

Importancia de *Paraphyllanthoxylon* en el reconocimiento de plantas en el Cretácico de Coahuila, México

**Juliana P. Méndez-Cárdenas^{1,*}, Sergio R. S. Cevallos-Ferriz² y
Laura Calvillo-Canadell²**

¹ Universidad Distrital Francisco José de Caldas,
Av. Circunvalar-Venado del Oro, Bogotá, Colombia.

² Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Ciudad Universitaria, Coyoacan, México D. F. 04510, México.

* piti_pili28@hotmail.com

RESUMEN

Debido a que en ocasiones la información morfo-anatómica no permite establecer con claridad límites entre especies, se recurre al uso de morfo-géneros para describir patrones particulares de la morfología y anatomía de los fósiles. Este es el caso de *Paraphyllanthoxylon* cuyas características del xilema secundario pueden encontrarse en miembros de las familias Anacardiaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Elaeocarpaceae y Lauraceae. La convergencia de características anatómicas hace difícil señalar con precisión relaciones taxonómicas, sin embargo, a partir de los análisis de agrupamiento y de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) se reconoce la máxima similitud del xilema secundario de *Paraphyllanthoxylon* y plantas actuales con Lauraceae, Burseraceae y/o Anacardiaceae, entre otras familias. En los análisis realizados se utilizaron 39 caracteres anatómicos de madera que permiten un mejor entendimiento de las semejanzas y diferencias entre las 54 unidades operativas taxonómicas (OTU, por sus siglas en inglés) estudiadas de especies actuales y fósiles. La forma de agruparse de los fósiles sugiere que las distintas OTU efectivamente indican plantas distintas, y algunos posiblemente reflejen variación natural de un tipo particular. Las características del radio, la forma de las punteaduras intervasculares y la presencia/ausencia de bordes ayudan de manera especial a sugerir asociaciones. Los *Paraphyllanthoxylon* del Cretácico de la zona carbonífera de Coahuila pudieran asociarse con hojas de Lauraceae y Anacardiaceae, reconocidas en estos sedimentos. Comprobar esta asociación permitirá explicar parte de la variabilidad encontrada y la reconstrucción de plantas que representan taxones extintos en los que las características de las familias que representan no se habían desarrollado por completo.

Palabras clave: *Paraphyllanthoxylon*, género, forma, variabilidad, Lauraceae, Anacardiaceae, Burseraceae, Cretácico, Coahuila.

ABSTRACT

Secondary xylem variation among angiosperm species of different genera has been explained based on the anatomy-ecology relationship. Since at times this information does not allow the establishment of clear limits between fossil species, the use of morpho-genera is used to describe particular wood anatomical patterns. This is the case in *Paraphyllanthoxylon*, whose secondary xylem has been reported in Anacardiaceae, Lauraceae, Burseraceae, Euphorbiaceae and Elaeocarpaceae. Convergence of

anatomical characters makes it difficult to point out precise taxonomic relationships; however, based on principal component analysis (PCA), the maximal similarity among Paraphyllanthoxylon and extant OTU is proposed. In these analyses 39 wood anatomical characters were used to further understand similarities and differences among the studied OTU as well as, to proposed limits among the fossil and extant groups. The grouping of fossil OTU suggest that in fact they represent different taxa, with little natural variation. Ray characteristics, intervacular pits shape, and the presence/absence of pit borders are especially helpful to suggest associations. The Cretaceous Paraphyllanthoxylon of Coahuila can be associated with leaves of Lauraceae and/or Anacardiaceae collected in the same sediments, and if this association is confirmed the new extinct plants will broad the diversity concept of these families.

Key words: *Paraphyllanthoxylon, morpho-genera, variation, Lauraceae, Anacardiaceae, Burseraceae, Cretaceous, Coahuila.*

