios son heterogéneos (Fig. 6E), con  $6.9 \pm 1.3$  (5-10) radios por mm. Los radios en su mayoría biseriados, algunos hasta con 5 series, miden  $34.6 \pm 7.1$  (20-50)  $\mu\text{m}$  de ancho (Figs. 6F); tienen una altura de  $328.3 \pm 31.3$  (290-400)  $\mu\text{m}$ , compuestos por  $16 \pm 2.6$  (11-20) células. El cuerpo del radio compuesto por células procumbentes (Fig. 6I). Se observan contenidos celulares dentro de las células radiales.



**Figura 6.** *Pachiroxylon cristalliferum* sp.nov. Quintanar-Castillo, 2018. **Figs. A y B.** Sección transversal. **A.** Porosidad difusa, distribución de parénquima, formando un retículo al cruzarse con los radios. **B.** Forma de vasos oval a circular. Parénquima vasicéntrico unilateral (flecha). Contenidos celulares oscuros en células de parénquima. **Figs. C-H, J.** Sección tangencial. **C.** Placa de perforación simple (flecha). **D.** Tílices de pared delgada. **E.** Radios no estratificados, con dos a tres células de ancho. **F.** Radio biseriado. **G.** Fibra septada. Contenidos celulares oscuros en células radiales. **H.** Cadenas de parénquima axial con cristales poligonales incluidos (flecha). **J.** Punteaduras intervasculares, con arreglo alterno (flecha). **Figs. I-L.** Sección radial. **I.** Cuerpo del radio compuesto por células procumbentes, **K.** Punteaduras vaso-parénquima areoladas, con arreglo alterno (flecha). **L.** Punteaduras vaso-radio con arreglo alterno y areolas ovales a circulares (flecha).

**Comparación con taxones actuales.** La búsqueda de taxones similares mediante la base de datos InsideWood (2015) señaló que el ejemplar fósil es similar a algunos miembros de Malvaceae y Meliaceae (Tabla 5).

Los miembros de Meliaceae tienen características en común con el ejemplar fósil, como la presencia vasos solitarios o en múltiples radiales de 2-4 ó más células, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, con areolas ovales a poligonales y aberturas lenticulares, punteaduras vaso-parénquima y vaso-radio similares, estas últimas con las areolas más reducidas. El parénquima axial puede ser vasicéntrico, aliforme, confluyente o bandeado. Radios heterogéneos u homogéneos, en general multiseriados. Las filas marginales de los radios y el parénquima axial pueden contener cristales (Kribs, 1930; Mabberley *et al.*, 1995; Mabberley, 2011).

Sin embargo, la madera de Chiapas tiene tñlides de pared delgada, las punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima son muy similares y no tienen areolas reducidas, los radios generalmente biseriados y con contenidos oscuros en las células de los radios; características que no distinguen a Meliaceae y que parecen más afines a Malvaceae.

La anatomía de la madera de los miembros de Malvaceae es variada de acuerdo con las diferentes subfamilias que la componen, pero está caracterizada por tener porosidad difusa, anillos de crecimiento restringidos a unos cuantos géneros, vasos de tamaño variable, solitarios, en múltiples radiales y racimos; placa de perforación simple, engrosamientos espirales en algunos géneros; punteaduras intervasculares alternas con hendiduras o aberturas estrechamente elípticas o redondeadas y areolas elípticas o poligonales, de 4-10  $\mu\text{m}$  de diámetro o más; tñlides comunes. Parénquima axial abundante, vasicéntrico, confluyente o bandeado, las células del parénquima pueden estar estratificadas y contener cristales. Radios heterogéneos, ocasionalmente homogéneos, variables en tamaño, en general pueden tener dos tamaños, multiseriados de 4 a 9, hasta 23 células de ancho y hasta 1mm de altura, y uniseriados, numerosos a escasos; células envolventes (células de mayor diámetro, que se encuentran en las orillas del radio, en sección tangencial y no presentan contenidos celulares) en algunos géneros y células tipo baldosa en la mayoría de las subfamilias. Fibras libriformes,

algunas veces estratificadas, de diámetro medio, con punteaduras simples, usualmente no septadas (Metcalfe y Chalk, 1950; Judd y Manchester, 1997; Wheeler y Lehman, 2000; Bayer y Kubitzki, 2003).

Una característica diagnóstica de la familia Malvaceae es la presencia de un tipo de células radiales conocidas como *tile cells* o células tipo baldosa. Las células tipo baldosa son un tipo especial de células erectas sin contenidos celulares que se encuentran intercaladas entre las filas horizontales de células procumbentes (Weber, 1934; IAWA, 1989; Rodríguez *et al.*, 2014). Chattaway en 1933 trató de enlistar aquellos géneros que presentaban este tipo de células; años más tarde, Manchester *et al.* (2006) agregaron más géneros a esta lista, sin embargo la falta de estudios especializados en la anatomía de la madera de la mayoría de los géneros dificulta establecer el porcentaje de géneros que tienen este tipo de células especializadas. Además, resulta complicado delimitar qué caracteres anatómicos son exclusivos entre las subfamilias de Malvaceae pues hay un traslape entre los caracteres diagnósticos de éstas (Wheeler *et al.*, 1994).

Los radios de la madera de Chiapas presentan células más o menos uniformes, algunas células aparentan un mayor tamaño en vista tangencial pero en vista radial es difícil reconocer dicha diferencia, por lo que no es posible definir si la madera presenta este tipo modificado de células radiales.

Wheeler y Lehman (2000) mencionan que la combinación de vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, parénquima axial abundante, difuso y en agregados, células de parénquima axial con cristales contenidos en ellas, sin cámaras o septos; fibras sin un borde distinguible y radios multiseriados sin distinción de ser homogéneos o heterogéneos, raramente uniseriados; son características que pueden ocurrir en miembros de la subfamilia Bombacoideae. Tomando en cuenta que la mayoría de estas características se encuentran en el ejemplar de Chiapas, se reconoce que este tiene gran similitud con la subfamilia.

Los miembros de Bombacoideae tienen parénquima axial abundante, finamente reticulado o en bandas uniseriadas, las filas de parénquima pueden ser de hasta 8

células de largo como en los géneros *Boschia*, *Coelostegia*, *Cullenia*, *Durio*, *Maxwellia*, *Neesia* y en algunas especies de *Matisia*, *Pachira* y *Quiararibea*; las células de parénquima pueden estar estratificadas e incluso presentar cristales poligonales o contenidos oscuros en dichas células; radios heterogéneos, biseriados o triseriados; células tipo baldosa y fibras septadas en los géneros *Adansonia*, *Bombacopsis*, *Bombax*, *Hampea* y *Pachira* (Record, 1939a; Record y Hess, 1943; Chattaway, 1955, 1956; Meltcafe y Chalk, 1950; Wheeler *et al.*, 1994).

Los géneros de la subfamilia Bombacoideae que tienen una mayor similitud con el ejemplar fósil son *Bombax*, *Bombacopsis*, *Hampea*, *Pachira* y *Quararibea*, todos tienen parénquima axial abundante, reticulado, el número de células en las filas o series de parénquima, es similar y pueden tener contenidos celulares en las células de los radios y el parénquima axial (Tabla 6).

*Bombax*, *Bombacopsis* y *Pachira*, son géneros que ostentan una estructura anatómica muy similar (Record y Hess, 1943). *Bombax* y *Pachira* tienen vasos de tamaño variable, solitarios o en múltiples radiales, punteaduras intervasculares alternas, radios heterogéneos, de 1 a 6 y hasta 8 células de ancho, y hasta 100 células de alto, células envolventes escasas, cristales comunes, punteaduras vaso-radio gruesas e irregulares, semiareoladas, parénquima axial vasicéntrico y finamente reticulado, ocasionalmente bandeado en la madera temprana, cristales presentes, fibras septadas, de pared gruesa con punteaduras pequeñas. Por otro lado *Bombacopsis* tiene canales traumáticos con gomas en algunas especies y tílides abundantes, los demás caracteres son virtualmente los mismos que exhiben *Bombax* y *Pachira* (Record, 1939a). Actualmente el género *Bombacopsis* es sinónimo del género *Pachira* (TROPICOS, 2015).

Por su parte *Hampea* tiene vasos de tamaño variable, en su mayoría solitarios o en múltiples radiales de 2 ó 3 y hasta 6 vasos y en racimos, punteaduras intervasculares alternas y pequeñas, radios de 1 a 8, generalmente de 1 a 6 y algunas veces de 1 a 4 células de ancho y hasta 60 células de alto, incluso 200; células envolventes comunes y abundantes, las punteaduras vaso-radio son pequeñas y las punteaduras vaso-parénquima numerosas, el parénquima axial es vasicéntrico con 2 a 4 células de ancho,

y finamente reticulado, ocasionalmente en bandas de 2 a 6 células de ancho, fibras septadas, con paredes delgadas y punteaduras pequeñas y bordeadas (Record, 1939a).

*Quararibea* por otro lado, tiene vasos generalmente, solitarios o en múltiples radiales de 2 a 6; punteaduras alternas, pequeñas a diminutas; radios generalmente con 4 a 6 células de ancho y hasta 150 células de alto, células envolventes numerosas, cristales romboidales comunes, punteaduras vaso-radio pequeñas a diminutas: parénquima axial finamente reticulado, filas con 4 a 8 células, sin seriación horizontal; fibras con paredes gruesas, punteaduras numerosas y bordeadas (Record, 1939).

La ausencia de fibras septadas y cristales prismáticos en las células del parénquima axial, el tamaño de las punteaduras intervasculares y la presencia de canales intercelulares, en *Quararibea* impiden reconocer al ejemplar fósil de Chiapas como un miembro de este género; por otro lado, *Hampea* tampoco presenta cristales en las células del parénquima axial, el tamaño de sus punteaduras intervasculares es menor y tiene células envolventes en los radios, estas características también suponen que el ejemplar fósil de Chiapas no guarda gran similitud con miembros de este género.

Comparando las características anatómicas de los géneros *Bombax* y *Pachira*, con el ejemplar fósil es notoria una similitud entre ellos, los tres poseen cristales en las células del parénquima, el parénquima axial es vasicéntrico y reticulado, tienen fibras septadas, no tienen canales traumáticos y el tamaño de las punteaduras intervasculares es similar.

Resulta complicado reconocer características anatómicas de la madera que puedan diferenciar al género *Bombax* de *Pachira*; sin embargo, los estudios realizados hasta el momento en miembros de estos dos géneros permiten comparar al ejemplar fósil con las especies *Bombax buonopozense* P.Beauv., *B. insigne* Wall., *B. valetorri* Jacques-Fel., *Pachira insignis* (Sw.) Savigny, *P. nervosa* (Uittien) Fern.Alonso y *P. quinata* (Jacq.) W.S.Alverson. La Tabla 7 resume los caracteres utilizados para la comparación entre estas especies con el ejemplar fósil.

De estas seis especies *Bombax. insigne* y *Pachira. quinata* parecen compartir un mayor número de características con el ejemplar fósil. *B. insigne*, al igual que el ejemplar

fósil tiene porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, de areolas ovales, en ocasiones poligonales, con un diámetro de 8-15  $\mu\text{m}$ ; tílides abundantes. El parénquima axial está dispuesto en líneas tangenciales formando un retículo fino junto con los radios; las series de parénquima están compuestas por 3-5 ó más células y están estratificadas irregularmente. Los radios son heterogéneos, tienen de 1 a 7 series y pueden presentar granos de almidón (Sint *et al.*, 2013). Sin embargo, sus fibras no están septadas y tienen punteaduras pequeñas y bordeadas, las bandas de parénquima axial tienen de 4 a 5 células de grosor y no se tiene registros de vasos arreglados en agrupaciones o *racimos*, además hay células envolventes en los radios (Sint *et al.*, 2013; InsideWood, 2015).

*Pachira quinata* también tiene porosidad difusa, vasos solitarios y múltiples radiales, ocasionalmente agrupados, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, con diámetro de 12.5-18.75  $\mu\text{m}$ ; tílides presentes; fibras septadas, de pared delgada. Parénquima axial difuso y en agregados, vasicéntrico y reticulado, las series de parénquima tienen de 3-6 ó más células. Los radios son heterogéneos, con 1 a 3 filas marginales y 1 a 5 células de ancho, pueden encontrarse algunas células envolventes en los radios. Hay cristales prismáticos en el parénquima axial, conteniendo un cristal por célula (León, 2009; InsideWood, 2015).

Los trabajos realizados hasta este momento para estas dos especies no señalan la presencia de células tipo baldosa, a pesar de ser una característica taxonómica para la familia, en el ejemplar fósil tampoco se reconocen estructuras similares a las células tipo baldosa.

**Comparación con taxones fósiles.** El registro fósil de la familia Malvaceae es amplio y está representado por diferentes órganos (vegetativos y reproductivos), entre ellos, las maderas permineralizadas; su registro se extiende desde el Cretácico (Wheeler y Lehman, 2000; Wheeler y Manchester, 2002; Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011), y durante el Eoceno el número de registros de la familia incrementa, especialmente en Europa y Norteamérica, pero es durante el Oligoceno y Mioceno donde se reconocen más ejemplares descritos (Rodríguez-Reyes *et al.*, 2014).

En particular el registro fósil de maderas permineralizadas, del género *Bombacoxylon* es amplio y se extiende desde el Cretácico hasta el Plioceno (Wheeler y Lehman, 2000; El-Saadawi *et al.*, 2014). El género se ha reportado para el Eoceno, Oligoceno, Mioceno y Plioceno de África; Mioceno y Pleistoceno de Asia, Eoceno, Oligoceno y Mioceno de Europa y Cretácico de Norteamérica (Gregory *et al.*, 2009).

*Bombacoxylon owenii* (Carruthers) Gottwald es una especie fósil cuyo registro abarca desde el Cretácico de Norteamérica (Wheeler y Lehman, 2000) y Etiopía (Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 1996), Eoceno, Oligoceno y Mioceno de África y Europa (Selmeir, 1985; Gottwald, 1994; Selmeir, 1985; Crawley, 2001) y Mioceno de Asia (Gottwald, 1994; Wang *et al.*, 2006; El-Saadawi *et al.*, 2014).

Las descripciones de esta especie para Egipto se caracterizan por tener anillos de crecimiento indistintos, vasos solitarios y en múltiples radiales, la placa de perforación es simple, punteaduras intervasculares alternas, con aperturas ovales y 8-11  $\mu\text{m}$  de diámetro; punteaduras vaso-parénquima similares en tamaño a las punteaduras intervasculares. Tíldes abundantes. Parénquima axial difuso en agregados, sin formar líneas uniseriadas, también vasicéntrico, filas de parénquima de hasta 8 células de largo. Radios con 1-3 células de ancho, en su mayoría biseriados, en algunas regiones con radios anormalmente más anchos, que alcanzan las 5 células de ancho, radios uniseriados con 4 a 17 células de alto, radios multiseriados de 7 a 38 células de alto, radios compuestos de células procumbentes con ocasionalmente células cuadradas en los márgenes, sin fibras septadas, paredes gruesas, sin punteaduras observadas, sin estructuras estratificadas, cristales no observados (El-Saadawi *et al.*, 2014). El ejemplar fósil de Chiapas comparte muchas características en común con esta especie fósil (Tabla 8), en particular el diámetro de las punteaduras intervasculares, los radios de dos tamaños diferentes, radios de 1 a 3 células de ancho y la presencia de regiones donde los radios incrementan su grosor; sin embargo también hay diferencias marcadas como la ausencia de fibras septadas y cristales en las células del parénquima, además la disposición del parénquima que no forma un retículo fino como en el ejemplar de Chiapas.

El ejemplar fósil de Chiapas tiene un mayor parecido anatómico con la especie actual *Pachira quinata*, sin embargo, la falta de otros órganos vegetales y/o reproductivos preservados, dificultan el reconocimiento de éste como un miembro de este grupo, por lo que es necesario reconocerla como una nueva especie, *Pachiroxylon cristalliferum* sp. nov.

Tabla 5. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Pachiroxylon cristalliferum*, con Malvaceae y Meliaceae. Basado en caracteres descritos por Kribs, 1930; Metcalfe y Chalk, 1950; Mabberley *et al.*, 1995; Wheeler y Lehman, 2000; Bayer y Kubitzki, 2003 y Mabberley, 2011.

	<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	Malvaceae	Meliaceae
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa*
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple
<b>Distribución de punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Forma de las punteaduras intervasculares</b>	Redondeado, ovalado, poligonal en ocasiones	Elíptico, poligonal	Oval, poligonal
<b>Tíldes</b>	Presentes	Presentes	Ausentes
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico, reticular	Vasicéntrico, confluyente, bandeado	Vasicéntrico, aliforme, confluyente, bandeado
<b>Fibras septadas</b>	Presentes	En algunos géneros	Presentes*
<b>Radios</b>	Heterogéneos	Heterogéneos*	Homogéneos/ Heterogéneos
<b>Células especializadas en los radios</b>	No	Células tipo baldosa y células envolventes	No
<b>Estructuras estratificadas</b>	Parénquima axial	Parénquima axial, radios, vasos, fibras	No
<b>Cristales</b>	Parénquima axial, radios	Parénquima axial, radios	Parénquima axial, radios

\* De manera general, no se reconocen en todos los géneros

Tabla 6. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Pachiroxylon cristalliferum*, con los géneros actuales de Bombacoideae, *Bombax*, *Hampea*, *Pachira* y *Quararibea*. Basado en caracteres descritos por Record, 1939.

	<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	<i>Bombax</i> y <i>Pachira</i>	<i>Hampea</i>	<i>Quararibea</i>
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares</b>	Pequeñas a grandes (5-11)	Medianas (7-10)	Pequeñas (4-7)	Pequeñas a diminutas (-) 4-7
<b>Ancho de radios (número de células)</b>	(1-) 2-3 (-5)	1-6 (-8)	1-8	4-6
<b>Células tipo baldosa</b>	Ausentes	Ausentes*	Presentes	Ausentes
<b>Células envolventes</b>	Ausentes	Presentes*	Presentes	Presentes
<b>Cristales en radios</b>	Ausentes	Presentes*	Ausentes	Presentes
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico, reticulado	Vasicéntrico, reticulado, bandeado	Vasicéntrico, reticulado, bandeado	Difuso, vasicéntrico, reticulado, bandeado, escalariforme
<b>Cristales en parénquima axial</b>	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
<b>Fibras septadas</b>	Presentes	Presentes**	Presentes	Ausentes
<b>Punteaduras en fibras</b>	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes
<b>Canales traumáticos con gomas</b>	Ausentes	Ausentes**	Ausentes	Presentes

\* De manera general, no se reconoce en todos las especies.

Tabla 7. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Pachiroxylon cristalliferum* con *Bombax buonopozense*, *B. insigne*, *B. valetorii*, *Pachira insignis*, *P. nervosa* y *P. quinata*. Basado en caracteres descritos por León, 2009; Sint et al., 2013 e InsideWood, 2015.

	<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	<i>Bombax buonopozense</i>	<i>B. insigne</i>	<i>B. valetorii</i>	<i>Pachira insignis</i>	<i>P. nervosa</i>	<i>P. quinata</i>
<b>Forma de las punteaduras intervasculares</b>	Ovales a poligonales	Redondeados, poligonales	Ovales, poligonales	Ovales, redondas, poligonales	Ovales, poligonales	Ovales, redondas, poligonales	Ovales, poligonales
<b>Diámetro de punteaduras</b>	4-10(+)	7-10(+)	4-10(+)	7-10(+)	(-)7-10(+)	(-)7-10	(-)7-10(+)
<b>Vasos por milímetro cuadrado</b>	(-)5-20	(-)5-20	(-)5-20	(-)5	(-)5-20	(-)5-20	(-)5-20
<b>Tíldes común</b>	•	–	•	•	–	•	•
<b>Fibras septadas</b>	•	–	–	•	–	–	•
<b>Punteaduras en fibras</b>	–	•	•	•	•	•	•
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico y Reticular	Difuso en agregados, vasicéntrico, en bandas angostas escalariforme	Difuso en agregados, reticular	Difuso, en agregados, vasicéntrico	Difuso en agregados, vasicéntrico, en bandas angostas, escalariforme	Difuso en agregados, bandas angostas, reticulado, en bandas marginales	Difuso en agregados, vasicéntrico en bandas angostas, reticulado
<b>Número de células por serie de parénquima axial</b>	8-10(+)	3-8	2-8	2-8	3-8	3-4	3-8
<b>Ancho de radios (células)</b>	1-5	4-10	1-7	4-10	4-10	1-3	1-5

•Presencia, – Ausencia

Tabla 7 (continuación).

	<i>Pachiroxylon crystalliferum</i>	<i>B. buonopozense</i>	<i>B. insigne</i>	<i>B. valetorii</i>	<i>Pachira insignis</i>	<i>P. nervosa</i>	<i>P. quinata</i>
<b>Tipo de células en radios</b>	Procumbentes, erectas o cuadradas	Procumbentes con 1-4 filas marginales de células cuadradas o erectas	Procumbentes con 1-4 filas marginales de células cuadradas o erectas	Procumbentes y una fila marginal de células cuadradas o erectas	Procumbentes con 1-4 filas marginales de células cuadradas o erectas	Procumbentes con 1-4 filas marginales de células cuadradas o erectas	Procumbentes, con 1-3 filas marginales de células cuadradas o erectas
<b>Células tipo baldosa</b>	—	—	—	—	—	—	—
<b>Células envolventes</b>	—	•	•	•	—	—	•
<b>Parénquima axial estratificado</b>	—	•	•	•	•	•	•
<b>Drusas en células de los radios</b>	—	—	—	—	—	—	—
<b>Cristales en células de los radios</b>	—	•	—	—	•	—	—
<b>Cristales en células de parénquima axial</b>	•	•	•	—	—	—	•

•Presencia, — Ausencia

Tabla 8. Comparación de los caracteres anatómicos del ejemplar fósil con *Bombacoxylon owenii* (Carruthers) Gottwald, del Mioceno de Egipto. Basado en caracteres descritos por El-Saadawi *et al.*, 2014.

	<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	<i>Bombacoxylon owenii</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	-	-
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alterno	Alterno
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	5-11	8-11
<b>Tílices</b>	+	+
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico, reticular	Difuso en agregados, sin formar líneas; vasicéntrico
<b>Ancho de los radios</b>	1-3(5)	1-3(5)
<b>Radial heterocelulares</b>	+	+
<b>Fibras septadas</b>	+	-
<b>Punteaduras en fibras</b>	-	-
<b>Estructuras estratificadas</b>	+	-
<b>Cristales en células de los radios o parénquima</b>	+	-

+Presencia, -Ausencia

**Familia:** Lauraceae Juss.

**Género:** *Laurinoxylon* Schuster

**Especie:** *Laurinoxylon chiapensis* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 7)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Arroyo Maderas, Chiapas

**Holotipo:** GCh59

**Muestras fotografiadas:** GCh59

**Epíteto específico:** Hace referencia al registro del ejemplar para el estado de Chiapas

**Diagnosis:** Madera con anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas con bordes redondeados o poligonales, punteaduras vaso-radio alternas, redondeadas y alargadas horizontalmente; tílides de pared delgada; fibras septadas con punteaduras pequeñas de borde reducido; parénquima axial difuso, escaso, agregado en líneas, vasicéntrico; radios heterocelulares con 1-5 células de ancho, el cuerpo del radio compuesto por filas de células procumbentes, intercaladas con filas de células cuadradas y erectas; células oleíferas asociadas al parénquima axial.

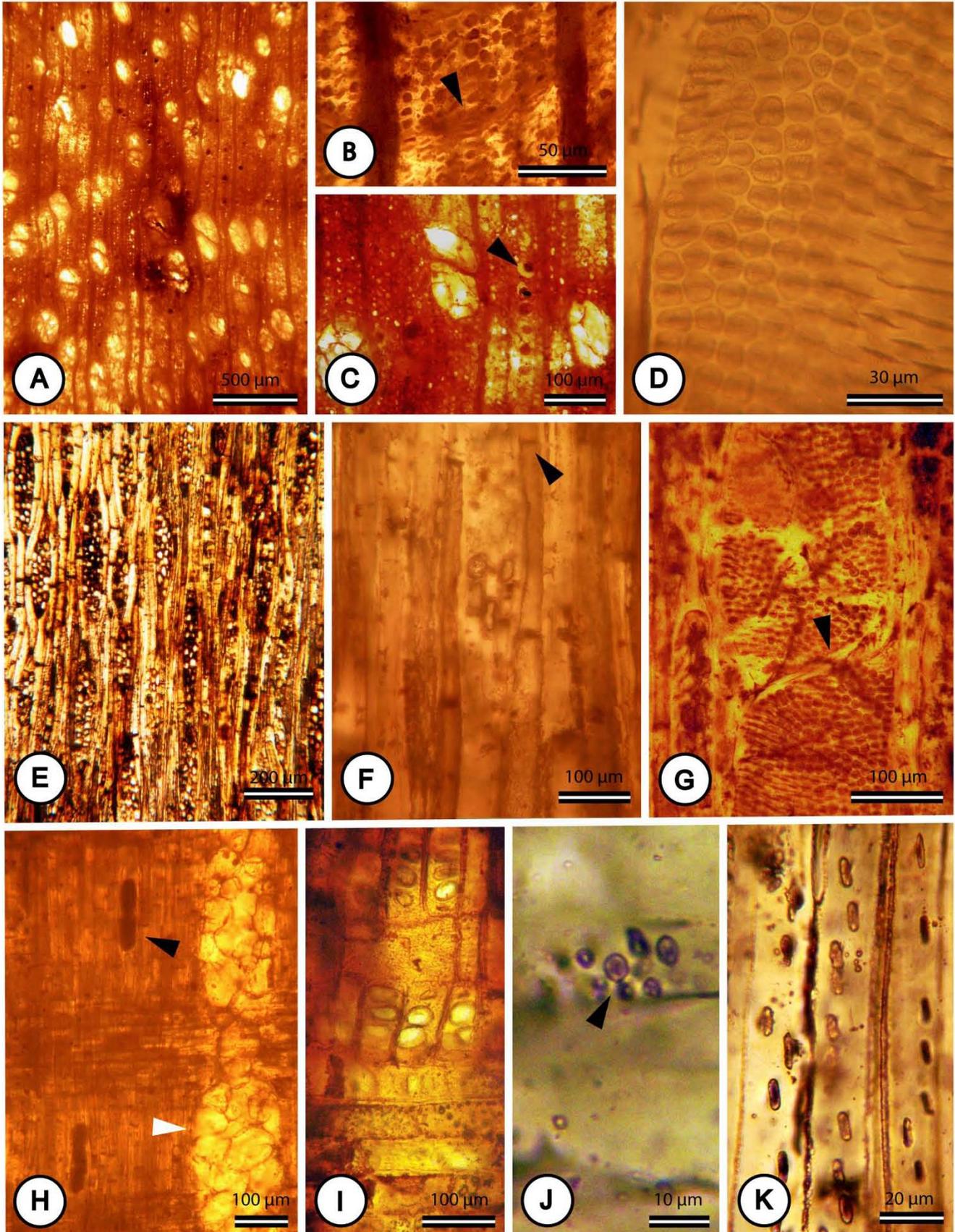
**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por fibras con una reducción radial del diámetro, porosidad difusa (Figs. 7A y 7B), sin patrón de distribución visible. Vasos solitarios en 73%, múltiples radiales con frecuencia de 27% (múltiples de 2 en 26%; múltiples de 3 o más son escasos). Frecuencia de  $8 \pm 1.9$  (5-12) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso con forma oval, rara vez circular, diámetro tangencial de  $174.8 \pm 18.7$  (152.5-232.5)  $\mu\text{m}$ , paredes con grosor de  $10.7 \pm 2.9$  (7.5-17.5)  $\mu\text{m}$  y longitud de  $422.6 \pm 69.5$  (320-600)  $\mu\text{m}$ . La placa de perforación es simple (Fig. 7G), las punteaduras intervasculares son alternas con areolas redondeados a poligonales (Fig. 7D) y aberturas coalescentes, de tamaño grande, con diámetro de  $9.7 \pm 1$  (7-12)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-radio son alternas, redondeadas, ligeramente alargadas horizontalmente, con areolas reducidas (Figs. 7I y 7J), diámetro

de  $11 \pm 1.9$  (7.5-15)  $\mu\text{m}$ , hay punteaduras de menor tamaño, alternas, redondeadas, con diámetro de  $3.6 \pm 1$  (2-6)  $\mu\text{m}$ . Tíldes de pared delgada.

