

TRES MADERAS DE GIMNOSPERMAS CRETÁICAS DEL NORTE DE MÉXICO

SERGIO R. S. CEVALLOS-FERRIZ*

RESUMEN

Ocho ejemplares de madera, uno del Cretácico inferior de Lampazos, Son., y siete del Cretácico superior (Maestrichtiano) de la formación Olmos de Coahuila, tienen características anatómicas semejantes a las maderas de coníferas. La madera de la planta de Sonora es más parecida a la madera de las Araucariaceae actuales. Sin embargo, la presencia de canales secretores axiales y fibras septadas no permiten relacionarla con ningún taxon actual de esta familia. Estas mismas características tipifican a *Brachyoxylon* Jeffrey con el cual la madera de Sonora es positivamente comparada. Las maderas de las plantas de Coahuila son superficialmente semejantes pero se identifican dentro de dos familias diferentes, Podocarpaceae y Taxodiaceae. *Podocarpoxylon* Gothan y *Taxodioxylon* Harting em. Gothan son diferenciados con base en el contorno de las traqueidas en corte transversal, el número y tipo de punteaduras en los campos de cruzamiento y en cierta medida por la cantidad de parénquima axial y radial. El actual entendimiento que sobre la variabilidad de la madera de estas plantas se tiene restringe la posibilidad de su identificación a nivel específico. No obstante, la presencia de estas plantas en los sedimentos cretácicos continúa documentando la diversidad de coníferas mesozoicas en el norte de México. Además corrobora la presencia de un clima muy favorable para el desarrollo vegetal, en donde el cámbium vascular cesó su actividad únicamente por periodos cortos durante el tiempo de depósito de estos sedimentos.

Palabras clave: *Brachyoxylon*, *Podocarpoxylon*, *Taxodioxylon*, Cretácico, madera fósil, Coahuila, Sonora, México.

ABSTRACT

Eight wood samples, one from lower Cretaceous sediments of Lampazos, Sonora, and seven from upper Cretaceous (Maestrichtian) sediments of the Olmos Formation, Coahuila, have anatomical characteristics similar to the wood of conifers. Wood of the plant from Sonora resembles the wood of extant Araucariaceae. However, presence of axial secretory canals and septate fibers in the fossil material makes it unlike any extant taxon of this family. These same characters typify *Brachyoxylon* Jeffrey with which the wood of Sonora compares positively. Woods from Coahuila are similar to the wood of Podocarpaceae and Taxodiaceae. *Podocarpoxylon* Gothan and *Taxodioxylon* Harting em. Gothan are distinguished based on the shape of tracheids as seen in transverse section, number and type of pits in the crossfields, and to some extent the amount of axial and radial parenchyma. Little knowledge on the variability of the wood of these plants restrains their specific identification. Presence of these plants in Cretaceous sediments continues to document the diversity of Mesozoic conifers in northern Mexico, reinforces the presence of a favorable climate for plant growth during deposition of these geologic units, and suggests that the vascular cambium ceased its activity for short periods of time only.

Key words: *Brachyoxylon*, *Podocarpoxylon*, *Taxodioxylon*, Cretaceous, fossil wood, Coahuila, Sonora, Mexico.

* Instituto de Geología, UNAM, Apartado postal 70-153; Del. Coyoacán, 04510 México, D.F.

INTRODUCCIÓN

La abundante presencia de maderas fósiles en la República Mexicana ha sido señalada en varias ocasiones (Maldonado-Koerdell, 1950; Weber, 1972; Barrera-Escorcia, 1982; Cevallos-Ferriz, 1983). Sin embargo, han sido escasamente estudiadas, dejando en olvido valiosa información para la reconstrucción de las taofloras mexicanas. Los escasos registros sobre este material se encuentran resumidos por Cevallos-Ferriz y Weber (1990). Además, Barrera-Escorcia (1982) señala una serie de localidades con interés paleobotánico, algunas contenedoras de madera permineralizada del NE de México.

El registro fósil de las coníferas es difícil de interpretar. Sin embargo, está claro que alcanzaron máxima diversidad durante el Mesozoico. Revisiones recientes de este grupo de plantas discuten claramente su registro fósil (Miller, 1977, 1988; Stockey, 1981; Hart, 1987; Beck, 1988). En estos trabajos se resume la evidencia que apoya el momento de su aparición, así como las posibles relaciones entre los diferentes grupos de gimnospermas. Weber (1982) hace una revisión sobre los megafósiles de coníferas mesozoicas del N de México que han sido descritos en detalle. Los restos vegetativos de coníferas mejor conocidas del Triásico de Sonora corresponden a impresiones de hojas y pequeñas ramas con hojas del tipo *Elatocladus* sp., *Podozamites crassifolia* Newb., *P. emmonsii* Newb. y maderas no identificables (Weber, 1985; Zambrano-García y Weber, 1985). Del Cretácico inferior de Coahuila, Formación La Casita, *Pagiophyllum* Heer y maderas no identificables han sido mencionadas (Weber, 1975, 1982). Del Cretácico superior de Coahuila se conocen *Dadoxylon* Endlicher, *Brachyphyllum macrocarpum* Newb., *Geinitzia* sp., *Raritania* (Newb.) Hollick et Jeffrey y *Metasequoia cuneata* (Newb.) Chaney (Weber, 1975).

Granos de polen de coníferas del Cretácico superior de Sonora conocidos mediante estudios palinológicos incluyen *Circulina parva* Brenner, *Araucariacites* sp., *Cedripites* cf. *C. parvus* Norton, y *Pityosporites elongatus* (Norton) Tschudy (Almeida y Martínez-Hernández, 1981). En el Cretácico superior de Coahuila se han mencionado los siguientes granos de polen de coníferas: *Araucariacites* Cookson *Classopollis* Pflug, *Taxodioipollenites* Potonié y numerosos sacados (Martínez-Hernández et al., 1981). Anteriormente, Rueda-Gaxiola (1967) había señalado nueve especies de Pinaceae, dos de Taxodiaceae, dos de Podocarpaceae, una de Cupressaceae y una de Araucariaceae.

Un cono femenino, *Aachenia knoblochii* Weber, y otro masculino, *Kobalostrobus olmosensis* Serlin, Delevoryas et Weber, han sido descritos de los mismos sedimentos del Cretácico superior de Coahuila (Weber, 1975; Serlin et al., 1981).

En los siguientes párrafos se describen e identifican tres maderas del Cretácico del norte de México.

MATERIAL Y MÉTODO

Del material de Lampazos, Son., se contó con una sola muestra de 15 cm de largo por 10 cm de diámetro. En contraste, la colección de maderas de Coahuila

consta de aproximadamente 600 ejemplares. De éstos se escogieron siete muestras sin seguir algún procedimiento especial, excepto por haber procurado tomar aquellas mejor preservadas. Sus dimensiones en promedio alcanzan 10 cm de longitud por 5 cm de diámetro máximo. De cada muestra se elaboraron mediante la técnica de lámina delgada preparaciones (42 en total) en las que los tres cortes convencionales para el estudio de la madera están bien representados. En un microscopio Olympus Bh-2 se hicieron 25 mediciones de cada característica registrada en los Cuadros 1 y 2. El análisis estadístico se llevó a cabo con el sistema computarizado desarrollado en la Sección de Anatomía de la Madera del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. El trabajo de identificación se basa en tres procesos principales: comparación con maderas de coníferas actuales; amplia comparación con la literatura, especialmente con otro material fósil; y comparación mediante el sistema computarizado para la identificación de maderas actuales Guess v. 1.1 y la base de datos para maderas NCSU (Wheeler *et al.*, 1986; La Pasha y Wheeler, 1987). El material fósil está depositado en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM.

ÁREA DE ESTUDIO

Sonora. Sedimentos cretácicos de carácter predominantemente carbonatado han sido descritos del centro-oriente de Sonora por King (1939), del Cerro de las Conchas; Himanga *et al.* (1978) de la Sierra Chiltepín; y González-León *et al.* (1982) del área de Lampazos, de donde proviene la muestra que aquí se describe. El área de estudio se encuentra aproximadamente a 85 km al SE de Moctezuma, Son. Se localiza entre los paralelos 29°23' y 29°28' de latitud norte y los meridianos 109°20' y 109°34' de longitud oeste. Se encuentra mapeada a escala 1:50,000 en la hoja Lampazos de Detenal.

La secuencia de sedimentos del Cretácico inferior en el área de Lampazos alcanza un espesor de más de 3000 m (González-León, 1982). Es rica en material fósil, especialmente invertebrados: gasterópodos, bivalvos, equinodermos, corales y gran cantidad de microfauna. Para su estudio se dividió en cuatro bloques que contienen secuencias litológicas diferentes entre sí (González-León, 1982). Fósiles índice (v. gr. *Orbitolina* sp.) en algunos de sus niveles hacen a todos los bloques de la misma edad, Aptiano-Albiano (González-León *et al.*, 1982).

Hacia la cima de la secuencia carbonatada se localizan 2 horizontes portadores de madera. Estos niveles corresponden a las Unidades Tulito y Nopal de González-León *et al.*, (1982) y Bartolini y Herrera (1983). La primera Unidad tiene 200 m de espesor. Está compuesta de lodolitas, areniscas de grano fino y calizas en estratos delgados que presentan una rica fauna de gasterópodos, pelecípodos, equinodermos y amonitas, así como abundante madera fósil aún no estudiada.

Encima de este nivel estratigráfico se encuentra un paquete de calizas con intercalaciones de calizas arenosas y areniscas con 200 m de espesor portador de abundantes rudistas y foraminíferos (González-León *et al.*, 1982; Bartolini y Herrera, 1987).

La siguiente unidad y cima de esta secuencia corresponde a un paquete compuesto de lodolitas calcáreas y calizas arcillosas que alcanza un espesor de

230 m. Contiene abundantes pelecípodos, equinodermos, amonitas y gasterópodos, así como la madera fósil colectada por C. González-León que aquí se describe (González-León *et al.*, 1982; Bartolini y Herrera, 1987).

Coahuila. Varios han sido los estudios paleobotánicos y palinológicos que se han desarrollado en la Formación Olmos (v. gr. Rueda-Gaxiola, 1967; Weber, 1972; 1973, 1975, 1976; Martínez-Hernández *et al.*, 1981; Serlin *et al.*, 1981). Esta área se ubica entre los paralelos 26° y 28° de latitud norte y los meridianos 100° y 102° de longitud oeste. Durante el trabajo de campo en el que R. Weber colectó las maderas que aquí se describen, se visitaron, muestrearon y numeraron 16 localidades (Weber, 1972). Los xilitos proceden de las localidades 2, 3, 6, 7, 9, 10, 15 y 16, mismas que están marcadas en el plano de localización de Weber (1972). Estas localidades se encuentran dentro de las zonas 1 (localidades 6, 7, 16) y 2 de Robeck *et al.*, (1956). La zona 1 consiste de carbón en fangolitas o limolitas. Arena fina se encuentra asociada con el carbón. Hacia la cima de esta zona las arenas son cada vez más importantes (Weber, 1972). La zona 2 de Robeck *et al.* (1956) está compuesta de areniscas diastratificadas de grano fino a medio, a veces muy mal clasificadas (Weber, 1972). Localmente pueden encontrarse además, fragmentos de fangolita retrabajada y numerosos ejemplares aparentemente alóctonos de madera permineralizada (Weber, 1972). La poca compactación de las unidades arenosas contribuye a que en general las maderas de esta zona estén mejor preservadas que los xilitos de la zona 1.