INTRODUCCIÓN

Las diferencias en la forma y estructura de los órganos vegetativos de las plantas pueden ser suficientemente constantes como para justificar su utilización como criterio taxonómico diagnóstico (Bailey, 1924). Este no es el caso de los morfo-géneros, que son conocidos como órganos que comparten características con varias familias, lo que dificulta su asignación taxonómica dentro de una familia en particular. Entre las angiospermas esta idea se ha ejemplificado con *Paraphyllanthoxylon* Bailey, una madera fósil que desde su primera descripción resaltó por tener características similares a la de los géneros actuales *Bridelia* y *Phyllanthus*, que eran parte de la familia Euphorbiaceae (Bailey, 1924); en la actualidad dichos géneros se encuentran incluidos en las Phyllanthaceae. Estudios posteriores, con base en otras maderas fósiles de *Paraphyllanthoxylon* en diferentes lugares del mundo (Spackman, 1948; Mädel, 1962; Cahoon, 1972; Cevallos-Ferriz, 1983; Thayne et al., 1983; Herendeen, 1991; Wheeler, 1991; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992; Meijer, 2000; Wheeler y Lehman, 2000; Takahashi y Suzuki, 2003; Martínez y Cevallos-Ferriz 2006), confirmaron la presencia de un patrón básico pero con variaciones anatómicas que las diferencia entre sí, estableciéndose entonces que mantienen una anatomía del xilema secundario que las identifica dentro del género, pero al mismo tiempo imposibilita relacionarlas con un taxón actual, aún después de todos los estudios.

El estudio anatómico de *Paraphyllanthoxylon* muestra características observadas en varios géneros actuales, ya que su patrón anatómico se encuentra en más de un género actual, perteneciente a más de una familia dentro de las angiospermas. Esta ambigüedad en la determinación taxonómica, que no es exclusiva de *Paraphyllanthoxylon*, hace necesario conocer con mayor precisión las relaciones de variabilidad entre caracteres de estos morfogéneros.

Con el fin de contribuir a esclarecer este problema en los siguientes párrafos se profundiza en el estudio de las características anatómicas de *Paraphyllanthoxylon* y la madera de algunas plantas actuales que se relacionan con este morfo-taxón. Se discuten las relaciones de distintos fósiles con base en el xilema secundario y entre los fósiles y plantas actuales, entendiendo mejor a las comunidades

actuales y del pasado a través del estudio comparativo. Estudios semejantes han sugerido, como en el caso de *Paraphyllanthoxylon*, la existencia de convergencias que dificultan las decisiones taxonómicas, pero su discusión junto con algunos registros de hojas del Cretácico Superior de Coahuila, sugiere la presencia de cuando menos dos tipos de plantas con maderas de *Paraphyllanthoxylon* probablemente pertenecientes a Lauraceae y a Anacardiaceae.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los materiales estudiados en esta contribución fueron colectados en Coahuila. La región de estudio se ubica al nororiente de México, con las coordenadas 25°31'N y 101°19'W. Las maderas y hojas se recolectaron en la Formación Olmos que es parte del Grupo Navarro. La formación se divide en dos facies: una llanura deltaica y una llanura aluvial (meandros fluviales y llanura de inundación fluvial) que son ambientes continentales transicionales (Martínez-Hernández et al., 1980; Flores Espinoza, 1989; citados por Estrada-Ruiz et al., 2007). Las asociaciones de foraminíferos planctónicos sugieren una edad del Maastrichtiano para la Formación Olmos, aunque recientemente se ha propuesto que dicha formación pertenece al Campaniano (Estrada-Ruiz et al., 2007).

La formación está cubierta por los sedimentos de la Formación Escondido cuya edad es considerada Maastrichtiano tardío. En múltiples estudios se ha sugerido para la Formación Olmos un clima de tipo tropical a subtropical y un paisaje dominado por las plantas asociadas a sistemas deltaicos y sub-ambientes acuáticos, como paleocanales y diques, sugiriendo un clima más cálido y más húmedo debido a su mayor proximidad con el mar epicontinental durante el Cretácico (Weber, 1972, 1975; Martínez-Hernández et al., 1980; citados por Estrada-Ruiz et al., 2007).

El análisis fenético se realizó con base en 15 especies del morfo-género *Paraphyllanthoxylon* cuyas características se recopilaban a partir de la revisión de publicaciones previas (Tabla 1), en las que se describe su anatomía. A partir de la descripciones hechas por los autores para cada especie fósil, se realizaron varias aproximaciones taxonómicas con

Tabla 1. Lista de especies del morfo-género *Paraphyllanthoxylon* reconocidas y estudiadas en el presente trabajo.