Fibras septadas y no septadas; con longitud de  $644 \pm 93$  (500-900)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas tienen de  $3.6 \pm 1$  (2-6) septos (Fig. 7F). El diámetro del lumen es de  $19.7 \pm 3.1$  (14-27)  $\mu\text{m}$  y el grosor de pared es delgado-medio, de  $4.1 \pm 0.8$  (2-5)  $\mu\text{m}$ . Hay fibrotraqueidas con punteaduras pequeñas, ovales o elípticas, con areolas reducidas, (Fig. K), la disposición es alterna y con una apertura alargada y angosta; con longitud de  $9.5 \pm 1.3$  (7-12)  $\mu\text{m}$ .

El parénquima axial es escaso, difuso, en líneas agregadas y vasicéntrico. En vista tangencial las cadenas de parénquima están asociadas con células de mayor tamaño y en ocasiones con contenidos oscuros (Fig. 7C). Estas células son reconocidas como células oleíferas, con forma de barril alargado, generalmente asociadas al parénquima axial o entre las fibras (Fig. 7H).

Los radios son heterogéneos, con  $4.8 \pm 1$  (3-7) radios por mm. Radios multiseriados, generalmente 4 (1-5) células de ancho (Fig. 7E), miden de  $54.7 \pm 8.5$  (40-70)  $\mu\text{m}$  de ancho, y con una altura de  $466.3 \pm 68.3$  (340-640)  $\mu\text{m}$ , compuestos por  $16.5 \pm 2.6$  (13-27) células. El cuerpo del radio está compuesto por filas de células procumbentes, y una a dos filas marginales compuestas por células erectas y cuadradas.



**Figura 7.** *Laurinoxylon chiapensis* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018. **Figs. A-C.** Sección transversal. **A.** Porosidad difusa, vasos con tílides de pared delgada. **B.** Fibras con diámetro reducido en dirección radial, que delimitan el anillo de crecimiento (flecha). **C.** Contenidos celulares en parénquima axial difuso (flecha). **Figs. D-G.** Sección tangencial. **D.** Punteaduras intervasculares con areolas redondeadas a poligonales, en disposición alterna. **E.** Radios no estratificados heterogéneos. **F.** Fibras septadas (flecha). **G.** Placa de perforación simple (flecha). **Figs. H-K.** Sección radial. **H.** Cuerpo del radio, compuesta por células procumbentes y al menos una fila marginal. Células oleíferas en parénquima axial (flecha). **I.** Punteaduras vaso-radio ligeramente alargadas horizontalmente y con areolas redondeadas y ligeramente reducidas. **J.** Punteaduras vaso-radio pequeñas (flecha). **K.** Punteaduras de las fibrotraqueidas, areoladas, con una apertura alargada y angosta.

**Comparación con taxones actuales.** La madera tiene células oleíferas conspicuas distribuidas entre las fibras y asociadas al parénquima axial, Metcalfe y Chalk (1950) enlistan a las familias Annonaceae, Aristolochiaceae, Burseraceae, Canellaceae, Dilleniaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Monimiaceae, Myristicaceae, Piperaceae, Rutaceae, Saurauiceae, Schizandraceae y Winteraceae como grupos donde pueden encontrarse células oleíferas en algunos de sus géneros. Los caracteres distintivos de la madera fueron introducidos a la base de datos de InsideWood (2015) y con base en la abundancia de tílides, células oleíferas asociadas al parénquima axial, además de la combinación de células cuadradas, erectas y procumbentes en el cuerpo del radio, la clave electrónica indicó que las familias Lauraceae y Monimiaceae eran las más similares al ejemplar fósil (Tabla 9).

Aunque la anatomía de la madera en la familia Monimiaceae varía entre las subfamilias, se pueden reconocer características constantes como la porosidad difusa; vasos pequeños a medianos, circulares, ovales, cuadrangulares o poligonales en vista transversal, dispuestos de manera solitaria o en pares, también en múltiples radiales cortos; en general numerosos vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación predominantemente escalariforme y simple, reticulada en ocasiones, tílides algunas veces presentes. Punteaduras intervasculares escalariformes y opuestas, predominado las primeras, en algunos géneros hay punteaduras alternas muy pequeñas; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima grandes, radialmente alargadas, escalariformes en géneros con placa de perforación escalariforme, o similares en tamaño y forma a las punteaduras intervasculares alternas. Parénquima axial variable en cantidad, ausente, escaso, difuso, o abundante, formando bandas uniseriadas apotraqueales o bandas de hasta 6 células de ancho que interactúan con los vasos. Radios heterogéneos, angostos, uniseriados y multiseriados, generalmente de 3 a 4 células de ancho, con 1 a 4 filas marginales de células erectas o cuadradas; cristales pequeños presentes en las células radiales, células oleíferas asociadas a las células radiales. Fibras con punteaduras simples a bordeadas, con septos en casi todos los géneros (Metcalfe y Chalk, 1950; Richter, 1987; Philipson, 1993; Watson y Dallwitz, 2015). Caracteres como la placa de perforación escalariforme y punteaduras escalariformes que predominan en la familia, además del número de vasos por  $\text{mm}^2$ , la variabilidad de tílides entre los géneros, los contenidos en

las células radiales y la abundancia y distribución del parénquima axial, descartan la posibilidad de que el ejemplar fósil pertenezca a esta familia.

Por otro lado, la familia Lauraceae tiene una estructura anatómica muy uniforme caracterizada por tener anillos de crecimiento, porosidad difusa, vasos de tamaño medio, solitarios, o dispuestos en múltiples radiales cortos, incluso en racimos; vasos redondeados, ovalados o angulares en vista transversal. Placa de perforación generalmente simple, algunos con placa de perforación escalariforme e incluso reticulada. Tíldes comunes en la mayoría de los géneros. Punteaduras intervasculares grandes, con areola redondeada, elíptica o poligonal y con arreglo alterno; punteaduras vaso-parénquima grandes y alargadas; punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares en tamaño y forma, redondeadas, ovales a grandes y alargadas horizontalmente, verticalmente o diagonalmente incluso con aberturas muy grandes. Parénquima axial paratraqueal variable en cantidad y arreglo, vasicéntrico y aliforme, confluyente, en bandas terminales, o muy escaso en otros miembros de la familia. Fibras libriformes dominantes, generalmente septadas con pequeñas punteaduras simples, *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* tienen fibras no septadas con punteaduras grandes. Radios heterogéneos, con 2 a 4 células de ancho, o más; radios uniseriados presentes pero en menor proporción. Células oleíferas en idioblastos, generalmente abundantes y de gran tamaño, asociados a los radios, el parénquima axial y las fibras (Record y Hess, 1942; Metcalfe y Chalk, 1950; Stern, 1954; Patel, 1987; Richter, 1987; Rohwer, 1993; Callado y Costa, 1997; León, 2000, 2002; Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 2005; Franco, 2012; Ramos *et al.*, 2015).

La madera fósil de Chiapas tiene caracteres que permiten asignarla fácilmente dentro de la familia Lauraceae, como son, porosidad difusa, vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio variables, parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico, radios heterogéneos, además de células oleíferas asociadas al parénquima axial y entre las fibras.

Sin embargo, las identificaciones taxonómicas poco precisas, la falta de caracteres diagnósticos de un ejemplar en una descripción (Ramos *et al.*, 2015) y la

homogeneidad en la anatomía de la madera de la familia (León, 2002), dificultan la identificación entre especies y en muchos casos entre géneros.

La información disponible en anatomía de la madera para los géneros de la familia Lauraceae sugiere que los géneros *Aniba*, *Licaria* y *Ocotea* comparten un mayor número de caracteres en común con el ejemplar fósil (Tabla 10).

El género *Aniba* se caracteriza por tener anillos de crecimiento generalmente distinguibles, delimitados por el engrosamiento en las paredes de las fibras, porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-5, placa de perforación predominantemente simple, punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, punteaduras vaso-radio distintas a las intervasculares, irregulares o en forma de hendidura; tílides presentes. Fibras libriiformes septadas, con punteaduras pequeñas e inconspicuas. Parénquima axial vasicéntrico, delgado y aliforme de ala corta, en ocasiones bandas uniseriadas discontinuas. Radios heterocelulares, con 1 ó 2 filas marginales de células erectas o cuadradas y 1-4 células de ancho, predominantemente de 2-3 células. Cristales comunes en los radios; células oleíferas grandes, asociadas al parénquima axial, constituidas por idioblastos en forma de barril o en forma de tubos, también presentes en filas marginales de radios en menor frecuencia, ocasionalmente entre las fibras (Record y Hess, 1942; Richter, 1981; León y Espinoza de Pernia, 2000a; Urbinati *et al.*, 2014). En particular las especies *Aniba cylindriflora* Kosterm. y *A. hypoglauca* Sandwith, comparten similitud con el ejemplar fósil, pero el ancho de los radios y la presencia de cristales contenidos en las células radiales dificulta su inclusión en el género.

Por su parte, el género *Licaria*, puede tener anillos de crecimiento delimitados por una línea de parénquima axial, porosidad difusa, con un arreglo diagonal, vasos solitarios y en múltiples radiales cortos, de 2 a 4 vasos, con forma oval a circular, en ocasiones angular; placa de perforación generalmente simple; tílides generalmente escleróticas. Punteaduras intervasculares alternas, redondeadas a poligonales, punteaduras vaso-radio redondeadas, alargadas o en forma de hendiduras. Fibras libriiformes, de pared media a gruesa, septadas con punteaduras pequeñas e inconspicuas. Parénquima axial paratraqueal en la mayoría de las especies,

escasamente desarrollado, vasicéntrico, aliforme, en ocasiones confluyente, generalmente inconspicuo, parénquima apotraqueal corto y en filas uniseriadas de células individuales. Radios con 1 a 4 células de ancho, generalmente biseriados, heterogéneos y homogéneos, con 1 a 2 filas de células marginales erectas o cuadradas. Células oleíferas abundantes, asociadas al parénquima axial y radial (Record y Hess, 1942; Ritcher, 1985; León, 2002). En especial *Licaria rigida* (Kosterm.) Kosterm. comparte ciertas similitudes con el ejemplar fósil, sin embargo el ancho de los radios difiere entre ambos, pues *L. rigida* tiene radios generalmente biseriados y hasta 3 células de ancho, además de tener células oleíferas en los radios (Stern, 1954), mientras que en el ejemplar fósil es común encontrar radios con 3 y 4 células de ancho, y células oleíferas asociadas al parénquima axial y entre las fibras.

Finalmente *Ocotea* parece ser el género que más similitudes tiene con el ejemplar fósil, a pesar de que la presencia de fibras septadas es variable. Este género se distingue por tener porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, en ocasiones en racimos, placa de perforación simple y escalariforme; tílides presente. Punteaduras intervasculares alternas, grandes; punteaduras vaso-radio distintas a las intervasculares, grandes, simples o con borde reducido, redondeadas o alargadas horizontalmente. Fibras septadas en la mayoría de las especies, con punteaduras bordeadas. Radios homogéneos y heterogéneos, generalmente con 1-4 células de ancho. Parénquima axial paratraqueal, aliforme, o fusionándose con el de vasos adyacentes; células oleíferas presentes (Ritcher, 1987; Record y Hess, 1942; Rohwer, 1993; Leon, 2000; Ramos *et al.*, 2015).

Cabe destacar que los registros dentro de la base de datos InsideWood (2015) indican que solo en los géneros *Ocotea* y *Beilshmedia* se han encontrado radios heterogéneos con un cuerpo conformado por células procumbentes y células cuadradas y/o erectas, además de presentar de 1 a 2 filas marginales de células erectas o cuadradas. Dupéron-Laudoueneix y Dupéron (2005) mencionan que *Ocotea* y *Beilshmedia* tienen muchas características anatómicas en común: como la porosidad difusa, vasos solitarios o arragados en múltiples radiales cortos, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares grandes, punteaduras vaso radio alargadas y la

presencia de tílides y células oleíferas. Sin embargo, *Ocotea* tiene células oleíferas asociadas a los radios, fibras septadas y el parénquima axial no se encuentra arreglado en bandas de parénquima terminal. Por otro lado *Beilschmiedia* tiene parénquima axial conspicuo formando bandas terminales y las fibras no son septadas (Callado y Costa, 1997; León y Espinoza de Pernia, 2000b; Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 2005); aunque los registros dentro de la base InsideWood (2015) indiquen que algunas especies dentro de *Beilschmiedia* si tienen fibras septadas, muchas otras de sus características anatómicas no coinciden con las del ejemplar fósil.

La información disponible sobre anatomía de la madera del género *Ocotea* (e.g. Record y Hess, 1942; Stern, 1954; León, 2000; 2001; Paula *et al.*, 2000; Parra, 2009; Ramos *et al.*, 2015; Insidewood, 2015) indica que las especies *Ocotea corymbosa* (Meisn.) Mez, *O. floribunda* (Sw.) Mez, *O. glomerata* (Nees) Mez, *O. oblonga* (Meisn.) Mez y *O. odorata* (Meisn.) Mez comparten más características con el ejemplar fósil, que el resto de las especies (Tabla 11).

Todas estas especies tienen anillos de crecimiento delimitados por fibras con paredes engrosadas o con una reducción en el diámetro de éstas; porosidad difusa; vasos solitarios, en múltiples radiales y ocasionalmente en racimos; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, medianas a grandes. Punteaduras vaso-radio distintas a las intervasculares, simples o con areolas reducidas, redondeadas y alargadas horizontalmente. Tílides de pared delgada presentes. Parénquima paratraqueal generalmente escaso; fibras septadas, con punteaduras de areola reducida y radios generalmente heterogéneos. *Ocotea corymbosa* se distingue por tener vasos en múltiples radiales de hasta 5 elementos, punteaduras intervasculares con areolas redondeadas, ovaladas y en ocasiones poligonales; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico delgado, en series de 2 a 5 células. Radios heterogéneos con una fila de células marginales, algunos homogéneos constituidos por células procumbentes; con 1 a 3 células de ancho, en ocasiones más, generalmente biseriados, el cuerpo de los radios constituidos por células procumbentes alternando con células cuadradas y erectas. Fibras de pared mediana a gruesa. Células oleíferas en parénquima radial, axial y entre las fibras (León, 2000; Paula *et al.*, 2000; InsideWood, 2015). *O. floribunda* se

caracteriza por tener vasos en múltiples radiales de 2 a 4, ocasionalmente hasta 6 vasos, punteaduras intervasculares con areolas circulares a poligonales, parénquima axial paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado, en ocasiones marginal, en series de 2–8 células. Radios heterogéneos con una a tres filas marginales, ocasionalmente homogéneos, con 1 a 5 células de ancho, generalmente biseriados o triseriados. Fibras con paredes delgadas a gruesas. Células oleíferas en el parénquima radial y axial, algunas dispersas entre las fibras. Cristales isodiamétricos alargados en las células procumbentes de los radios (León, 2001; Parra, 2009).

Por otro lado, *O. glomerata* se distingue por tener vasos en múltiples radiales de 2 a 6 vasos, punteaduras intervasculares con areolas circulares a ovaladas; parénquima axial paratraqueal escaso, vasicéntrico delgado, en series de 2-8 células. Radios heterogéneos con una fila marginal de células cuadradas a erectas, y 1 a 4 células de ancho, generalmente 3 a 4 células. Fibras con pared delgada. Células oleíferas en parénquima axial y radial (León, 2000; Miller y Détienne, 2001). Mientras que *O. oblonga* tiene vasos con múltiples radiales de 2 a 4 vasos, punteaduras intervasculares con areolas circulares a ovaladas, en ocasiones poligonales, parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico y en series de 2 a 7 células. Radios heterogéneos con 1 a 2 filas de células marginales de células cuadradas o erectas y 1 a 4 células de ancho, generalmente tres. Fibras con paredes delgadas a medianas. Células oleíferas en el parénquima axial y radial, generalmente en parénquima radial (León, 2001; Miller y Détienne, 2001).

Finalmente *O. odorata* se distingue de las demás por tener vasos con múltiples radiales de 2 a 6 vasos, punteaduras intervasculares con areolas circulares a ovaladas, en ocasiones poligonales; parénquima paratraqueal escaso, en series de 2-8 células. Radios homogéneos y heterogéneos, con 1 a 2 filas de células marginales, 2 a 4 células de ancho, predominantemente 3. Células oleíferas en parénquima axial, radial y dispersas entre las fibras (León, 2001).

Las especies *O. oblonga* y *O. corymbosa*, tienen bastantes características en común con el ejemplar fósil, sin embargo, éste posee una combinación de características

que dificultan asignarla a una especie actual conocida, se reconoce la similitud con el género, pero no a nivel específico.

**Comparación con taxones fósiles.** La familia Lauraceae tiene un amplio registro fósil que incluye maderas permineralizadas, hojas, frutos, polen semillas y flores del Cenozoico, con algunos registros para el Cretácico (Herendeen *et al.*, 1994; Taylor *et al.*, 2009; Franco, *et al.*, 2015; Ramos *et al.*, 2015). En particular las maderas fósiles relacionadas con la familia, descritas por todo el mundo se han relacionado con al menos 22 géneros fósiles o actuales, descritos dentro de la familia (Boonchai y Manchester, 2012).

El ejemplar de Chiapas fue comparado con algunas maderas permineralizadas descritas para la familia, en particular con el morfogénero *Ocoteoxylon*. Dicho morfogénero fue descrito y nombrado por Schuster en 1906, debido a la gran semejanza con el género *Ocotea*. Schuster describió dos especies para este morfogénero, *Ocoteoxylon algovicum* Schuster (1909) del Oligoceno superior de Alemania y *O. tigurinum* Schuster (1906) del Cretácico y Eoceno de Alemania (Edwards, 1931). Él considero que caracteres como la presencia de vasos solitarios y múltiples radiales, placa de perforación escalariforme, tílides presentes, parénquima axial escasamente desarrollado, radios predominantemente biseriados y la ausencia de células oleíferas eran significativos para determinar a esta maderas como posibles miembros del género *Ocotea*.

Aunque Schuster asigna a estas maderas dentro del morfogénero *Ocoteoxylon* debido a las similitudes con el género actual *Ocotea*, ninguno de los dos ejemplares descritos por Schuster presenta similitudes con el ejemplar fósil de Chiapas. Además las especies actuales con las que fueron comparadas difieren. Por ello la madera puede asignarse como una nueva especie dentro de este género.

A pesar de la propuesta de Schuster, más tarde se consideró que el morfogénero *Ocoteoxylon* no era muy diferente de otro morfogénero conocido como *Laurinium* y que no había razones suficientes para distinguir un género de otro (Edwards, 1931), después de nuevas revisiones ambos fueron trasladados al género *Laurinoxylon*, quedando como

*Laurinoxylon algovicum* y *L. tigurinum* (Edwards, 1931; Boonchai y Manchester, 2012). Los morfogéneros *Ocoteoxylon* junto a *Perseoxylon* y *Lauroxylon*, no se utilizan más actualmente y han sido reclasificados como miembros de *Laurinoxylon* (Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 2005; Boonchai y Manchester, 2012), aunque Gregory y colaboradores (2009) tratan a *Laurinoxylon algovicum* y *L. tigurinum* como sinónimos de *Ocoteoxylon algovicum* y *O. tigurinum* respectivamente.

Como se ha mencionado anteriormente, los géneros de Lauraceae actuales son difíciles de caracterizar por la anatomía de su madera, debido a la poca variabilidad que presentan entre ellas; esto explica por qué la mayoría de las maderas fósiles se han clasificado dentro del género *Laurinoxylon* Felix (1983), (Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 2005; Boonchai y Manchester, 2012).

Debido a la gran diversidad de ejemplares descritos dentro de *Laurinoxylon* es difícil designar cuáles son los caracteres que facilitan su identificación, Dupéron y colaboradores (2008) mencionan una serie de características que pueden distinguir a este morfogénero, como la presencia de vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación simple y escalariforme, punteaduras intervasculares alternas, moderadamente grandes, tílides presentes, parénquima axial paratraqueal, radios de con 1 a 5 células de ancho, ligeramente heterogéneos; punteaduras vaso-radio grandes y alargadas, fibras libriiformes o con punteaduras en las paredes radiales y células oleíferas presentes.

La combinación de caracteres presentes en el material proveniente de Chiapas y la información disponible sobre maderas fósiles de la familia Lauraceae no permiten ubicar al ejemplar dentro de una especie fósil conocida. Por este motivo se propone, la creación de una nueva entidad específica que reconoce una similitud con el género actual *Ocotea*, y teniendo en cuenta los variables cambios taxonómicos que suceden en los ejemplares fósiles de la familia, se sugiere que el ejemplar fósil sea reconocido como un nueva especie del morfogénero *Laurinoxylon*, dicha especie es denominada *Laurinoxylon chiapensis* sp. nov.

Tabla 9. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Laurinoxylon chiapensis*, con Lauraceae y Monimiaceae. Basado en caracteres descritos por Record y Hess, 1942; Metcalfe y Chalk, 1950; Stern, 1954; Patel, 1987; Richter, 1987; Rohwer, 1993; Philipson, 1993; Callado y Costa, 1997; León, 2000; 2002; Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, 2005; Ramos *et al.*, 2015 y Watson y Dallwitz, 2015.

	<i>Laurinoxylon chiapensis</i>	Lauraceae	Monimiaceae
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa*	Difusa
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple y escalariforme, reticulada	Simple, escalariforme y reticulada**
<b>Tíldes</b>	+	+	+ -
<b>Punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Escalariformes, opuestas, alternas <sup>++</sup>
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico	Vasicéntrico, aliformes, confluyente, en bandas terminales, escaso.	Ausente, escaso, difuso, o abundante, formando bandas uniseriadas de hasta 6 células de ancho.
<b>Fibras</b>	Septadas con punteaduras	Septadas con punteaduras pequeñas <sup>+</sup>	Septadas con punteaduras
<b>Radios (número de células de ancho)</b>	1-5	2-4	3-4
<b>Radios uniseriados</b>	Si, en menor proporción	Sí, en menor proporción	Sí
<b>Células oleíferas</b>	+	+ <sup>oo</sup>	+

+ Presencia, \* Solo en el género *Sassafras* se puede apreciar porosidad anular, <sup>+</sup> Los géneros *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* tienen fibras no septadas con punteaduras grandes, <sup>oo</sup> *Chlorocardium* es el único género donde están ausentes, \*\* Placa de perforación generalmente escalariforme, ++ Predomina el arreglo escalariforme.

Tabla 10. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Laurinoxylon chiapensis*, con *Ocotea*, *Aniba* y *Licaria*. Basado en caracteres descritos por Record y Hess, 1942; Stern, 1954; Richter, 1981; 1985; 1987; Rohwer, 1993; Callado y Costa, 1997; León y Espinoza de Pernia, 2000a; 2000b; León, 2000, 2001, 2002; Urbinati *et al.*, 2014 y Ramos *et al.*, 2015.

	<i>Laurinoxylon chiapensis</i>	<i>Aniba</i>	<i>Licaria</i>	<i>Ocotea</i>
<b>Arreglo particular de vasos</b>	No	No	Diagonal	No
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple y escalariforme	Simple y escalariforme	Simple y escalariforme
<b>Tíldes</b>	+	+	+**	+
<b>Punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Forma de punteaduras vaso-radio</b>	Aréolas reducidas, redondeadas o alargadas horizontalmente	Irregulares, alargadas horizontalmente	Redondeadas o alargadas horizontalmente	Simples o con areola reducida, redondeadas o alargadas horizontalmente
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+	+ /-
<b>Radios (número de células de ancho)</b>	1-5	1-4	1-4	1-4
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico	Vasicéntrico, aliforme de ala corta, en bandas uniseriadas discontinuas	Vasicéntrico, aliforme, confluyente, escaso.	Escaso, aliforme, confluyente
<b>Células oleíferas</b>	+	+	+	+
<b>Cristales en radios</b>	+	+	-	-*

+presencia, -ausencia, +/- pueden estar presentes o no, \*en algunos ejemplares no, \*\* Tíldes escleróticas

Tabla 11. Comparación del ejemplar fósil de Chiapas, *Laurinoxylon chiapensis*, con *Ocotea corymbosa*, *O. floribunda*, *O. glomerata*, *O. oblonga* y *O. odorata*. Basado en caracteres descritos por Record y Hess, 1942; Stern, 1954; León, 2000; 2001; Paula *et al.*, 2000; Miller y Détienne, 2001; Parra, 2009; Ramos *et al.*, 2015; Insidewood, 2015.

	<i>Laurinoxylon chiapensis</i>	<i>O. corymbosa</i>	<i>O. floribunda</i>	<i>O. glomerata</i>	<i>O. oblonga</i>	<i>O. odorata</i>
<b>Número de vasos en múltiples radiales</b>	2-4	2-5	2-4 (6)	2-6	2-4	2-6
<b>Forma de punteaduras intervasculares</b>	Redondeadas Poligonales	Redondeadas Ovaladas Poligonales	Redondeadas Poligonales	Redondeadas Ovaladas	Redondeadas Ovaladas Poligonales	Redondeadas Ovaladas Poligonales
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico	Escaso, vasicéntrico, delgado	Escaso, vasicéntrico delgado, marginal	Escaso, vasicéntrico delgado	Escaso, vasicéntrico	Escaso
<b>Número de células en series</b>	2-4	2-5	2-8	2-8	2-7	2-8
<b>Ancho de radios (número de células)</b>	1-5	1-3	1-5	1-4	1-4	2-4
<b>Numero de filas marginales</b>	1-2	1	1-3	1	1-2	1-2
<b>Cuerpo de radios (tipo de células)</b>	Procumbentes alternando con cuadradas y erectas	Procumbentes alternando con cuadradas y erectas	Procumbentes	Procumbentes	Procumbentes	Procumbentes
<b>Punteaduras de fibras</b>	Borde reducido	Borde reducido	Borde reducido	Simples o borde reducido	Simples o con borde reducido	Bordeadas
<b>Células oleíferas</b>	Parénquima axial y entre las fibras	Parénquima axial, radial y entre las fibras	Parénquima axial, radial y entre las fibras	Parénquima axial y radial	Parénquima axial, radial y entre las fibras	Parénquima axial, radial y entre las fibras
<b>Cristales</b>	Ausentes	Ausentes	En células procumbentes de los radios	Ausentes	Ausentes	Ausentes

**Familia:** Sapindaceae Juss.

**Subfamilia:** Sapindoideae

**Género:** *Sapindoxylon* Kräusel

**Especie:** *Sapindoxylon uniseriata* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 8)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Panotla, Tlaxcala

**Holotipo:** Tlax6

**Depósito:** Colección Paleobotánica del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

**Muestras fotografiadas:** Tlax6

**Epíteto específico:** Hace referencia a la gran abundancia de radios uniseriados que tiene la madera.

**Diagnosis:** Anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, grandes, con areolas redondeadas, ovaladas o poligonales, punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares, simples o semiareoladas; fibras libriformes y septadas, parénquima axial vasicéntrico, unilateral; aliforme, en ocasiones confluyente, radios débilmente heterogéneos, principalmente uniseriados, con escasos biseriados; cristales prismáticos incluidos en células de parénquima y células radiales.