DESCRIPCIÓN SISTEMÁTICA

Clase GYMNOSPERMOPSIDA

Orden CONIFERALES

Familia CHEIROLEPIDACEAE

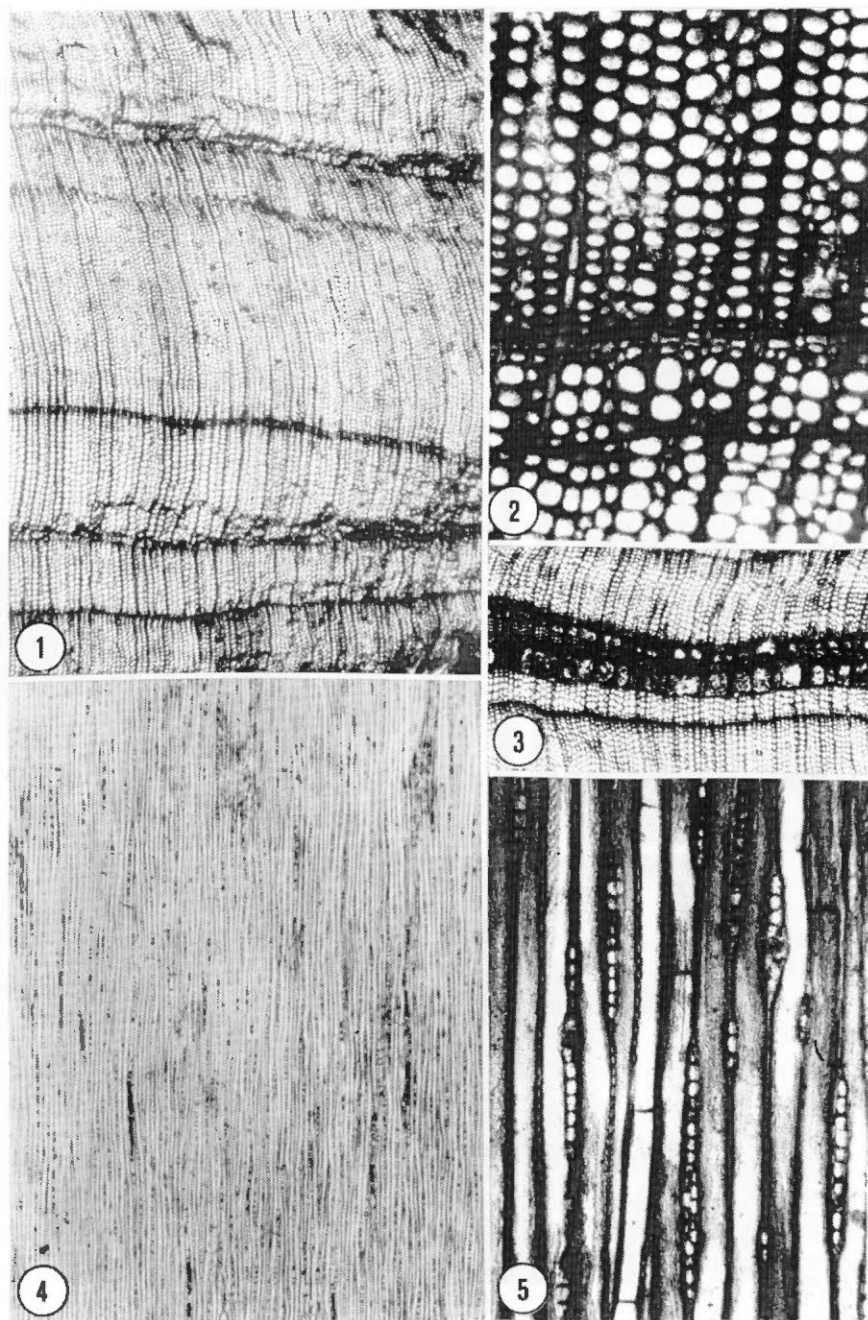
Género *Brachyoxylon* Jeffrey

Edad: Cretácico inferior

Localidad: Lampazos, Sonora.

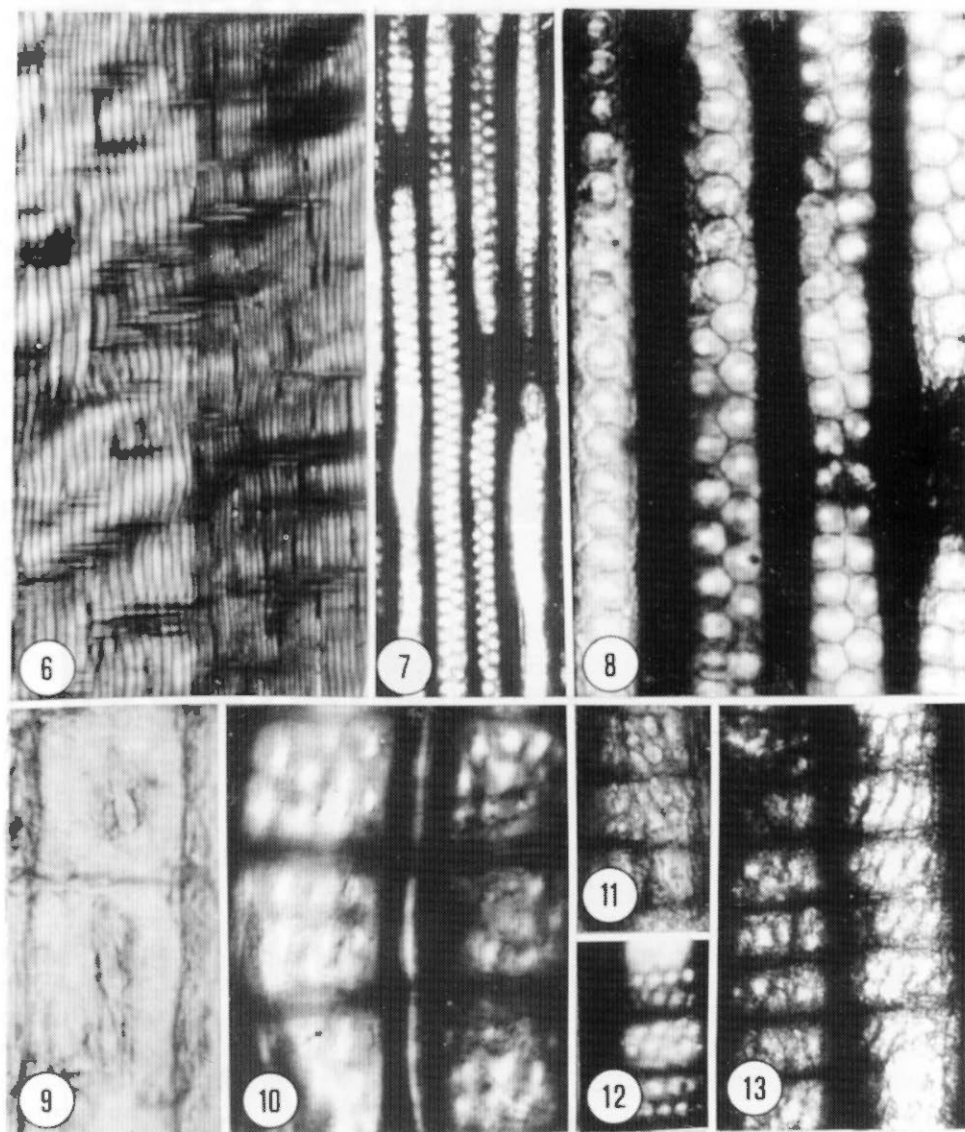
Número de muestra: LPb 63 a LPb 84

Corte transversal. Anillos de crecimiento perfectamente distinguibles, falsos y verdaderos (Figs. 1, 2). Sin ayuda de la amplificación éstos se observan en la muestra en bruto y en lámina delgada. El límite entre la madera tardía de un ciclo de crecimiento y la madera temprana del siguiente ciclo es conspicuo (Figs. 1, 2). La madera temprana domina ampliamente sobre la madera tardía, alcanzando una relación de 40:1 células (Fig. 1). Existen pequeños anillos en los que la relación es de aproximadamente 1:1 células (Fig. 2), aunque éstos son escasos. Los incrementos de un ciclo vegetativo generalmente sobrepasan el milímetro de longitud, aunque esporádicamente pueden contarse dos o tres anillos por milímetro (Figs. 1, 2). En algunos anillos de crecimiento se observan canales traumáticos (Fig. 3). Las traqueidas se caracterizan por sus contornos redondeados (Figs. 1, 2). En ocasiones su contorno se vuelve un poco anguloso debido al mismo proceso de fosilización en el que la muestra fue local y débilmente comprimida. El lumen de las traqueidas de la



FIGURAS 1-5 *Brachyoxylon* sp. Jeffrey. 1. Corte transversal mostrando anillos de crecimiento verdaderos y falsos. LPb No. 65 x15. 2. Corte transversal mostrando detalle de un anillo de crecimiento LPb No. 65 x60. 3. Corte transversal mostrando canales traumáticos verticales LPb No. 65 x25. 4. Corte tangencial mostrando distribución y tamaño de los radios. LPb No. 78 x15. 5. Corte tangencial mostrando traqueidas septadas y radios uniseriados o localmente biseriados. LPb No. 78 x63.

madera temprana tiene diámetro tangencial promedio de $38.7\mu\text{m}$ mientras que el de la madera tardía alcanza en promedio $16.3\mu\text{m}$. Su pared celular tiene un espesor promedio de $2.5\mu\text{m}$ y $12.5\mu\text{m}$ respectivamente. Entre los radios, que en este corte se muestran con una sola célula de espesor pueden contarse en promedio tres



FIGURAS 6-13. *Brachyoxylon* sp. Jeffrey. 6. Corte radial, vista general. LPb No. 74 x18. 7. Corte radial mostrando traqueidas con punteaduras hexagonales biseriadas. LPb. No. 74 x70. 8. Corte radial mostrando detalle de las punteaduras hexagonales de las traqueidas. LPb No. 74 x120. 9. Corte radial mostrando detalle de punteaduras cupresoides en dos campos de cruzamiento. LPb No. 74 x350. 10-13. Corte radial mostrando número y distribución de las punteaduras en los campos de cruzamiento. Fig. 10. LPb No. 74 x255. Fig. 11. LPb No. 74 x200. Fig. 12. LPb No. 74 x185. Fig. 13. LPb No. 74 x205.

traqueidas (Figs. 1, 2). Células del parénquima axial no se distinguieron.

Corte tangencial. No fue posible medir la longitud de las traqueidas pues sus límites apical y basal no siempre fueron distinguibles. Sin embargo, se estima que éstas pudieron llegar a medir entre 3 y 5 mm. Las fibras en la madera tardía se presentan septadas y sobre sus paredes no se observaron punteaduras (Figs. 4, 5). Los radios son uniseriados o localmente biseriados (Fig. 5). Están formados por células de contorno elíptico, aunque algunos muestran en su base y ápice una célula de contorno casi triangular, con los supuestos ángulos redondeados (Fig. 5). Por milímetro lineal se pueden contar seis radios en promedio, que alcanzan una altura media de $247.6\mu\text{m}$, u ocho células (Fig. 5).

Corte radial. La pared de las traqueidas tiene punteaduras areoladas, ovaladas o hexagonales (Figs. 7, 8). Están ordenadas en una o dos hileras (Figs. 7, 8). Las punteaduras ordenadas en dos hileras pueden desarrollarse al mismo nivel o alternarse (Figs. 7, 8). En este caso pueden o no entrar en contacto. El contorno de las punteaduras que se desarrollan al mismo nivel o que se alternan y están en contacto tiende a ser hexagonal. Estas tienen un diámetro máximo de $20\mu\text{m}$. Algunas traqueidas de la madera tardía presentan septos. En los campos de cruzamiento se observan punteaduras cupresoides (Figs. 9-13). Estas son semiareoladas, ovaladas e inclinadas, con dimensión máxima de las areolas $14.3\mu\text{m} \times 10.0\mu\text{m}$ (Figs. 9-13). Se pueden encontrar hasta nueve punteaduras por campo de cruzamiento (Fig. 9). Están dispuestas en una a tres hileras horizontales, cada hilera con dos a cuatro punteaduras (Figs. 9-13). Los radios están formados por células procumbentes de paredes lisas y delgadas (Fig. 6).