Nº Ident.	Abrev.	Especie	Tiempo Geológico	Formación	Ubicación
1	<i>P. uta</i>	<i>P. utahense</i> Thayne <i>et al.</i> 1983	Aptiano/Albiano	F. Cedar Mtn.	Utah, USA
2	<i>P. ida</i>	<i>P. idahoense</i> Spackman 1948	Albiano	F. Wayan.	Idaho, USA
3	<i>P. mar</i>	<i>P. marylandense</i> Herendeen 1991	Albiano/Cenomaniano.	Gpo. Potomac	Maryland, USA
4	<i>P. ariz</i>	<i>P. arizonense</i> Bailey 1924	Cenomaniano	Gpo. Colorado	Arizona, USA
5	<i>P. ala</i>	<i>P. alabamense</i> Cahoon 1972	Cenomaniano/Santoniano	Gpo. Tuscaloosa	Alabama, USA
6	<i>P. cap</i>	<i>P. capense</i> Mädel 1962	Senoniano (Maastrichtiano/Turoniano)	Capas Umzamba.	S. Africa
7	<i>P. abb</i>	<i>P. abbottii</i> Wheeler 1991	Paleoceno	F. Black Peak.	Texas, USA
8	<i>P. ana</i>	<i>P. anasazii</i> Wheeler 1995	Maastrichtiano	F. Aguja.	Nuevo México
9	<i>P. cen</i>	<i>P. cenomaniana</i> Takahashi y Suzuki 2003	Cenomaniano, Turoniano y Coniaciano	Gpo. Yezo	Hokkaido, Japon
10	<i>P. obi</i>	<i>P. obiraense</i> Takahashi y Suzuki 2003	Santoniano	Gpo. Yezo	Hokkaido, Japon
11	<i>P. sp</i> (Co)	<i>P. sp.</i> (Coahuila) Cevallos-Ferriz y Weber 1992	Maastrichtiano	F. Olmos.	Coahuila, México
12	<i>P. men</i>	<i>P. mennegae</i> Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz 2006	Mioceno	F. El Cien.	Baja Calif. Sur, México.
13	<i>P. col</i>	<i>P. coloradense</i> Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz 2006	Mioceno	F. El Cien.	Baja Calif. Sur, México
14	<i>sp.</i> Can	<i>P. sp.</i> Cananea Cevallos-Ferriz 1983	Barremiano y Maastrichtiano	Gpo. Barranca	Sonora y Baja Calif., México
15	<i>P. pfe</i>	<i>P. pfefferi</i> Mädel 1962	Cenozoico temprano	-----	Calif., USA

ayuda de la base de datos INSIDEWOOD (<http://www.iawa-website.org>) que permitieron seleccionar las especies actuales con las que *Paraphyllanthoxylon* comparte caracteres. Este ejercicio se hizo para confirmar y/o complementar las determinaciones hechas por Spackman (1948), Mädel (1962), Cahoon (1972), Cevallos-Ferriz (1983), Thayne *et al.* (1983), Herendeen (1991), Wheeler (1991), Cevallos-Ferriz y Weber (1992), Meijer (2000), Wheeler y Lehman (2000), Takahashi y Suzuki (2003) y Martínez y Cevallos-Ferriz (2006). Se obtuvo un total de 39 especies de plantas actuales, que posiblemente presentan similitud anatómica con el morfo-género *Paraphyllanthoxylon*. Se obtuvo un total de seis géneros con siete especies de Lauraceae, siete géneros con 12 especies de Anacardiaceae, cuatro géneros y cinco especies de Burseraceae y en menor proporción, Euphorbiaceae (Tabla 2).

Los caracteres fueron compilados en una tabla de datos (caracteres vs. especies fósiles y actuales) en el programa Microsoft Excel 2000. Para el desarrollo de los análisis fenéticos los datos fueron codificados (Tabla 3), y se construyeron dos matrices básicas de datos (MBDI y MBDII; Tablas 4 y 5). En la primera matriz (MBDI) se utilizaron números para cada estado diferente de un determinado carácter (cualitativos y cuantitativos) y en la matriz MBDII solo se utilizó la codificación de los caracteres cualitativos, conservando los datos originales para los datos cuantitativos (Tabla 3). Para aquellos caracteres en donde el dato es desconocido, se asignó el número 999 (Tabla 4). En total las matrices presentan 54 unidades operativas taxonómicas (OTU, por sus siglas en inglés; 15 maderas fósiles y 39 especies actuales) y 39 caracteres anatómicos. Estos se definieron con base en la lista de caracteres publicada por IAWA (1989).