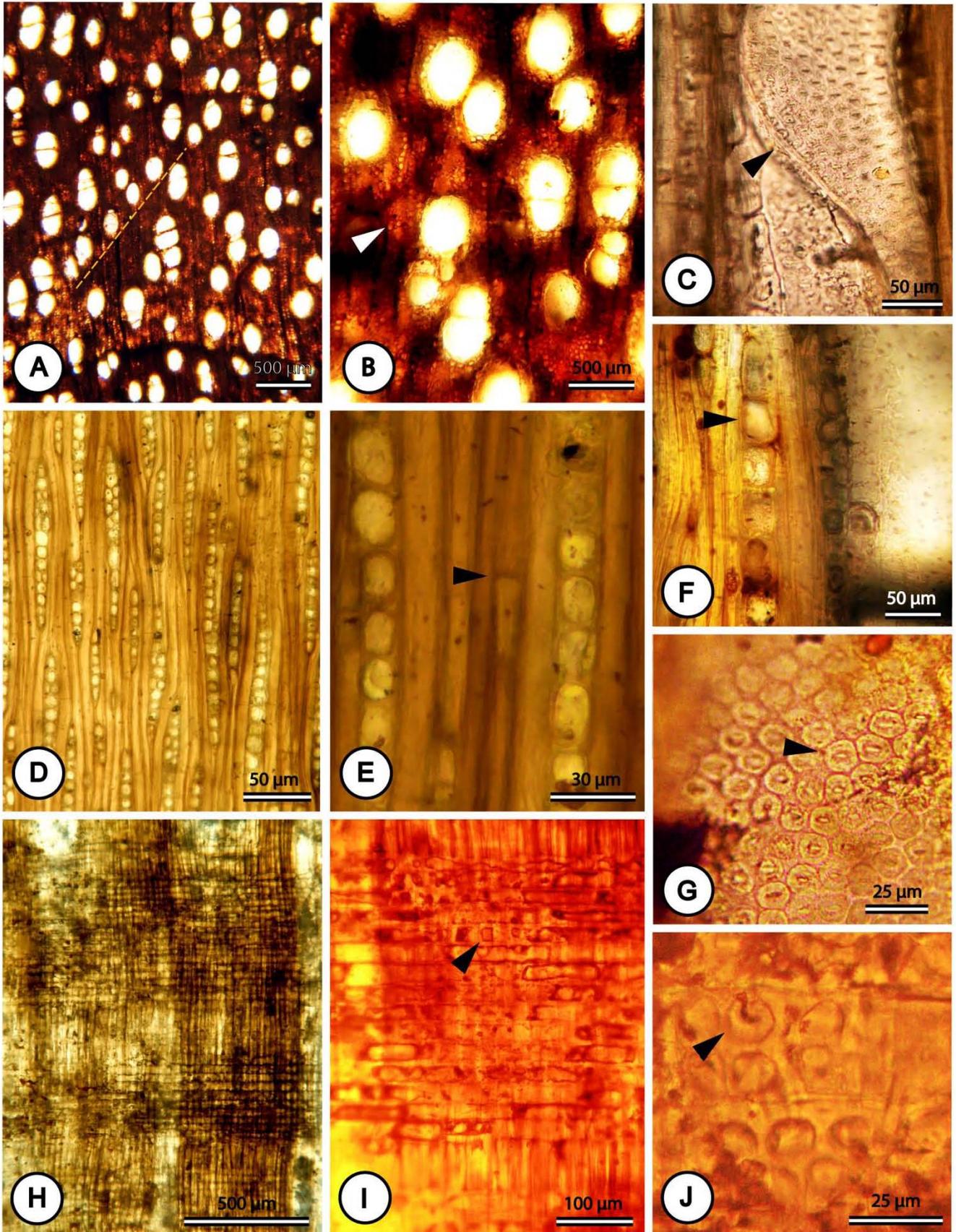
**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento débilmente distinguibles, delimitados por fibras reducidas en diámetro radialmente; porosidad difusa, con una tendencia a tener un arreglo oblicuo, diagonal o escalonado (Fig. 8A). Vasos solitarios en 51% y múltiples radiales con frecuencia de 49% (múltiples de 2 en 43%; múltiples de 3 en 4% y múltiples de 4 ó más células en 2%). Frecuencia de  $20 \pm 3.8$  (13-29) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso tienen una forma oval, con escasos de forma circular, con diámetro tangencial de  $121.9 \pm 18.9$  (87.5-162.5)  $\mu\text{m}$ , las paredes con

grosor de  $13.2 \pm 2.5$  (7.5-17.5)  $\mu\text{m}$  y una longitud de  $460 \pm 64.2$  (350-570)  $\mu\text{m}$ . Los elementos de vaso con tendencia a un arreglo estratificado. La placa de perforación es simple (Fig. 8C), las punteaduras intervasculares son alternas, areoladas, ovaladas y poligonales, con aberturas lenticulares (Fig. 8G), diámetro de  $11.8 \pm 1.6$  (10-16)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-radio son alternas u opuestas, redondeadas con areolas reducidas, las aberturas también varían, de lenticulares a redondeadas (Fig. 8J), con diámetro de  $10.9 \pm 1$  (9-13)  $\mu\text{m}$ . Tíldes de pared delgada muy escasas.

Fibras libriformes, septadas y no septadas. Longitud de  $918.3 \pm 59.6$  (650-1700)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas tienen de  $3.6 \pm 1.2$  (2-6) septos (Fig. 8E). Diámetro del lumen de  $13.5 \pm 2.3$  (10-17)  $\mu\text{m}$  y grosor de pared delgado-proporcional, de  $3 \pm 0.76$  (2-4)  $\mu\text{m}$ , en vista transversal, con bordes poligonales.

El parénquima axial es vasicéntrico, con 1-2 células de ancho y aliforme, en ocasiones confluyente y marginal (Fig. 8B), en algunas zonas el parénquima vasicéntrico está asociado a los elementos de vaso de manera unilateral. Cadenas de parénquima de 8-10 células de largo o más, uniseriadas. Hay cristales prismáticos incluidos en las series de parénquima (Fig. 8F).

Radios escasamente heterogéneos, tipo II, frecuencia de  $8.6 \pm 1.5$  (6-11) radios por mm. Radios principalmente uniseriados con algunos biseriados (Fig. 8D), miden de  $25 \pm 5.4$  (15-40)  $\mu\text{m}$  de ancho, tienen una altura de  $424.6 \pm 112.4$  (200-720)  $\mu\text{m}$ , compuestos por  $16 \pm 5$  (10-30) células. El cuerpo está conformado por células procumbentes y con 1-2 filas marginales de células cuadradas (fig. 8H). Hay cristales prismáticos incluidos en las células procumbentes de los radios (Fig. 8I).



**Figura 8.** *Sapindoxylon uniseriata*, sp. nov. Quintanar-Castillo, 2017. **Figs. A-B.** Sección transversal. **A.** Anillos de crecimiento distinguibles. Porosidad difusa. Vasos con disposición diagonal o escalonada (línea punteada). Barra 500  $\mu\text{m}$ . **B.** Parénquima paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente (flecha blanca). **Figs. C-G.** Sección tangencial. **C.** Placa de perforación simple (flecha). Se observan también las punteaduras intervasculares con arreglo alterno. **D.** Radios no estratificados, uniseriados; algunas células radiales con contenidos celulares. **E.** Fibras septadas (flecha). **F.** Serie de parénquima con cristales prismáticos incluidos (flecha). **G.** Detalle del arreglo alterno de las punteaduras intervasculares con areolas redondeadas y poligonales, aberturas de forma lenticular (flecha). **Figs. H-J.** Sección radial. **H.** Cuerpo de radio compuesto por células procumbentes y una a dos filas marginales. **I.** Cristales prismáticos incluidos en células radiales (flecha). **J.** Punteaduras vaso-radio con arreglo alterno u opuesto, y con areolas reducidas (flecha).

**Comparación con taxones actuales** La combinación de caracteres que distingue a la madera de Tlaxcala es similar a la que se puede encontrar en miembros de las familias Burseraceae y Sapindaceae (Tabla 12); aunque el ejemplar fósil también recuerda a *Terminalioxylon panotlensis* (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009) una madera fósil designada dentro de la familia Combretaceae.

La familia Burseraceae se caracteriza por tener anillos de crecimiento generalmente ausentes, si están presentes están delimitados por vasos o fibras aplanadas de diámetro pequeño, la porosidad es difusa, los vasos son solitarios y arreglados en múltiples radiales, o en racimos; se ha observado que la distribución de vasos tiene una tendencia a un patrón oblicuo radial en algunas especies; la placa de perforación es generalmente simple; las punteaduras intervasculares son grandes, alternas, poligonales o redondeadas; las punteaduras vaso-radio son similares en tamaño a las punteaduras intervasculares, son redondas, alargadas, simples o semi-areoladas; se pueden encontrar tílides de pared delgada y en ocasiones hay contenidos dentro de los vasos, como gomas, granos de almidón o cristales. La distribución del parénquima axial es variable, puede estar ausente, ser escaso, vasicéntrico, difuso, incluso en bandas discontinuas o terminales. Los radios son uniseriados en abundancia, los radios multiseriados tienen de 2-6 células de ancho, son heterogéneos, los extremos de los radios se componen de 1-3 filas marginales de células radiales cuadradas o erectas, pueden encontrarse cristales o drusas dentro de las células radiales. Las fibras son libriformes de pared delgada, septadas con punteaduras simples y pequeñas, pueden contener granos de almidón, cristales o materia oscura. En la mayoría de las especies se observan canales radiales, en radios multiseriados (Webber, 1941; Metcalfe y Chalk, 1950; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Daly *et al.*, 2011).

A pesar de la uniformidad que presenta la familia y su similitud con Anacardiaceae, Metcalfe y Chalk (1950) señalan que en la familia Burseraceae la presencia de radios uniseriados es de manera dominante o exclusiva y la ausencia de canales radiales se restringe a un número reducido de géneros (*Dacryoides*, *Protium* y *Tetragastris*). Sin embargo, existen otras características dentro de estos géneros que no son compatibles con el fósil de Tlaxcala, como el reducido tamaño de vasos, el grosor de

pared de las fibras y la distribución del parénquima axial en bandas (Metcalf y Chalk, 1950; León, 2012).

Por otro lado la familia Combretaceae se distingue por tener anillos de crecimiento distinguibles o no, porosidad difusa, a veces anular; los vasos son generalmente solitarios o arreglados en múltiples radiales, principalmente de tamaño medio, en ocasiones presentando dos tamaños distintos; la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son alternas, con areolas poligonales, de tamaño medio o más pequeñas, ornamentadas o con verrugas, las punteaduras vaso-radio son similares en forma y tamaño a las intervasculares, en ocasiones arregladas en filas horizontales, también ornamentadas; pueden encontrarse traqueidas vasculares; las tílides son abundantes en algunos géneros. El parénquima axial es abundante y su distribución es variable, puede ser disperso, aliforme, confluyente o formar bandas conspicuas; las células de parénquima pueden contener cristales y drusas. Los radios casi siempre son uniseriados, en ocasiones biseriados, o tener hasta 5 células de ancho en algunas especies, los radios son principalmente homogéneos, también heterogéneos o escasamente heterogéneos; hay cristales incluidos en células radiales. Además se reporta la presencia de estructuras únicas en la familia, vasos radiales, células radiales con perforaciones en las paredes tangenciales, que están conectadas con elementos de vaso angostos o traqueidas. Las fibras son libriformes, generalmente septadas, con punteaduras pequeñas, la pared celular es moderadamente gruesa; en algunas especies, se reportan cristales incluidos. También se pueden encontrar canales intercelulares de tipo traumático en algunos miembros de la familia (Metcalf y Chalk, 1950; Van Vliet, 1979; Van Vliet y Baas, 1984; Stace, 2007).

Caracteres como la abundancia de radios uniseriados, radios escasamente heterogéneos, fibras septadas, cristales incluidos en el parénquima axial y en las células radiales se encuentran también en el fósil de Tlaxcala, pero caracteres como traqueidas vasculares, vasos radiales, punteaduras ornamentadas o verrugosas, abundancia de tílides y fibras de pared gruesa, presentes en la familia Combretaceae y ausentes en el ejemplar fósil, dificultan su asignación a esta.

Finalmente la familia Sapindaceae está caracterizada por tener anillos de crecimiento que pueden estar marcados por bandas de fibras de diámetro pequeño o con diferente grosor en la pared de las fibras, también pueden estar delimitados por bandas de parénquima marginal; la porosidad es difusa o anular (solo en tres géneros); vasos solitarios en mayor proporción, también arreglados en múltiples radiales, en algunos múltiples radiales hay vasos con un diámetro muy reducido, junto a vasos con diámetro promedio; hay una tendencia a un patrón oblicuo suelto en algunas especies; la placa de perforación es exclusivamente simple; las punteaduras intervasculares son alternas, con areolas redondeadas a poligonales, y aperturas lenticulares o redondeadas, las punteaduras vaso-radio son similares a las punteaduras intervasculares en arreglo, forma y apertura, pero pueden ser más pequeñas y semi-areoladas; tílides generalmente ausentes. La distribución del parénquima axial puede variar, de estar casi ausente a constituir casi todo el tejido fundamental, puede ser escaso, vasicéntrico, aliforme, aliforme con alas anchas, confluyente o estar arreglado en bandas conspicuas. Los radios son generalmente uniseriados o multiseriados de 2-3 células de ancho; pueden ser homogéneos, heterogéneos o escasamente heterogéneos, con 1-4 filas marginales. Las fibras son dimórficas en algunos géneros, pueden estar septadas o no, su pared varía de delgada a muy gruesa, generalmente de grosor medio. Se pueden encontrar cristales incluidos en células de parénquima y radios de manera habitual, aunque también se reportan incluidos en fibras; las células con cristales pueden estar septadas o no (Record y Hess, 1943; Metcalfe y Chalk, 1950; Baizhong, *et al.*, 1995; Klaassen, 1999 y Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2011).

Muchas de las características mencionadas anteriormente coinciden con las descritas para el ejemplar fósil, como el arreglo de los vasos en múltiples radiales, los cuales pueden estar compuestos de vasos con diámetro promedio y vasos con diámetro reducido, radios escasamente heterogéneos, fibras septadas y cristales en células de radio y parénquima. Aunque Sapindaceae en general no presenta estructuras estratificadas, Carlquist (1988) menciona que algunos géneros de la familia tienen elementos de vaso y células de parénquima con un arreglo estratificado aunque no sea conspicuo. En el ejemplar fósil de Tlaxcala se observa que algunas fibras dispersas tienen un borde angular, en vista transversal, esto puede ser un indicador de presencia

de cristales, aunque en vista tangencial no se aprecie ningún cristal en fibras. Respecto al dimorfismo en fibras, los anillos de crecimiento en la madera de Tlaxcala están delimitados por fibras con grosor de pared ligeramente mayor al resto de fibras, similar al grosor de las células de parénquima que conforman el tejido fundamental, dicha diferencia puede interpretarse como dimorfismo. Además, saber si el ejemplar fósil tiene parénquima marginal o no, es complicado, principalmente porque no siempre es continuo y en muchos casos las bandas de parénquima tienen una apariencia similar a las fibras en vista transversal, debido al grosor de pared de ambas.

Dentro de la familia Sapindaceae cinco géneros parecen ser muy similares al ejemplar fósil, *Erythrophysa*, *Filicium*, *Ganophyllum*, *Thouinidium* y *Toulicia* (Tabla 13). Todas coinciden en la presencia de anillos de crecimiento, generalmente delimitados por fibras de diámetro reducido radialmente, radios uniseriados que pueden ser exclusivos o no, cristales incluidos en células de parénquima y ausentes en las fibras, además de un patrón celular uniforme en la composición de los radios. Considerando las diferencias entre los cinco géneros y el ejemplar fósil, tres géneros recuerdan con mayor similitud a la madera fósil, *Erythrophysa*, *Ganophyllum* y *Toulicia*.

*Erythrophysa* destaca por tener anillos de crecimiento distinguibles o ligeramente marcados por fibras de menor diámetro y pared gruesa, respecto al resto de las fibras, o delimitados por bandas de parénquima marginal; porosidad difusa, vasos principalmente arreglados en múltiples radiales de 2-4, punteaduras intervasculares alternas, redondeadas, de tamaño mediano con aperturas lenticulares a redondeadas; fibras libriformes generalmente septadas, de pared delgada a media; parénquima axial, difuso, en ocasiones reemplazando al tejido fundamental, también vasicéntrico o en bandas marginales; radios uniseriados y biseriados, generalmente compuestos por células procumbentes y una fila marginal, a veces incompleta, de células cuadradas y erectas; cristales prismáticos incluidos en las células cuadradas y erectas de los radios y en el parénquima (Klaassen, 1999). Por su parte *Ganophyllum* también tiene anillos de crecimiento distinguibles delimitados por fibras de menor diámetro y pared gruesa, porosidad difusa, vasos generalmente solitarios; punteaduras intervasculares alternas, redondeadas, de tamaño medio, con aperturas lenticulares. Fibras libriformes de pared

media a gruesa, septadas; parénquima axial vasicéntrico, aliforme, confluyente o bandeado. Radios uniseriados y biseriados, compuestos de células procumbentes, con una fila marginal discontinua de células cuadradas, cristales prismáticos incluidos en células de parénquima (Klaassen, 1999). Por otro lado *Toulicia* se distingue por tener anillos de crecimiento distinguibles, marcados por fibras de menor diámetro y pared gruesa, o por bandas de parénquima marginal, porosidad difusa, vasos generalmente solitarios; punteaduras intervasculares alternas, redondeadas, de tamaño diminuto a medianas, en ocasiones poligonales, con aperturas lenticulares, algunas veces coalescentes. Fibras libriformes de pared media a gruesa, generalmente septadas; parénquima axial difuso, en agregados, vasicéntrico, ligeramente aliforme y bandeado. Radios generalmente uniseriados, compuestos de células procumbentes con una fila marginal discontinua de células cuadradas, prismáticos y cuerpos de sílice dentro de las células de parénquima axial (Klaassen, 1999; León, 2010).

Las tres tienen punteaduras intervasculares con un diámetro menor al fósil, el parénquima axial puede estar bandeado o ser marginal, las series de parénquima son más cortas, hay radios uniseriados y biseriados en proporciones similares y en los géneros, *Ganophyllum* y *Toulicia*, la pared de las fibras es de mayor grosor y no hay cristales incluidos en las células radiales. *Erythrophysa* comparte una serie de características cualitativas y cuantitativas que la asemejan en mayor proporción al ejemplar fósil, como, el diámetro tangencial y longitud de los vasos, el grosor de la pared de las fibras y la presencia de cristales prismáticos dentro de las células radiales y del parénquima.

Sin embargo, la combinación de caracteres que tiene el ejemplar fósil no coincide y no es diagnóstico para las especies cuya descripción anatómica está disponible y se encuentran incluidas dentro de estos tres géneros.

**Comparación con taxones fósiles.** Maderas fósiles asignadas a la familia son numerosas y en su mayoría están adscritas a *Sapindoxylon* Krause 1922; un morfogénero donde se incluyen maderas fósiles con una combinación de caracteres encontrados en la familia Sapindaceae (Poole y Wilkinson, 1992). Las características de este ejemplar están basadas en una madera fósil registrada para el Mioceno de

Sumatra. *Sapindoxylon* Krause cuenta con un amplio registro fósil que comienza en el Cretácico de Egipto (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2011). En particular cuatro maderas designadas a este grupo comparten algunas similitudes con el ejemplar fósil de Tlaxcala (Tabla 14).

*Sapindoxylon klaassenii* descrita por Wheeler y Manchester (2002), es una madera registrada para el Eoceno de Oregón, se caracteriza por tener anillos de crecimiento marcados por fibras de menor diámetro aplanadas, la porosidad es difusa, hay vasos solitarios y arreglados en múltiples radiales, la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son alternas y pequeñas, las punteaduras vaso-radio son similares en tamaño y forma a las intervasculares; el parénquima axial es escaso, vasicéntrico unilateral o ausente; las fibras son septadas o no, con pared delgada a gruesa; los radios son exclusivamente uniseriados, heterogéneos con 1-3 filas marginales de células cuadradas y no se observan cristales incluidos en ninguna estructura (Wheeler y Manchester, 2002).

*Sapindoxylon guioaoides* y *S. koelreuteroides* son dos maderas descritas por Poole y Wilkinson (1992), registradas para el Eoceno de Inglaterra. La primera se caracteriza por no tener anillos de crecimiento, la porosidad es difusa, los vasos son solitarios o arreglados en múltiples radiales; la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son alternas y pequeñas, las punteaduras vaso-radio son alternas y diminutas; las fibras tienen paredes gruesas; el parénquima axial es aliforme y confluyente; los radios son heterogéneos, en su mayoría uniseriados y ocasionalmente biseriados (Poole y Wilkinson, 1992). Por otro lado, *S. koelreuteroides* tampoco tiene anillos de crecimiento, la porosidad es difusa, los vasos son solitarios o en múltiples radiales; la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son alternas y en ocasiones escalariformes; las fibras son septadas con pared gruesa; los radios son heterogéneos principalmente uniseriados y ocasionalmente biseriados (Poole y Wilkinson, 1992).

Finalmente, *Sapindoxylon burmense* descrito por Licht y colaboradores (2014), está registrado para el Eoceno de Myanmar. Se caracteriza por tener anillos de crecimiento delimitados por fibras pequeñas de pared gruesa, la porosidad es difusa, los

vasos son solitarios y arreglados en múltiples radiales cortos; la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son alternas, medianas y poligonales; las fibras son libriformes, de pared delgada, en ocasiones septadas; los radios principalmente uniseriados, en ocasiones biseriados y heterogéneos; el parénquima axial es difuso, vasicéntrico, en ocasiones aliforme y confluyente; hay cristales abundantes en células de parénquima y radios (Litch *et al.*, 2014).

Aunque la madera de Tlaxcala si coincide con las características que distinguen a *Sapindoxylon* Krause, hay características que definen a cada uno de los ejemplares descritos, que no coinciden con el ejemplar fósil. La madera de Tlaxcala tiene una mayor proporción de vasos por mm<sup>2</sup>, las punteaduras intervasculares son de mayor tamaño, las fibras son definitivamente septadas y hay cristales dentro de las células de parénquima y de los radios.

Es común que algunos ejemplares fósiles identificados como miembros de Sapindaceae o *Sapindoxylon* sean comparados también con miembros de la familia Combretaceae, en particular con *Terminalioxylon* Shönfeld, un taxón que recuerda mucho al género actual *Terminalia*.

*Terminalioxylon panotlensis* (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009) una madera fósil del Mioceno de Tlaxcala, registrada en la misma localidad que el nuevo material descrito (Tabla 15), se caracteriza por tener anillos de crecimiento delimitados por parénquima marginal, porosidad difusa, vasos solitario y en múltiples radiales, placa de perforación simple, hay tílides abundantes gomos y contenidos oscuros; las punteaduras intervasculares son alternas, grandes y de borde poligonal, las punteaduras vaso-radio son similares en forma y tamaño a las intervasculares; las fibras son septadas, con pared delgada; los radios son uniseriados y homogéneos, el parénquima axial es difuso, vasicéntrico, aliforme de ala corta y marginal (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009).

A simple vista, el nuevo material descrito y *T. panotlensis* (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009) son muy similares, pero como la Tabla 15 muestra, *T. panotlensis* carece de cristales en las células de parénquima y los radios; los radios son exclusivamente uniseriados y homogéneos, las tílides son abundantes, hay contenidos oscuros en los

elementos de vaso y hay una menor frecuencia de vasos por mm<sup>2</sup> y de vasos solitarios en particular.

Es difícil identificar al nuevo ejemplar dentro de un género actual, pues, aunque su afinidad con Sapindaceae está bien soportada y guarda una gran similitud con *Erythrophysa*, hay diferencias que impiden incluirla dentro del género. Debido a estas diferencias, el nuevo ejemplar descrito se identifica como un miembro de *Sapindoxylon* Krause, y es designado como *Sapindoxylon uniseriata* hasta que estudios posteriores incorporen más información, que permita afinar la posición taxonómica de este ejemplar.

Tabla 12. Comparación del ejemplar fósil de Tlaxcala *Sapindoxylon uniseriata* con Burseraceae, Combretaceae y Sapindaceae. Basado en caracteres descritos por Webber, 1941; Record y Hess, 1943; Metcalfe y Chalk, 1950; Van Vliet, 1979; Van Vliet y Baas, 1984; Carlquist, 1988; Baizhong, *et al.*, 1995; Klaassen, 1999; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Stace, 2007; Acevedo-Rodriguez *et al.*, 2011 y Daly *et al.*, 2011.

	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	Burseraceae	Combretaceae	Sapindaceae
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+/-	+/-	+
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa o anular	Difusa o anular
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple	Simple
<b>Punteaduras intervasculares</b>	Alternas con borde poligonal o redondo	Alternas con borde poligonal o redondo	Alternas con borde poligonal	Alternas con borde poligonal o redondo
<b>Punteaduras vaso-radio</b>	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, alargadas, semiareoladas o simples	Redondas, poligonales, semiareoladas o simples	Redondas, poligonales, semiareoladas o simples
<b>Punteaduras ornadas o verrugosas</b>	-	-	+	-
<b>Tíldes</b>	+/-	+	+	-
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+	+
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, difuso, agregados, vasicéntrico unilateral, aliforme, confluyente	Ausente, escaso, difuso, vasicéntrico, bandeado	Escaso, aliforme, difuso, confluyente, bandeado	Escaso, vasicéntrico, aliforme, confluyente, bandea
<b>Tipo de radios</b>	Débilmente heterogéneos	Heterogéneos	Homogéneos, heterogéneos o débilmente heterogéneos	Homogéneos, heterogéneos o débilmente heterogéneos
<b>Radio uniseriados</b>	+	+	+	+
<b>Radio multiseriados (Número de series)</b>	2	2-6	2-5	2-3
<b>Número de radios por mm</b>	6-11	4-6	8-12	5-25
<b>Canales radiales</b>	-	+	-	+/-
<b>Cristales en parénquima</b>	+	+/-	+	+
<b>Cristales en radios</b>	+	+	+	+
<b>Cristales en fibras</b>	-	+/-	+/-	+
<b>Elementos estratificados</b>	+/-	-	-	+/-

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no

Tabla 13. Comparación del ejemplar fósil de Tlaxcala *Sapindoxylon uniseriata* con *Erythrophysa*, *Filicium*, *Ganophyllum*, *Thouinidium* y *Toulicia*. Basado en caracteres descritos por Baizhong, et al., 1995; Klaassen, 1999, León 2010 e Inside Wood, 2016.

	<i>S. uniseriata</i>	<i>Erythrophysa</i>	<i>Filicium</i>	<i>Ganophyllum</i>	<i>Thouinidium</i>	<i>Toulicia</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+	+	+	+/-	+
<b>Elementos que delimitan anillos de crecimiento*</b>	Fibras de menor diámetro y pared gruesa	Fibras de menor diámetro y pared gruesa o parénquima marginal	Fibras de menor diámetro y pared gruesa o parénquima marginal continuo o discontinuo	Fibras de menor diámetro y pared gruesa	Fibras de menor diámetro y pared gruesa o bandas de parénquima marginal	Fibras de menor diámetro y pared gruesa o bandas de parénquima marginal
<b>Vasos solitarios (%)</b>	51	25-30	20-40	20-60	20	20-50
<b>Múltiples radiales</b>	2-4 (+)	2 (-4)	2-3	2-3	2-3	2-3 (5)
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Borde de punteaduras intervasculares</b>	Poligonales y redondas	Redondeadas	Redondeadas	Redondeadas	Redondeadas	Redondas y poligonales
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	11-16	7 (6-8)	4-5	6-7	4-5	5-6
<b>Punteaduras vaso-radio</b>	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, semiareoladas o simples	Redondas, semiareoladas o areoladas
<b>Fibras septadas</b>	+	+/-	+	+	+/-	+
<b>Grosor de pared de fibras</b>	Proporcional	Delgado a proporcional	Proporcional a grueso	Proporcional a grueso	Proporcional a grueso	Proporcional a grueso

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, \*si están presentes

Tabla 13 (continuación).

	<i>S. uniseriata</i>	<i>Erythrophysa</i>	<i>Filicium</i>	<i>Ganophyllum</i>	<i>Thounidium</i>	<i>Toulicia</i>
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, difuso en agregados, vasicéntrico unilateral, aliforme, confluyente	Escaso, difuso, vasicéntrico, o reemplazando el tejido fundamental	Vasicéntrico, aliforme, confluyente, bandeado, raramente difuso	Escaso, vasicéntrico o en bandas marginales discontinuas	Difuso en agregados, vasicéntrico, aliforme	Difuso, en agregados, vasicéntrico, débilmente aliforme, bandeado
<b>Número de células en filas de parénquima</b>	8-10 (+)	3-6	2-4	2-8	3-8	4-7
<b>Predominancia de radios uniseriados</b>	+	+	-	+	-	+
<b>Predominancia de radios biseriados</b>	-	+/-	+	+	+°	+/-
<b>Número de radios por mm</b>	6-11	12-15	7-9	7-9	8-10	8-13
<b>Composición de radios</b>	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas o erectas	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas	Células procumbentes	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas
<b>Cristales en parénquima</b>	+	+	+	+	+	+
<b>Cristales en radios</b>	+	+	-	-	-	-
<b>Cristales en fibras</b>	-	-	-	-	-	-

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, \*si están presentes °Más de dos células de ancho

Tabla 14. Comparación del ejemplar fósil de Tlaxcala *Sapindoxylon uniseriata* con ejemplares de *Sapindoxylon*. Basado en caracteres descritos por Poole y Wilkinson, 1992; Wheeler y Manchester, 2002; Litch, *et al.*, 2014; e Inside Wood, 2016.