Familia **PODOCARPACEAE**
Género ***Podocarpoxylon*** Gothan

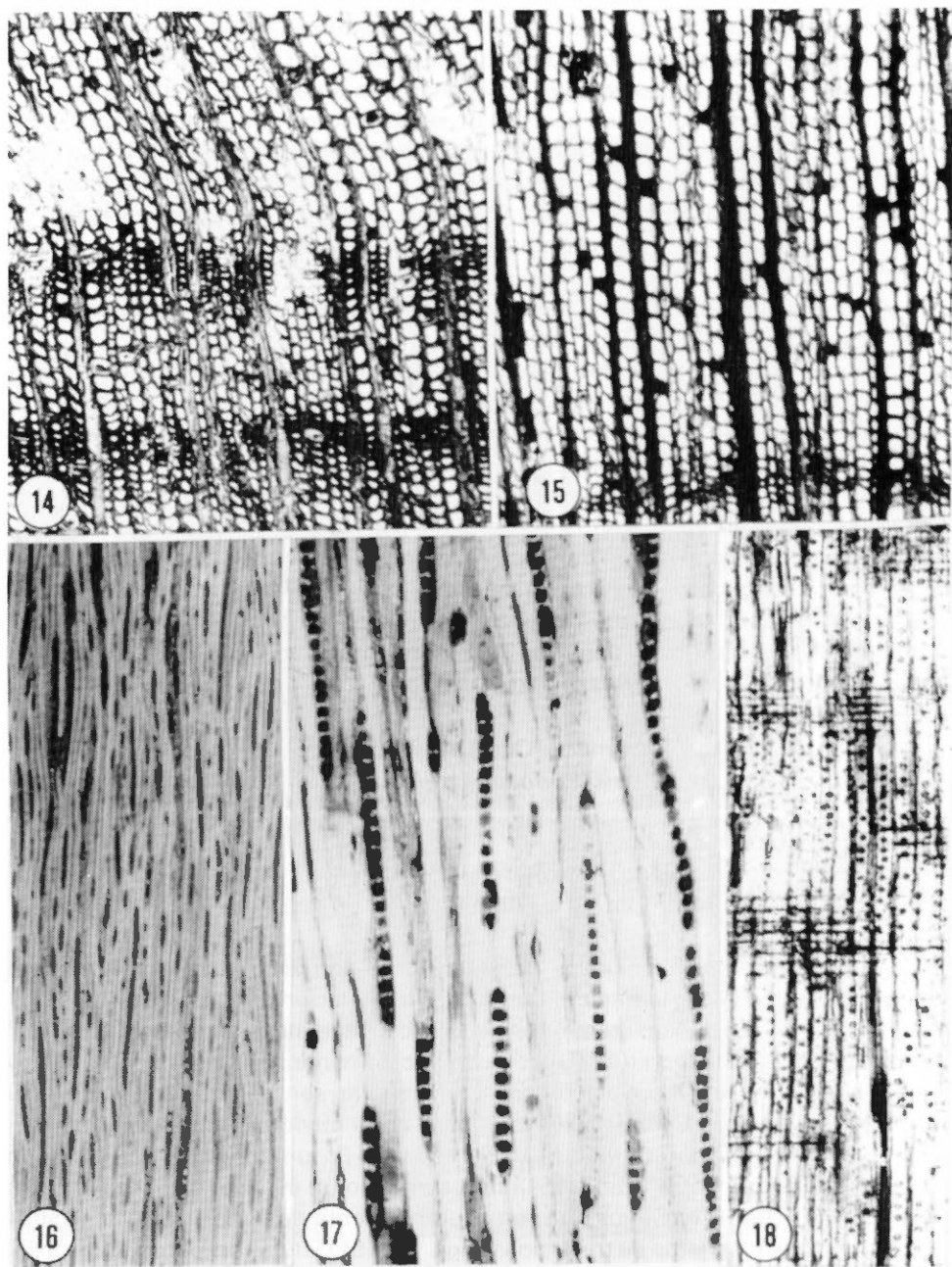
Edad: Cretácico superior

Localidad: Palaú-Sabinas-Barroterán, Coahuila

Número de muestra: LPb 92 a LPb 111

Corte transversal. Los anillos de crecimiento son distinguibles y la madera temprana domina sobre la madera tardía con una relación que varía de 40:1 a 5:1 células (Figs. 14, 15). Los incrementos de un ciclo vegetativo generalmente sobrepasan el milímetro de longitud, aunque esporádicamente hay varios por milímetro (Figs. 14, 15). Traqueidas con contorno rectangular son características de esta madera (Figs. 14, 15). El lumen de las células de la madera temprana varía entre $50\mu\text{m}$ y $65\mu\text{m}$ y su pared tiene $5\mu\text{m}$ de espesor. El lumen de las células de la madera tardía varía entre $7\mu\text{m}$ y $15\mu\text{m}$ presentando un espesor de pared variable entre $8\mu\text{m}$ y $10\mu\text{m}$. Los radios que son aparentemente uniseriados están separados por una a ocho hileras de traqueidas (Figs. 14, 15). Células del parénquima axial difuso son distinguibles principalmente debido a su contenido de color oscuro (Fig. 15). Se cuentan en un número inferior a $5/\text{mm}^2$, pero en ocasiones hay entre 5 y $10\text{ células}/\text{mm}^2$ en algunas muestras.

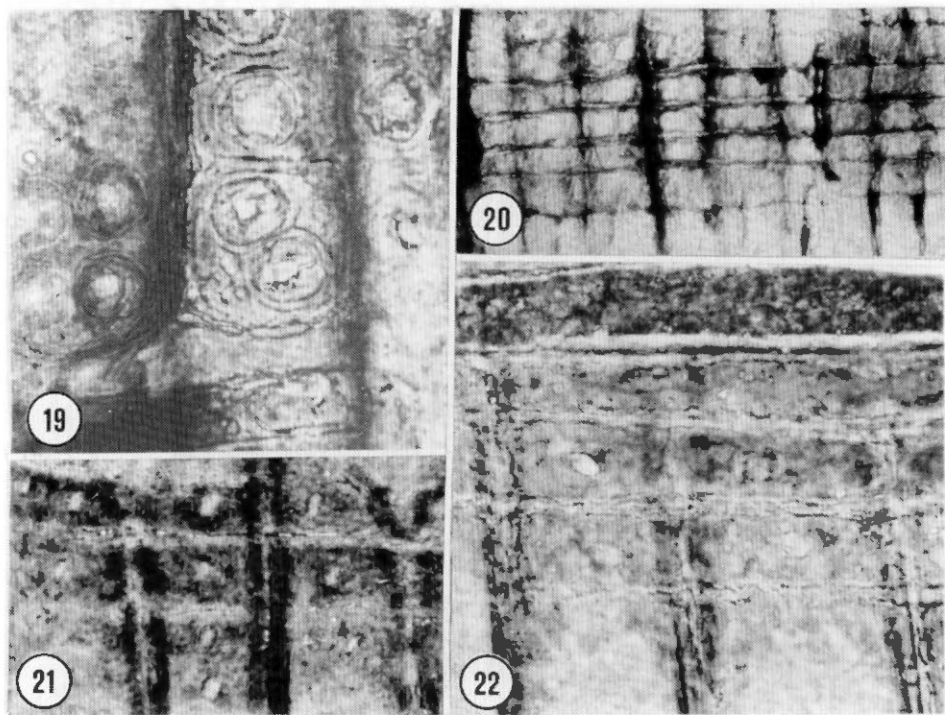
Corte tangencial. Las terminaciones semi-agudas de las traqueidas no siempre se observaron, impidiendo medir su longitud. Las traqueidas presentan paredes



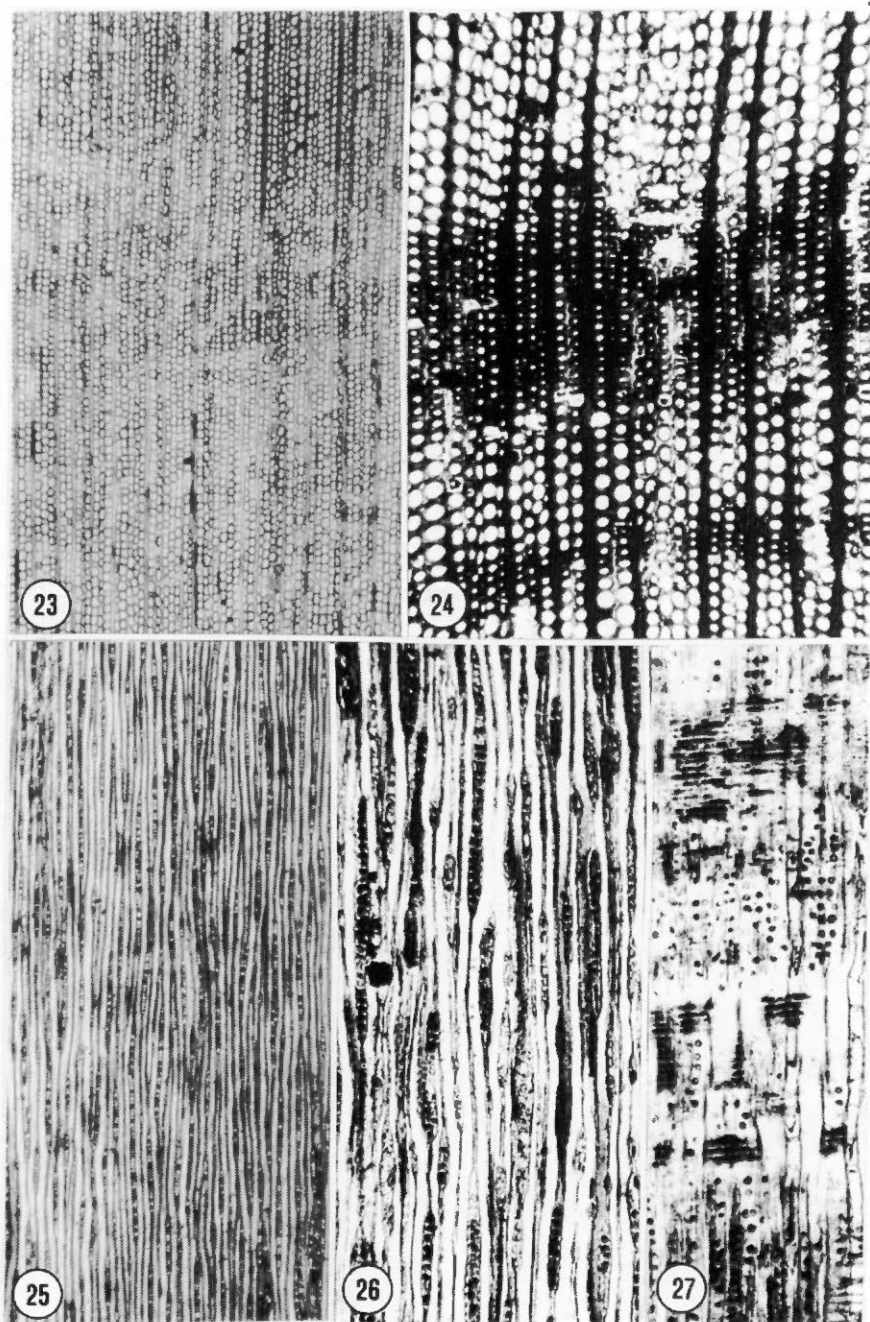
FIGURAS 14-18. *Podocarpoxylon* Gothan. 14. Corte transversal mostrando anillos de crecimiento. LPb No. 102 x13. 15. Corte transversal mostrando un anillo de crecimiento con células de parénquima. LPb No. 93 x25. 16. Corte tangencial mostrando distribución y tamaño de los radios. LPb No. 92 x25. 17. Corte tangencial mostrando radios de tamaño moderado y uno muy largo. LPb No. 100 x53. 18. Corte radial mostrando punteaduras abietinoides. LPb No. 92 x35.

básicamente lisas. Poseen en lugares muy localizados punteaduras areoladas circulares ordenadas generalmente en una sola hilera y espaciadas entre sí. Ocasionalmente se presentan dos punteaduras al mismo nivel en la misma traqueida. En este caso las punteaduras no entran en contacto. El diámetro de las punteaduras varía de $13\mu\text{m}$ a $26\mu\text{m}$. Los radios son típicamente uniseriados (Figs. 16, 17) aunque localmente pueden ser biseriados. La pared de las células de parénquima de los radios son delgadas y lisas. Los radios alcanzan diferentes alturas en cuanto a células se refiere, variando entre 2 y 56 células (Figs. 16, 17). Las células del parénquima axial son rectangulares (Fig. 18). Sus límites inferior y superior no son fácilmente distinguibles por el contenido oscuro que las oculta. Sin embargo, en las áreas expuestas la pared celular es lisa y delgada.