El procesamiento de los datos se realizó utilizando el análisis de agrupamiento (índice de distancia y correlación) y el análisis de componentes principales (PCA; Figura 1), con el programa NT-SYS (Rohlf, 2000).

El método de agrupamiento de datos se utilizó para determinar el número de agregados a partir de los datos de similitud de cada una de las matrices. Para ello se calculó la matriz de distancia a partir de la distancia taxonómica promedio (DT) de Sokal (1961), siendo para esta matriz el valor cero la máxima similitud entre OTU, y también se calculó la matriz de correlación utilizando el momento producto de Pearson (Crisci y López, 1983), donde la máxima similitud entre pares de OTU está dada por el valor 1. Se obtuvieron seis fenogramas aplicando a las matrices los métodos Completo (Complete Linkage), Simple (Single Linkage) y los promedios aritméticos no ponderados (UPGMA, por sus siglas en inglés) (Crisci y López, 1983). Aquí solo se analizaron los promedios obtenidos a partir del método UPGMA (Figura 1), ya que los fenogramas resultantes no presentan diferencias significativas.

El coeficiente de correlación cofenética se calculó para estimar cómo las técnicas de agrupamiento traducen los valores de similitud (Orozco, 1991).

El PCA permitió obtener un mapa general de la distribución espacial de las especies de maderas fósiles y especies actuales con relación a sus caracteres anatómicos, dando como resultado las proyecciones de los componentes I-II (Figura 2).

RESULTADOS

Los resultados se presentan en dos secciones. La pri-

Tabla 2. Relación de las especies afines al morfo-género *Paraphyllanthoxylon* utilizadas en este trabajo, mostrando las abreviaturas que las distinguen en la matriz básica de datos y su correspondiente número de identificación.

Plantas Actuales		Nº Iden.
<i>Alseodaphne semecarpifolia</i>	Alssem_Lau	16
<i>Alseodaphne</i> spp.	Alssp_Lau	17
<i>Cryptocarya mannii</i>	Cryman_Lau	18
<i>Dehaasia</i> spp.	Dehsp_Lau	19
<i>Endiandra</i> spp.	Endsp_Lau	20
<i>Licaria campechiana</i>	Liccam_Lau	21
<i>Litsea faber</i>	Litfab_Lau	22
<i>Astronium graveolens</i>	Astgrv_Ana	23
<i>Astronium</i> spp.	Astsp_Ana	24
<i>Camnosperma auriculata</i>	Camaur_Ana	25
<i>Camnosperma panamensis</i>	Campan_Ana	26
<i>Camnosperma zeylanica</i>	Camzey_Ana	27
<i>Mauria heterophylla</i>	Mauhet_Ana	28
<i>Metopium brownei</i>	Metbrow_Ana	29
<i>Metopium</i> spp.	Metsp_Ana	30
<i>Poupartia</i> spp.	Pousp_Ana	31
<i>Rhus coriaria</i>	Rhscor_Ana	32
<i>Rhus taitensis</i>	Rhstai_Ana	33
<i>Schinopsis balansae</i>	Schinbal_Ana	34
<i>Bursera graveolens</i> , <i>B. simaruba</i>	Burgra_Bur	35
<i>Commiphora pterocarpa</i>	Compte_Bur	36
<i>Protium guianense</i>	Progui_Bur	37
<i>Eleutherococcus septemlobus</i>	Eleusep_Ara	38
<i>Schefflera</i> group C1	Sche_C1	39
<i>Schefflera</i> grup. <i>Canacoschefflera</i>	ScheCan_Ara	40
<i>Terminalia manii</i>	Terman_Com	41
<i>Alchornea triplinervia</i>	Alctrip_Eup	42
<i>Bridelia micrantha</i> , <i>B. retusa</i>	Bridmic/ret_Eup	43
<i>Bridelia</i> spp.	Bridsp_Eup	44
<i>Vitex chrysomallum</i> , <i>V. leandri</i> , <i>V. oscitans</i> , <i>V. trichantha</i> , <i>V. waterloti</i>	Vitx_Ver	45
<i>Elaeocarpus dentatus</i>	Elaeden_Ela	46
<i>Aristotelia serrata</i>	Arisser_Ela	47
<i>Eucalyptus campaspe</i>	Euccam_Myr	48
<i>Trichadenia philippinensis</i>	Tricphil_Ach	49
<i>Nothofagus</i> subgrup. <i>Brassospora</i>	Not_Bras	50
<i>Christiana africana</i>	Chrisaf_Til	51
<i>Schrebera</i> spp.	Schresp_Ole	52
<i>Ceanothus velutis</i>	Ceavel_Rham	53
<i>Boswellia serrata</i>	Bosser_Bur	54