	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	<i>Sapindoxylon klaassenii</i>	<i>Sapindoxylon burmense</i>	<i>Sapindoxylon guioaoides</i>	<i>Sapindoxylon koelreuteroides</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+	+	-	-
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa o semi-anular
<b>Número de vasos por mm<sup>2</sup></b>	13-29	8-34	3-6	<40	<43
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas, ocasionalmente escalariformes
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	10-16	3-4	5-7	11	(-)4-10(+)
<b>Forma y tamaño de punteaduras vaso-radio</b>	Simplees o semi-areoladas, similares a punteaduras intervasculares	Areoladas y similares a punteaduras intervasculares	Simplees o semi-areoladas, similares a punteaduras intervasculares	Areoladas y similares a punteaduras intervasculares	Simplees o semi-areoladas, similares a punteaduras intervasculares
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+/-	+/-	+/-
<b>Grosor de pared de las fibras</b>	Delgado	Delgado a proporcional	Delgado	Grueso	Grueso
<b>Distribución de parénquima axial</b>	Difuso, vasicéntrico unilateral, aliforme, confluyente	Raro o ausente, vasicéntrico unilateral	Difuso, vasicéntrico, aliforme o confluyente	Vasicéntrico, aliforme o confluyente	----

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, ---- No hay información

Tabla 14 (continuación).

	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	<i>Sapindoxylon klaassenii</i>	<i>Sapindoxylon burmense</i>	<i>Sapindoxylon guioaoides</i>	<i>Sapindoxylon koelreuteroides</i>
<b>Tipo de radios</b>	Heterogéneos	Heterogéneos	Heterogéneos	Heterogéneos	Heterogéneos
<b>Radios uniseriados</b>	+	+	+	+	+
<b>Radios biseriados</b>	+	-	+	+	+
<b>Numero de radios por mm</b>	6-11	10-13	10-12	4-12 (+)	4-12 (+)
<b>Composición del cuerpo de los radios</b>	Cuerpo de células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas	Cuerpo de células procumbentes y/o cuadradas, filas marginales de células cuadradas	Cuerpo de células procumbentes y filas marginales de células cuadradas o erectas	Cuerpo de células procumbentes y filas marginales de células cuadradas o erectas	Cuerpo de células procumbentes y filas marginales de células cuadradas o erectas
<b>Número de filas marginales en el cuerpo del radio</b>	1	1-3	1-3	1-4 (+)	1-4 (+)
<b>Cristales en parénquima</b>	+	-	+	----	----
<b>Cristales en radios</b>	+	-	+	+/-	+/-

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, ---- No hay información

Tabla 15. Comparación del ejemplar fósil de Tlaxcala *Sapindoxylon uniseriata* con *Terminalioxylon panotlensis*. Basado en caracteres descritos por Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz (2009).

	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	<i>Terminalioxylon panotlensis</i>
<b>Anillos de crecimiento distinguibles</b>	+/-	+
<b>Límite de anillos</b>	Fibras de menor diámetro y pared más gruesa	Parénquima marginal
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa
<b>Arreglo de vasos</b>	Tendencia a un patrón diagonal	Ninguno
<b>Vasos solitarios (%)</b>	51	90
<b>Múltiples radiales</b>	2-4 (+)	2-3
<b>Vasos por mm<sup>2</sup></b>	13-29	9-14
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple
<b>Estratificación en elementos de vaso</b>	***	----
<b>Contenidos oscuros en vasos</b>	-	+
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alternó	Alternó
<b>Borde de punteaduras intervasculares</b>	Redondeadas, ovaladas y poligonales	Poligonales
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	10-16	7.5-10
<b>Arreglo de punteaduras vaso-radio</b>	Alternas y opuestas	Opuestas

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, ---- No hay información. \*\*\*hay una tendencia a la estratificación en algunos elementos.

Tabla 15 (continuación).

	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	<i>Terminalioxylon panotlensis</i>
<b>Borde de punteaduras vaso-radio</b>	Redondeadas y ovals	Poligonales y redondeadas
<b>Diámetro de punteaduras vaso-radio (µm)</b>	9-13	9-10
<b>Tíldes</b>	Escasa	Abundante
<b>Fibras septadas</b>	+	+
<b>Grosor de pared en fibra (µm)</b>	2-4	2.5
<b>Parénquima axial</b>	Difuso, vasicéntrico unilateral, aliforme, confluyente*	Vasicéntrico, aliforme de ala corta, difuso y marginal
<b>Número de células en cadenas de parénquima</b>	8-10 (+)	----
<b>Cristales en parénquima</b>	+	----
<b>Radios uniseriados</b>	+	+
<b>Radios biseriados</b>	Escasos	No descritos
<b>Tipos de radios</b>	Débilmente heterogéneos	Homogéneos
<b>Cuerpo de radios</b>	Células procumbentes y una fila marginal incompleta de células cuadradas o erectas	Compuestos por células procumbentes
<b>Altura de radios (# de células)</b>	10-30	7-12
<b>Cristales en radios</b>	+	----

+ Presencia, - Ausencia, +/- Puede estar presente o no, ---- No hay información.

**Familia:** Anacardiaceae R.Br.

**Subfamilia:** Spondioideae

**Género:** *Spondioxylon* Quintanar-Castillo, 2018

**Especie:** *Spondioxylon tlaxcalensis* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 9)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Panotla, Tlaxcala

**Holotipo:** Tlax12

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

**Muestras fotografiadas:** Tlax12

**Nombre genérico:** Reconoce la similitud anatómica del ejemplar fósil con la madera del género *Spondias* L.

**Epíteto específico:** Hace referencia al registro del ejemplar para el estado de Tlaxcala.

**Diagnosis genérica:** Anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio alternas; fibras septadas y no septadas; parénquima axial escaso, difuso y vasicéntrico; radios heterogéneos tipo II, uniseriados y multiseriados, cristales prismáticos en radios; canales radiales presentes.

**Diagnosis específica:** Anillos de crecimiento distinguibles, punteaduras intervasculares alternas redondeadas, aberturas lenticulares o redondeadas, punteaduras vaso-radio alternas, simples o de borde reducido, tílides de pared delgada; fibras septadas; parénquima axial escaso, difuso y vasicéntrico unilateral; radios con 1-6 células de ancho, cristales prismáticos en las filas marginales de los radios; hay canales radiales.

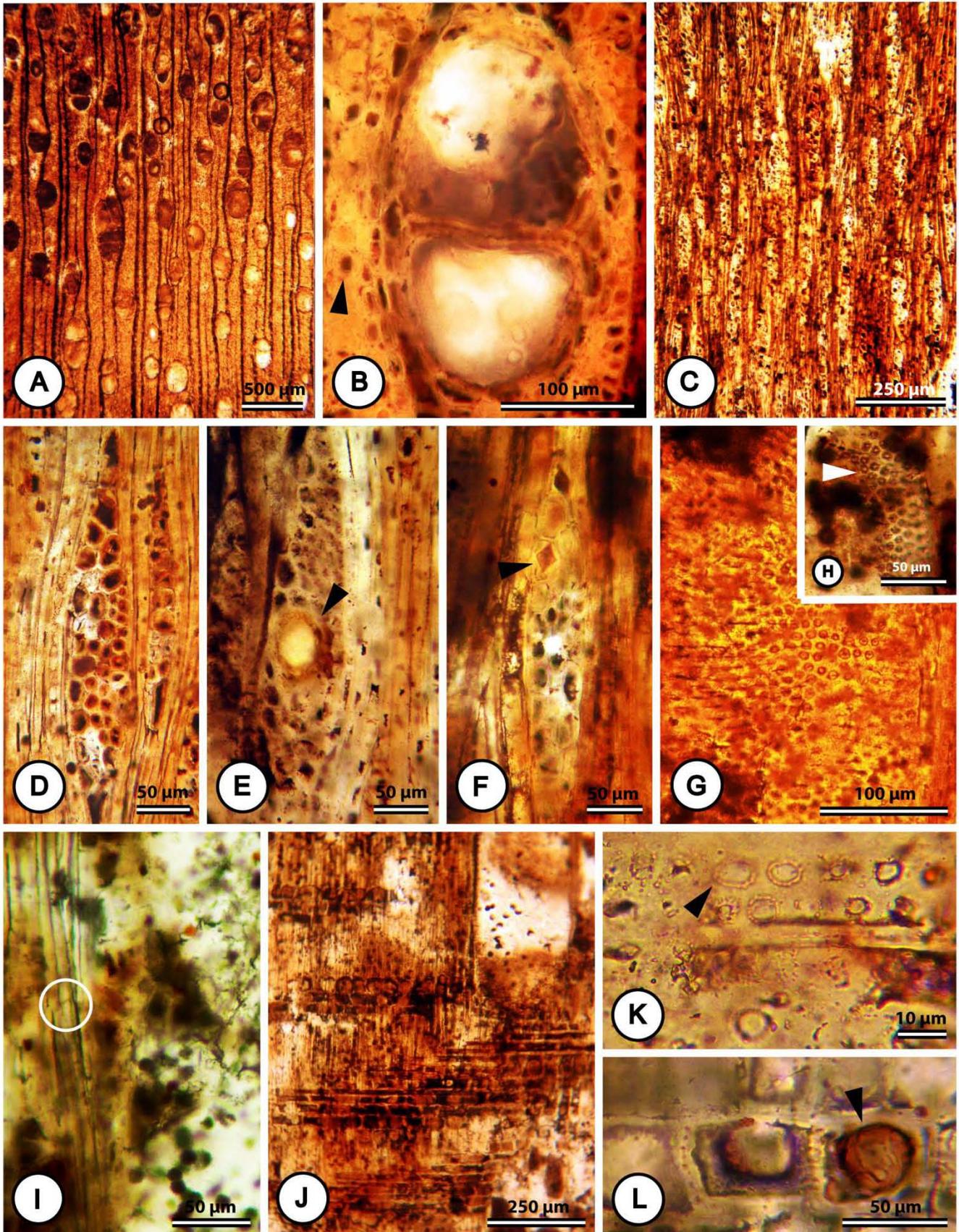
**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por fibras reducidas en diámetro radialmente, porosidad difusa, sin patrón de distribución evidente

(Fig. 9A). Vasos solitarios en 53% y múltiples radiales con frecuencia de 47% (44% múltiples de 2 y 3% múltiples de 3), se observan racimos de manera escasa. Frecuencia de  $12.4 \pm 2.2$  (8-17) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso tienen forma oval y circular, diámetro tangencial de  $152.4 \pm 12.3$  (130-172.5)  $\mu\text{m}$ , paredes con grosor de  $9.9 \pm 1.81$  (7.5-15)  $\mu\text{m}$  y longitud de  $582 \pm 86.1$  (430-750)  $\mu\text{m}$ . La placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares son alternas con areolas redondeadas y poligonales (Fig. 9G y 9H), las aberturas son lenticulares o redondeadas; diámetro de  $6.3 \pm 0.7$  (5-8)  $\mu\text{m}$ . Las punteaduras vaso-radio son alternas, aunque se pueden encontrar de manera escasa con un arreglo opuesto, redondeadas, simples o con areolas reducidas (Fig. 9K), diámetro de  $5.5 \pm 0.8$  (4-7)  $\mu\text{m}$ . Tíldes de pared delgada de manera frecuente.

Fibras libriformes, septadas y no septadas, con longitud de  $555.1 \pm 86$  (400-850)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas tienen  $4 \pm 1$  (2-6) septos (Fig. 9I). Diámetro del lumen de  $8.6 \pm 1.2$  (6-11)  $\mu\text{m}$  y grosor de pared medio, de  $3.7 \pm 0.5$  (3-5)  $\mu\text{m}$ .

El parénquima axial es escaso, difuso y vasicéntrico (Fig. 9B), en algunas zonas el parénquima vasicéntrico se encuentra de manera unilateral o rodeando completamente a los vasos.

Radios heterogéneos tipo II; con frecuencia de  $5.5 \pm 0.9$  (4-7 radios) por mm (Fig. 9C). Radios multiseriados con  $48.6 \pm 10.8$  (30-80)  $\mu\text{m}$  de ancho, compuestos por 1-6 células (Fig. 9D), altura de  $353.3 \pm 78.8$  (215-560)  $\mu\text{m}$ , compuestos por  $16 \pm 4.2$  (10-29) células; radios uniseriados escasos. Cuerpo del radio compuesto por células procumbentes y hasta 7 líneas marginales conformadas por células cuadradas y erectas (Fig. 9J). Hay cristales incluidos o indicios de que los contenían en filas marginales (Fig. 9F), también se observan contenidos oscuros (Fig. 9L). Canales radiales (Fig. 9E) con un diámetro de  $41.9 \pm 6.5$  (35-55)  $\mu\text{m}$ .



**Figura 9.** *Spondioxylon tlaxcalensis* sp. nov. Quintanar Castillo, 2018. **Figs. A-B.** Sección transversal. **A.** Porosidad difusa, vasos generalmente solitarios. **B.** Parénquima vasicéntrico unilateral (flecha). **Figs. C-I.** Sección tangencial. **C.** Radios no estratificados, radios generalmente multiseriados. **D.** Detalle de uno de los radios multiseriados con cuatro células de ancho. **E.** Canal radial (flecha). **F.** Cristales prismáticos contenidos en células radiales (flecha). **G.** Punteaduras intervasculares con arreglo alterno. **H.** Detalle de las punteaduras intervasculares con areolas redondeadas u ovaladas (flecha blanca). **Figs. I-N.** Sección radial. **I.** Fibra septada (circulo blanco) **J.** Cuerpo de radio, compuesto por células procumbentes y con una o varias filas marginales. **K.** Punteaduras vaso-radio con arreglo alterno y opuesto (flecha). **L.** Contenidos celulares oscuros en las células radiales (flecha), en particular en las células de las filas marginales.

**Comparación con taxones actuales.** La combinación de los caracteres antes mencionados sugiere una afinidad con algunos géneros actuales de las familias Burseraceae y Anacardiaceae. Caracteres distintivos del fósil, como el parénquima axial ausente o pobremente desarrollado, fibras septadas, radios heterogéneos y canales radiales se encuentran en ambas familias (Tabla 16). Además de estos caracteres se puede agregar la distribución, el borde y la apertura de las punteaduras y el ancho de los radios como características que comparten ambas familias y que hacen que su madera sea muy similar y prácticamente uniforme (Herendeen, 1991),

Por un lado, la familia Anacardiaceae tiene anillos de crecimiento no siempre distinguibles. Si están presentes, están delimitados por fibras de diámetro pequeño, la porosidad es difusa o anular; los vasos son solitarios o arreglados en múltiples radiales; hay engrosamientos espirales en algunos géneros; la placa de perforación es simple, en ocasiones escalariforme; las punteaduras intervasculares son alternas, redondeadas y grandes; las punteaduras vaso-radio son ovaladas o alargadas horizontal y verticalmente, hay tílides presentes, y traqueidas vasculares en algunos géneros. El parénquima puede ser escaso, vasicéntrico, aliforme o difuso, en algunos géneros está arreglado en bandas terminales. Los radios son uniseriados y multiseriados con 1-10 células de ancho, generalmente de 2-3 células, son heterogéneos y pueden sobrepasar el milímetro de altura. Generalmente los extremos de los radios tienen de 1-3 filas marginales de células radiales. Las fibras son septadas en la mitad de los géneros, con pequeñas punteaduras simples. Canales radiales en radios multiseriados, presentes en aproximadamente la mitad de los géneros (Record, 1939b; Metcalfe y Chalk, 1950; Terrazas, 1994; Terrazas, 1999; Martínez-Millán, 2000; Perl *et al.*, 2011 y Schweingruber *et al.*, 2011).

A su vez, la familia Burseraceae se caracteriza por tener anillos de crecimiento generalmente ausentes, cuando presentes están delimitados por vasos o fibras de menor diámetro, la porosidad es difusa, los vasos son solitarios y arreglados en múltiples radiales, o en racimos; la placa de perforación es simple (escalariforme solo en *Beiselia*); las punteaduras intervasculares son grandes, alternas, poligonales o redondeadas; las punteaduras vaso-radio son grandes, alargadas, simples o semi-bordeadas

(escalariformes solo en *Beiselia*); hay tílides de pared delgada y en ocasiones pueden encontrarse granos de almidón, cristales o gomas dentro de los vasos. El parénquima puede estar ausente, ser escaso, vasicéntrico o difuso, en algunos géneros se ha reportado una distribución en bandas discontinuas o terminales. Los radios son principalmente uniseriados; los radios multiseriados tienen de 2-6 células de ancho, son heterogéneos, los extremos de los radios se componen de 1-3 filas marginales de células radiales cuadradas o erectas, frecuentemente conteniendo cristales prismáticos o drusas. Las fibras son libriformes de pared delgada, septadas con punteaduras simples y pequeñas, pueden contener granos de almidón, cristales prismáticos, drusas o contenidos oscuros. Se observan canales radiales en la mayoría de las especies (Webber, 1941; Metcalfe y Chalk, 1950; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006 Perl *et al.*, 2011 y León, 2012).

La uniformidad en los caracteres no es particular para la distinción de ambas familias. Entre los géneros de la familia Burseraceae la identificación a través de su anatomía se ve obstaculizada por su homogeneidad, pues los caracteres suelen traslaparse. A diferencia del ejemplar fósil, en la familia Burseraceae, destacan características como la alta frecuencia de los radios uniseriados, la menor ocurrencia de fibras septadas y la escasez o el poco desarrollo del parénquima axial (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006).

Comparando el ejemplar fósil con los miembros de la familia Anacardiaceae, este mostro una mayor similitud con seis géneros cuya anatomía de madera ha sido descrita, dichos géneros son *Cyrtocarpa*, *Harpephyllum*, *Lannea*, *Pentaspadon*, *Spondias* y *Tapirira* (Tabla 17).

*Cyrtocarpa velutinifolia* (R.S. Cowan) J.D.Mitch. & Daly es una de las especies más similares al ejemplar fósil (Tabla 18), se caracteriza por tener anillos de crecimiento debilmente definidos porosidad difusa, vasos solitarios y arreglados en múltiples radiales, las placas de perforación son simples; las punteaduras intervasculares son alternas, redondeadas y ovaladas; las punteaduras vaso-radio son simples, redondeadas o alargadas; hay tílides presentes. Las fibras son septadas, con paredes delgadas a medianas. El parénquima axial es escaso y vasicéntrico. Los radios tienen de 3-5 células

de ancho, y 1-4 filas marginales, son heterocelulares, se pueden encontrar cristales prismáticos dentro de las células cuadradas o erectas de los radios. Canales radiales presentes (León, 2003).

Además de *C. velutinifolia*, algunas especies del género *Spondias* también mostraron una alta afinidad con el ejemplar fósil de Tlaxcala. La anatomía del género *Spondias* está determinada por la porosidad difusa o semi-anular de la madera, vasos habitualmente solitarios o dispuestos en múltiples radiales, vasos redondos a ligeramente ovalados. El parénquima axial es vasicéntrico, algunas veces aliforme. Los radios son heterogéneos, con cristales romboidales incluidos dentro de las células. Las fibras son libriformes y septadas. Canales radiales presentes (Mitchell y Daly, 2015). Dentro del género, seis especies (Tabla 18) recuerdan mucho las características del ejemplar fósil, *Spondias dulcis* Parkinson, *Spondias lakonensis* Pierre, *Spondias lutea* L., *Spondias mombin* L., *Spondias pinnata* (L. f.) Kurz y *Spondias purpurea* L.; sin embargo, las diferencias anatómicas entre las especies del género son apenas perceptibles, generalmente los caracteres cuantitativos y cualitativos, se superponen tanto (Mitchell y Daly, 2015), que, a nivel anatómico, resulta problemático distinguir una especie en particular.

**Comparación con taxones fósiles.** El registro fósil de la familia Anacardiaceae es vasto, debido a su larga historia evolutiva y amplia distribución; los primeros registros aparecen a finales de Cretácico e inicios del Paleoceno (65-55 ma), mostrando una mayor incidencia en Estados Unidos y sur de Panamá (Perl, 2004; Franco, 2009; Perl *et al.*, 2011). Existen numerosas descripciones de ejemplares asignados a la familia, los primeros en ser descritos fueron *Rhodium* Unger (1850) cuyos ejemplares son muy similares a taxones actuales del género *Rhus* y *Anacardioxylon* Felix (1984), ejemplares con una alta similitud a miembros actuales del género *Spondias*; aunque muchos de los taxones asignados a este morfogénero agrupan casi todas las características de la mayoría de los géneros de la familia (Feng *et al.*, 2012). Es importante resaltar que ninguno de los dos morfogéneros mencionados presentaban canales radiales, característica de valor taxonómico en para la familia (Brett, 1966).

En México, diferentes fósiles designados como Anacardiaceae se han encontrado en diferentes localidades, desde Baja California Sur, en la Formación, El Cien (Oligoceno-Tardío-Mioceno Temprano); Puebla en la Formación Pie de Vaca (Oligoceno), Veracruz, en la Formación Paraje Solo (Plioceno-Pleistoceno), hasta Chiapas en la Formación Simojovel (Mioceno). Cabe resaltar que es en el estado de Coahuila, donde se tiene el registro más antiguo de un fósil de la familia, no solo en el territorio mexicano, también a nivel mundial (Martínez-Millán, 2000). Maderas pertenecientes a miembros de la familia Anacardiaceae solo se han encontrado en Baja California Sur, en la Formación El Cien. Martínez- Cabrera y colaboradores (2004) describen una madera muy similar al género actual *Tapirira*. Dicha madera conocida como *Tapirira peninsularis* guarda parecido con las familias Anacardiaceae y Burseraceae, al igual que el ejemplar fósil de Tlaxcala (Tabla 19).

La anatomía de la madera de *T. peninsularis* se distingue por tener porosidad difusa, anillos de crecimientos delimitados por fibras de menor diámetro, vasos solitarios o arreglados en múltiples radiales; la placa de perforación es simple; las punteaduras son intervasculares, ovales y poligonales, las punteaduras vaso-radio son simples o con bordes reducidos, redondeadas y alargadas; hay tílides de pared delgada. Las fibras son septadas. El parénquima axial es vasicéntrico y escaso. Los radios son heterogéneos, uniseriados, y multiseriados con 2-3 células de ancho, las filas marginales son uniseriadas y están compuestas de células erectas y cuadradas; hay canales radiales en los radios multiseriados (Martínez-Cabrera *et al.*, 2004).

Características como el número de células epiteliales que cubren los canales radiales, los radios generalmente biseriados y las punteaduras vaso-radio alargadas horizontalmente concuerdan con la anatomía de madera vista en miembros actuales del género *Tapirira* (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004) y la distinguen del ejemplar fósil de Tlaxcala.

*Lanneoxylon grandiosum* Prakash y Tripathi, 1967 es una madera asignada al género *Lannea*, perteneciente a los sedimentos del Deccan (Maastrichtiano), el ejemplar comparado fue descrito por Srivastava y Guleira en 2004. La anatomía de la madera está caracterizada por anillos de crecimiento indistintos, porosidad difusa, vasos

solitarios o arreglados en múltiples radiales, circulares a ovales; la placa de perforación es simple; las punteaduras intervasculares son grandes y las aperturas son lineares, las punteaduras vaso-radio son grandes; tálides presentes. Las fibras son semilibriformes y septadas. El parénquima es escaso. Los radios son uniseriados en menor proporción, los radios multiseriados tienen de 1-4 células de ancho, son heterogéneos, hay cristales prismáticos y cuerpos de sílice incluidos en células procumbentes y erectas. Se encuentran canales radiales esporádicos, grandes y solitarios. A diferencia del ejemplar fósil de Tlaxcala *L. grandiosum* tiene vasos con distintos diámetros que delimitan los anillos de crecimiento; las punteaduras, las fibras y los canales radiales tienen un mayor diámetro, hay una mayor frecuencia de radios y se registran cristales prismáticos dentro de las células de los radios.

Las diferencias en los caracteres cualitativos y cuantitativos del nuevo fósil y los ejemplares comparados sugieren la presencia de un taxón diferente, muy cercano al género actual *Spondias*, pero con características que no permiten asignarlo fehacientemente dentro de alguna especie. Por lo tanto, el nuevo taxón es reconocido como un nuevo género cercano a *Spondias*, dicho taxón es designado como *Spondioxylon*, y se reconoce a *Spondioxylon tlaxcalensis* como la especie tipo, hasta que futuros estudios arrojen nueva información sobre la posición taxonómica de la planta que representa esta madera.

Tabla 16. Tabla comparativa del ejemplar fósil *Spondioxylon tlaxcalensis*, con Anacardiaceae y Burseraceae. Basado en caracteres descritos por Record, 1939b; Webber, 1941; Metcalfe y Chalk, 1950; Terrazas, 1994; Terrazas, 1999; Martínez-Millán, 2000; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Perl *et al.*, 2011 Schweingruber *et al.*, 2011 y León, 2012.

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	Anacardiaceae	Burseraceae
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa o anular	Difusa
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple
<b>Distribución y abundancia de parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico, difuso	Escaso, vasicéntrico, aliforme, difuso, bandeado	Ausente, escaso, vasicéntrico, difuso, bandeado
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Tíldes</b>	+	+	+
<b>Contenidos celulares en los vasos</b>	-	-	+
<b>Traqueidas vasculares</b>	-	+	-
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+
<b>Radios uniseriados proporción</b>	Escasos	Proporcional	Abundantes
<b>Ancho de radios multiseriados (número de células)</b>	2-6	2-10	2-6
<b>Radios heterogéneos</b>	+	+	+
<b>Filas marginales en radios</b>	+	+	+
<b>Contenidos cristaleros en radios</b>	+	+	+
<b>Canales radiales</b>	+	+	+

+ presencia; -ausencia

Tabla 17. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala *Spondioxylon tlaxcalensis* con *Cyrtocarpa*, *Harpephyllum*, *Lannea*, *Pentaspadon*, *Spondias* y *Tapirira*. Basado en caracteres descritos por Record; 1939b; Dádselo e Ingle, 1948; Dong y Bass, 1993; Terrazas, 1994; Gusta y Arnal, 2008.

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Cyrtocarpa</i>	<i>Harpephyllum</i>	<i>Lannea</i>	<i>Pentaspadon</i>	<i>Spondias</i>	<i>Tapirira</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+/-	+	+/-	+/-	+/-	+/-
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Frecuencia de vasos por mm<sup>2</sup></b>	8-10	36-72	12-22	5-18	5-15	3-11	7-16
<b>Diámetro de vasos (µm)</b>	130-172.5	23-122	55-121	38-210	76-215	53-420	76-237
<b>Racimos</b>	+	+	+	+/-	-	+	-
<b>Punteaduras intervasculares</b>	Alternas y opuestas con bordes redondeados y poligonales, aperturas lenticulares y redondeadas.	Alternas, con bordes ovales o poligonales, aperturas lenticulares	Alternas, con bordes ovales, aperturas lenticulares	Alternas, con bordes poligonales, aperturas lenticulares	Alternas, con bordes ovales o poligonales, aperturas lenticulares	Alternas, con bordes ovales o poligonales, aperturas lenticulares u ovales	Alternas, con bordes ovales o poligonales, aperturas lenticulares
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	5-8	9	11	11	9	14	12
<b>Punteaduras vaso-radio</b>	Simples o de borde reducido, redondeadas	Simples o de borde reducido, alargadas o angulares	Simples o de borde reducido, redondeadas o angulares	Simples o de borde reducido, redondeadas a ovales	Simples o de borde reducido, alargadas o angulares	Simples o de borde reducido, alargadas o redondeadas	Simples o de borde reducido, ovaladas, alargadas o angulares
<b>Tíldes</b>	+	+	+	+	+	+	+

+ Presencia; -ausencia; +/- variable

Tabla 17 (continuación).