Corte radial. La pared de las traqueidas presenta punteaduras areoladas circulares, ordenadas en hileras simples en su mayoría y generalmente espaciadas entre sí (Fig. 19). Ocasionalmente hay dos punteaduras ordenadas de manera alterna que pueden presentar crásulas (Fig. 19). Las punteaduras generalmente no entran en contacto unas con otras excepto muy ocasionalmente cuando tienden a alternarse (Fig. 19). El diámetro de la punteadura varía de $20\mu\text{m}$ a $32\mu\text{m}$. En los campos de cruzamiento se observan generalmente de una a dos (esporádicamente cuatro) punteaduras ovaladas del tipo podocarpoide o cupresoides (Figs. 20-22). El contorno



FIGURAS 19-22. *Podocarpoxylon* Gothan. 19. Corte radial mostrando detalle de las punteaduras de las fibras y crásulas. LPb No. 98 x193. 20. Corte radial mostrando detalle de radio con algunas punteaduras de campo de cruzamiento. LPb No. 95 x170. 21-22. Corte radial mostrando detalle de radio con algunas punteaduras de campo de cruzamiento. Fig. 21. LPb No. 98 x178. Fig. 22. LPb No. 98 x195.



FIGURAS 23-27. *Taxodioxyylon* Harting em. Gothan. 23. Corte transversal mostrando un anillo de crecimiento muy largo. LPb No. 90 x13. 24. Corte transversal mostrando zonas irregulares con células de pared gruesa y lumen estrecho. LPb No. 90 x25. 25. Corte tangencial mostrando distribución y abundancia de los radios. LPb No. 89 x13. 26. Corte tangencial mostrando tamaño de los radios. LPb No. 89 x20. 27. Corte radial mostrando punteaduras abietinoides. LPb No. 90 x24.

de éstas varía de acuerdo con el número de punteaduras por campo de cruzamiento. Cuando hay varias punteaduras, tienden a ser redondas con una apertura casi tan grande como el borde. Este arreglo recuerda más a las punteaduras podocarpoides (Fig. 21). Al encontrarse un menor número de punteaduras por campo de cruzamiento, éstas se tornan ovaladas y su abertura tiende a ser menor que el espesor de los bordes (Figs. 20-22), semejando punteaduras cupresoides. Las paredes de los radios son delgadas y lisas, aunque ocasionalmente parecieran tener pequeñas irregularidades (Fig. 22). Células del parénquima axial tienen contenidos oscuros y paredes lisas y delgadas.

Familia TAXODIACEAE

Género *Taxodioxyton* Harting em. Gothan

Edad: Cretácico superior

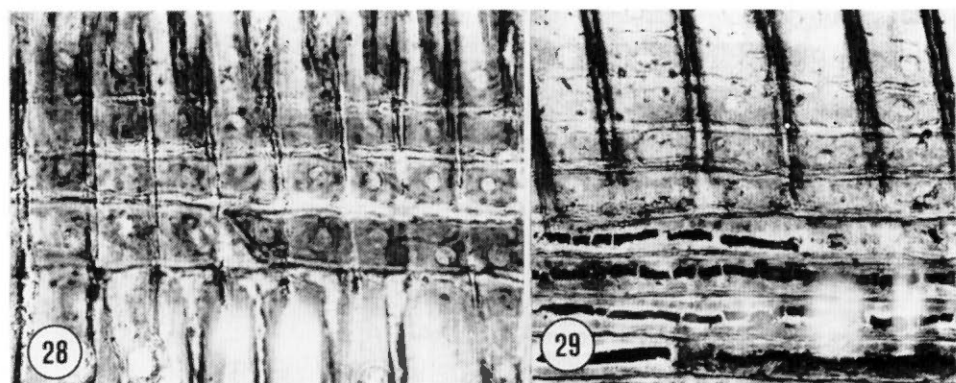
Localidad: Palaú-Sabinas-Barroterán, Coahuila

Número de muestra: LPb 85 a LPb 91

Corte transversal. Los anillos de crecimiento son distinguibles en las muestras, a excepción de las muestras LPb 89 a LPb 91 en donde al parecer se observa únicamente madera temprana de un ciclo de crecimiento muy grande (Fig. 23). En los ejemplares con al menos un ciclo de crecimiento completo la madera temprana domina sobre la madera tardía con una relación que varía de 50:1 a 9:1 células (Fig. 24). Los incrementos de un ciclo vegetativo generalmente sobrepasan el milímetro de longitud. Traqueidas con contorno redondeado son características de esta madera (Figs. 23, 24). El lumen de las células de la madera temprana varía entre $25\mu\text{m}$ y $54\mu\text{m}$ y su pared tiene $8\mu\text{m}$ de espesor promedio. El lumen de las células de la madera tardía varía entre $12\mu\text{m}$ y $25\mu\text{m}$ presentando un espesor de pared variable entre $5\mu\text{m}$ y $12.5\mu\text{m}$. Los radios que son aparentemente uniseriados están separados por una a seis hileras de traqueidas (Figs. 23, 24). Células del parénquima axial difuso son distinguibles principalmente debido a su contenido de color oscuro (Fig. 24). Se cuentan en un número inferior a $5/\text{mm}^2$, pero en ocasiones hay entre 5 y 10 células/ mm^2 en algunas muestras.

Corte tangencial. Las terminaciones semi-agudas de las traqueidas no siempre se observaron, impidiendo medir su longitud. Las traqueidas presentan paredes básicamente lisas. Poseen en lugares muy localizados punteaduras areoladas circulares ordenadas generalmente en una sola hilera y espaciadas entre sí. Ocasionalmente se presentan dos punteaduras al mismo nivel en la misma traqueida. En este caso las punteaduras no entran en contacto. El diámetro de las punteaduras varía de $5.0\mu\text{m}$ a $22.5\mu\text{m}$. Los radios son típicamente uniseriados aunque localmente pueden ser biseriados (Figs. 25, 26). La pared de las células de parénquima de los radios es delgada y lisa. Los radios alcanzan diferentes alturas en cuanto a células se refiere, variando entre 2 y 40 células (Figs. 25, 26). Las células del parénquima axial son rectangulares, con paredes lisas y delgadas.

Corte radial. La pared de las traqueidas presenta punteaduras areoladas circulares, ordenadas en hileras simples en su mayoría y generalmente espaciadas entre sí (Fig. 27). Ocasionalmente hay dos punteaduras ordenadas al mismo nivel



FIGURAS 28.29. *Taxodioxyylon* Harting em. Gothan. 28-29. Corte radial mostrando una punteadura podocarpoide por campo de cruzamiento. Fig. 28. LPb. No. 90 x 90. Fig. 29. LPb No. 90 x 98.

(Fig. 27), que al igual que en el corte tangencial pueden acompañarse de crásulas. Las punteaduras no entran en contacto unas con otras excepto muy ocasionalmente cuando se encuentran al mismo nivel. El diámetro de la punteadura varía de $18\mu\text{m}$ a $25\mu\text{m}$ (Fig. 27). En los campos de cruzamiento se observan una o dos punteaduras circulares (Figs. 28, 29). Las paredes de los radios son delgadas y lisas (Figs. 28, 29). Células del parénquima axial tienen contenidos oscuros y paredes lisas y delgadas (Fig. 27).

DISCUSIÓN

El xilema secundario de las diez muestras estudiadas tiene en común: 1.- traqueidas como elementos conductores y de soporte, 2.- escaso parénquima axial como células de reserva de metabolitos, 3.- traqueidas interconectadas por punteaduras circulares o hexagonales ordenadas en una o dos hileras localizadas principalmente en las paredes radiales, 4.- radios principalmente uniseriados y sólo localmente biseriados y 5.- pared de las células del parénquima axial y radial lisas. Estas características de las maderas del Cretácico inferior de Sonora y Cretácico superior de Coahuila permiten interpretarlas como ejes vegetativos de gimnospermas. Dentro de las gimnospermas actuales, las maderas fósiles aquí presentadas son más parecidas a las coníferas.

La ausencia de fibras y elementos de vaso es característico de las maderas fósiles en discusión y es un carácter ampliamente distribuido en las gimnospermas. Las gnetales (*Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*) se distinguen del material fósil por presentar este tipo de células, además de otras diferencias en la estructura de los radios.

Las ginkgoales se caracterizan por presentar en las paredes tangencial y radial de las traqueidas punteaduras frecuentemente triseriadas, y ocasionalmente múltiples (Greguss, 1968). Las maderas de Sonora y Coahuila en comparación poseen principalmente punteaduras uniseriadas y sólo localmente biseriadas.

Las cycadales poseen generalmente xilema secundario poco denso (madera manoxilica), con traqueidas anchas, radios con una a seis (siete) series y numerosas punteaduras (4 a 20; Greguss, 1968) por campo de cruzamiento. En contraste, las nuevas maderas de Lampazos Son., y la Formación Olmos de Coah., poseen traqueidas proporcionalmente menos anchas, radios uniseriados o localmente biseriados y cuando mucho nueve punteaduras por campo de cruzamiento. Quedan entonces las coníferales como el grupo de gimnospermas actuales con mayor afinidad a las maderas fósiles.

Las coníferas modernas se agrupan en siete familias: Pinaceae, Araucariaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Cephalotaxaceae y Taxaceae. La estructura del xilema secundario de todas ellas es similar, dificultándose en ocasiones la identificación de las plantas con base en este tejido. No obstante, existen algunos caracteres que se presentan con mayor frecuencia en ciertas familias que en otras (v. gr. Greguss, 1955, 1967; Phillips, 1941; Barefoot y Hankins, 1982).

Madera de Sonora

Comparación con madera de plantas actuales

La altura de los radios de las coníferas actuales medida en número de células es generalmente menor a 30 células y varía en su mayoría de 1 a 20 células (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). Las ocho (ocasionalmente hasta 20) células de altura promedio de los radios de la muestra de Lampazos se pueden correlacionar con cualquier familia de coníferas. Sin embargo, la presencia de paredes tangencial y horizontal lisas en las células de los radios de esta madera fósil sugiere afinidad con las Araucariaceae, Podocarpaceae y algunas Cupressaceae (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). En las Pinaceae, Cupressaceae y la mayoría de las Taxales (Cephalotaxaceae y Taxaceae) y Taxodiaceae los radios presentan paredes horizontales punteadas o con algún otro tipo de ornamento.

El contorno circular de las traqueidas en corte transversal sugiere que la madera de Lampazos pudiera relacionarse con las Araucariaceae donde esta forma es típica (Greguss, 1955). Sin embargo, el contorno circular de las traqueidas en corte transversal es conocido en algunos géneros o especies de las otras familias de coníferas (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). La presencia de traqueidas de contorno circular en el corte transversal de esta madera sugiere además, que ésta no tiene relación con las Taxodiaceae y algunas Pinaceae que se caracterizan por tener traqueidas rectangulares o angulares (Greguss, 1955).