mera muestra los resultados obtenidos a partir de la matriz básica de datos MBDI (Tabla 4) y la segunda, los resultados a partir de la matriz básica de datos MBDII (Tabla 5).

Del análisis de agrupamiento a partir de la MBDI se obtuvo el fenograma de correlación UPGMA (Figura 3a) donde se reconocen dos amplios grupos: A y B. El primero está constituido en su mayoría por especies fósiles aunque también incluye algunas especies actuales, y el segundo y más grande está formado por especies actuales. El grupo A se divide en dos subgrupos (A_1 y A_2) en los que se reconocen tres asociaciones compuestas por especies actuales

y especies de *Paraphyllanthoxylon*. En el subgrupo A_1 hay una asociación que se repite en varios de los análisis hechos, compuesta por *P. obiraense* (10), *P. anazasii* (8) y *Schinopsis balansae* (34, Anacardiaceae), con nivel de similitud de 0.445. Las otras dos asociaciones en el subgrupo A_2 incluyen por un lado a *P. idahoense* (2), con *Eleutherococcus septemlobus* (38, Araliaceae) y *Dehaasia* sp. (19, Lauraceae) con un mayor nivel de similitud, 0.454, y la última asociación, incluye a *P. coloradense* (13) y *P. mennegae* (12) con nivel de similitud menor e igual a 0.295.

En el grupo B se observan dos subgrupos (B_1 y B_2). El B_1 está conformado por especies actuales en su mayoría y solo una pequeña agrupación de *Paraphyllanthoxylon abbottii* (7) asociada con *Alseodaphne semecarpifolia* (16, Lauraceae), *Camnosperma zeylanica* (27, Anacardiaceae) y *Boswellia serrata* (54, Burseraceae). por último el subgrupo B_2 conformado en su totalidad por especies actuales.

En el fenograma obtenido con el coeficiente de distancia UPGMA (Figura 4a) también se forman dos grupos, A y B, en los que hay similitud de asociación entre OTU al compararse con el análisis anterior. En el grupo A, se agrupan especies fósiles y actuales; por ejemplo, con distancia de 1.17, se incluyen *P. anazasii* (8), *P. obiraense* (10) y *Schinopsis balansae* (34, Anacardiaceae). En el grupo B se observan dos subgrupos: B_1 y B_2 . En el B_1 , se reconoce a especies de *Paraphyllanthoxylon* asociándose entre sí para formar dos agrupaciones: la primera incluye a *Paraphyllanthoxylon arizonense* (4), *P. marylandense* (3), *P. capense* (6) y *P. pfefferi* (15) con un mayor nivel de similitud, 0.94, y la segunda agrupación está conformada por *P. abbottii* (7), *P. cenomaniana* (9) y *P. utahense* (1) con nivel de similitud de 1.07. Las especies fósiles y actuales en el subgrupo B_1 incluyen a *P. idahoense* (2) asociado con *Elaeocarpus dentatus* (46, Elaeocarpaceae) a una distancia de 1.29, y a *P. coloradense* (13), *Commiphora pterocarpa* (36, Burseraceae), *Bursera graveolens* (35, Burseraceae) y *Camnosperma panamensis* (26, Anacardiaceae), además de *P. mennegae* (12) y *Protium guianense* (37, Burseraceae) con distancias de 1.01 y 0.60, respectivamente. Para el subgrupo B_2 , formado en su mayoría por especies actuales sobresale la agrupación de *P. alabamense* (5) con *Eleutherococcus septemlobus* (38, Araliaceae) y *Dehaasia* sp. (19, Lauraceae) con grado de similitud de 1.10.