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Cyrtocarpa</i>	<i>Harpephyllum</i>	<i>Lansea</i>	<i>Pentaspadon</i>	<i>Spondias</i>	<i>Tapirira</i>
<b>Parénquima axial</b>	Escaso, difuso y vasicéntrico	Escaso	Escaso	Escaso, vasicéntrico	Difuso	Escaso, vasicéntrico, aliforme	Ausente, difuso o vasicéntrico
<b>Radio por mm</b>	4-7	3-5	6-8	3-6	5-9	2-4	5-7
<b>Proporción de radios uniseriados vs radios multiseriados</b>	> Radios multiseriados	> Radios multiseriados	= Radios multiseriados	> Radios multiseriados	> Radios uniseriados	> Radios multiseriados	= Radios multiseriados
<b>Ancho de radios multiseriados (# células)</b>	1-6	3-4	2-4	1-5	2-4	2-7	2-3
<b>Composición de radios</b>	Heterogéneos, 1-7 filas marginales	Heterogéneos, 1-5 filas marginales	Heterogéneos, 1-3 filas marginales	Heterogéneos, 1-2 filas marginales	Heterogéneos, 1-2 filas marginales	Heterogéneos, 1-2 filas marginales	Heterogéneos, 1-8 filas marginales
<b>Canales radiales</b>	+	+	+	+	+	+	+
<b>Diámetro de canal radial (µm)</b>	42	23	44	38	59	31	56
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+	+	+	+	+
<b>Numero de septos por fibra</b>	2-6	1-2	2-3	2-3	2-4	2-5	1-5
<b>Cristales</b>	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios y fibras	En radios	En radios

+ presencia; -ausencia; +/- variable; > mayoritario; = en igual proporción

Tabla 18. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala *Spondioxylon tlaxcalensis*, con *Cyrtocarpa veluntinifolia*, *Spondias dulcis*, *S. lakonensis*, *S. lutea*, *S. mombin*, *S. pinnata* y *S. purpurea*. Basado en caracteres descritos por León, 2003; Mitchel y Daly, 2015; Inside Wood, 2016 y Phongkrathung et al., 2016.

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Cyrtocarpa veluntinifolia</i>	<i>Spondias dulcis</i>	<i>Spondias lakonensis</i>	<i>Spondias lutea</i>	<i>Spondias mombin</i>	<i>Spondias pinnata</i>	<i>Spondias purpurea</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	+	+	-	-	-	-	-	+/-
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Punteaduras v-v (arreglo)</b>	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Punteaduras v-v (forma)</b>	Redondas y poligonales	Redondas y ovaladas	Poligonales	Poligonales	Poligonales	Poligonales	Poligonales	Poligonales
<b>Punteaduras vaso-radio (borde)</b>	Reducido o simple	Simple	Reducido o simple	Reducido o simple	Reducido o simple	Reducido o simple	Reducido o simple	Reducido o simple
<b>Punteaduras vaso-radio (forma)</b>	Redondas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas	Redondas y alargadas
<b>Número de vasos por mm<sup>2</sup></b>	5-20	5-20<	<5-20	<5	5-20	5-20	5-20	5-20
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+	-	+	+	+	+
<b>Grosor de pared de fibras</b>	Proporcional	Delgada a media	Delgada	Delgada a gruesa	Delgada a gruesa	Delgada a gruesa	Delgada a gruesa	Pared delgada

+ presencia; -ausencia; +/- variable

Tabla 18 (continuación).

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Cyrtocarpa velutinifolia</i>	<i>Spondias dulcis</i>	<i>Spondias lakonensis</i>	<i>Spondias lutea</i>	<i>Spondias mombin</i>	<i>Spondias pinnata</i>	<i>Spondias purpurea</i>
<b>Distribución de parénquima axial</b>	Vasicéntrico unilateral, escaso, difuso	Vasicéntrico y escaso	Vasicéntrico, aliforme	Vasicéntrico	Vasicéntrico y escaso	Ausente, escaso	Vasicéntrico y escaso	Vasicéntrico, aliforme y escaso
<b>Ancho de radios (número de células)</b>	1-6	3-5	1-3 (+)	1-3	4-10	4-10	4-10	4-10
<b>Numero de filas marginales en radios</b>	7	1-4	2-4	2-4	2-4	2-4	2-4	2-4
<b>Número de radios por mm</b>	4-7	3-8	4-12	4-12	4-12	(-) 4	<4	(-) 4-12
<b>Cristales en células radiales</b>	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Cristales en parénquima o fibras</b>	-	-	-	-	-	-	+	-

+ presencia; -ausencia; +/- variable

Tabla 19. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala *Spondioxylon tlaxcalensis* con *Lanneoxylon grandiosum* y *Tapirira peninsularis*. Basado en caracteres descritos por Martínez-Cabrera *et al.*, 2004; Srivastava y Guleria, 2004.

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Lanneoxylon grandiosum</i>	<i>Tapirira peninsularis</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	Delimitados por fibras de menor diámetro	Delimitados por fibras de pared gruesa y vasos de menor diámetro	Delimitados por fibras de menor diámetro
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Frecuencia de vasos por mm<sup>2</sup></b>	8-17	11-16	7-13
<b>Vasos solitarios (%)</b>	53	---	36-85
<b>Número de vasos en múltiples radiales</b>	2-3	2-5	2-4
<b>Diámetro de vasos (µm)</b>	137-172.5	65-220	110-230
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple
<b>Punteaduras intervasculares</b>	Redondeadas y poligonales, alternas	---	Ovales, poligonales, alternas
<b>Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)</b>	5-8	10-12.5	6-12
<b>Punteaduras vaso-radio</b>	Simples o con borde reducido. Redondeadas	Simples o de borde reducido	Simples o con borde reducido, redondeadas o alargadas horizontalmente y verticalmente
<b>Tíldes</b>	+	+	+

+ presencia; -ausencia; +/- variable; --- se desconoce

Tabla 19 (Continuación).

	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Lanneoxylon grandiosum</i>	<i>Tapirira peninsularis</i>
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+
<b>Numero de septos</b>	2-6	---	1-3
<b>Diámetro de fibras (µm)</b>	6-11	22-28	3-19
<b>Frecuencia de radios por mm</b>	4-7	26-32	8-12
<b>Radios uniseriados</b>	+	+	+
<b>Radios multiseriados (número de células)</b>	1-6	1-4	2-3
<b>Radios heterocelulares</b>	+	+	+
<b>Canales radiales</b>	+	+	+
<b>Diámetro de canales radiales (µm)</b>	35-55	55-82	45-65
<b>Distribución de parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico y difuso	Escaso	Vasicéntrico y escaso
<b>Cristales</b>	Radios	Radios y parénquima	Parénquima

+ presencia; -ausencia; +/- variable; --- se desconoce

**Familia:** Phyllanthaceae Martinov

**Género:** *Paraphyllanthoxylon* Bailey

**Especie:** *Paraphyllanthoxylon panotlii* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018 (Fig. 10)

**Edad:** Mioceno

**Localidad:** Panotla, Tlaxcala

**Holotipo:** Tlax14

**Muestras fotografiadas:** Tlax 14

**Epíteto específico:** Hace referencia al registro del ejemplar para la localidad de Panotla

**Diagnosis:** Madera con anillos de crecimiento no distinguibles y porosidad difusa, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, con areolas redondeadas a poligonales, aberturas lenticulares o redondeadas, punteaduras vaso-radio, alternas, simples o con areolas reducidas, también alargadas horizontalmente, fibras septadas, parénquima axial escaso, difuso y vasicéntrico, radios heterogéneos y heterocelulares, compuestos por células procumbentes, y hasta cuatro filas marginales de células cuadradas y erectas, radios con tendencia a agruparse.

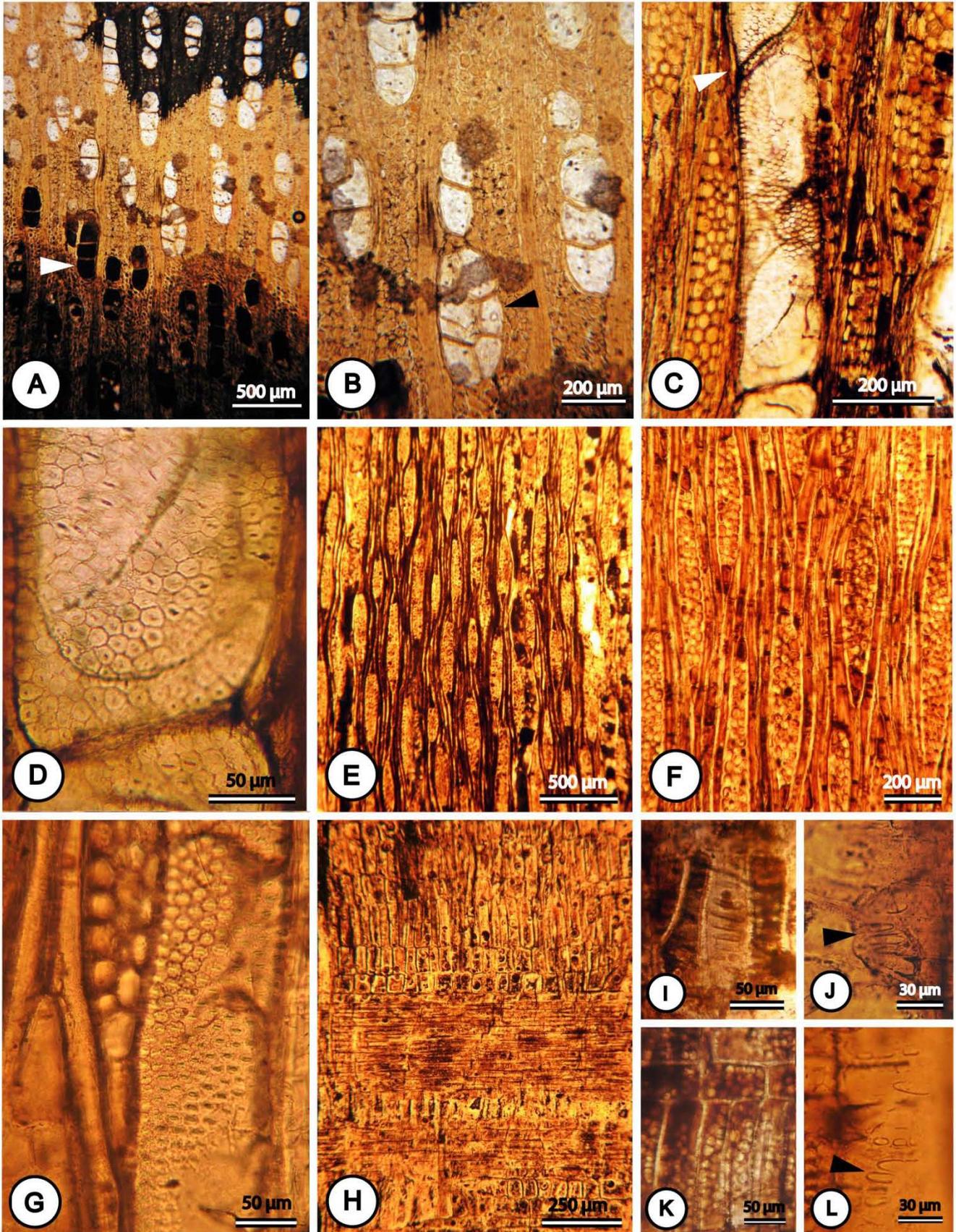
**Descripción:** Madera con anillos de crecimiento no distinguibles, porosidad difusa sin patrón de distribución visible (Fig. 10A). Vasos solitarios en 31% y en múltiples radiales, con una frecuencia de 69% (37% múltiples de 2; 19% múltiples de 3 y 13% múltiples de 4 o más), se observan algunos racimos de manera escasa (Fig. 10B). Hay  $15.4 \pm 2.8$  (11-21) vasos por  $\text{mm}^2$ . En vista transversal los elementos de vaso tienen una forma oval, circular o angular, con diámetro tangencial de  $134.1 \pm 24.4$  (83-185)  $\mu\text{m}$ , las paredes con grosor de  $8.6 \pm 1.8$  (5-12.5)  $\mu\text{m}$  y longitud de  $829.4 \pm 102$  (670-1040)  $\mu\text{m}$ . La placa de perforación es simple (Fig. 10C), las punteaduras intervasculares son alternas, con areolas redondeadas a poligonales (Fig. 10D) y aberturas lenticulares o redondeadas, diámetro de  $9.2 \pm 0.8$  (7-10)  $\mu\text{m}$ . Punteaduras vaso-radio, alternas y opuestas, simples o con areolas reducidas (Fig. 10K), diámetro de  $9 \pm 2.3$  (5-15)  $\mu\text{m}$ .

Además, se observan punteaduras vaso-radio de apariencia escalariforme (Fig. 10I) y alargadas horizontalmente (Figs. 10J y 10L). Tíldes de pared delgada poco frecuente.

Fibras libriformes, septadas y no septadas. Longitud de  $1150 \pm 96.7$  (1000-1330)  $\mu\text{m}$ , las fibras septadas tienen  $5 \pm 1$  (3-8) septos. El diámetro es de  $22 \pm 3.5$  (18-32)  $\mu\text{m}$  y el grosor de pared es proporcional-grueso, en un rango de  $7.5 \pm 1.4$  (5-10)  $\mu\text{m}$ .

El parénquima axial es escaso, difuso y en algunas zonas asociado a los elementos de vaso, en un arreglo vasicéntrico. En vista tangencial las cadenas de parénquima están conformadas por 4 ó 5 células de largo, uniseriadas y sin septos.

Radios heterogéneos, con una frecuencia de  $4 \pm 0.7$  (3-5) radios por mm (Fig. 10E). Radios con grosor de  $94.9 \pm 15.02$  (70-130)  $\mu\text{m}$ , conformados por 3-5 células (Figs. 10F y 10G), con una altura de  $721.4 \pm 133$  (510-970)  $\mu\text{m}$ , compuestos por 14-30 células, se observan radios mayores a 1mm. Cuerpo compuesto por células procumbentes y hasta cuatro filas marginales de células cuadradas y erectas (Figs. 10H). La distribución de los radios en algunas áreas los muestra como radios agregados.



**Figura 10.** *Paraphyllanthoxylon panotlii* sp. nov. Quintanar-Castillo, 2018. **Figs. A-B.** Sección transversal. **A.** Porosidad difusa, se observan múltiples radiales y escasos racimos. Vasos con borde angular o cuadrado (flecha blanca). **B.** Detalle de múltiples radiales y racimos (flecha). **Figs. C-G.** Sección tangencial. **C.** Placa de perforación simple (flecha), se observa también el arreglo alterno de las punteaduras intervasculares. **D.** Punteaduras intervasculares con arreglo alterno y areolas ovas y poligonales. **E.** Distribución de radios multiseriados no estratificados. **F.** Radios multiseriados con 3 a 5 células de ancho y extensiones radiales. **G.** Detalle de una extensión de radio, conformada por una célula erecta **Figs. H-L.** Sección radial. **H.** Cuerpo de radio, compuesto por células procumbentes y 1 a 4 filas marginales. **I.** Punteaduras vaso-radio escalariformes en células radiales erectas. **J.** Punteaduras vaso-radio escalariformes (flecha). **K.** Punteaduras vaso-radios simples o con areolas reducidas. **L.** Punteaduras vaso-radio simples y alargadas horizontalmente (flecha).

**Comparación con taxones actuales** La combinación de caracteres presentes en este ejemplar sugiere una estrecha similitud con las familias Flacourtiaceae y Phyllanthaceae debido a la variabilidad de las punteaduras vaso-radio, las cuales pueden ser redondeadas, ovaladas, escalariformes, simples o con borde reducido, además de la presencia de fibras septadas, parénquima axial escaso y en ocasiones asociado a los vasos, así como radios multiseriados que superan un 1 mm de altura (Tabla 20).

La alta heterogeneidad morfológica de Flacourtiaceae hizo que su posición taxonómica fuera variable y controvertida, hasta que en el 2002 Chase y colaboradores integraron a la mayoría de los géneros de Flacourtiaceae dentro de la familia Salicaceae. Estudios previos describían de manera general la anatomía de la madera de Flacourtiaceae, caracterizándose por tener porosidad difusa, anillos de crecimiento débilmente definidos, vasos pequeños, solitarios y en múltiples radiales, con engrosamientos espirales, placa de perforación simple y escalariforme en algunos géneros; punteaduras intervasculares grandes y alternas, punteaduras vaso-radio grandes y escalariformes o pequeñas y alternas; tílides frecuentes, parénquima axial ausente o escaso; radios heterogéneos, uniseriados y multiseriados de 4 a 10 células de ancho, con largas extensiones radiales; fibras septadas; cristales prismáticos en las células erectas de los radios y en las fibras de algunos géneros (Metcalf y Chalk, 1950; Sleumer, 1980; Lemke, 1988; Wheeler y Manchester, 2002; Wheeler y Meyer, 2012). Los radios uniseriados en gran número (Feng *et al.*, 2010), los engrosamientos en espiral, la placa de perforación variable y los cristales inmersos en células radiales e incluso en fibras son características que no se encuentran en el fósil de Tlaxcala por lo que parece inapropiado asignarla como Flacourtiaceae.

En cuanto a la familia Phyllanthaceae, numerosos estudios han tratado de dilucidar la utilidad taxonómica de la anatomía de su madera. Su posición taxonómica ha sido ampliamente discutida a través de los años. Metcalf y Chalk (1950), Webster (1975, 1994) y Mennega (1987) la reconocen como subfamilia dentro de Euphorbiaceae, pero es hasta el 2003 que APG II ubica a Phyllantoideae como una familia independiente de Euphorbiaceae (Denardi *et al.*; 2013).

El patrón básico de la madera de la familia Phyllanthaceae exhibe vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación generalmente simple, punteaduras intervasculares medianas a grandes con arreglo alterno, tálides de pared delgada, parénquima axial difuso, en bandas cortas, escaso o ausente, radios heterogéneos con extensiones uniseriadas y fibras generalmente no septadas (Record y Hess, 1943; Menega, 1987; Hayden, 1994 y Wheeler y Lehman, 2009). Algunos autores subdividen a la familia en dos grupos según las características anatómicas que las distinguen. El tipo *Aporusa* y el tipo *Glochidion*. El primero se distingue por tener características anatómicas consideradas tempranamente divergentes como placa de perforación escalariforme, punteaduras intervasculares pequeñas o diminutas, parénquima axial abundante, difuso o en bandas, fibras no septadas, de pared gruesa y radios heterogéneos altos y anchos. Mientras que el tipo *Glochidion*, con características más especializadas, tiene elementos de vaso de longitud media a moderadamente larga, placa de perforación simple, parénquima axial ausente o escaso, radios heterogéneos, con dos tamaños distintos y generalmente de 3 a 11 células de ancho, además de fibras septadas de pared delgada (Metcalf y Chalk, 1950; Menega, 1987, Wheeler y Lehman, 2009; Webster, 2014).

La combinación de caracteres de la madera de Tlaxcala coincide con las características encontradas en el tipo *Glochidion*, en particular con las tribus Bridelieae, Bischofieae Flueggeinae y Phyllantheae que se caracterizan por tener placa de perforación típicamente simple salvo algunos géneros con placa de perforación escalariforme, punteaduras intervasculares alternas, medianas o grandes, punteaduras vaso-radio redondeadas, ovals, alargadas y ocasionalmente unilaterales o escalariformes, parénquima axial escaso o ausente y fibras septadas. Además, las tribus Antidesmeae y Wielandiae, del tipo *Aporusa* también comparten similitudes con el ejemplar fósil; siendo la tribu Antidesmeae quien tiene una mayor semejanza con el ejemplar fósil de Tlaxcala.

Los géneros *Antidesma*, *Bischofia*, *Bridelia*, *Glochidion* y *Neowawrea* parecen tener mayor parecido con el ejemplar fósil que el resto (Tabla 21).

Dentro de la tribu *Antidesmeae*, el género *Antidesma* tiene una posición taxonómica dudosa. Metcalfe y Chalk (1950) colocaron al género dentro del tipo *Glochidion* sugiriendo su afinidad con las tribus *Bischofieae* y *Spondiantheae*. Se ha sugerido transferir el género a otras familias, *Icacinaceae* y *Stilaginaceae* (Mennega, 1987), sin embargo, sus características anatómicas la colocan dentro de la familia *Phyllanthaceae*, aunque por su estructura anatómica variable, bien podría distinguirse como una tribu aparte.

*Antidesma* es el único género en la tribu *Antidesmae* que tiene placa de perforación escalariforme y también simple, además, la longitud de los elementos de vasos varía de 268-1070  $\mu\text{m}$ , similar a la del ejemplar fósil; las punteaduras vaso-radio son grandes, de forma ovalada u alargadas horizontalmente en un arreglo escalariforme; tílides comunes; parénquima axial escaso o difuso; radios uniseriados o multiseriados, fibras parcialmente septadas y cuerpos de sílice presentes (Mennega, 1987; Jangid y Gupta, 2017).

*Bischofia* es otro de los géneros de la familia con una posición taxonomía incierta. Airy Shaw (1965) segregó al género como una familia distinta, aunque Mennega (1987) reconoce que las características anatómicas del género se conectan bien a las del grupo *Glochidion* incluso si se reconoce como una tribu independiente o se agrupa dentro de otra. Su afinidad con *Phyllanthaceae* está soportada. El género *Bischofia* tiene vasos con una longitud que alcanza las 1000  $\mu\text{m}$ , punteaduras vaso-radio elípticas, redondeadas o irregulares, tílides comunes, el parénquima axial está ausente o escaso, los radios son uniseriados y multiseriados compuestos por células anchas y alcanzando una altura de hasta 2 mm, las fibras son septadas, anchas y de pared gruesa, hay cristales prismáticos en las células radiales, cuadradas y erectas (Jangid y Gupta, 2017).

El género *Bridelia* tiene vasos de tamaño grande, placa de perforación simple, o con perforaciones escalariformes aisladas, punteaduras intervasculares medianas, alternas y opuestas, punteaduras vaso-radio grandes, ovaladas, redondeadas o elongadas horizontalmente, ocasionalmente escalariformes; tílides ausente, parénquima axial generalmente escaso, también vasicéntrico con filas de 2 a 8 células de largo, radios uniseriados y multiseriados, con 2 a 6 células de ancho, con extensiones radiales

compuestas por células erectas y cuadradas aunque la altura de los radios puede alcanzar los 3 mm de alto, las fibras son septadas y tiene punteaduras con borde reducido (Thayn y Tidwell, 1984; Mennega, 1987)

Por su parte *Neowawraea phyllanthoides* (Hayden y Brandt, 1984) tiene anillos de crecimiento débilmente definidos por parénquima axial disperso y por vasos de la madera temprana alineados; porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales; placa de perforación simple; punteaduras intervasculares circulares y alternas, punteaduras vaso-radio circulares y alternas, o escalariformes; tílides de pared delgada presentes, fibras septadas; radios heterocelulares, uniseriados y multiseriados, con 2 a 4 células de ancho, con cristales prismáticos o contenidos oscuros en células y parénquima axial escaso, o difuso (Hayden y Brandt, 1984).

A su vez, el género *Glochidion* tiene vasos solitarios o en múltiples radiales de 2 a 4 células y algunas agrupaciones de vasos o racimos; punteaduras intervasculares de tamaño medio, punteaduras vaso-radio grandes, alargadas o redondeadas, frecuentemente escalariformes; tílides raras; parénquima axial ausente, escaso o vasicéntrico; radios heterogéneos, multiseriados, de 2 a 7 células de ancho, y escasamente uniseriados, con menos de 1 mm de altura; fibras septadas con paredes gruesas; cristales prismáticos en las células radiales de algunas especies (Thayn y Tidwell, 1984; Mennega, 1987; Denardi *et al.*, 2013; Jangid y Gupta, 2016). Dentro de la familia Phyllanthaceae el tipo *Glochidion* parece ser el más similar, al ejemplar fósil, guardando gran similitud con el género actual *Glochidion*.

**Comparación con taxones fósiles** El registro fósil de la familia Phyllanthaceae es amplio y está representado por maderas que datan del Cretácico Superior, al Eoceno, Mioceno y hasta Plioceno (Gregory *et al.*, 2009). Los trabajos sobre maderas fósiles de la familia no son escasos, en particular los que se refirieron a *Paraphyllanthoxylon*, un morfogénero con una posición taxonómica muy cuestionada. Descrito por Bailey en 1924, el nombre fue designado para referirse a aquellas maderas fósiles con afinidad a los géneros actuales *Bridelia* y *Phyllanthus* de la familia Phyllanthaceae, aunque Bailey notó que también guardaba similitud con otras familias. La diagnosis de este morfogénero incluía la siguiente combinación de caracteres: anillos de crecimiento

indistintos o poco definidos, porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, punteaduras vaso-radio grandes, tílides abundante, fibras septadas, parénquima axial escaso o ausente y radios heterocelulares multiseriados (Herendeen, 1991; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Feng *et al.*, 2012).

Con el tiempo numerosas maderas permineralizadas de diferentes partes del mundo y de diferentes edades, han sido designadas como *Paraphyllanthoxylon*, muchas veces no coincidiendo con las características designadas por Bailey (1924) y guardando similitud con miembros de varias familias actuales. Wheeler y colaboradores (1987) y Hereenden (1991) determinaron que todas las maderas descritas como *Paraphyllanthoxylon* podían dividirse en dos grupos según el tamaño de los radios, el número de filas marginales en los radios multiseriados y el porcentaje de radios uniseriados. El primero contiene a las especies de *Paraphyllanthoxylon* que tiene extensiones radiales cortas en los radios multiseriados y un bajo porcentaje de radios uniseriados o escasos. El segundo grupo incluye ejemplares con abundantes radios uniseriados y largas extensiones radiales en los radios multiseriados.

*Paraphyllanthoxylon mennegae* (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006) es una madera perteneciente al Mioceno de la Formación El Cien, en Baja California, dicho ejemplar comparte varias similitudes con el ejemplar fósil de Tlaxcala, como vasos solitarios o en múltiples radiales, placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, con bordes ovals a poligonales, punteaduras vaso-radio de forma irregular, horizontalmente elongadas a escalariformes; tílides de pared delgada. Fibras septadas; parénquima axial ausente; radios heterogéneos, uniseriados y multiseriados, radios multiseriados de 2- 4 células de ancho, con hasta 6 filas de células marginales y contenidos oscuros en las células radiales. Sin embargo, la ausencia de parénquima axial, los radios uniseriados, el número de filas marginales en radios y los contenidos celulares dificultan asignar al fósil de Tlaxcala como un ejemplar más de la especie.

*Paraphyllanthoxylon coloradensis* (Martínez-Cabrera, *et al.*, 2006) es otra madera descrita para la Formación El Cien, aunque es muy similar a *P. mennegae*, hay ciertas características que la distinguen como las punteaduras vaso-radio que están elongadas

horizontalmente o con un arreglo escalariforme; fibras no septadas y si lo son, con 2-3 septos; radios multicelulares de 2 a 3 células de ancho y extensiones radiales de 1 a 8 células de alto. Al igual que en *P. mennegae* la ausencia de parénquima axial y los radios uniseriados, además del ancho de los radios, el número de células en las extensiones radiales y la variable presencia de fibras septadas, dificulta designar al fósil de Tlaxcala como un miembro más de la especie.

Otro ejemplar fósil que recuerda al ejemplar de Tlaxcala es *Bischofia maomingensis* (Feng *et al.*, 2012) una madera del Eoceno de la cuenca Maoming del Sureste de China, esta madera tiene porosidad difusa, anillos de crecimiento indistintos, vasos solitarios o en múltiples radiales de 2 a 6 vasos, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, comúnmente poligonales, pero también elípticas o circulares; las punteaduras vaso-radio tienen bordes reducidos son redondeadas o alargadas horizontalmente; el parénquima axial es raro o ausente las fibras en su mayoría son septadas, los radios son multiseriados, en ocasiones uniseriados, los multiseriados de 2-5 células de ancho, compuestos por células procumbentes, cristales prismáticos comunes en las células cuabras y erectas de los radios, ocasionalmente en las células de parénquima axial, las células que contienen cristales generalmente septadas. La presencia de tílides en los elementos de vaso, radios uniseriados, los cristales en las células radiales y en el parénquima axial y células septadas con contenidos cristalíferos son características que no se encuentran en el ejemplar de Tlaxcala y que cuestionan su similitud con la madera descrita para China.

*Bischofia paleojavanica* (Mehrotra *et al.*, 2011) es otra madera fósil que comparte características con la madera de Tlaxcala, este ejemplar descrito para el Mioceno de Assam, India, tiene porosidad difusa, vasos pequeños a medianos, solitarios y en múltiples radiales, algunas veces en agrupaciones o racimos, tílides presentes, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, grandes, circulares a ovals, parénquima ausente o escaso, raramente asociado a vasos. Radios heterogéneos uniseriados y multiseriados, superando los 2 mm de altura; las fibras son septadas, hay cristales prismáticos en las células de los radios. Esta última característica y la presencia de radios uniseriados no se encuentran en la madera de Tlaxcala por lo que no se puede

asignar dentro del género, además el desconocimiento del arreglo de las punteaduras vaso-radio dificulta la comparación.