Únicamente en las Araucariaceae el parénquima axial es raro o indistinguible (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). La muestra del Cretácico inferior de Lampazos parecería otra vez tener afinidad con las Araucariaceae por su aparente ausencia de parénquima axial. En contraste, la presencia de parénquima axial es muy característico de las Cupressaceae y Taxodiaceae, y se encuentra con bastante frecuencia en algunos géneros de otras familias (Greguss, 1955, 1967; Barefoot y Hankins, 1982).

Las punteaduras de los campos de cruzamiento de tipo cupresóide en la madera de Lampazos sugieren afinidad con las Cupressaceae y Taxales, en donde

las punteaduras cupresoides son típicas (Barefoot y Hankins, 1982). Géneros o especies de otras familias como las Araucariaceae y Podocarpaceae también pueden presentar este tipo de punteaduras (Greguss, 1955). El alto número de punteaduras cupresoides por campo de cruzamiento en la madera de Lampazos sugiere otra vez afinidad de la muestra con las Araucariaceae (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982). No obstante, las Taxodiaceae (*Sequoia*) y Pinaceae (*Larix* y *Picea*) pueden tener también un alto número de punteaduras, aunque éstas no son del mismo tipo que las de la madera fósil (cupresoides vs. piceoides; Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982).

La presencia de canales traumáticos en la madera de Lampazos no concuerda con la anatomía de las Araucariaceae en donde en conjunto los otros caracteres de la madera encuentran su mejor correlación. Canales o células secretoras son bien conocidas de algunos géneros de Pinaceae y se encuentran ocasionalmente en géneros de otras familias (v. gr. *Metasequoia* [Taxodiaceae]; Barefoot y Hankins, 1982). Sin embargo, otras características de la madera fósil de Lampazos no se pueden correlacionar con estos taxa.

Comparación con madera de plantas fósiles

Diferentes géneros de madera mesozoica con caracteres araucarioides han sido comparados con las Araucariaceae actuales: *Dadoxylon* Endlicher, *Araucarioxylon* Kraus, *Cedroxylon* Kraus, *Protophyllcladoxylon* Kräusel, *Xenoxylon* Gothan, *Thylloxylon* Gothan, *Planoxylon* Stopes y *Brachyoxylon* Jeffrey. La mayoría de las especies de los géneros *Dadoxylon* y *Araucarioxylon* poseen todos los caracteres del xilema secundario de las araucarias actuales y en particular presentan: traqueidas con punteaduras areoladas continuas y uniseriadas o multiseriadas alternas y poligonales, y punteaduras de campo de cruzamiento del tipo hexagonal (Laudoueneix, 1973). La madera de Lampazos es muy semejante al complejo *Dadoxylon*/*Araucarioxylon* por presentar pocas punteaduras uniseriadas y espaciadas, mayor número de punteaduras biseriadas opuestas y/o alternas y continuas, carecer de crásulas, no presentar o presentar escaso parénquima axial y tener radios compuestos por células cuyas paredes tangencial y horizontal son lisas (Kräusel, 1949; Laudoueneix, 1973). Sin embargo, la madera de Lampazos posee canales traumáticos, mientras que estas estructuras secretoras están típicamente ausentes de los ejes vegetativos de plantas con madera del tipo *Dadoxylon*/*Araucarioxylon*.

En los géneros *Cedroxylon* y *Planoxylon* las paredes horizontal y tangencial de las células de los radios presentan invariablemente punteaduras o indentaduras, por lo que se diferencian de la madera de Lampazos que se caracteriza por tener paredes lisas en los radios.

La madera de tipo *Thylloxylon* es, de acuerdo con Kräusel (1919), un ejemplar teratológico posiblemente similar a *Cedroxylon salisburoides* (Harting em. Gothan) Kräusel o *Anomaloxylon* Gothan. Aunque presenta punteaduras mixtas en la pared tangencial de las traqueidas como la madera de Lampazos, se diferencia de ésta por no presentar canales secretores verticales (Kräusel, 1919).

La madera del tipo *Xenoxylon* posee punteaduras típicamente hexagonales en las paredes radiales de las traqueidas y sólo una o dos punteaduras por campo de

cruzamiento (Kräusel, 1919, 1949). Estas características contrastan con las traqueidas con punteaduras mixtas y las numerosas punteaduras por campo de cruzamiento de la madera de Lampazos.

Las punteaduras de los campos de cruzamiento en *Protophylladoxylon* son grandes y poco numerosas (Kräusel, 1919, 1949), mientras que en la madera de Lampazos son pequeñas y numerosas.

La combinación de traqueidas con punteaduras mixtas en las paredes radiales de las traqueidas, canales secretores verticales y células de los radios con paredes lisas como en la muestra de Lampazos sólo se conoce en *Brachyoxylon*. Muchas han sido las especies que se han descrito de este género, pero Kräusel (1949) sólo reconoce cuatro: *B. brachyphylloides* (Torrey) Kräusel, *B. notabile* Hollick et Jeffrey, *B. woodworthianum* Torrey y *B. japonicum* (Shimakura) Kräusel. A partir de entonces otras especies han sido descritas (Laudoueneix, 1973; Greguss, 1967). Posiblemente no todas representen nuevas especies de este género y su revisión es necesaria: *B. saurinii* Serra, *B. boureaui* Serra, *B. urkutense* Greguss, *B. lagonese* (Laudoueneix) Dupéron-Laudoueneix, *B. rotnaensis* Mathiesen, *B. nonakai* Yamazaki et Tsunada, *Brachyoxylon* sp. Vozenin-Serra et Pons, *Brachyoxylon* sp. Greguss, y *Brachyoxylon* sp. Shimakura.

Únicamente *Brachyoxylon brachyphylloides* posee como la madera de Sonora traqueidas septadas; sin embargo, sus traqueidas pueden tener hasta tres punteaduras localizadas aproximadamente al mismo nivel (Torrey, 1921; Laudoueneix, 1973). *Brachyoxylon notabile*, *B. nonakai* y *B. urkutense* se distinguen de la madera de Sonora por no presentar traqueidas septadas y tener radios invariablemente uniseriados o sólo localmente biseriados (Kräusel, 1949; Greguss, 1967; Yamazaki y Tsunada, 1981). *Brachyoxylon woodworthianum* y *B. nonakai* se diferencian de la madera de Sonora por presentar punteaduras en la pared tangencial de las traqueidas (Kräusel, 1949). *Brachyoxylon lagonese* es descrito en una tesis doctoral por lo que carece de valor nomenclatural; sin embargo posee radios más anchos que el material de Sonora (Dupéron-Laudoueneix, 1991). *B. rotnaensis* y *Brachyoxylon* sp. Vozenin-Serra y Pons poseen una sola hilera de punteaduras sobre sus traqueidas y el holotipo del primero carece de canales secretores, mientras que el material de Sonora posee hasta dos hileras de punteaduras y tiene canales secretores (Serra, 1963; Vozenin-Serra y Pons, 1990). *Brachyoxylon saurinii* y *B. boureaui* se caracterizan por tener radios con 16 a 25 células de altura (Laudoueneix, 1973). En contraste, estas estructuras en *B. japonicum* son generalmente bajas (< 20 células), aunque llegan excepcionalmente a tener hasta 60 células de alto (Laudoueneix, 1973). La madera de Lampazos puede diferenciarse de ellas ya que sus radios son consistentemente más bajos (1-8 [20]). Los radios en *Brachyoxylon* sp. Shimakura son más gruesos que en el material de Sonora, llegando a tener hasta 4 series, y son también significativamente más altos, alcanzando hasta 60 células de altura. El *Brachyoxylon* sp. Greguss está mal preservado y sus punteaduras circulares en los campos de cruzamiento, así como la presencia de relativamente abundante parénquima axial (Greguss, 1967) lo distinguen de la muestra de Sonora.

La madera del Cretácico inferior de Lampazos, Son., indudablemente representa un *Brachyoxylon*. Las diferencias marcadas entre la madera fósil de Lampazos y *B. brachyphylloides* y *B. notabile* son mínimas y bien pudieran representar variación

CUADRO 1
COMPARACIÓN DE LAS SIETE MUESTRAS DE LA FORMACIÓN OLMOS, CRETÁCICO SUPERIOR,
DE COAHUILA

Muestra número	Contorno traqueidas en corte transversal	Anillos de crecimiento	Serie de los radios	Altura radios en número de células	Altura radios en milímetros	Células de los radios, ancho $\times$ alto, corte radial	Diámetro de las punteaduras en la pared tangencial (μm)	Paredes horizontal y tangencial de los radios
<i>Taxodioxydon</i>								
LPb 89 -LPb 91	Redondeada	?	1 (2)	2 - 40	≤ 1	25 $\times$ 35	26	Lisas
LPb 85 -LPb 88	Redondeada	Distinguibiles	1 (2)	3 - 22	≤ 0.6	25 $\times$ 20	25	Lisas
<i>Podocarpoxylon</i>								
LPb 109 -LPb 111	Rectangular	Distinguibiles	1 (2)	2 - 37	≤ 0.9	35 $\times$ 7	13	Lisas
LPb 96 -LPb 100	Rectangular	Distinguibiles	1 (2)	2 - 50	≤ 1.3	10 $\times$ 20	23	Lisas o dentadas?
LPb 101 -LPb 105	Rectangular	Distinguibiles	1 (2)	2 - 48	≤ 1.6	15 $\times$ 25	20	Lisas
LPb 92 -LPb 95	Rectangular	Distinguibiles	1 (2)	2 - 56	≤ 1.6	12 $\times$ 12	20	Lisas
LPb 106 -LPb 108	Rectangular	Distinguibiles	1 (2)	2 - 40	≤ 1	25 $\times$ 36	26	Lisas

dentro de una especie. *Brachyphyllum brachyphyloides* y *B. notabile* son conocidas del Cretácico inferior de Texas (Hollick y Jeffrey, 1906). La mayor diferencia existente entre *B. brachyphyloides* y *B. notabile* y la madera de Sonora es el número de punteaduras sobre la pared radial de las traqueidas y el número de series en los radios. La separación espacial que existió entre las plantas de Texas y Sonora, y la variabilidad intrínseca de los elementos de la madera pudieran ayudar a explicar sus diferencias. Por el momento es poco lo que se conoce sobre la variación de esta madera en las distintas localidades de donde se ha descrito. Es entonces preferible esperar a tener un mayor entendimiento sobre este problema antes de asignar a alguna especie al material de Lampazos.

Madera de Coahuila

Los siete ejemplares de madera de Coahuila son semejantes entre sí, aunque su estudio muestra cierta variabilidad en la construcción anatómica de estos ejes vegetativos (Cuadro 1). El contorno de las traqueidas en corte transversal, el número

Cuadro 1, continúa

Pared de las células del parénquima axial	Número de punteaduras por campo de cruzamiento	Tipo de punteadura en los campos de cruzamiento	Número de traqueidas entre dos radios	Crásulas	Diámetro del lumen de las traqueidas de la madera temprana (μm)	Espesor de la pared de la madera temprana (μm)	Diámetro del lumen de las traqueidas de la madera tardía (μm)	Espesor de la pared de la madera tardía (μm)
Lisas	1 - 2	Circulares	1 - 6	Presentes	44	10	20	10
Lisas	1	Circulares	1 - 6	Presentes	34	5	13	8
Lisas	1 - 2	Podocarpoide / Cupresoide	2 - 8	Presentes	50	5	10	10
Lisas	1 - 3	Podocarpoide / Cupresoide	2 - 8	Presentes	60	5	7	8
Lisas	1 - 2 (4)	Podocarpoide / Cupresoide	1 - 6	Presentes	50	5	11	9
Lisas	1	Podocarpoide / Cupresoide	2 - 8	Presentes	65	4	11	8
Lisas	1 - 2	Podocarpoide / Cupresoide	2 - 6	Presentes	65	5	15	8

y forma de las punteaduras de los campos de cruzamiento y la altura de los radios permiten distinguir dos tipos de madera entre las muestras de Coahuila (Cuadros 1 y 2). La diferencia más notable entre éstas se refiere al número y tipo de punteaduras en los campos de cruzamiento (Cuadros 1 y 2). Este carácter ha sido utilizado en el estudio de las maderas fósiles como importante en la distinción de algunos géneros y especies (Kräusel, 1949). Sin embargo, el uso de este carácter no siempre puede ser decisivo en la identificación de una madera como lo ejemplifican algunos géneros de coníferas actuales (Greguss, 1955).