En la gráfica bidimensional del análisis de componentes principales para la MBDI, entre el primero y segundo componente (Figura 2a) se forman tres grupos. Hacia la derecha, aproximadamente entre el 2o. y 4o. cuadrantes, se encuentra un gran grupo de especies actuales, agrupándose con fósiles como *P. mennegae* (12), *P. coloradensis* (13) y *P. abbottii* (7). El segundo y tercer grupo, de derecha a izquierda de la gráfica, ocupan espacios en el 1o. y 3er. cuadrantes, y están conformados por especies fósiles en su totalidad. Estas agrupaciones están definidas tanto por el primer componente (PC1) como por el tercer componente (PC3, Tabla 6). Por lo que respecta a *P. idahoense* (2), *P. obiraense* (10) y *P. anazasii* (8), se encuentran separadas

Tabla 3. Relación de caracteres anatómicos de la madera utilizados para el análisis fenético. Caracteres codificados por estados de carácter.

Características anatómicas de la madera			Cod.
Anillos de crecimiento	•r_1	Indistinguibles o ausentes	1
		Distinguibles	2
N ° Máximo de vasos agrupados**	•r_2	Ausente	1
		1--2	2
		1--3	3
		1--4	4
		1--5	5
		1--6	6
		mayor a 7	7
Arreglo de los vasos	•r_3	Arreglo diagonal	1
		Bandas tangencial	2
Presencia de clusters	•r_4	3 o 4	1
		mayor a 5	2
Vasos por mm ²	•r_5	5--20 vasos/mm ² (pequeño)	1
		21--40 vasos/mm ² (mediano)	2
		41--100 vasos/mm ² (grande)	3
Diámetro radial del vaso	•r_6	50--100 µm (pequeño)	1
		101--200 µm (mediano)	2
		mayor a 200 µm (grande)	3
Diámetro tangencial del vaso	•r_7	50--100 µm (pequeño)	1
		101-- 200 µm (mediano)	2
		mayor a 200 µm (grande)	3
Largo del vaso (media)	•r_8	menor a 350 µm (pequeño)	1
		350--800 µm (mediano)	2
		mayor a 800 µm (grande)	3
Placa de perforación (forma)	•r_9	Circular a oval	1
		Oblicua	2
Placa de perforación (Arreglo)	•r_10	Simple	1
		Escalariforme	2
Número de barras escalariformes	•r_11	Placas de perforación escalariformes de 10-20 barras	1
		Placas de perforación escalariformes de 21-40 barras	2
Tipo de radios	•r_12	Heterocelulares	1
		Homocelulares	2
		Heterocelulares y Homocelulares	3
Composición del radio	•r_13	Células del radio procumbentes con una hilera de células marginales erectas y/o cuadradas	1
		Células del radio procumbentes de 2 a 4 hileras de células marginales de erectas y/o cuadradas	2
		Células del radio procumbentes de más de 4 hileras de células marginales de erectas y/o cuadradas	3
Frecuencia de radios	•r_14	5--10 mm	1
		11--15 mm	2
		mayor a 15 mm	3

continúa

Tabla 3 (cont.). Relación de caracteres anatómicos de la madera utilizados para el análisis fenético. Caracteres codificados por estados de carácter.