El nuevo ejemplar fósil tiene características que lo asignan dentro de *Paraphyllanthoxylon*, a pesar de compartir también características con su pariente actual, *Glochidion*. La mayoría de los caracteres concuerdan con los descritos para *Paraphyllanthoxylon*; sin embargo, ninguna madera hasta ahora descrita e incluida en *Paraphyllanthoxylon* concuerda con la descrita para Tlaxcala (Tabla 22).

Al comparar la anatomía del ejemplar de Tlaxcala con los dos grupos de *Paraphyllanthoxylon* propuestos por Wheeler *et al.* (1987) y Hereenden (1991), es claro que el ejemplar es más similar al primer grupo, pues comparten extensiones uniseriadas cortas y los radios uniseriados son nulos o escasos.

Por lo que este ejemplar es un nuevo registro del morfogénero en México, siendo designado como *Paraphyllanthoxylon panotlii*.

Tabla 20. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala *Paraphyllanthoxylon panotlii*, con Flacourtiaceae y Phyllanthaceae. Basado en caracteres descritos por Record y Hess, 1943; Metcalfe y Chalk, 1950; Sleumer, 1980; Mennega 1987; Lemke, 1988; Hayden, 1994; Wheeler y Manchester, 2002; Wheeler *et al.*, 2009; Feng *et al.*, 2010 y Wheeler *et al.*, 2012.

	<i>Paraphyllanthoxylon panotlii</i>	Flacourtiaceae	Phyllanthaceae
<b>Anillos de crecimiento</b>	-	+*	+/-
<b>Engrosamientos espirales en vasos</b>	-	+	-
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Escalariforme y simple	Escalariforme y simple
<b>Distribución y tamaño de punteaduras intervasculares</b>	Alternas y grandes	Alternas y grandes	Alternas, medianas y grandes
<b>Distribución de punteaduras vaso-radio</b>	Alternas, opuestas, escalariformes	Alternas y escalariformes	Alternas, escalariformes, alargadas horizontalmente
<b>Tíldes</b>	+	+	+
<b>Distribución de parénquima axial</b>	Escaso, difuso, vasicéntrico	Ausente o escaso	Ausente, escaso, difuso, vasicéntrico o en bandas,
<b>Ancho de radios (número de células)</b>	3-5	1-10	1-11 (>11)
<b>Extensiones radiales</b>	+	+	+
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+/-
<b>Cristales</b>	-	+	+

+Presencia, -Ausencia, +/- Pueden estar presentes en algunos géneros \*Débilmente definidos

Tabla 21. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala *Paraphyllanthoxylon panotlii*, con *Antidesma*, *Bischofia*, *Bridelia*, *Glochidion* y *Neowawrea*. Basada en caracteres descritos por Metcalfe y Chalk, 1950; Hayden y Brandt, 1984; Thayn y Tidwell, 1984; Mennega, 1987; Denardi *et al.*, 2013; Insidewood, 2016; Jangid y Gupta, 2016 y Jangid y Gupta, 2017.

	<i>P. panotlii</i>	<i>Antidesma</i>	<i>Bischofia</i>	<i>Bridelia</i>	<i>Glochidion</i>	<i>Neowawrea</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	-	-	-	-	-	+
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Escalariforme y simple	Simple	Escalariforme y simple	Simple	Simple
<b>Forma de los vasos</b>	Redondeados	Redondeados, ligeramente angulares	Redondeados, ovals	Redondeados, angulares	Redondeados	Redondeados
<b>Longitud de vasos (µm)</b>	< 350	-	+	+	+	+
	350-800	+	+	+	+	+
	> 800	+	+	+	+	-
<b>Arreglo de punteaduras vaso-radio</b>	Redondeadas, escalariformes	Redondeadas, elongadas horizontalmente, escalariformes	Redondeadas, elípticas, irregulares	Redondeadas, elongadas horizontalmente	Redondeadas, elongadas horizontalmente	Redondeadas, escalariformes
<b>Tíldes</b>	+/-	+	+	-	-	-
<b>Arreglo del parénquima axial</b>	Escaso, difuso, vasicéntrico	Ausente, escaso	Escaso, ausente	Escaso, vasicéntrico	Ausente, escaso, vasicéntrico	Escaso, difuso
<b>Radios uniseriados</b>	-	+	+	+	+	+
<b>Septos en las fibras</b>	+	+	+	+	+	+
<b>Contenidos celulares</b>	-	Cuerpos de sílice	Cristales prismáticos	Cristales prismáticos	Cristales prismáticos	Cristales prismáticos y contenidos oscuros

+Presencia, -Ausencia, +/- Pueden estar presentes en algunos géneros, \*\*En menor proporción o escasa

Tabla 22. Tabla comparativa del fósil de Tlaxcala, *Paraphyllanthoxylon panotlii*, con fósiles de Phyllanthaceae. Basado en caracteres descritos por Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Mehrotra *et al.*, 2011; Feng *et al.*, 2012.

	<i>P. panotlii</i>	<i>P. mennegae</i>	<i>P. coloradensis</i>	<i>B. maomingensis</i>	<i>B. paleojavanica</i>
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
<b>Arreglo de punteaduras intervasculares</b>	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas	Alternas
<b>Areolación de punteaduras intervasculares</b>	Areolas ovales a poligonales				
<b>Tíldes</b>	+**	+	+	+	+
<b>Distribución de parénquima axial</b>	Escaso, vasicéntrico, difuso	-	-	Ausente, escaso	Ausente, escaso, vasicéntrico
<b>Radios uniseriados</b>	-	-	+	+**	+
<b>Ancho de radios multiseriados</b>	3-5	2-4	2-3	2-5	2-5
<b>Extensiones radiales</b>	+	+	+	+	+
<b>Fibras septadas</b>	+	+	+-	+	+
<b>Contenidos celulares</b>	-	Contenidos oscuros	-	Cristales prismáticos	Cristales prismáticos

+Presencia, -Ausencia, +- Pueden estar presentes, \*\*En menor proporción o escaso

## DISCUSIÓN

En este trabajo, seis maderas pertenecientes a las localidades de Marqués de Comillas, Chiapas y Panotla, Tlaxcala, fueron descritas e identificadas. Todas constituyen nuevos registros para México, cuatro géneros nuevos y seis nuevas especies. Dos de los géneros, *Laurinoxylon* y *Paraphyllanthoxylon*, ya estaban reportados para el territorio mexicano, pero las especies aquí descritas constituyen nuevos registros. Tres de las seis especies fueron identificadas como miembros de familias incluidas dentro del orden Sapindales: Sapindaceae, Anacardiaceae y Meliaceae; las otras tres fueron identificadas como miembros de las familias Lauraceae, Malvaceae y Phyllanthaceae (Tabla. 23).

Se reafirma la utilidad del estudio de la anatomía de la madera como herramienta en la determinación taxonómica. Esta particularidad, no solo recae en la identificación de maderas, el uso de los caracteres anatómicos se extiende de manera importante en estudios filogenéticos y ecológicos, entre otros.

La información que pueden proveer los caracteres anatómicos es de particular importancia en la identificación de maderas permineralizadas, siendo estas, los órganos vegetales mejor conservados en el registro fósil (García y Contreras, 1998). El nivel de preservación de la estructura anatómica en las maderas permineralizadas permite distinguir los caracteres de alto valor diagnóstico y taxonómico, útiles en la identificación de los ejemplares. El valor taxonómico de cada carácter está determinado por su valor diagnóstico y por el grado de correlación con otros caracteres; siendo los caracteres con poco valor diagnóstico, aquellos cuya expresión está influenciada por factores ecológicos, caracteres cuantitativos y anillos de crecimiento (Van Vliet, 1979).

Los caracteres anatómicos de la madera no solo sugieren la composición taxonómica de las comunidades del Mioceno de México, la presencia de determinadas estructuras indica las posibles condiciones ambientales en las que estos componentes prosperaron.

Dos especies de la localidad de Marqués de Comillas Chiapas, *Dysoxydendron mexicana* y *Laurinoxylon chiapensis* tienen anillos de crecimiento y sus parientes actuales están establecidos en vegetaciones que van de Selvas altas perennifolias y subperennifolias hasta selvas bajas y medianas subcaducifolias. En Panotla, Tlaxcala, las especies *Sapindoxylon uniseriata* y *Spondioxylon tlaxcalensis* también presentan anillos de crecimiento. Los parientes actuales de la primera están establecidos en selvas bajas subcaducifolias. Mientras que los de *S. tlaxcalensis* lo hacen en selvas altas subcaducifolias y selvas bajas caducifolias.

Aunque es común encontrar especies con anillos de crecimiento en ambientes estacionales, incluso en vegetaciones con constante humedad como las selvas altas hay variaciones significativas en el suministro de agua, cambiando la tasa de crecimiento de los árboles y contribuyendo al desarrollo de anillos de crecimiento, por lo que no es raro encontrarlos en este tipo de vegetaciones (Wheeler y Baas, 1991; Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000). En estas regiones, los anillos de crecimiento están ligeramente marcados por bandas de parénquima tangencial o por diferencias en el grosor de las fibras (Pons y De Franceschi, 2007). En las maderas estudiadas donde hay anillos de crecimiento, están delimitados por fibras reducidas radialmente en diámetro.

En cuanto a la distribución y agrupamiento de los vasos, se ha observado que las maderas que tienen porosidad difusa son comunes en ambientes tropicales (Wheeler y Baas, 1991). Todas las maderas descritas en este trabajo tienen porosidad difusa y sus parientes actuales están en general asociados a vegetaciones tropicales. Respecto al arreglo de los vasos en un patrón tangencial o radial, solo se encontró en *Spondioxylon tlaxcalensis*, se sugiere que este tipo de arreglo en los vasos está restringido a regiones templadas o subtropicales, aunque también pueden llegar a encontrarse en regiones tropicales (Wheeler y Baas, 1991).

Todas las maderas tienen vasos solitarios y en múltiples radiales en una proporción más o menos equilibrada. Alves y Angyalossy-Alfonso (2000) señalan que los múltiples radiales son comunes en ambientes donde existen oscilaciones de temperatura y humedad; generalmente en selvas subcaducifolias. En relación con las agrupaciones de vasos, solo *Laurinoxylon chiapensis* y *Sapindoxylon uniseriata* no tiene este tipo de

arreglo. Estas agrupaciones son más comunes en ambientes subtropicales y templados, que en regiones tropicales (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000).

Otra de las características que comparten todas las maderas aquí descritas, es la ocurrencia de fibras septadas. Éstas están restringidas a familias establecidas en ambientes tropicales, aunque pueden encontrarse también en zonas templadas (Metcalf y Chalk, 1950; Wheeler y Baas, 1991). Cabe señalar que la abundancia de fibras septadas está relacionada con la escasez o poca abundancia de parénquima axial, la mayoría de las maderas aquí descritas no tienen parénquima axial abundante, a excepción de *Spondioxylon uniseriata*, especie encontradas en Panotla, Tlaxcala, cuyo parénquima axial está asociado a vasos, es aliforme y confluyente, indicando una mayor proporción que el resto de las maderas. Al igual que el parénquima axial, las fibras septadas son generalmente sitio de depósito de granos de almidón, aceites, resinas y cristales (Butterfield y Meylan, 1976).

En cuanto al grosor de la pared de las fibras, la mayoría de las maderas aquí descritas tienen fibras con un grosor de pared delgado a medio. Maderas con pared delgada en fibras, son comunes en ambientes donde hay una disponibilidad de agua constante y un clima húmedo mientras que ambientes secos están asociados con fibras de pared gruesa (Alves y Angyalossy-Alfonso 2002).

Como se mencionó anteriormente todas las maderas tienen fibras septadas, dicha característica está asociada con una disminución en la abundancia de parénquima axial. No todas las maderas descritas en este trabajo cumplen con esta idea. Es importante recalcar esto, porque aunque las fibras septadas están asociadas con ambientes tropicales, la abundancia de parénquima axial, también lo está (Wheeler y Lehman, 2000); aunque el parénquima axial no es abundante en la mayoría de las maderas descritas, todas tienen parénquima axial asociado a vasos (parénquima paratraqueal), el parénquima vasicéntrico puede estar rodeando completamente a los vasos o estar de manera unilateral; Wheeler y Baas (1991) señalan que este tipo de parénquima es común en floras tropicales, al igual que el parénquima confluyente y bandeado. Aunque las fibras septadas son características de floras tropicales, es posible encontrarlas en

ambientes templados, donde el parénquima axial poco abundante también es característico,

En general las maderas aquí descritas tienen radios de 2-3 células de ancho, salvo *Dysoxydendron mexicana* y *Sapindoxylon uniseriata*, que alcanzan hasta 5 células de ancho. Radios con 2 células de ancho son frecuentemente encontrados en ambientes cálidos, mientras que radios de 3, y de más de 4 células de ancho, son frecuentes en climas con alta humedad. En *S. uniseriata* los radios uniseriados son predominantes, dicha característica es común en ambientes templados o subtropicales (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2002).

Este tipo de estudios considerados como básicos son primordiales para el avance del conocimiento taxonómico, sistemático y ecológico, pues contribuyen al conocimiento sobre la especialización, diversificación y establecimiento de grupos vegetales (Poole, 2000).

Dentro de las especies fósiles descritas para la familia Meliaceae, *Dysoxydendron* es el segundo registro del género en el mundo, y el primero para México, las características anatómicas de su madera guardan estrecha similitud con el género actual *Dysoxylum*, en particular con la especie *D. excelsum*. Este género tiene un hábito arbóreo y en ocasiones arbustivo, *D. excelsum* tiene exclusivamente un hábito arbóreo. En general la familia Meliaceae tiene una distribución tropical y subtropical, la distribución actual del género abarca desde la zona Indo-malaya hasta Australia, Nueva Guinea, Polinesia y Nueva Zelanda (Patel, 1974; Pennington y Styles, 1975; Mabberley *et al.*, 1995), la mayoría de las especies incluidas en el género, tienen una distribución subtropical o templada, y están establecidas en selvas bajas y medianas, perennifolias y subcaducifolias (Patel, 1974; Peng *et al.*, 2008).

El registro fósil de la familia se extiende desde el Eoceno y está representado por hojas, flores semillas y granos de polen (Taylor *et al.*, 2009; Mabberley, 2011), distribuidos en Norteamérica, África, Asia y Europa. En cuanto a maderas permineralizadas, sus registros están localizados en África, Asia y Europa (Gregory *et*

*al.*, 2009), *Dysoxydendron kalagarhense*, descrita por Trivedi y Misra (1979), es la especie fósil más similar a *D. mexicana*, y está registrada para el Mioceno de la India.

*Swietenia miocenica* es una flor incluida en ámbar del Mioceno de Simojovel de Allende Chiapas (Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007). En el mismo estado, la palinoflora indica la presencia del mismo género, además de *Cedrela* y *Guarea* (Palacios-Chávez y Rzedowsky, 1993; Graham, 1999). En México solo se tiene registro de una madera permineralizada, designada como *Cedreloxylon tlaxcaliensis* del Mioceno de Panotla, Tlaxcala (Castañeda-Posadas, *et al.*, 2009).

En cuanto al miembro de Malvaceae aquí descrito, *Pachiroxylon cristalliferum*, se reconoce como una nueva morfoespecie muy similar a la especie actual *Pachira quinata*. La subfamilia Bombacoideae es pantropical (Record y Hess, 1943) y tiene un hábito exclusivamente arbóreo. El género actual es nativo del neotrópico, se distribuye desde México hasta Sudamérica, (Cascante-Marín, 1997; Tang *et al.*, 2007), siendo un elemento importante de las selvas altas y selvas bajas subperennifolias (Luzcaida *et al.*, 2007; Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011).

El registro fósil de la familia Malvaceae es amplio y está representado por diferentes órganos, vegetativos y reproductivos, como maderas, hojas, flores, frutos o granos de polen, su registro se extiende desde el Cretácico (Wheeler y Lehman, 2000; Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011), aumentando en número durante el Eoceno, especialmente en Europa y Norteamérica, pero es durante el Oligoceno y Mioceno donde se reconocen más ejemplares descritos (Rodríguez-Reyes *et al.*, 2014). Maderas fósiles de la familia se han reportado para el Eoceno, Oligoceno, Mioceno y Plioceno de África; Mioceno y Pleistoceno de Asia, Eoceno, Oligoceno y Mioceno de Europa y Cretácico, Oligoceno y Mioceno de Norteamérica (Gregory *et al.*, 2009; Rodríguez-Reyes *et al.*, 2014). En México, Malvaceae está bien representada en el registro fósil de la parte norte del país. Numerosas maderas han sido descritas y asignadas a este grupo (Estrada-Ruiz y Cevallos-Ferriz, 2007; Estrada-Ruiz, *et al.*, 2010; Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011). *Pachiroxylon quinata*, es el primer registro de madera fósil para el género. La presencia de polen del género *Pachira* está registrado para el Oligoceno y Mioceno de Chiapas (Graham, 1999).

Respecto al ejemplar fósil asignado a Lauraceae, *Laurinoxylon chiapensis*, es un nuevo registro para el género en México. La anatomía de su madera es muy semejante a miembros de *Ocotea*, *Aniba* y *Locario*, siendo el primero el más semejante al nuevo ejemplar descrito. Dicho género tiene un hábito arbóreo y su distribución es estrictamente neotropical, está bien representada en América, desde México hasta Sudamérica, con registros en África y Madagascar (Van der Werff; 2002; Davidse *et al.*, 2018). La mayoría de las especies se concentran en selvas altas perennifolias y subperennifolia (Van der Werff y Lorea, 1997).

El registro fósil de la familia es extenso e incluye hojas, maderas permineralizadas, granos de polen, frutos, semillas y flores sobre todo del Cenozoico, con algunos registros desde el Cretácico. Su distribución es amplia y abarca tanto al hemisferio Norte, como el Sur (Herendeen *et al.*, 1994; Poole *et al.*, 2000; Taylor *et al.*, 2009; Ramos *et al.*, 2015). Los registros de maderas fósiles de Lauraceae son comunes, abarcan desde el Cretácico al Paleógeno del Norte de América, Europa y Asia y regiones del sur como Australia y Sudamérica (Wheeler y Manchester, 2002). La amplia distribución de la familia que muestra el registro fósil sugiere que esta familia bien pudo ser cosmopolita desde épocas tempranas.

En México, la familia ha sido reconocida desde el Cretácico, ejemplares de maderas y hojas han sido descritas (Cevallos y Weber, 1992; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007). La presencia de maderas de la familia en México se limita a tres registros, uno para el Cretácico, *Olmosoxylon upchurchii* en la Fm. Olmos, Coahuila (Estrada-Ruiz *et al.*, 2010), y dos para el Mioceno, *Argapaloxylon richterii* en Panotla Tlaxcala (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009) y una madera con afinidad al género actual *Actinodaphne* en Marqués de Comillas, Chiapas (Flores-Rocha *et al.*, 2013).

El ejemplar fósil designado como miembro de Sapindaceae, *Sapindoxylon uniseriata*, es el primer registro del género para México. Las características de su madera poseen una combinación que recuerda a los géneros actuales *Erythrophysa*, *Ganophyllum* y *Toulicia*, y al morfogénero *Sapindoxylon*. Actualmente la familia tiene una distribución pantropical, pocas especies se encuentran en regiones subtropicales o templadas; está compuesta por arboles arbustos y especies con hábito trepador. Aunque

están bien representadas en el trópico de América, la mayoría se encuentra en África, Asia, Australia y Madagascar, establecidos en una amplia variedad de tipos de vegetación, desde selvas altas, selvas bajas subcaducifolias, hasta manglares (Mabberley, 1990; Adema *et al.*, 1992; Robbins, 2001; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2011). Los estudios taxonómicos para los género actuales, mencionan que están conformados por especies de habito arbóreo y arbustivo (Klaassen, 1999).

Por su parte el morfogénero *Sapindoxylon* también se ha documentado en floras fósiles tropicales del Cenozoico, por ejemplo, en el Eoceno de Europa y el Mioceno de Sumatra (Taylor *et al.*, 2009; Friis *et al.*, 2011).

El registro fósil de la familia se compone de hojas, maderas permineralizadas, flores, frutos y granos de polen, que se han recolectado en rocas del Cretácico, siendo abundantes las del Paleoceno y Eoceno (e.g. Kräusel; 1922; Chandler, 1964; Wolfe, 1975; Collinson; 1983; Wolfe y Wehr, 1987; Wilkinson, 1988; Erwing y Stockey, 1990; Poole y Wilkinson, 1992; Manchester, 2001). Las maderas descritas para la familia se encuentran en sedimentos del Cretácico hasta en los del Pleistoceno, abarcando Europa, África, Asia, Norteamérica y Sudamérica, siendo el morfogénero *Sapindoxylon* el más abundante (Gregory *et al.*, 2009). En México el registro fósil de la familia es limitado y solo se compone de registros de impresiones foliares para el Eoceno y polen perteneciente al Plioceno (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000).

Continuando con las maderas descritas dentro del orden Sapindales, *Spondioxylon tlaxcalensis* está incluida dentro de Anacardiaceae, con base en sus características anatómicas que recuerdan mucho a *Spondias*. *Spondioxylon* constituye un nuevo registro para la familia y para México, siendo el segundo registro de maderas fósiles de la familia en el territorio y sumándose a la amplia lista de fósiles descritos para la familia en el país.

La familia Anacardiaceae es cosmopolita. Está distribuida en todas las regiones tropicales de América, África, Asia e Indo Malasia, llegándose a extender a zonas templadas; sus miembros se encuentran desde el nivel del mar, hasta elevaciones que rebasan los 2500 msnm (Terrazas, 1994; Mitchell, 2001; Fonseca y Medina-Lemos;

2012). El género *Spondias* es estrictamente arborescente; se distribuye en los trópicos de América, Asia y Madagascar, siendo el sureste de Asia-Malasia su centro de diversidad. La mayoría de las especies están establecidas en selvas altas subcaducifolias o selvas bajas caducifolias (Mitchell, 2001; Mitchel y Daly, 2015).

El amplio registro de Anacardiaceae indica una larga historia evolutiva. Maderas, hojas, flores, frutos, semillas y polen, han sido descritos para la familia (Taylor *et al.*, 2009); los registros más antiguos son del Cretácico e inicios del Paleoceno, siendo más abundantes en el Eoceno, en particular en las regiones de Norteamérica y Panamá, sugiriendo que la familia pudo haber constituido un elemento importante en las paleocomunidades del Paleógeno (Martínez-Millán, 2000; Franco, 2009; Perl *et al.*, 2011). El registro de maderas fósiles es grande y con una amplia distribución, con mayor incidencia en Asia y Europa, siendo *Anacardioxylon* y *Glutoxylon* los géneros fósiles más abundantes (Gregory *et al.*, 2009).

En México, son varios los registros reportados para el Neógeno y Paleógeno del país. La abundancia del registro fósil de la familia está documentada por hojas (Ramírez-Garduño, 1996; 1999; Martínez-Millán, 2000; Ramírez-Garduño *et al.*, 2000; Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2002, Pérez-Maussán, 2013), flores, granos de polen (Miranda, 1963; Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz, 2000) y maderas de la Fm. El Cien (Mioceno), Baja California Sur (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004).

Es importante destacar que Martínez-Millán (2000) realizó un análisis biogeográfico utilizando caracteres anatómicos de las maderas de la familia. Sus resultados sugieren que los géneros *Tapirira*, *Cyrtocarpa*, *Spondias* pudieron haberse originado en Laurasia, donde México fue parte en su extensión suroccidental. Por otro lado, los resultados de sus análisis filogenéticos proponen que estos géneros pudieron tener como centro de origen Brasil o México, sin embargo, el registro fósil apoya un origen norteamericano y un eventual desplazamiento al sur (Martínez-Millán, 2000; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004).

Se agrega un nuevo registro fósil para Phyllanthaceae, *Paraphyllanthoxylon panotlli*, el cual amplía la distribución del género en México. Este nuevo registro es muy

similar a la madera del género *Glochidion*. La familia Phyllanthaceae es cosmopolita y está bien desarrollada en los trópicos y subtropicos, generalmente en las selvas bajas de América, Asia y Australasia (Webster, 2014). En cuanto a *Glochidion*, su alto número de especies colocan al género como pantropical, siendo abundante en el trópico de América, Asia, Australasia, las islas de Pacífico y Madagascar, generalmente establecido en selvas altas perennifolias, selvas medianas y bajas perennifolias y subperennifolias (Hoffman *et al.*, 2006; Li y Gilbert, 2008).

El registro fósil de la familia no es diverso (Webster, 2014), pero es muy abundante en cuanto a maderas permineralizadas. Los registros más antiguos pertenecen al Cretácico superior e incluyen maderas como *Securinegoxylon biseriatum* y *Bridelioxylon fibrosum* de Sudáfrica (Hayden y Brandt, 1984). *Paraphyllanthoxylon* es el género más abundante; su posición taxonómica es controversial, pues en el morfogénero son agrupadas especies con afinidad a *Bridelia* y *Phyllanthus* de la familia Phyllanthaceae, pero también con taxones que recuerdan mucho a miembros de Anacardiaceae, Burseraceae, Flacourtiaceae y Lauraceae (Herendeen, 1991; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Feng *et al.*, 2012).

En México el género *Paraphyllanthoxylon* está representado desde el Cretácico de Sonora y Coahuila (Cevallos-Ferriz, 1983; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992), y se extiende hasta el Mioceno de la Fm. El Cien en Baja California Sur con las especies *Paraphyllanthoxylon mennegae* y *Paraphyllanthoxylon coloradensis* (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006).

Hay que resaltar la presencia de miembros de tres familias que pertenecen a Sapindales. El orden tiene un registro fósil que se extiende hasta el Cretácico, aunque la identificación de muchos reportes ha sido cuestionada. A partir del Paleoceno y Eoceno, las familias Meliaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Anacardiaceae y Burseraceae tienen registros fósiles más fiables, siendo abundantes en el hemisferio norte, en particular Norteamérica y Europa (Kubitzki, 2011 Méndez-Cárdenas *et al.*, 2013). Kubitzki (2011) menciona que la temprana evolución del orden Sapindales pudo tener lugar en Norteamérica y que en el Eoceno se dispersaron hacia el Este a través de un puente al norte del mar de Tethys, invadiendo y diversificándose en las regiones tropicales.

Como se ha mencionado, en México su presencia está confirmada por registros de órganos vegetativos y reproductivos de las familias Anacardiaceae, Meliaceae y Sapindaceae; estudios en el norte de México, en la Formación El Cien mencionan la presencia de *Tetragastris magniporus*, una madera muy similar a miembros actuales de la familia Burseraceae, (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006); estos registros sugieren que en el Mioceno, el orden ya estaba bien establecido en el territorio.

Además de la información taxonómica que los fósiles pueden proveer, también aportan información sobre el ambiente que existió en el pasado. Utilizando el principio de actualismo biológico que dicta que los fenómenos que observamos en la actualidad son similares a los que ocurrieron en el pasado, podemos deducir que el tipo de vegetación y clima que encontramos en el presente es similar al que pudo haber existido durante el Mioceno, basándonos en la presencia de ciertos taxones componentes de esas comunidades y en los caracteres anatómicos que las distinguen. La tabla 24 resume los tipos de vegetación asociados a los relativos actuales de cada especie fósil.

Las especies descritas para la localidad de Marqués de Comillas tienen características propias de ambientes tropicales y subtropicales, aunque *Dysoxydendron mexicana* también tiene características de propias de climas templados. Los parientes actuales de las maderas de Marqués de Comillas se distribuyen en el trópico y subtrópico y pueden ser encontrados en selvas altas perennifolias a subcaducifolias, en selvas bajas subperennifolias y en manglares (*Pachira*). En México los géneros actuales y los más relacionados con parientes actuales se distribuyen en selvas perennifolias, subperennifolias y subcaducifolias, bosques mesófilos de montaña y bosques de galería (Van der Werff y Lorea, 1997; Germán, 2006; Diego-Pérez y Gómez-Campos, 2013).

A finales del Oligoceno y a principios del Mioceno Chiapas estaba ubicada en la línea costera del sur de México, los registros palinológicos muestran que la vegetación de la zona estaba representada por *Rhizophora*, *Pelliceria* y *Pachira*, elementos comunes en ambientes acuáticos como los manglares (Rzedowsky, 1978).