Las maderas de Coahuila en corte transversal poseen traqueidas de contorno rectangular o redondeado. Traqueidas de contorno rectangular en corte transversal son encontradas en la mayoría de las coníferas actuales, excepto las Araucariaceae, donde el contorno es típicamente redondeado (Greguss, 1955). Las maderas de Coahuila con traqueidas de contorno redondeado en corte transversal difieren de la madera de las Araucariaceae en varios aspectos, como el tipo de punteadura en las paredes de las traqueidas y en los campos de cruzamiento y en la abundancia de parénquima axial (Barefoot y Hankins, 1982), por lo que el material fósil se distingue fácilmente de los miembros de esta familia.

CUADRO 2

COMPARACIÓN ENTRE ALGUNOS CARACTERES DEL *BRACHYOXYLON* DEL CRETÁCICO INFERIOR DE SONORA Y *PODOCARPOXYLON* Y *TAXODIOXYLON* DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE COAHUILA

	<i>Brachyoxylon</i>	<i>Podocarpoxylon</i>	<i>Taxodioxylon</i>
Anillos de crecimiento	verdaderos y falsos	verdaderos	verdaderos
Número células madera tardía	40-1	5 1 a 40 1	9 1 a 50 1
número células madera temprana			
Canales verticales	traumáticos	no observados	no observados
Contorno traqueidas en corte transversal	redondeado	rectangular	redondeado
Diámetro tangencial del lumen en traqueidas de madera temprana (μm)	27 (38.7) 56	50 (55) 65	25 (38) 54
Espesor de pared en traqueidas de madera temprana (μm)	1 (2.5) 3	3 (5) 6	6 (8) 9
Diámetro tangencial del lumen en traqueidas de madera tardía (μm)	12 (16.3) 19	7 (11) 15	12 (18) 25
Espesor de pared en traqueidas de madera tardía (μm)	9 (12.5) 15	8 (9) 10	5 (8) 12 5
Número de traqueidas entre dos radios consecutivos	1 - 5	1 - 8	1 - 6
Traqueidas septadas	en madera tardía	no observadas	no observadas
Punteaduras en la pared tangencial de las traqueidas	no observadas	muy escasas, circulares, en 1 ó 2 hileras	muy escasas, circulares, en 1 ó 2 hileras
Diámetro de las punteaduras de la pared tangencial (μm)	no observadas	13 a 26	5 a 26
Punteaduras en la pared radial de las traqueidas	ovaladas y hexagonales, entran en contacto unas con otras	circulares, libres unas de otras	circulares, libres unas de otras
Diámetro de las punteaduras de la pared radial (μm)	14 (18) 20	20 (24) 32	18 (23) 25
Número de hileras de punteaduras	1 (2), opuestas y alternas	1 (2), opuestas y alternas	1 (2), opuestas y alternas
Crásulas	no observadas	presentes	presentes
Número de series en los radios	1 (2)	1 (2)	1 (2)
Número de radios/milímetro	6	8	10
Altura de los radios (μm)	63 (247.6) 418	> 1 mm	± 1 mm

Cuadro 2 continúa	<i>Brachyoxylon</i>	<i>Podocarpoxylon</i>	<i>Taxodioxyton</i>
Altura de los radios en número de células	1 (5) 8 [20]	2 (29) 56	2 (26) 40
Pared tangencial y radial de las células de los radios	lisas	lisas o dentadas?	lisas
Parénquima axial	no observado	≤ 10 células/mm ²	≤ 10 células/mm ²
Pared horizontal de las células de parénquima	lisas	lisas	lisas
Tipo de punteaduras en campo de cruzamiento	cupresoides	cupresoides y podocarpoides	circulares
Número de punteaduras/campo de cruzamiento	1 a 3 hileras con 2 a 4 cada una	1 a 4	1 a 2

La altura de los radios de las maderas fósiles de Coahuila varía entre 2 y 56 células. Radios con un número semejante de células de alto en las coníferas actuales se han señalado en las Podocarpaceae (*Podocarpus* hasta 60), Taxaceae (*Torreya* hasta 36), Cupressaceae (*Widdringtonia* y *Cupressus* hasta 30 y *Callitris* hasta 36), Taxodiaceae (*Cunninghamia*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Sequoia* y *Taxodium* hasta 30 u ocasionalmente 60 o más) y Pinaceae (*Keteleeria* hasta 32, *Tsuga* hasta 30, *Larix* hasta 35 y *Abies* hasta 40) (Greguss, 1955; Basinger, 1981; Barefoot y Hankins, 1982). Sin embargo, por presentar una o varias de las siguientes características, los géneros antes mencionados, excepto *Podocarpus* y en cierta medida *Taxodium* y *Glyptostrobus*, se diferencian de la madera fósil (Greguss, 1955; Barefoot y Hankins, 1982): engrosamientos helicoidales en las traqueidas, traqueidas de contorno circular en corte transversal, células de los radios con pared tangencial irregular, punteaduras bordeadas en la pared tangencial de las traqueidas y canales o células secretoras.

Las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas en las coníferas actuales generalmente no sobrepasan los 13 μm de diámetro (Greguss, 1955). Sin embargo, en las Podocarpaceae y Taxodiaceae, éstas pueden llegar a tener hasta 30 μm de diámetro (Greguss, 1955). Esta medida es muy similar a las dimensiones de las punteaduras de las maderas fósiles de Coahuila, que frecuentemente tienen entre 20 μm y 32 μm de diámetro.

Comparación de la madera con traqueidas rectangulares en corte transversal con maderas de plantas actuales

La madera fósil con traqueidas de contorno rectangular en corte transversal presenta de una a cuatro punteaduras cupresoides por campo de cruzamiento; este carácter sugiere afinidad con las Cupressaceae, aunque este tipo de punteadura también puede ser ocasionalmente encontrado en las Podocarpaceae, Taxales y Taxodiaceae (Greguss, 1955). La combinación de punteaduras cupresoides y pod-

carpoides, como es más frecuente en esta madera, es típica de las Podocarpaceae como *Austrotaxus*, *Podocarpus* y las Taxales. Sin embargo, este último grupo se diferencia por tener engrosamientos en espiral en las traqueidas. Aunque las punteaduras de los campos de cruzamiento de *Austrotaxus* son similares a las de la madera con traqueidas rectangulares en corte transversal, *Austrotaxus* tiene radios invariablemente bajos (1-7 células de alto) y típicamente uniseriados (Greguss, 1955). Es entonces *Podocarpus* con quien la madera con traqueidas de contorno rectangular en corte transversal tiene mayor semejanza.

Comparación de la madera con traqueidas rectangulares en corte transversal con madera de plantas fósiles.

Maderas fósiles con estructura anatómica similar a la madera de las Podocarpaceae incluyen *Protopodocarpoxyton* Eckhold, *Protophyllcladoxylon* Kräusel, *Phyllcladoxylon* Gothan, *Circoporoxylon* Kräusel, *Dacrydioxyton* Greguss y *Podocarpoxyton* Gothan. De éstas, *Protopodocarpoxyton* y *Protophyllcladoxylon* se distinguen claramente de las maderas de Coahuila con traqueidas rectangulares en corte transversal por presentar en las paredes radiales de las traqueidas punteaduras mixtas o araucarioides (Kräusel, 1949).

Phyllcladoxylon es una madera conocida únicamente de sedimentos terciarios. Esta madera tiene una estructura anatómica muy semejante a la madera de *Phyllcladus* (Kräusel, 1949). Se caracteriza por presentar en corte radial traqueidas con punteaduras básicamente uniseriadas y campos de cruzamiento con predominio de punteaduras circulares (Greguss, 1955). En comparación, las maderas de Coahuila con traqueidas rectangulares en corte transversal se caracterizan por tener sólo esporádicamente punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas y punteaduras de campo de cruzamiento del tipo podocarpoide y cupresoide.

Circoporoxylon es un género forma establecido para incluir madera con características tanto de *Podocarpoxyton* como de *Phyllcladoxylon* (Kräusel, 1949). Se distingue de la madera de Coahuila con traqueidas de contorno rectangular en corte transversal por presentar punteaduras de campo de cruzamiento invariablemente circulares.

Dacrydioxyton se caracteriza por tener radios bajos, con 1-7(15) células de alto, donde los radios con una célula de alto son relativamente frecuentes. En comparación, los radios de las maderas de Coahuila con traqueidas rectangulares en corte transversal son consistentemente más grandes, llegando a tener hasta más de 50 células de alto. Es entonces el género forma *Podocarpoxyton* con quien las maderas de Coahuila tienen mayor semejanza.

El género forma *Podocarpoxyton* fue establecido para plantas fósiles con maderas semejantes a *Podocarpus* y *Dacrydium* en donde otros órganos relacionados con la madera que pudieran validar su relación con estas plantas actuales se desconocen. Dieciséis especies de *Podocarpoxyton* son reconocidas por Kräusel (1949) como miembros legítimos del género. De éstas sólo seis corresponden a formas mesozoicas y una es conocida de una localidad cretácica de Norte América, en Washington, *P. knowltonii* Kräusel (Kräusel, 1949). Otras maderas cretácicas referidas como *Podocarpoxyton* son reconocidas por Greguss (1967) en su estudio

sobre maderas de gimnospermas de Hungría, pero este material está mal preservado y algunas de sus identificaciones son dudosas. Desde 1967 se han descrito aproximadamente otras 35 especies de *Podocarpoxylon*, haciendo un total cercano a las 55 especies asignadas a este género.

La distinción de especies en *Podocarpoxylon* se ha basado en gran medida en el tipo y número de punteaduras por campo de cruzamiento, así como en la presencia o ausencia de parénquima axial. Por ejemplo, punteaduras de campo de cruzamiento típicamente podocarpoides (con una apertura casi tan amplia como el borde de la punteadura y generalmente orientada diagonal o perpendicularmente [Greguss, 1968]) caracterizan por lo menos a ocho de estas especies: *P. kubartii* Rössler, *P. lilpopi* Kräusel, *P. schmidianum* (Schleiden) Kräusel, *P. australe* Knowlton, *P. aegyptiacum* Kräusel, *P. godaverianum* (Sahni) Kräusel, *P. malerianum* (Sahni) Kräusel y *P. parthasavathyi* (Sahni) Kräusel (Kräusel, 1949). La madera de Coahuila con traqueidas rectangulares en corte transversal tiene además de punteaduras podocarpoides punteaduras cupresoides (con apertura menor al espesor del borde de la punteadura y orientada paralelamente al eje mayor de la elipse que forma la punteadura [Greguss, 1968]) por lo que la nueva madera fósil es fácilmente distinguible de este grupo de especies de *Podocarpoxylon*.

Otras especies fósiles poseen punteaduras con aberturas grandes y número más o menos fijo de punteaduras por campo de cruzamiento. Por ejemplo, *P. bruxellense* Stockmans y *P. knowltonii* Kräusel se caracterizan por tener casi siempre una sola punteadura por campo de cruzamiento. En *P. aparenchymatosum* Gothan el número de punteaduras por campo de cruzamiento varía únicamente de una a dos; en *P. totara* Evans se encuentran dos o tres punteaduras, mientras que *P. dunstanii* (Sahni) Kräusel y *P. waltonii* (Sahni) Kräusel llegan a tener hasta seis punteaduras por campo de cruzamiento (Kräusel, 1949). En contraste, en la madera de Coahuila con traqueidas de contorno rectangular en corte transversal el número de punteaduras por campo de cruzamiento es variable, contándose de una a cuatro.

Finalmente, *P. dusnei* Kräusel se caracteriza al igual que *P. aparenchymatosum* por no poseer parénquima axial (Kräusel, 1949), mientras que en la madera de Coahuila éste es moderadamente abundante.