Características anatómicas de la madera			Cod.
Altura del radio uniseriado*	•r_19	< 5 células	1
		5 -7 células	2
		>7 células	3
Fibras (características)	•r_20	Septadas	1
		No septadas	2
		Bandas de fibras de parénquima	3
Paredes de las fibras	•r_21	Delgadas	1
		Gruesas	2
Punteaduras en fibras	•r_22	Ausentes	1
		Presentes	2
Elementos imperforados	•r_23	Fibro-traqueidas	1
		Traqueidas imperforadas	2
		Libriformes	3
Largo de la fibra (µm)	•r_24	< 900 µm	1
		900-1600 µm	2
		> 1600 µm	3
Diámetro tangencial de las fibras	•r_25	menor de 50 µm (pequeña)	1
		50--100 µm (mediano)	2
		mayor de 100 µm (grande)	3
Punteadura intervacular (arreglo)	•r_26	Alterna	1
		Opuesta	2
Punteadura intervacular (forma)	•r_27	Circular	1
		Elíptica	2
		Oval	3
		Romboidal	4
Presencia de Bordes en Punteaduras intervacular	•r_28	Ausencia	1
		Presencia	2
Diámetro punteadura intervacular	•r_29	4--7 µm (pequeña)	1
		7--10 µm (mediana)	2
		mayor a 10 µm (largo)	3
Parénquima axial paratraqueal	•r_30	Ausente	1
		Presente	2
Parénquima apotraqueal	•r_31	Ausente	1
		Presente	2
Punteadura vaso-radio (arreglo)*	•r_32	Simple	1
		Alterna	2
Punteadura vaso-radio (forma)	•r_33	Redonda	1
		Elíptica	2
		Oval	3
Bordes Reducidos	•r_34	Ausentes	1
		Presentes	2
Tíldes	•r_35	Común a lo largo del vaso	1
		Esclerótica	2
Cristales	•r_36	No observados	1
		Presente	2

continúa

Tabla 3 (cont.). Relación de caracteres anatómicos de la madera utilizados para el análisis fenético. Caracteres codificados por estados de carácter.

Características anatómicas de la madera			Cod.
Idioblastos	•r_37	No observados	1
		Presente	2
Contenidos	•r_38	Contenidos oscuros	1
		Aceites y/o células mucilaginosas	2
		Gomas y otros depósitos	3
		Tubos laticíferos y taníferos	4
Canales Radiales	•r_39	Ausente	1
		Presente	2

Tabla diseñada siguiendo la metodología del comité IAWA (1989). *Estos parámetros fueron modificados utilizando las medias representativas de su rango. **Rango de datos utilizando el valor máximo en cada uno de ellos. •r_n codificación realizada para distinguir los diferentes caracteres en el estudio.

entre sí y completamente fuera de cualquier otro grupo; estas ubicaciones están relacionadas con el segundo componente (Tabla 6).

Los eigen-valores, con base en los tres primeros componentes principales, explican el 41.52 % de la variabilidad (Tabla 6), siendo la forma de la punteadura intervascular con aporte de 0.8001 y los bordes reducidos con 0.7564, los caracteres que definen los principales grupos en el primer componente principal, el tipo de fibras con -0.9625 en el segundo componente principal y los contenidos con -0.7774 en el tercer componente principal.

La matriz de datos para el análisis de MBDII incluyó 54 OTU y 28 caracteres anatómicos de la madera (Tabla 5). En el fenograma de correlación UPGMA (Figura 3b) se reconocen dos grupos: el grupo A conformado por dos subgrupos A₁ y A₂, y el grupo B, también con dos subgrupos, B₁ y B₂. En el A₁ se identifican parejas y un trío de especies fósiles *P. utahense* (1) y *P. marylandense* (3); *P. alabamense* (5), *P. capense* (6) y *P. pfefferi* (15) y *P. arizonense* (4) y *P. cenomaniana* (9). Esta asociación es semejante al análisis anterior (Figuras 3a y 4a). En el subgrupo A₂ se agrupan especies actuales y fósiles, y además se reconoce dos grupos, el primero incluye a *P. obiraense* (10) y *P. anasii* (8) asociados con *Schinopsis balansae* (34, Anacardiaceae) con nivel menor de similitud de 0.43, y el segundo está compuesto por *P. idahoense* (2), *Eleutherococcus septemlobus* (38, Araliaceae) y *Dehaasia* spp. (19, Lauraceae). El grupo B está conformado principalmente por especies actuales y en este sobresale la asociación de *P. abbottii* (7) con *Alseodaphne semecarpifolia* (16, Lauraceae), *Camposperma zeylanica* (27, Anacardiaceae) y *Boswellia serrata* (54, Burseraceae) con nivel de similitud mayor a 0.49.