**Tabla 23. Asignación de las seis maderas permineralizadas a cada orden, familia y género, se menciona la edad y procedencia de cada una.**

Orden	Familia	Género afín	Género fósil	Especie fósil	Procedencia	Edad
<b>Laurales</b>	Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>Laurinoxylon</i>	<i>Laurinoxylon chiapensis</i>	Chiapas	Mioceno
<b>Malpighiales</b>	Phyllanthaceae	<i>Glochidion</i>	<i>Paraphyllanthoxylon</i>	<i>Paraphyllanthoxylon panotlli</i>	Tlaxcala	Mioceno
<b>Sapindales</b>	Anacardiaceae	<i>Spondias</i>	<i>Spondioxylon</i>	<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	Tlaxcala	Mioceno
	Sapindaceae	<i>Erythrophysa</i>	<i>Sapindoxylon</i>	<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	Tlaxcala	Mioceno
	Meliaceae	<i>Dysoxylum</i>	<i>Dysoxydendron</i>	<i>Dysoxydendron mexicana</i>	Chiapas	Mioceno
<b>Malvales</b>	Malvaceae	<i>Pachira</i>	<i>Pachiroxylon</i>	<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	Chiapas	Mioceno

**Tabla 24. Tipos de vegetación en los que actualmente están establecidos los géneros más afines a las maderas fósiles (Tipos de vegetación basados en Miranda y Hernández, 1963).**

Especie fósil	Género afín actual	Distribución actual del género			
		Selva alta	Selva mediana	Selva baja	Manglar
<i>Laurinoxylon chiapensis</i>	<i>Ocotea</i>	•			
<i>Paraphyllanthoxylon panotlli</i>	<i>Glochidion</i>	•	•	•	
<i>Spondioxylon tlaxcalensis</i>	<i>Spondias</i>	•		•	
<i>Sapindoxylon uniseriata</i>	<i>Erythrophysa</i>	•		•	
<i>Dysoxydendron mexicana</i>	<i>Dysoxylum</i>		•	•	
<i>Pachiroxylon cristalliferum</i>	<i>Pachira</i>	•		•	•

Aunado a esto, los registros previos de maderas permineralizadas descritas en la localidad, señalan la presencia de varios miembros de la familia Leguminosae (Flores-Rocha, 2014), una madera con afinidad a *Actinodaphne* de la familia Lauraceae y otra con afinidad a *Sacoglottis* de la familia Humiridaceae, indicando que en la localidad también pudo haber prosperado una selva tropical (Flores-Rocha *et al.*, 2013).

Actualmente la localidad se encuentra caracterizada por un clima húmedo y subhúmedo, con abundantes lluvias en verano (Fernández *et al.*, 2010), y está representada por una diversidad de tipos de vegetación característicos del trópico, destacando la selva tropical húmeda, en particular la selva tipo inundable (Carabias *et al.*, 2012).

Respecto a las maderas descritas para la localidad de Panotla, Tlaxcala, estas tienen características que son comunes en regiones tropicales y subtropicales, generalmente en selvas subcaducifolias. Los parientes actuales más afines a estas maderas se encuentran en México en selvas subcaducifolias y caducifolias, bosque de galería, bosque mesófilo de montaña y pastizales (Calderon de Rzedowski y Rzedowski, 2006; Steinmann, 2007; Fonseca y Medina-Lemos, 2012).

Durante el Mioceno Panotla se encontraba en la parte sur del entonces territorio mexicano. Según los análisis paleoclimáticos de Castañeda-Posadas *et al.* (2009), en la localidad de Panotla, existió una selva alta perennifolia, que estaba conformada por elementos de las familias Combretaceae, Meliaceae, Lauraceae y Leguminosae (Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Flores-Rocha, 2014).

En la actualidad Panotla tiene un clima templado subhúmedo con lluvias en verano y un rango de precipitación media anual de 700 a 1000 msnm (INEGI, 2010); con una vegetación compuesta por bosques de pino-encino y de coníferas, además de una vegetación secundaria, tipo matorral (Rzedowski, 1978).

Estas interpretaciones sobre las paleocomunidades donde se desarrollaron las maderas estudiadas, deben de ser consideraras bajo la premisa de que los taxones actuales con los que fueron comparados crecen bajo condiciones variables y que no suponen que en el pasado estas mismas condiciones existieran. Además, el registro de

macrofósiles está restringido a elementos que crecieron cerca de ambientes de depósito, como cuerpos de agua cercanos, por lo que su interpretación puede estar influenciada hacia este tipo de ambientes (Martínez Cabrera, 2004).

Partiendo de la premisa del parentesco morfológico de los taxones del Mioceno con las plantas modernas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012), es de suponer que las comunidades a las que pertenecieron también sean parecidas a las actuales.

Esto aplica relativamente para la localidad de Marqués de Comillas. Los componentes de las paleocomunidades del Mioceno concuerdan con una vegetación de tipo tropical, con algunos elementos encontrados en manglares. La paleoflora reportada para la zona sugiere que en la región se encontraba una vegetación de tipo manglar cercano a las costas, modificándose a selvas mientras más alejadas de las costas estaban (Miranda, 1963, Graham, 1999; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007). Actualmente en la región están establecidas selvas húmedas, algunas de tipo inundable.

La formación de la Sierra Madre del Sur y el desplazamiento del bloque Chortis durante el Mioceno, provocaron la elevación de la corteza continental y la exposición de algunas áreas cubiertas por mar (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Dichos efectos contribuyeron al desplazamiento de vegetaciones de tipo manglar y a la expansión de las selvas tropicales; aumentando su distribución y diversidad con la formación del Istmo de Panamá, hace 3.5 ma. Este evento, unió a Norteamérica y Sudamérica, propiciando un aumento en el intercambio de comunidades (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

En Panotla, la historia es diferente, durante el Mioceno se propone la existencia de una selva alta perennifolia; actualmente la vegetación en la localidad es más seca, con niveles menores de precipitación, una mayor altitud y con elementos característicos de bosques de coníferas. Dichos cambios pueden ser explicados por la naciente orografía de la región. Hay que recordar que durante el Mioceno la actividad volcánica en la región central del país era alta y estaba en proceso la formación de la Faja Volcánica Transmexicana y de la Sierra Madre Oriental (SMO). Dichos factores contribuyeron en la variación altitudinal, la influencia de la sombra orográfica proyectada

por la SMO, resultando en un clima más seco (Rzedowsky, 1978; Castañeda- Posadas, 2007). La formación de la faja Volcánica Transmexicana dividió al territorio en dos regiones, al norte una región subtropical seca y al sur una región tropical húmeda (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005).

Es importante considerar los procesos geológicos que influyen en el ambiente, pues permiten entender la manera en que las comunidades vegetales responden a través del tiempo. La formación de biomas en el Mioceno estuvo influenciada por la modificación de las condiciones del medio, de esta manera, se explica la aparición y desarrollo de selvas secas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Son numerosos los trabajos que han armado poco a poco un panorama de la historia de la vegetación en México, gracias a ellos se ha reconocido que muchos de los linajes de plantas que crecen hoy en día en México, tienen una historia larga y compleja en el territorio.

Los miembros de las familias expuestas en este trabajo son en general, provenientes del hemisferio norte, con un origen europeo o asiático (Martínez-Millán, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001; Muellner *et al.*, 2006; Kubitzki, 2011; Rodríguez-Reyes *et al.*, 2014). La presencia de estas familias durante el Mioceno se puede explicar con la teoría de la flora Boreotropical, expuesta por Wolfe (1975), quien propone que durante el Paleógeno varios linajes provenientes de África y Asia ampliaron su distribución a latitudes altas de Europa y posteriormente hacia América a través de puentes. Estos puentes permitieron que elementos boreotropicales expandieran su distribución a otros continentes. Durante el Eoceno el clima relativamente homogéneo registrado en el hemisferio Norte comenzó a declinar, lo que causó que muchos taxones tropicales y subtropicales retrocedieran hacia el ecuador. Actualmente representantes de esos linajes se encuentran principalmente en el sureste de Asia y Centroamérica (Smedmark y Anderberg, 2007). Una vez que estos linajes se establecieron en la parte norte de América, su desplazamiento hacia el sur pudo estar facilitado por la ausencia de barreras significativas que limitaran su distribución (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000). En México, gran parte de la vegetación del Mioceno está conformada por plantas de

origen europeo, asiático y africano, cuya presencia ha sido justificada también, a través de esta teoría.

El desplazamiento hacia el sur de familias como Anacardiaceae, Lauraceae, Malvaceae concuerda con los registros descritos en este trabajo. Los taxones actuales más similares a las maderas descritas para estas familias se pueden encontrar actualmente desde el centro y sur de México, Centroamérica y parte de Sudamérica. Aunque las familias Meliaceae, Phyllanthaceae y Sapindaceae también tengan un origen que la liga al hemisferio norte, y varios de sus miembros pueden ser encontrados en el territorio nacional, los taxones que son más semejantes a estas maderas fósiles no se encuentran actualmente distribuidos en el país o en áreas cercanas. Los géneros actuales más similares a las maderas asignadas dentro de Meliaceae y Phyllanthaceae se distribuyen principalmente en la región Indo-malaya de Asia y también en Australia, mientras que para Sapindaceae, el género más a fin se distribuye en Sudáfrica y Madagascar.

Existe una concordancia interesante sobre la posible posición de Australia en el Paleógeno, durante este periodo es posible que existiera una conexión entre Australia y la Antártida, quien a su vez estaba unida a Sudamérica. Durante el Oligoceno temprano, Australia se separó de la Antártida dando como resultado un cambio en las corrientes marinas que seguramente afectó al clima y a la vegetación de ese entonces. Los análisis de la macroflora fósil de Australia han demostrado que muchos de los elementos tropicales de la actual flora del trópico estuvieron presentes en Australia previo a su separación de los remanentes de Gondwana (Christophel, 1986, 1994).

En cuanto a la madera que recuerda a la familia Sapindaceae, la disyunción en la distribución actual y su presencia en el Mioceno de México puede ser atribuida tanto a la fragmentación de Gondwana como a la dispersión de la flora Boreotropical, subsecuentemente los cambios en la fisiografía del país pudieron provocar que individuos de esta especie no se perpetuaran.

Aunque las comunidades del pasado tengan semejanza taxonómica con comunidades actuales, se debe de tomar en cuenta que siempre habrá diferencias. Hay

registros de taxones que se encontraban en determinada época y que, por diversas razones, hoy ya no se encuentran más en el territorio (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

A lo largo de este trabajo se ha mostrado el amplio uso que la anatomía de maderas puede tener, no solo en ámbitos taxonómicos, sino para conocer como estaban constituidas las comunidades vegetales en el pasado y para comprender los cambios a través del tiempo que dieron lugar a las comunidades actuales y su diversidad.

A pesar de que la identificación de las maderas fue con base en caracteres de valor taxonómico, dichas identidades deben de ser tomadas con reserva, pues están basadas en información que un solo órgano provee. Aunado a esto, la determinación taxonómica de las maderas y su comparación con relativos actuales también está restringida por factores como el tiempo geológico transcurrido y la variación específica de los taxones actuales (Castañeda-Posadas, 2004). Esto no constituye una limitante para su estudio y tampoco resta valor sistemático, por el contrario, establecen una pauta para continuar realizando estudios en el campo de la paleobotánica (Hernández-Damián, 2014).

## CONCLUSIÓN

El uso de la anatomía de madera como herramienta taxonómica permitió identificar seis maderas fósiles de pertenecientes a dos localidades del Mioceno de México. Tres maderas designadas como *Dysoxydendron mexicana*, *Pachioxylon cristalliferum* y *Laurinoxylon chiapensis* se encontraron en la localidad de Marqués de Comillas, Chiapas; mientras que para la localidad de Panotla, Tlaxcala tres maderas fueron designadas como *Spondioxylon tlaxcalensis*, *Sapindoxylon uniseriata* y *Paraphyllanthoxylon panotlii*. Todos son registros nuevos para México, los géneros *Pachioxylon*, *Dysoxydendron*, *Spondioxylon* y *Sapindoxylon* son el primer registro para el territorio. Tres de las seis especies pertenecen al orden Sapindales (Anacardiaceae, Meliaceae y Sapindaceae). Estos nuevos registros contribuyen al conocimiento de la flora que prosperó durante el Mioceno de las localidades Marqués de Comillas, Chiapas

y Panotla, Tlaxcala, de manera paralela contribuyen al entendimiento del origen y evolución de la diversidad vegetal en México.

Las características anatómicas que distinguen a estas maderas indican que estas se desarrollaron en ambientes tropicales o subtropicales, bajo condiciones de constante humedad con variaciones significativas en el suministro de agua. En Marqués de Comillas, Chiapas, los elementos descritos poseen características encontradas en plantas que actualmente se encuentran en selvas altas perennifolias, o subcaducifolias, mientras que en Panotla, Tlaxcala las maderas descritas recuerdan a elementos que componen selvas subcaducifolias o caducifolias.

El análisis de la estructura anatómica de la madera se ha convertido en una herramienta importante no solo para dar identidad a los elementos que constituyeron a las paleocomunidades, además los datos que brindan son de utilidad en consideraciones paleoecológicas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo-Rodriguez, P., P.C. Van Welzen, F. Adema y R.W.J.M. Van der Ham. 2011. Sapindaceae. En: Kubitzki, K (ed.). *The families and genera of vascular plants Vol. X*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp 357-407.
- Airy Shaw, H.K. 1965. Diagnoses of new families, new names etc. for the seventh edition of Willis's "Dictionary". *Kew Bulletin* 18:249-273.
- Alves, E.S. y V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the Wood anatomy of some brazilians species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA J.* 21(1): 3-30.
- Alves, E.S. y V. Angyalossy-Alfonso. 2002. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilians species. 2. Axial parenchyma, rays and fibers. *IAWA J.* 23(4): 391-418.
- Bailey, I.W., 1924. The problem of identifying the wood of Cretaceous and later dicotyledons: *Praphyllanthoxylon arizonense*. *Ann. Bot.* 38: 439-451.
- Baizhong, L.; B.J.H. ter Welle y R.Klaassen. 1995. Wood anatomy of trees and shrubs from China VII. Sapindaceae. *IAWA J.* 16(2): 191-215.
- Bateman, R.M. y W.A. Di Michele. 2003. Genesis of phenotypic and genotypic diversity in land plants: the present as the key to the past. *Systematics and Biodiversity* 1(1): 13-18.
- Bayer, C. y K. Kubitzki. 2003. Malvaceae. En Kubitzki, K (ed.). *The families and genera of vascular plants Vol. V*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 225-311.
- Behrensmeyer, A.K., J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R.S. R. Potts, H.D. Sues, y S.L. Wing (eds.). 1992. *Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago: University of Chicago Press, 568 p.
- Boonchai, N. y S.R. Manchester. 2012. Affinities of early Eocene petrified Woods from Big Sandy Reservoir, Southwestern Wyoming. *Int. J. Plant. Sci.* 173 (2): 209-227.
- Brett, D.W. 1966. Fossil Wood of Anacardiaceae from the British Eocene. *Palaeontology* 9: 360-364.

Butterfield, B.G. y B.A. Meylan. 1976. The occurrence of septate fibers in some New Zealand woods. *New Zealand Journal of Botany* 14(2): 123-130.

Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2006. Sapindaceae. En Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones adyacentes* 142: 1-70.

Callado, C.H. y C.G. Costa. 1997. Wood anatomy of some *Anaueria* and *Beilschmiedia* species (Lauraceae). *IAWA J.* 18(3): 247-259.

Calvillo-Canadell, L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2002. *Bauhcis moranii* gen. et sp. nov. (Cercideae, Caesalpinieae) an Oligocene plant from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mex., with leaf architecture similar to Bauhinia and Cercis, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 122(3-4), 171-184.

Calvillo-Canadell, L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico, *International Journal of Plant Sciences* 166(4): 671-692.

Calvillo-Canadell, L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2007. Reproductive structures of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, Mexico. *Amer. J. Bot.* 94 (10): 1658-1669.

Calvillo-Canadell, L., S.R.S. Cevallos-Ferriz y L. Rico-Arce. 2010. Miocene Hymenaea flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 160: 126-134.

Calvillo-Canadell, L., O.J. Rodríguez-Reyes, R. Medina-Lemos, Y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2013. Eocene *Bursera* (Burseraceae) in La Carroza Formation, Mexico: a dry tropical flora member. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 65 (3): 631-643.

Carabias, J., P. Meli y G. Hernández. 2012. Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas. Informe final. Coordinación del Programa de Cambio Climático. 122 p.

Carlquist, S. J. 1988. Comparative Wood anatomy; systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer. 436 p.

Carreño, A. L. y M. Montellanos- Ballesteros. 2005. La paleontología mexicana, pasado, presente y futuro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Volumen conmemorativo del centenario. Aspectos históricos de la geología en México. 57 (2): 137-147.

Cascante-Marin, A. 1997. La familia Bombacaceae (Malvales) en Costa Rica. *Brenesia* 48: 17-36.

Castañeda-Posadas, C. 2004. Identificación de maderas terciarias de Panotla Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 78 p.

Castañeda-Posadas, C. 2007. Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología. UNAM. México D.F. 160 p.

Castañeda-Posadas, C. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2007. *Swietenia* (Meliaceae) flower included in miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Amer. J. Bot.* 94 (11): 1821-1827.

Castañeda- Posadas, C., L. Calvillo- Canadell y S.R.S. Cevallos- Ferriz. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 146: 494-506.

Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1983. Descripción de una madera de angiosperma cretácica de Cananea, Son., Méx. Los xilitos en el estudio del origen de las angiospermopsida, *Anales Instituto Biología, UNAM*; 54: 97-112

Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1994. Permineralized fruit with *in situ* seeds from Campanian sediments near Coahuila, Mexico. A type similar to Araceae, *Amer. J. Bot.* 81(6): 90

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y J. Barajas-Morales. 1994 Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae, *IAWA J.* 15: 229-245

Cevallos- Ferriz, S.R.S. y L. Calvillo- Canadell. 2012. La historia que cuentan las plantas. UNAM, IG, SEMAH, UNICACH. México, D.F. 212 p.

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y E.A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: Vega, F.J.; T.G. Nyborg, M.C. Perrillat, M. Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz (eds.). *Studies on Mexican paleontology*. Springer. Dordrecht, Holanda. pp. 1-15.

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y O.S. Ricalde-Moreno. 1995. Palmeras fósiles del Norte de México. *An. Inst. Biol., Univ. Nac. Autón. Mex. Ser. Bot.* 66(1): 37-103.

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y R. Weber. 1992, Dicotyledonous Wood from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Coahuila: *Revista Instituto de Geología, UNAM.* 10(1): 65-70.

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.

Chambers, K.L., G.O. Poinar y A.E. Brown. 2012. A new fossil species of *Colpothrinax* (Arecaceae) from Mid-Tertiary Mexican amber. *Journal of the Botanical Research Institute Texas* 6:557-560.

Chanderbali, A.S., H. Van der Werff y S. Renner. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88(1): 104-134.

Chandler, M.E.J. 1964. The Lower Tertiary floras of Southern England, IV. *Br. Mus. Nat. Hist. Londres*, 151 pp.

Chase, M.W., S. Zmarzty, M.D. Lledó, K.J. Wurdack, S.M. Swensen y M.F. Fay. 2002. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: A molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcl* DNA sequences. *Kew Bulletin* 57 (1): 141-181.

Chattaway, M.M. 1933. Tile cells in the rays of the Malvales. *New Phytol.* 32: 261-273.

Chattaway, M.M. 1955. Crystals in Woody tissues, part I. *Trop. Woods* 102: 55-74.

- Chattaway, M.M. 1956. Crystals in Woody tissues, part II. *Trop. Woods* 104:100-124.
- Christophel, D. C. 1986. Evolution of the Australian flora through the Tertiary. *Pl. Syst. Evol.* 162: 63-78.
- Christophel, D.C. 1994. The early Tertiary macrofloras of continental Australia. In Hill, R.S. (ed.). *History of the Australian vegetation. Cretaceous to recent.* Cambridge University Press. pp. 262- 275.
- Collinson, M.E. 1983. Fossil plants of the London Clay. Palaeontological Association Field Guide to fossils. Number I. Oxford University Press, Oxford.
- CONAMP. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. INE. México. 256 p.
- Crane, P.R., P. Herendeen y E.M. Friis. 2004. Fossil and plant phylogeny. *Amer. J. Bot.* 91(10): 1683-1699.
- Crawley, M. 2001. Angiosperm woods from British Lower Cretaceous and Palaeogene deposits. *Special Papers in Palaeontology* 66. The Palaeontological Association 100 pp.
- Dadswell, H.E. y H.D. Ingle. 1948. The anatomy of the timbers of the South-west Pacific Area. I. Anacardiaceae. *Aus. J. Res. Ser.B.* 1: 391-415
- Daly, D.C., M.M. Harley, M.-C. Martínez-Habibe y A. Weeks. 2011. Burseraceae. En Kubitzki, K (ed.). *The families and genera of vascular plants Vol. X.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 76-104.
- Davidse, G., M. Sousa Sánchez, S. Knapp y F. Chiang Cabrera. 2018. Cycadaceae a Connaraceae. Vol. 2(1). En: G. Davidse, M. Sousa Sánchez, S. Knapp y F. Chiang Cabrera (eds.). *Fl. Mesoamer. Missouri Botanical Garden*, St. Louis. 248 pp. En prensa.
- Denardi, L., R. Trevisan, E.R. Perrando, F.J. Sutili, T. Baldin y J.N. Cardoso-Marchiori. 2013. Anatomia da madeira de *Phyllanthus sellowianus* Müll. Arg. (Phyllanthaceae). *Ciência Florestal, Santa Maria* 23(2): 505-511.

Denk, T. y R.M. Dillhoff. 2005. *Ulmus* leaves and fruits from the Early-Middle Eocene of northwestern North America: Systematics and implications for character evolution within Ulmaceae. *Canadian Journal of Botany* 83: 1663-1681.

De Zeeuw, C.H. 1990. Secondary xylem of neotropical Lecythidaceae. En S.A. Mori y G.T. Prance [eds.]. *Lecythidaceae. II The zygomorphic flowered New World genera. Flora Neotropica Monograph* 21:4-59.

Diego-Pérez, N. y A. Gómez-Campos. 2013. Bombacaceae. En Diego-Pérez, N. y R.M. Fonseca (eds.). *Flora de Guerrero*. 54. UNAM Facultad de Ciencias. 33 pp.

Domínguez- de la Torre, A. 2013. Reconstrucción paleoclimática con base en la diversidad foliar del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 78 p.

Dong, Z. y P. Bass. 1993. Wood Anatomy of trees and shrubs from China V. Anacardiaceae. *IAWA J.* 14(1):87-102.

Dupéron, J., M. Dupéron-Laudoueneix y K.H. Durrani. 1996. Découverte de *Bombacoxylon owenii* (Carr.) Gottwald dans le Cénozoïque du Pakistan; historique et intérêts de l'espèce, *Palaeontographica. Abteilung B: Palaeophytologie* 239(1-3): 59-75.

Dupéron, J., M. Dupéron-Laudoueneix, J. Sakala y D. De Franceschi. 2008. *Ulmium diluviale* Unger: historique de la découverte et nouvelle étude. *Ann. Paléontol.* 94: 1-12.

Dupéron-Laudoueneix, M. y J. Dupéron. 2005 Bois fossiles de Lauraceae: nouvelle découverte au Cameroun, inventaire et discussion. *Ann. Paléontol.* 91: 127-151.

Edwards, W.N. 1931. Dicotyledones (Ligna). En Jongmans (ed.). *Fossilium catalogus II: Plantae, Pars 17*. W. Junk. Berlín. pp. 1-95.

El-Saadawi, W., M. Kamal-El-Din, E. Wheeler, R. Osman, M. El-Faramawi y Z. El-Noamani. 2014. Early Miocene Woods of Egypt. *IAWA J.* 35 (1): 35-50.

Erwin, D.M. y R.A. Stockey. 1990. Sapindaceous flowers from the Middle Eocene Princeton chert (Allenby Formation) of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany* 68(9): 2025-2034.

Estrada-Ruiz, E. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2007. Infructescences from the Cerro del Pueblo Formation (late Campanian), Coahuila, and El Cien Formation (Oligocene-Miocene), Baja California Sur, Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 168(4): 507-519.

Estrada-Ruiz, E. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2009. *Palmoxydon enochi* sp. nov. de la Formación Olmos (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), Coahuila, México: *Ameghiniana* 46(4): 577-585.

Estrada-Ruiz, E. y H.I. Martínez-Cabrera. 2011. A new late cretaceous (Coniacian-Maastrichtian) Javalinoxylon Wood from Chihuahua, México. *IAWA J.* 32 (4): 521-530.

Estrada-Ruiz, E., L. Calvillo-Canadell y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2009. Upper Cretaceous aquatic plants from Northern Mexico. *Aquatic Botany*. 90: 282-287.

Estrada-Ruiz, E., H.I. Martínez-Cabrera y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Amer. J. Bot.* 97: 1179-1194.

Estrada-Salinas, F. 2014. Descripción de hojas fósiles de angiospermas de la localidad oligocénica Los Ahuehuetes, Tepexi de Rodríguez, Puebla, y su comparación con taxa actuales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 106 p.

Feng, X.X., T.M. Yi y J.H. Jin. 2010. A new record of *Paraphyllanthoxylon* from China. *IAWA J.* 31(1): 89-94.

Feng, X., A.A. Oskolski y J. Jin. 2012. Eocene dicotyledonous Wood, *Bischofia maomingensis* sp. nov. from Maoming Basin, South China. *Rev. Paleobot. Palynol.* 174 (101-105).

Fernández, A., C. Gutiérrez, J. M. Madrigal *et al.* 2010. Fascículo informativo ejidal. Ejido Boca de Chajul. Municipio Marqués de Comillas. CentroGeo. 21 p.

Flores-Rocha, L.A. 2014. Maderas de Leguminosae en el Neógeno de México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 95 p.

Flores-Rocha, L.A. S.R.S. Cevallos-Ferriz y L. Calvillo-Canadell. 2013. Miocene Woods from the Guacamayas locality, Marques de Comillas, Chiapas, Mexico. Scientific program Botany 2013: Celebrating Diversity 27-31 Jul 2013. New Orleans, USA.

Fonseca, R.M. y R. Medina-Lemos. 2012. Anacardiaceae. En: Diego-Pérez, N. y R.M. Fonseca (eds.). Flora de Guerrero 52. UNAM FC. 84 pp.

Franco, M.J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 46(4): 587-604.

Franco, M.J. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), cuenca del río Paraná, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 14(2): 307-324.

Franco, M.J., M. Brea, E. Passeggi y L.M. Pérez. 2015. The first record of Lauraceae fossil Woods from the Cretaceous Puerto Yerúa Formation of Eastern Argentina and palaeobiogeographic implications. *Cretaceous Research* 56: 388-398.

García, B.P. y A. Contreras. Tafonomía En García B.P., F. Sour-Tovar, y M. Montellano. (eds.) 1998. Paleontología. Coordinación de Servicios Editoriales. Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 45-74.

Germán, M.T. 2006. Meliaceae. En: Diego-Pérez, N. y R.M. Fonseca (eds.). Flora de Guerrero. 31. UNAM FC. 38 pp.

Gómez-Bravo, A.I. 2005. Estudio taxonómico de una estructura floral conservada en ámbar de Simojovel de Allende, Chiapas, México, Tesis de Licenciatura (Biología) UNICACH, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 63 pp.

González- Medrano, F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Ciencias* 52: 58-65.

González-Vanegas, X.S. 2014. Reconstrucción paleoclimática basada en la fisionomía foliar de impresiones fósiles de angiospermas eocénicas de la Formación La Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 78p.

Gottwald, H. 1994. Tertiäre Hölzer aus dem Chindwin-Bassin im nordwestlichen Myanmar (Birma). *Doc. Nat.* 86: 1-90.

Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.

Graham, A. 1999. Studies in Neotropical Paleobotany. XII. An Oligo-Miocene Palynoflora from Simojovel (Chiapas, México). *Am. J. Bot.* 86 (1): 17-31.

Gregory, M., I. Poole y E.A. Wheeler. 2009. Fossil dicot Wood names, an annotated list with full bibliography. *IAWA J. Suppl.* 6. 220 pp.

Guerrero-Márquez, G., L. Calvillo-Canadell, S.R.S. Cevallos-Ferriz y J. Avendaño-Gil. 2013. Angiospermas cretácicas de la localidad "El Chango", Chiapas, México. *Paleontología Mexicana* 63: 32-39.

Guerrero-Márquez, G. 2014. Descripción e identificación a través de la arquitectura foliar de una hoja compuesta y folíolos dispersos del Eoceno de La Popa, Nuevo León, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 72 p.