La asignación de las maderas de Coahuila con traqueidas rectangulares en corte transversal al tipo *Podocarpoxylon* tiene mucha evidencia anatómica que la respalda. Al igual que en el caso del *Brachyoxylon* de Sonora, la determinación específica se ve limitada por el poco entendimiento que existe acerca de la variación específica en estas coníferas. Por ejemplo, algunas especies de *Podocarpus* como *P. ferruginoides* Compt., *P. coriaceus* Rich., *P. longifolius* Pilger y *P. oleifolius* Don tienen generalmente cero a una punteadura por campo de cruzamiento, pero Greguss (1955) nota que ocasionalmente es posible encontrar dos punteaduras por campo de cruzamiento. En otros casos, el número común de punteaduras por campo de cruzamiento es de cero, uno o dos, pero es también sabido que tres punteaduras por campo de cruzamiento se pueden encontrar en estos géneros (v. gr. *P. dacrydioides* Rich., *P. totara* Don; Greguss, 1955). Aún más, en *P. minor* Parl. dos o tres punteaduras por campo de cruzamiento representa el número más frecuente, pero hasta cinco o seis punteaduras por campo de cruzamiento se pueden encontrar también (Greguss, 1955).

El reconocimiento de especies con base en la presencia o ausencia de parénquima pudiera ser controvertida, pues existe variación en cuanto a la presencia y número de este tipo de células, tanto en dirección axial como radial de la madera de un individuo como entre individuos de la misma especie. Por ejemplo, en *Thuja plicata* Don (Cupressaceae) el parénquima está típicamente ausente o es escaso, pero puede ser abundante en algunos anillos de crecimiento (Barefoot y Hankins, 1982). En *Callitris glauca* R. Br. (Cupressaceae) y *Dacrydium franklinii* Hook. f. (Podocarpaceae) generalmente es abundante, pero en especímenes pequeños puede ser escaso (Barefoot y Hankins, 1982).

Por otra parte, la variación observada en el material fósil en cuanto al número de células de alto de los radios parece tener respaldo en la variación de las diferentes especies de *Podocarpus* descritas por Greguss (1955). En éstas se observan casos como el de *P. dacrydioides* en el que se pueden encontrar radios de una hasta 60 células de alto (Greguss, 1955). En *P. minor*, el número de células de alto más frecuente es de una a 20, pero invariablemente se encuentran otros radios que varían de 35 a 40 células. *Podocarpus wallichianus* Presl presenta radios con entre una y 15 células de alto acompañadas por otros radios que pueden llegar a tener hasta 40 ó 50 células (Greguss, 1955).

Cabe entonces preguntarse si la división tajante de las especies fósiles presentada por Kräusel (1949) y en cierta medida seguida por otros autores representa realmente variación dentro del género *Podocarpoxylon*. Es preferible tratar a las muestras de madera de Coahuila como representantes del género *Podocarpoxylon*, pero la identificación de la especie debe esperar hasta tener un mejor entendimiento de la variación de sus caracteres.

Comparación de la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal con maderas de plantas actuales

Es bien sabido que en ocasiones la distinción entre Taxodiaceae y Podocarpaceae basada en la anatomía de la madera es muy complicada (Bailey y Faull, 1934; Basinger, 1981). Aparentemente esta madera de Coahuila se encuentra entre el grupo de maderas difíciles de asignar a un grupo determinado. Aunque punteaduras circulares en los campos de cruzamiento, como en la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal, son relativamente comunes en varios géneros de Podocarpaceae como *Dacrydium* y *Phyllocladus* (Kräusel, 1949; Greguss, 1955), son también típicas y frecuentes en Taxodiaceae como *Glyptostrobus*, *Metasequoia* y *Taxodium* (Greguss, 1967).

Aunque la forma y número de las punteaduras de los campos de cruzamiento de *Dacrydium* son similares en forma y número a las punteaduras de los campos de cruzamiento de la madera de Coahuila con traqueidas redondeadas en corte transversal, *Dacrydium* tiene invariablemente radios más bajos en cuanto a número de células se refiere (1-16[22]; Greguss, 1955), comparado con el material fósil.

Phyllocladus se diferencia de la madera de Coahuila con traqueidas redondeadas en corte transversal, en que en el género actual las traqueidas siempre son rectangulares en corte transversal.

Podocarpus es también muy semejante a la madera fósil con traqueidas redon-

deadas en corte transversal. Varias especies de *Podocarpus* tienen una o dos punteaduras por campo de cruzamiento como esta madera fósil. Sin embargo, las punteaduras de las plantas actuales son del tipo podocarpoide o cupresoides, mientras que las de la planta fósil además de podocarpoides son redondeados recordando al tipo dacridioide típico de *Dacrydium* (*sensu* Greguss, 1955, 1967). Entonces, aunque la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal tiene cierta similitud con las maderas de Podocarpaceae, tiene características que no encuentran una ubicación satisfactoria dentro de los representantes actuales de este grupo, sobre todo si se observan en conjunto.

Las Taxodiaceae pueden dividirse basados en su madera en aquellas plantas con células de parénquima cuyas paredes horizontales son lisas (*Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Taiwana* y *Cunninghamia*) y aquellas cuyas paredes horizontales están dentadas (*Glyptostrobus* y *Taxodium*). Las paredes del parénquima de la madera con traqueidas redondeadas de Coahuila son lisas. Por otra parte, la ausencia de células o canales resiníferos en el material fósil sugiere una mayor afinidad con *Taxodium* y *Glyptostrobus*, y la altura de los radios en este tipo de madera de Coahuila sugiere mayor afinidad con *Sequoia* y *Taxodium*. Aunque la madera de Coahuila con traqueidas redondeadas en corte transversal posee caracteres encontrados en la familia Taxodiaceae, éstos no están restringidos a un taxon, sugiriendo que se trata de la madera de una planta extinta, posiblemente más similar a *Taxodium* que a otro taxon dentro de la familia. Sin embargo, cierta variabilidad, aún no completamente entendida en estos caracteres (Basinger, 1981) pudiera relacionar a la nueva madera fósil con algún otro taxon.

Comparación de la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal con maderas de plantas fósiles

Debido a la ausencia de mayor evidencia que permita la identificación de la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal de Coahuila con un taxon actual y su aparente mayor similitud con *Taxodium*, ésta debe ser referida a un género-forma dentro de las Taxodiaceae: *Sequoioxylon* Torrey, *Taxodioxylon* Harting em. Gothan, *Metasequoioxylon* Greguss, *Cryptomerioxylon* Greguss, *Glyptostroboxylon* Conwentz, o *Sciadopityoxylon* Schmalhausen em. Jurasky. El traslape de los caracteres de estas maderas fósiles hace difícil su identificación. Sin embargo, el diámetro de las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas de estos género-forma es en general menor al diámetro de las punteaduras de la madera con traqueidas redondeadas en corte transversal de Coahuila. Sólo las punteaduras de *Taxodioxylon* y algunos *Metasequoioxylon* son en cuanto a tamaño semejantes a las del material fósil. La altura de los radios medida en número de células es también semejante a la registrada para *Taxodioxylon* y algunos *Metasequoioxylon*. En *Glyptostroboxylon* se han señalado radios con hasta 50 células de alto, pero en este género-forma los radios son generalmente más bajos, con entre 3 y 20 células. Desafortunadamente el uso del carácter paredes horizontales de las células de parénquima lisas o dentadas ha sido muy laxo y su aparente valor taxonómico entre los taxa actuales de Taxodiaceae pierde valor entre sus representantes fósiles.

El empleo variado de los caracteres con supuesto valor taxonómico ha hecho

que dentro de las Taxodiaceae no se acepte de forma general la utilización de varios género-forma. Por ejemplo, Schönfeld (1955) prefiere incluir a maderas posiblemente relacionadas con *Metasequoia* en *Taxodioxylon* y Kräusel (1949) incluye en *Taxodioxylon* a todas las especies conocidas hasta ese momento de *Sequoioxylon*. De esta manera, el manejo del género-forma *Metasequoioxylon* parece ser redundante, a menos que se conozca otra evidencia que justifique la relación de la planta fósil con la *Metasequoia* actual. Ejemplo de esto es el trabajo Basinger (1981) en donde se reconstruye una planta completa difícil de distinguir de la *Metasequoia* actual y en el que de no haberse conocido otros órganos de la planta la madera sería conocida como *Sequoioxylon* por presentar canales resiníferos. Ante la incertidumbre taxonómica de la madera de las Taxodiaceae fósiles, es preferible seguir el criterio de Schönfeld (1955) e incluir a la madera de Coahuila con traqueidas redondeadas en corte transversal en *Taxodioxylon*, por carecer de canales resiníferos, hasta tener mayor evidencia sobre la planta completa de la que se originaron los fósiles de Coahuila.

CONCLUSIONES

Maderas de gimnospermas mesozoicas con afinidad a las coníferas han sido descritas de muchas localidades en todo el mundo. Algunos de estos ejemplares han sido referidos como semejantes a géneros actuales, como aquí se sugiere para las maderas de Coahuila. La gran mayoría de estos casos carece de otra evidencia para corroborar esta determinación. Hoy en día se continúa con esta práctica aunque es dudoso que la identificación de plantas de coníferas fósiles basadas en madera permita tal precisión. El patrón anatómico de otras maderas fósiles combina caracteres de coníferas actuales o posee caracteres que no se encuentran en plantas actuales de este grupo, como la madera de Sonora. Estas últimas se han asignado a un grupo artificial, las Protopinaceae o se han correlacionado con familias fósiles (v. gr. Kräusel, 1919, 1949; Vogellehner, 1967, 1968; Müller-Stoll, 1986).

Las diferencias anatómicas entre el *Brachyoxylon* de Sonora y el *Podocarpoxylon* y el *Taxodioxylon* de Coahuila son tales que su distinción taxonómica es relativamente sencilla (Cuadro 2). La presencia de estos ejes vegetativos contribuye al entendimiento de la diversidad florística de las coníferas de México durante el Cretácico y sugiere indirectamente la presencia de condiciones de crecimiento vegetal muy favorables, con períodos muy cortos en donde el cámbium vascular cesó su producción activa de células. Los anillos de crecimiento de estas maderas no corresponden a la zona geográfica de anillos de crecimiento prominentes y de aproximadamente 1 cm de longitud detectada por Creber y Chaloner (1984a, 1984b) para maderas del Cretácico. Sin embargo, como ellos mismos lo hacen notar, en general durante el Cretácico las plantas de latitudes bajas, como las de Sonora y Coahuila, sugieren la presencia de un clima que permitió su crecimiento más o menos continuo. La presencia de anillos de crecimiento falsos en *Brachyoxylon* corresponde con las observaciones climáticas de Pons y Vozenin-Serra (1984) para el Cretácico inferior de Lhasa, en donde aparentemente durante el Cretácico inferior en Sonora la temporada desfavorable para el crecimiento vegetal fue más

marcada y variable que durante el Cretácico superior de Coahuila.

Otro tipo de órganos de coníferas del Cretácico inferior de Sonora con los que la madera pudiera correlacionarse para tener una idea más completa de la planta fósil y el medio en que crecieron se desconoce. Sin embargo, el género *Brachyoxylon* fue establecido creyendo que representaba ejes vegetativos de *Brachyphyllum macrocarpum* Newb. (Hollick y Jeffrey, 1909). Otros ejemplos de asociación de *Brachyoxylon* y *Brachyphyllum* son discutidos por Alvin *et al.* (1981), Zhiyan (1983) y Schilkina y Doludenko (1985). Al parecer varias maderas de este tipo corresponden a un grupo de coníferas fósiles, las Cheirolepidiaceae. En contraste, las maderas del Cretácico superior de Coahuila pudieran correlacionarse con diferentes órganos de coníferas (véase introducción). Sin embargo, no existe conexión orgánica entre estos diferentes órganos y la madera por lo que sería aventurado asignarlos a una sola planta. La presencia en la Formación Olmos de dos tipos de granos de polen afines a las Podocarpaceae así como la nueva madera del tipo *Podocarpoxylon* de esta localidad sugieren que por lo menos una planta afín a las Podocarpaceae y probablemente semejante a *Podocarpus* vivió en Coahuila durante el tiempo de depositación de la Formación Olmos. En cuanto a las Taxodiaceae, se conocen granos de polen, hojas y maderas que pueden ser referidos a la familia. Aún más, los fósiles encontrados probablemente representen una planta similar a *Metasequoia*, pero hasta que no se compruebe la pertenencia del material fósil a la misma planta esta suposición es netamente especulativa y los órganos individuales deberán referirse a géneros-forma. Más trabajo de campo y estudio detallado del material colectado seguramente permitirán lograr una visión más completa sobre estas plantas de Sonora y Coahuila.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Reinhard Weber y M. en C. Carlos González-León del Instituto de Geología, UNAM, el haber proporcionado el material para estudio, y al Dr. Theodore Delevoryas su apoyo a este estudio, mismo que se inició en su laboratorio en la Universidad de Texas, Austin. El trabajo fotográfico se agilizó con la ayuda del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM. El trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto IN 201291 de la DGAPA-UNAM y el O450T de CONACYT, así como desinteresadamente apoyado por los laboratorios de fotografía y laminación del Instituto de Geología, UNAM.

LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, L. Y E. MARTINEZ-HERNANDEZ. 1981. Estudio palinológico preliminar del Cretácico superior de la cuenca de Cabullóna, Sonora, México. III Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología, México. Memoria. 213-227 pp.
- ALVIN, K. L., C. J. FRASER, Y R. A. SPICER. 1981. Anatomy and palaeoecology of *Pseudotrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. *Palaeontology* 24: 759-778.
- BAILEY, I. W. Y A. F. FAULL. 1934. The cambium and its derivate tissues. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. *J. Arnold Arbor.* 15: 233-254.

- BAREFOOT, A. C. y F. HANKINS. 1982. *Identification of modern and tertiary woods*. Clarendon Press, Oxford. 189 p.
- BARRERA-ESCORCIA, G. 1982. Localidades paleobotánicas en tres provincias geológicas del noreste de México. Tesis Profesional, Fac. Ciencias UNAM, México. 105 p.
- BARTOLINI, C. y S. HERRERA. 1983. Geología del área de Lampazos, Sonora. Tesis Profesional, Univ. Sonora, Hermosillo, México. 120 p.
- BASINGER, J. F. 1981. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of southern British Columbia. *Canad. J. Bot.* 59: 2379-2410.
- BECK, C. B. 1988. Origin and evolution of gymnosperms. Columbia University Press, New York. 504 p.
- CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S. 1983. Descripción de una madera de angiosperma cretácica de Cananea, Son., Méx., los xilitos en el estudio de las angiospermopsida. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 54: 97-112.
- CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S. y R. WEBER. 1990. Una madera fósil de dicotiledónea en el Cretácico superior (Maestrichtiano) en Coahuila, México. *Revista Inst. Geol. Univ. Nac. México* 9(2): (en prensa).
- CREBER, G. T. y W. G. CHALONER. 1984a. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Bot. Rev.* 50: 357-448.
- CREBER, G. T. y W. G. CHALONER. 1984b. Climatic indications from growth rings in fossil woods. In: P. Brenchley (ed.) *Fossils and climate*. John Wiley & Sons Ltd. London. pp. 49-74.
- DUPERON-LAUDOUENIX, M. 1981. Les flores ligneuses mésozoïques et cénozoïques d'Afrique Nord-équatoriale (Tchad-Cameroun). Thèse Doct. état, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris. 278 p.
- GONZALEZ-LEON, C., C. BARTOLINI, y S. HERRERA. 1982. Geology of the Lampazos area, east central Sonora, Mexico. *Abstracts Geol. Soc. Amer.* 14(4): 167.
- GREGUSS, P. 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 263 p., 350 lám., 14 maps.
- GREGUSS, P. 1967. *Fossil gymnosperm woods in Hungary from the Permian to the Pliocene*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 136 p., 86 lám., 7 tabs.
- GREGUSS, P. 1968. Einführung in die Paläoxylotomie. *Geologie* 17(60): 1-88.
- HART, J. 1987. A cladistic analysis of conifers: Preliminary results, *J. Arnold Arbor.* 68: 269-307.
- HIMANGA, J. C., D. L. FLINN, y A. S. COTERA. 1978. Geology of Sierra del Chiltepin and Cerro Macho area, Sonora, México. *Primer Simposio sobre la Geología y Potencial minero del Estado de Sonora*. Hermosillo. Resumen. 79 p.
- HOLLUICK, A. y E. C. JEFFREY. 1906. Affinities of certain Cretaceous plant remains. *Amer. Naturalist* 40: 189-204.
- HOLLUICK, A. y E. C. JEFFREY. 1909. Studies of Cretaceous coniferous remains from Kreischerville, New York. *Mem. New York Bot. Gard.* 3: 1-76.
- KING, R. E. 1939. Geological reconnaissance in northern Sierra Madre Occidental of Mexico. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 50: 1625-1722.
- KRÄUSEL, R. 1919. Die fossilen Koniferenhölzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus). Versuch einer monographischen Darstellung. *Palaeontographica Abt. B. Paläophytol.* 62: 185-280.
- KRÄUSEL, R. 1949. Die fossilen Koniferen-Hölzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus). II. Teil. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölzer. *Palaeontographica Abt. B. Paläophytol.* 89: 83-203.
- LA PASHA, C. A. y E. A. WHEELER. 1987. A microcomputer based system for computer-aided wood identification. *Bull. Int. Assoc. Wood Anat.* n.s. 8: 347-354.
- LAUDOUENIX, M. 1973. Sur deux bois homoxylés de la région de Lagon (Tchad). C. R. 96ème Congr. Natl. des Sociétés Savantes, Toulouse, 1971, Sciences, t. V. pp. 107-131.
- MALDONADO-KOERDELL, M. 1950. Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles. *Bot. Inst. Geol. Univ. Nac. México*. No. 55, 72 p.
- MARTINEZ-HERNANDEZ, E., L. ALMEIDA-LEÑERO, M. REYES-SALAS, y Y. BETANCOURT-AGUILAR. 1981. Estudio palinológico para la determinación de ambientes en la Cuenca Fuentes - Río Escondido (Cretácico Superior), región de Piedras Negras, Coahuila. *Revista Inst. Geol. Univ. Nac. México* 4: 167-185.
- MILLER, C. N. JR. 1977. Mesozoic conifers. *Bot. Rev. (Lancaster)* 43: 218-271.
- MILLER, C. N. JR. 1988. The origin of modern conifer families. In: C. B. Beck (ed.) *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York. pp. 448-486.
- MÜLLER-STOLL, W. R. 1986. Evolutionary trends in gymnospermous wood structures during Mesozoic-Protopinaceous woods in the German Jurassic. *Palaeobotanist* 35: 233-235.
- PHILLIPS, E. W. J. 1941. The identification of coniferous woods by their microscopic structure. *J. Linn. Soc., Bot.* 52: 259-320.
- PONS, D. y C. VOZENIN-SERRA. 1984. Les bois aptiens de la région de Lhassa (sud-Xixang, Tibet): implications paléogéographiques, paléoclimatiques et paléoécologiques. *Mém. Soc. Géol. Franc.* n. s. 147: 119-124.

- ROBECK, R. C., V. R. PESQUERA, y A. S. ULLOA. 1956. Geología y depósitos de carbón en la región de Sabinas, Estado de Coahuila. *XX Congr. Geol. Int. México*, 109 p.
- RUEDA-GAXIOLA, J. 1967. Contribution à l'étude palynologique et pétrographique du charbon crétacé du Bassin de Sabinas, Coahuila, Mexique. Tesis de doctorado, Fac. Ciencias, Univ. Lille, Francia 3 vols. 408 p.
- SCHILKINA, I. A. y M. P. DOLUDENKO. 1985. *Frenelopsis* et *Cryptomeria* en tant que dominants de la flore ukrainienne de l'Albian terminal. *Bot. Zh.* 80: 1019-1025 (en ruso).
- SCHÖNFELD, E. 1955. *Metasequoia* in der Westdeutschen Braunkohle. *Senckenberg. Leth.* 36: 389-399.
- SERLIN, B. S., T. DELEVORYAS y R. WEBER. 1981. A new conifer pollen cone from the Upper Cretaceous of Coahuila, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 31: 241-248.
- SERRA, C. 1963. Présence d'un *Brachyoxylon rotaensis* Mathiesen dans la flore mésozoïque du Bas-Laos. *C. R. 88ème Congr. Natl. des Sociétés Savantes, Clermont-Ferrand. Sci.*, II: 469-482.
- STOCKEY, R. A. 1981. Some comments on the origin and evolution of conifers. *Canad. J. Bot.* 59: 1932-1940.
- TORREY, R. E. 1921. *Telephragmoxylon* and the origin of wood parenchyma. *Ann. Bot. (London)* 35: 73-77.
- VOGELLEHNER, D. 1967. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer. 5. Prodrum zu einer Monographie der Protopinaceae I. Die protopinoiden Hölzer des Trias. *Palaeontographica Abt. B, Paläophytol.* 121: 30-51.
- VOGELLEHNER, D. 1968. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenholzer. 7: Prodrum zu einer Monographie der Protopinaceae II. Die protopinoiden Hölzer des Jura. *Palaeontographica Abt. B, Paläophytol.* 124: 125-162.
- VOZENIN-SERRA, C. y D. PONS. 1990. Intérêts phylogénétique et paléoécologique des structures ligneuses homoxylées découvertes dans le Crétacé inférieur du Tibet méridional. *Palaeontographica Abt. B, Paläophytol.* 216: 107-127.
- WEBER, R. 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Bol. Soc. Geol. México* 33: 5-19.
- WEBER, R. 1973. *Salvinia coahuilensis* nov. sp. del Cretácico superior de México. *Ameghiniana* 10: 173-190.
- WEBER, R. 1975. *Aachenia knoblochii* n. sp., an interesting conifer from the Upper Cretaceous Olmos Formation of northeastern Mexico. *Palaeontographica Abt. B Paläophytol.* 152: 76-83.
- WEBER, R. 1976. *Dorfiella auriculata* f. gen. nov., sp. nov. un género nuevo de helechos acuáticos del Cretácico Superior de México. *Bol. Asoc. Latinoamer. Paleobot. Palinol.* 3: 1-13.
- WEBER, R. 1982. Megafósiles de coníferas del Triásico y del Cretácico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. *Revista Inst. Geol. Univ. Nac. México* 4: 111-124.
- WEBER, R. 1985. Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México): Estado actual de las investigaciones. *III Congr. Latinoamer. Paleontol. Simposio sobre Floras del Triásico Tardío, su Fitogeografía y Paleoecología*. México. Memoria. pp. 107-124.
- WHEELER, E. A., R. PEARSON C. A., LAPASHA, W. HATLEY y T. ZACK. 1986. Computer-aided wood identification: reference manual. *North Carolina Agric. Res. Serv. Bull.* 474: 1-160.
- YAMAZAKI, S. y K. TSUNADA. 1981. A new species of *Brachyoxylon* Hollick et Jeffrey from the Upper Jurassic Torinosu Group, Southwest Japan. *Bull. Sci. Engin. Res. Lab. Waseda Univ.* 95: 1-14.
- ZAMBRANO-GARCIA, A. y R. WEBER. 1985. Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la tafoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). *III Congr. Latinoamer. Paleontol. Simposio sobre Floras del Triásico Tardío, su Fitogeografía y Paleoecología*. México. Memoria. pp. 153-163.
- ZHIAN, Z. 1983. A heterophyllous Cheirolepidiaceae conifer from the Cretaceous of East China. *Palaeontologia* 26: 789-811.