Gupta, S. y M. Arwal. 2008. Wood anatomy of Anacardiaceae from India with special reference to systematic position of *Rhus*. *IAWA Journal* 29:1 79-106.

Guzmán Vázquez, I. 2015. Arquitectura foliar de improntas cretácicas de la formación Olmos, Coahuila, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 75 p.

Hayden, W.J. 1994. Systematic anatomy of Euphorbiaceae subfamily Oldfieldioideae I. Overview. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81(2):180-202.

Hayden, W.J. y D.S. Brandt. 1984. Wood anatomy and relationships of *Neowawraea* (Euphorbiaceae). *Systematic Botany* 9(4): 458-466.

Herendeen, P.S. 1991. Lauraceous wood from the mid-Cretaceous Potomac group of eastern North America: *Paraphyllanthoxylon marylandense* sp. Nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 69: 277-290.

Herendeen, P. S. y R. B. Miller. 2000. Utility of Wood anatomical characters in cladistic analyses. *IAWA J.* 21(3): 247-276.

Herendeen, P.S. W.L. Crepet y K.C. Nixon. 1994. Fossil flowers and pollen of Lauraceae from the upper Cretaceous of New Jersey. *Plant. Syst. Evol.* 189: 29-40

Hernández-Damián, A. L. 2011. Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 69 p.

Hernández-Damián, A. L. 2014. Flores preservadas en ámbar del Mioceno de Simojovel de Allende, Chiapas, México. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología, UNAM. México D.F. 177 p.

Hernández-Villalba, D. V. 2012. Inferencia del paleoclima de la formación miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la fisonomía foliar de los fósiles. Tesis Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 84 p.

Hickey, L.J. 1977. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of western North Dakota. *Geological Society of America Memoir* 150:1–183.

Hoffman, P., H. Kathriarachchi y K.J. Wurdack. 2006. A phylogenetic classification of Phyllanthaceae (Malpighiales: Euphorbiaceae *sensu lato*). *Kew Bulletin.* 61 (1): 37-53.

IAWA. Committe. 1964. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur. pp. 137-160.

IAWA Committe. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* 10: 219-332.

Jangid, P. P. y Gupta, S. 2016. Systematic wood anatomy of the tribe Phyllantheae (Phyllanthaceae, Euphorbiaceae s.l.) from India: implication in reinstatement of *Phyllanthus*, *Glochidion* and allies. *Nordic Journal of Botany*, 34: 496–512.

Jangid, P. P. y Gupta, S. 2017. Systematic wood anatomy of Indian Antidesmatoideae (Phyllanthaceae), with remarks on the generic distinctness of *Aporusa* and *Baccaurea*. *Nordic Journal of Botany.* 0:1-12.

Ji, Q., H. Li, M. Bowe, Y. Liu y D.W. Taylor. 2004. Early Cretaceous *Archaeofructus eofflora* sp. nov. with bisexual flowers from Beipiao, western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, 78(4): 883-896.

Judd, W.S., S.R. Manchester. 1997. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological anatomical, palynological, and chemical characters. *Brittonia* 49:384-405.

Kawasaki, M. L. 2007. Vochysiaceae. En: Kubitzki, K (ed.). The families and genera of vascular plants Vol. IX. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 480- 487.

Klaassen, R. 1999. Wood anatomy of the Sapindaceae. *IAWA J. Suppl.* 2: 1-214.

Klink, H.J. 1973. La división de la vegetación natural en la región Puebla- Tlaxcala: Proyecto Pueblo-Tlaxcala. Fundación Alemana para la investigación Científica. *Comunicaciones* 7. 38-42.

Kräusel, R. 1922. Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Süd-Sumatra. *Verh. Geol. Mijnbouwk. Genoot Ned. Kolon. (Geol. Ser.)* 5: 231-287.

Kribs, D.A. 1930. Comparative anatomy of the woods of the Meliaceae. *Amer. J. Bot.* 17(8): 724-738.

Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547–557.

Kubitzki, K. 2011. Introduction to Sapindales. En Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants Vol. X. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp.1-3.

Langenheim, J.H.; B.L. Hacker y A. Bartlett. 1967. Mangrove pollen at depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Botanical Museum leaflets, Harvard University* 21: 289-324.

Leigh, E.G.; A. O’Dea y G.J. Vermeij. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biol. Rev.* 89: 148–172.

- Lemke, D.E. 1988. A synopsis of Flacourtiaceae. *ALISO: A journal of systematic and evolutionary botany* 12 (1): 29-43.
- León, W.J. 2000. Anatomía del leño de 17 especies del género *Ocotea* Aublet. *PITTIERIA* 1(30):53-65.
- León, W.J. 2001. Anatomía de la madera de 15 especies del género *Ocotea* Aublet (Lauraceae). *Act. Bot. Venez.* 21 (1): 13-36.
- León, W.J. 2002. Anatomía xilemática caulinar de 14 especies de la familia Lauraceae. *Rev. Forest. Venez.* 46 (1): 15-25.
- León, W.J. 2003. Estudio anatómico del xilema secundario de 17 especies de la familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 26:1-30.
- León, W.J. 2009. Anatomía de la madera y clave de identificación para especies forestales vedadas en Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 53 (1): 51-62.
- León, W.J. 2010. Anatomía de la madera de 18 especies de Sapindaceae en Venezuela. *Ernstia.* 20 (2): 107-139.
- León, W.J. 2012. Anatomía de la madera de once especies de la familia Burseraceae en Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 56(1): 9-20.
- León, W.J. y N. Espinoza de Pernia. 2000a. Estudio anatómico del leño de ocho especies del género *Aniba* Aublet (Lauraceae). *Rev. Forest. Venez.* 44(1): 37-46.
- León, W.J. y N. Espinoza de Pernia. 2000b. Estudio anatómico del leño de siete especies del género *Beilschmiedia* Nees (Lauraceae). *Rev. Forest. Venez.* 44(1): 47-56.
- Lens, F.; P. Baas, S. Jansen y E. Smets. 2007. A search for phylogenetically informative wood characters within Lecythidaceae s.l. *Amer. J. Bot.* 94(4): 483-502.
- Li, B. y M.G, Gilbert. 2008. Euphorbiaceae. En Wu, ZY; P.H. Raven, D.Y. Hong, (eds.). *Flora of China*. Vol. 11 (Oxalidaceae through Aceraceae). Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press. pp. 193–202.

Licht, A., A. Boura, D. De Franceschi, S. Ducrocq, A.N. Soe y J.J. Jaeger. 2014. Fossil Woods from the late middle Eocene Pondaung Formation. Myanmar. *Review of Palaeobotany and Palynology* 202: 29-46.

López-Toledo, L. y M. Martínez-Ramos. 2011. The soil seed bank in abandoned tropical pastures: source of regeneration or invasion? *Revista mexicana de biodiversidad* 82(2): 663-678.

Luzcáida, S. y A. Castillo-Suarez. 2007. Revisión del género *Pachira* Aubl. En el Herbario Nacional de Venezuela (VEN). *Rev. Fav. Agron.* 24(1): 164-172.

Mabberley, D.J. 1990. The Plant Book, a portable dictionary for higher plants. Cambridge University Press. Cambridge. 706 pp.

Mabberley, D.J. 2011. Meliaceae. En Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants Vol. X. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 185-211.

Mabberley, D.J., C.M. Pannell y A.M. Sing. 1995. Meliaceae, Flora Malesiana. 12:1-407.

Magallón-Puebla S. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in America: *Cedrelospermum manchesteri* sp. nov. from the Upper Cenozoic of Puebla, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 81: 115-128.

Magallón-Puebla, S. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 1994b. Fossil legume pods from Tertiary strata of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *Can. J. Bot.* 72: 1027-1038.

Magallón-Puebla S. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 1994c. *Eucommia constans* sp. nov. fruits from the upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. *Int. J. Plant Sci.* 155: 80-95.

Magaña, P. y J. L. Villaseñor. 2002. La flora de México. ¿Se podrá conocer completamente? *Ciencias* 66: 24-26.

Manchester, S.R. 1989. Attached reproductive and vegetative remains of the extinct American-European genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the Early Tertiary of Utah and Colorado. *Amer. J. Bot.* 76: 256-276.

Manchester, S.R. 2001. Leaves and Fruits of *Aesculus* (Sapindales) from the Paleocene of North America. *Int. J. Plant Sci.* 162: 985-998.

Manchester, S.R. y P.R. Crane. 1983. Attached leaves, inflorescences, and fruits of *Fagopsis*, an extinct genus of fagaceous affinity from the Oligocene Florissant Flora of Colorado, USA. *Amer. J. Bot.* 70: 1147-1164.

Manchester, S.R.; D.L. Dilcher y S.L. Wing. 1998. Attached leaves and fruits of myrtaceous affinity from the Middle Eocene of Colorado. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 102: 153-163.

Manchester, S.R.; W.S. Judd y B. Handley. 2006. Foliage and fruits of early poplars (Salicaceae: *Populus*) from the Eocene of Utah, Colorado and Wyoming. *Int. J. Plant Sci.* 167: 897-908.

Martínez-Cabrera, H. I. 2004. Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno- Mioceno), Baja California Sur. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología. UNAM. México D.F. 91 p.

Martínez-Cabrera, H.I. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2004. A new species of *Tapirira* (Anacardiaceae) from early miocene sediments of El Cien formation, Baja California Sur, Mexico. *Iawa J.* 25 (1): 103-117.

Martínez-Cabrera H. I. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2008. Paleoecology of the Miocene El Cien Formation (Mexico) as determined from wood anatomical characters. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 150: 154-167.

Martínez-Cabrera, H.I.; S.R.S. Cevallos- Ferriz e I. Poole. 2006. Fossil Woods from early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 138:141-163.

Martínez-Cabrera, H.I.; E. Estrada-Ruiz, C. Castañeda-Posadas y D. Woodcock. 2012. Wood specific gravity estimation based on Wood anatomical traits: Inference of key ecological characteristics in fossil assemblages. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 187: 1-10.

Martínez-Millán, M. 2000. Biogeografía histórica (Terciario y Cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 76 pp.

McNeill, J. F.R. Barrie, W.R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W.F. Proud'Homme Van Reine, G.F. Smith y J.H. Wiersema. 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code), adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Bratislava: International Association for Plant Taxonomy.

Mehrotra, R.C.; S.K. Bera, S.K. Basumatary y G. Srivastava. 2011. Study of fossil Wood from the Middle-Late Miocene sediments of Dhemaji and Lakhimpur districts of Assam, India and its palaeoecological and palaeophytogeographical implications. *J. Earth Syst. Sci.* 120 (4): p.686.

Meléndez, B. 1999. Métodos de Investigación Paleontológica. En: Meléndez, B. (ed.). Tratado de Paleontología. Tomo 1. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. 109-111 pp.

Méndez-Cárdenas, J.P., S.R.S. Cevallos-Ferriz y L. Calvillo-Canadell. 2013. Importancia de *Paraphyllanthoxylon* en el reconocimiento de plantas en el Cretácico de Coahuila, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30 (1): 135-149.

Mennega, A. M. W. 1987. Wood anatomy of the Euphorbiaceae, in particular of the subfamily Phyllanthoideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 111-126.

Metcalf, C.R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. I y II. Clarendon Press. Oxford. 1500 p.

Miller, R.B. y P. Détienne. 2001. Major timber tree of Guyana. Wood anatomy. Tropenbos International. Wageningen. 218 p.

Miranda, F. 1963. Two plants from the amber of the Simojovel, Chiapas, Mexico area. *J. Paleontology*. 37: 611–614.

Mitchell, J.D. 2001. Anacardiaceae, en: Stevens, W.D.; C. Ulloa U., A. Pool y O.M. Montiel (eds.). Flora de Nicaragua. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden* 85(1): 83-93.

Mitchell, J.D. y D.C. Daly. 2015. A revision of *Spondias* L. (Anacardiaceae) in the Neotropics. *PhytoKeys* 55:1-92.

Muellner, A.N.; V. Savolainen, R. Samuel, y M.W. Chase. 2006. The mahogany family “out-of-Africa”: divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid *rbcl* DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 236–250.

Negi, K., S. Gupta, I. Chauhan y M. Pal. 2003. Patterns of crystal distribution on the woods of Meliaceae from India. *IAWA J.* 24(2): 155-162.

Ortega-Gutierrez, F.; R.L. Seedlock y R.C. Speed. 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. En Speed, R.C. (ed.). Phanerozoic evolution of North American Continent-Ocean Transitions. Geological Society of America. v. 13. pp 265-306.

Palacios-Chávez, R.; D.L. Quiroz-García, D. Ramos-Zamora y M.L. Arreguín-Sánchez. 1985. Flora polínica del Valle de México. *Phytologia* 59(1): 65-66.

Palacios-Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de las floras del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 24: 1-96.

Parra, J.S. 2009. Anatomía del leño e identificación de siete especies de Laurales en San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pitteria* 33: 59-77.

Patel, R.N. 1974. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand. 6. Meliaceae. *New Zeal. J. Bot.* 12 (2): 159- 166.

Patel, R.N. 1975. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 13: 131-140

Patel, R.N. 1987. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand. 16. Lauraceae. *New Zeal. J. Bot.* 25 (4): 477-488.

- Paula, J.E., F.G. Silva Júnior y A. P. Silva. 2000. Caracterização anatômica de madeiras nativas de matas ciliares do centro- oeste brasileiro. *Scientia Forestalis* 58: 73-89.
- Pell, S.K. 2004. Molecular Systematics of the Cashew Family (Anacardiaceae). PhD dissertation. Louisiana State University. USA. 207 pp.
- Pell, S.K., J.D. Mitchell, A.J. Miller, y T.A. Lobova. 2011. Anacardiaceae. En Kubitzki, K (ed.). The families and genera of vascular plants Vol. X. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 7–45.
- Peng, H., D.J. Mabberley, C.M.Pannell, L.M. Edmonds, B. Bartholomew. 2008. Meliaceae. En: Wu, ZY; P.H. Raven, D.Y. Hong, (eds.). Flora of China. Vol. 11 (Oxalidaceae through Aceraceae). Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press. pp. 111–131.
- Pennington T.D. y B.T. Styles. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea* 22(3): 419-540.
- Pérez-Maussán, A.I. 2013. Descripción de improntas foliares eocénicas de la Formación La Carroza, “La Popa”, Nuevo León, México, y su comparación con taxa actuales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. CDMX. 114p.
- Philipson, W.R. 1993. Monimiaceae. En: Kubitzki, K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin. p 426-337.
- Phongkrathung, R., S. Vajrodaya y P. Kermanee. 2016. Wood anatomy and properties of three species in the genus *Spondias lakonensis* (Anacardiaceae) found un Thailand. *Agriculture and natural resources* 50:14-19.
- Poinar, G.O. 2002. Fossil palm flowers in Dominican and Mexican amber. *Botanical Journal of the Linnean Society*.138:57-61
- Poinar, G.O y A.E. Brown. 2002. *Hymenaea Mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinoideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society* 139:125-132

Pons, D. y D. De Franceschi. 2007. Neogene woods from western peruvian amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of geosciences* 82(4): 343-354.

Poole, I. 2000. Fossil angiosperm Wood: its role in the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134:361-381.

Poole, I. y H.P. Wilkinson. 1992. Two sapindaceous woods from the London Clay (Eocene) of south England. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 75:65-75.

Poole, I., H.G. Richter y J.E. Francis. 2000. Evidence for gondwanan origins for *Sassafras* (Lauraceae)? late cretaceous fossil wood of Antarctica. *IAWA Bull.* 21: 463-475

Prance, G.T. y S.A. Mori. 2004. Lecythidaceae. En Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of Vascular Plants. Vol VI. Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp 221-231.

Quirk, J.T. 1980. Anatomy of the Vochysiaceae. *IAWA Bull.* 1 (4): 172-179.

Ramírez-Garduño, J.L. 1996. Análisis foliar de plantas del Terciario, Tepexi de Rodríguez, Puebla: *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae). Tesis de Licenciatura (Biología). FES Zaragoza, UNAM.

Ramírez-Garduño, J.L. 1999. Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología, UNAM. México D.F.

Ramírez-Garduño, J.L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (Plantas con flor) fósiles en México. *GEOS. Unión Geofísica Mexicana A.C.* 433-444

Ramírez-Garduño, J.L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Amer. J. Bot.* 89: 535–545.

Ramírez-Garduño, J.L., S.R.S. Cevallos-Ferriz y A. Silva Pineda. 2000. Reconstruction of leaves of two new species of *Pseudosmodingium* from Oligocene strata of Puebla, México. *Int. J. Plant Sci.* 161: 509–519.

Ramos, R.S., M. Brea y D. M. Kröhling. 2015. Primer registro de *Cryptocaryoxylon* Leisman, una Lauraceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío). Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 17(1): 59-70.

Record, S.J. 1939a. American woods of the family Bombacaceae. *Trop. Woods* 59:1-20.

Record, S.J. 1939b. American woods of the family Anacardiaceae. *Trop. Woods* 60:11-45.

Record, S.J. y R.W. Hess. 1942. American timbers of the family Lauraceae. *Trop. Woods* 69: 7-33.

Record, S.J. y R.W. Hess. 1943. Timbers of the New world. New Haven: Yale University Press. 640 pp.

Richter, H.G. 1981. Wood and bark anatomy of Lauraceae. I. *Aniba* Aublet. *IAWA J. Bull.* 2(2-3): 79-87

Richter, H.G. 1985. Wood and bark anatomy of Lauraceae. II. *Licaria* Aublet. *IAWA J. Bull.* 6(3): 187-199

Richter. 1987. En: Metcalfe, C.R. (ed.). Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2 Vol. III. Magnoliales, Illiciales and Laurales. Clarendon Press, Oxford. 224 p.

Robbins, R.L. 2001. Sapindaceae, en: Stevens, W.D.; C. Ulloa, U.A. Pool y O.M. Montiel (eds.). Flora de Nicaragua. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* pp. 2307-2332.

Rodríguez de la Rosa, R.A. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 1994. Upper Cretaceous zingiberalean fruits with *in situ* seeds from southeast Coahuila, Mexico. *Int. J. Plant Sci.* 155: 786-805.

Rodríguez-Reyes, O.J. 2009. Material foliar del Eoceno de la Fm. Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología, UNAM. México, D.F. 79 pp.

Rodríguez-Reyes, O., H. Falcon-Lang, P. Gasson, M. Collinson, C. Jaramillo. 2014. Fossil woods (Malvaceae) from the lower Miocene (early to mid- Burdigalian) part of the Cucaracha Formation of Panama (Central America) and their biogeographic implications. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 209: 11-34.

Rohwer, J.G. 1993. Lauraceae. En: Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. II. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin. p 366-390.

Rubalcava-Knoth M.A. 2016. Inferencia climática a partir de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera de la localidad de San Juan Atzingo, formación Tehuacán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. CDMX. 101p.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 504 pp.

Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias* 6: 47-56.

Sainz-Reséndiz, B. A. 2011. Descripción e identificación de maderas del Paleógeno de San Juan Atzingo, Puebla, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México D.F. 58 p.

Schuster, J. 1906. Über ein fossiles Holz aus dem Flysch des Tegernseer Gebietes. *Geognostische Jahreshefte* 19: 139-152

Schuster, J. 1909. Paläobotanische notizen aus Bayern. Über ein oberoligozänes Lorbeerholz aus dem Algäu. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 12: 54-56.

Schweingruber, F.H.; A. Börner y E.E. Schulze. 2011. *Atlas of stem anatomy in herbs, shrubs and trees*. Vol. I. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin. 495p.

Sedov, S., E. Solleiro-Rebolledo, B. Terhorst, J. Solé, M.L. Flores-Delgadillo, G. Werner y T. Poetsch. 2009. The Tlaxcala basin paleosol sequence: a multiscale proxy of middle to late Quaternary environmental change in central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26 (2): 448-465.

Selmeir, A. 1985. Jungtertiäre, Kieselhölzer (Fam. Bombacaceae, Tiliaceae, Meliaceae) aus dem Ortenburger Schotter von Rausheröd, Niederbayern. *Münchner Geowissenschaftliche Abh., R. A: Geologie und Palaeontologie* 6: 89-140.

Serrano-Brañas, C.I y P.C. Reyes-Luna. 2014. Paleobotánica forense: Una aproximación a la taxonomía de plantas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66 (1): 25-39.

Sint, K. M., S. Adamopoulos, G. Koch; F. Hapla, H. Millitz. 2013. Wood anatomy and topochemistry of *Bombax ceiba* L. and *Bombax insigne* Wall. *BioResource* 8(1): 530-544.

Sleumer, H.O. 1980. Flacourtiaceae. *Flora Neotropica* 22: 1-449

Smedmark, J.E.E. y A.A. Anderberg. 2007. Boreotropical migration explains hybridization between geographically distant lineages in the pantropical clade Sideroxyloae (Sapotaceae). *Am. J. Bot.* 94 (9): 1491-1505.

Srivastava, R. y J.S. Guleria. 2004. Fossil Wood in Anacardiaceae from the Deccan Intertrappean sediments of Betul district, Madhya Pradesh, India. *Geophytology* 33 (1-2): 53-56

Stace, C.A. 2007. Combretaceae. En Kubitzki, K (ed.). The families and genera of vascular plants Vol. IX. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp 67-82.

Steinmann, V. 2007. Phyllanthaceae. En Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones adyacentes* 152: 1-37.

Stern, W.L. 1954. Comparative wood anatomy of xylem and phylogeny of Lauraceae. *Trop. Woods* 100: 1-73.

Tang, Ya, M.G. Gilbert y L.J. Dorr. 2007. Bombacaceae. En Wu, Z.Y.; P.H. Raven y D.Y. Hong, (eds.). *Flora of China*. Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae). Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press. pp. 264–299.

Taylor, T.N.; E. L. Taylor y M. Krings. 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of fossil plants. 2nd edition. Academic Press, Elsevier. 1230 pp.

- Terrazas, T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: Ecological and phylogenetic interpretation. PhD dissertation, University of North Carolina, at Chapel Hill, USA, pp. 180.
- Terrazas, T. 1999. Anatomía de la madera de Anacardiaceae con énfasis en los géneros americanos. *Bol. Soc. Bot. México* 64:103-109.
- Thayn, G.F. y W.D. Tidwell. 1984. A review of the genus *Paraphyllanthoxylon*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 43: 394-402
- Trivedi, B.S. y J.P. Misra. 1979. *Dysoxydendron kalagarhense* gen. and sp. nov. from Mio-Pliocene of Kalagarh, U.P. India. *J. Ind. Bot. Soc.* 58: 90-94.
- Urbinati, C.V., R.C. Ribeiro, S. Sampaio, P.L. Braga-Lisboa y F. Akira-Mori. 2014. Structure of the secondary xylem of *Anibia* Aubl. Species from the Brazilian Amazon. *Acta Botanica Brasilica* 28(3): 484-488.
- Van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae in Central America and Southern Mexico). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89 (3): 429-451
- Van der Werff, H. y F. Lorea. 1997. Lauraceae, en: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones adyacentes* 56: 1-58.
- Van Vliet, G.J.C.M. 1979. Wood anatomy of the Combretaceae. *BLUMEA* 25: 141-223.
- Van Vliet G.J.C.M. y P. Baas. 1984. Wood anatomy and Classification of the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71(3):783-800
- Vázquez-Rueda, M.A. 2015. Infrutescencia permineralizada de la formación Cerro del Pueblo del Cretácico Superior, Coahuila, México: Proteales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. CDMX. 56 p.
- Velasco de León, M.P. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2000. Leaves of *Cercocarpus mixteca* sp. nov. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 111: 285-294.

- Vilaclara, G., G. Martínez-Mekler, E. Cuna y E. Ugalde. 2010. Diatom- inferred palaeoenvironmental changes of a Pliocene lake disturbed by volcanic activity. *Journal of Paleolimnology* 44: 203-215.
- Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2013. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S134-S142.
- Walker, J.D.; J.W. Geissman, S.A. Bowring y L.E. Babcock (comps.). 2012. Geologic Time Scale v. 4.0: The Geological Society of America.
- Wang Y.D.; W. Zhang, S.L. Zheng, P. Jintasakul, P.J. Grote y N. Boonchai. 2006. Recent advances in the study of Mesozoic-Cenozoic petrified wood from Thailand. *Progress in Nat. Sci.* 16:501-506.
- Webber, I.E. 1934. Bearing of upright ray cells in the wood of *Hibiscus mutabilis* L. on usage of the term tile-cell. *Trop Woods* 37:9-13.
- Webber, I.E. 1941. Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. *Lilloa* 6:441-465
- Webster G. L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24:593-601
- Webster G.L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81:3-32
- Webster, G.L. 2014. Euphorbiaceae. En Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants Vol. XI.* Springer Verlag Berlin Heidelberg. pp 51-216.
- Wheeler, E.A. 2011. InsideWood - a web resource for hardwood anatomy. *IAWA J.* 32 (2): 199-211.
- Wheeler, E.A. y P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous Wood and its significance for evolutionary and ecological Wood anatomy. *IAWA J. Bull.* 12(3) 275-332.

Wheeler, E.A. y P. Baas. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19 (4): 487-498.

Wheeler E.A., y T.M., Lehman. 2000. Late Cretaceous woody dicots from the Aguja and Javelina Formations, Big Bend National Park, Texas, USA. *IAWA J.* 21(1): 83-120.

Wheeler, E.A. y T.M. Lehman. 2009. New Late Cretaceous and Paleocene dicot woods of Big Bend National Park, Texas and review of Cretaceous wood characteristics. *IAWA J.* 30(3): 293-318.

Wheeler, E.A. y S.R. Manchester. 2002. Woods of the Middle Eocene Nuts Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA. *IAWA J. Suppl.* 3:1-188.

Wheeler, E.A. y H.W. Meyer. 2012. A new (*Hovenia*) and an old (*Chadronoxylon*) fossil Wood from the Late Eocene Florissant Formation, Colorado, U.S.A. *IAWA J.* 33 (3): 309-318.

Wheeler, E.A., M. Lee e I.C. Matten. 1987. Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of Southern Illinois. *Botanical Journal of the Linnean Society* 95: 77-100.

Wheeler, E.A., T.M. Lehman y P.E. Gasson. 1994. Javelinoxylon, an Upper Cretaceous Dicotyledonous tree from Big Bend National Park, Texas, with presumed Malvacean affinities. *Amer. J. Bot.* 81(6): 703-710.

Wilkinson, H.P. 1988. Sapindaceous pyritised twigs from the Eocene of Sheppey, England. *Tertiary Res.* 9 (4):81-86.

Wolfe, J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62(2): 264-279.

Wolfe, J.A. y W. Wher. 1987. Middle Eocene dicotyledonous plants from Republic, northeastern Washington, U.S. *Geol. Surv. Bull.* 1597

Woodcock, D.W. y C.M. Ignas. 1994. Prevalence of wood characters in eastern North America: what characters are most promising for interpreting climates from fossil wood? *Amer. J. Bot.* 82: 1243-1251.

**Páginas Consultadas:**

British Geological Survey. (Enero, 2017). Palaeogene to Quaternary (Cenozoic).  
[<http://www.bgs.ac.uk/discoveringGeology/time/timechart/phanerozoic/cenozoic.html>]

Hyde, M.A.; B.T. Wursten, P. Ballings y M. Coates-Palgrave. (Marzo, 2018). Flora of Zimbabwe: Genus page: *Erythrophysa*.

[[https://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/genus.php?genus\\_id=911](https://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/genus.php?genus_id=911)]

INEGI. (2016). Marqués de Comillas, Chiapas (07116).

[<http://www.beta.inegi.org.mx/app/areasgeograficas/?ag=07116>]

InsideWood. (2015-2017). The InsideWood Database.

[<http://insidewood.lib.ncsu.edu/search?1>]

Madagascar Catalogue. (Marzo, 2018). Catalogue of the Vascular Plants of Madagascar. Missouri Botanical Garden, St. Louis, U.S.A. y Antananarivo, Madagascar [<http://www.tropicos.org/Project/Madagascar>].

Paleomap Project. (2016). Miocene. [<http://www.scotese.com/miocene.htm>]

The Plant list. A working list of all plant species. (2015-2017). Version 1.1.

[<http://www.theplantlist.org/>]

TROPICOS Missouri Botanical Garden. (2015-2017). [<http://tropicos.org/Home.aspx>]

University of California Museum Paleontology (UCMP). (2016). The Miocene Epoch.

[<http://www.ucmp.berkeley.edu/tertiary/miocene.php>]

Watson, L. y M.J. Dallwitz. (2016-2017). The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval (1992-) [<http://delta-intkey.com/angio/>]