En el fenograma de distancia UPGMA (Figura 4b) se distingue dos grupos. En el primero, grupo A, se reconoce tres pares de especies fósiles, *P. arizonense* (4) y *P. cenomaniana* (9), *P. capense* (6) y *P. pfefferi* (15) y *P. utahense* (1) y *P. marylandense* (3). En el segundo, grupo B, se reconoce

dos subgrupos formados por especies actuales y fósiles. Por ejemplo, el subgrupo B₁ consta de una especie fósil y una actual, *P. abbottii* (7) y *Alseodaphne semecarpifolia* (16, Lauraceae) con grado de similitud de 0.567; también se forma un par de maderas fósiles, *P. coloradense* (13) y *P. mennegae* (12) con distancia de 1.072. Además, se distingue la agrupación de *P. obiraense* (10), *P. anasii* (8) y *Schinopsis balansae* (34, Anacardiaceae). Este análisis sugiere un alto coeficiente de correlación cofenética de 0.8663 entre las OTU.

El análisis de componentes principales muestra en la gráfica bidimensional del primero y segundo componentes (Figura 2b) tres grupos. Hacia la derecha entre, el 2o. y 4o. cuadrantes, un gran grupo de especies actuales se asocian con *P. coloradensis* (13). El segundo y tercer grupo, de derecha a izquierda de la gráfica, ocupan espacios en el 1o. y 3er. cuadrantes, y están conformados por especies fósiles en su totalidad. Por lo que respecta a *P. mennegae* (12) y *P. abbottii* (7), se encuentran separadas entre sí y completamente fuera de cualquier otro grupo; estas ubicaciones están relacionadas con el segundo componente (Tabla 7).

Los eigen-valores o valores propios, explican para los tres componentes principales el 43.26 % de la variabilidad (Tabla 7). Los caracteres que definen a los principales grupos son: la altura del radio (µm) con un aporte de 0.7515, ancho del radio en el número de células con -0.8157, punteaduras intervasculares con 0.7585 y bordes reducidos con 0.7888. En el segundo componente principal, los caracteres con importancia definitoria incluyen a los vasos por mm² con 0.744 y el diámetro tangencial del vaso con -0.8459. El tercer componente principal se define por las punteaduras vaso-radio con -0.7068.

DISCUSIÓN

Entre las especies estudiadas existe una fuerte tendencia a que las especies fósiles se agrupen con miembros de Lauraceae, Anacardiaceae y Burseraceae. Esto se observa a partir del aporte de los caracteres anatómicos de los componentes principales en la formación de agrupaciones discretas de plantas fósiles y actuales. Por ejemplo, un primer grupo conformado por especies fósiles y actuales incluye a *P. mennegae* (12), *P. abbottii* (7) y *P. coloradense* (13) que tienen radios más altos que anchos, punteaduras intervasculares ovales con bordes reducidos y contenidos oscuros (Tabla 7), y que se asocian con *Licaria campechiana* y *Alseodaphne semecarpifolia* (21 y 16, Lauraceae), *Camnosperma panamensis* (26, Anacardiaceae), *Protium guianens*, *Commiphora pterocarpa* y *Bursera graveolens* (37, 36 y 35, Burseraceae; Figura 2b). Los vasos por mm² y el diámetro del vaso (tg) en el componente II, son útiles para determinar la diferenciación intraespecífica (Tabla 7). Por ejemplo, *P. mennegae* (12) exhibe 45.9 vasos por mm² con 71 µm de diámetro tangencial de vaso. En contraposición *P. coloradensis* (13) tiene 24.4 vasos por mm² y 131 µm de

Tabla 4. Matriz básica de datos (MBDI).

	r_1	r_2	r_4	r_5	r_6	r_7	r_8	r_9	r_10	r_12	r_13	r_14	r_15	r_16	r_17	r_18	r_19	r_20	r_24	r_25	r_26	r_27	r_28	r_30	r_31	r_33	r_34	r_35	r_36
P. ariz	1	4	999	1	999	2	999	1	1	999	1	999	2	2	1	999	999	3	2	1	999	3	999	1	1	1	1	999	1
P. abb	1	4	999	1	999	2	2	1	1	1	2	1	2	999	1	999	999	999	4	1	3	3	999	1	2	1	1	999	1
P. uta	1	5	999	1	2	1	999	1	1	1	2	2	2	3	1	1	999	3	1	1	2	3	2	2	1	1	1	999	1
P. ida	2	3	1	999	999	1	2	1	1	1	2	999	999	2	1	999	999	1	1	1	3	4	999	999	1	2	1	999	1
P. ala	1	7	2	1	2	2	2	1	1	3	2	999	999	2	1	999	999	999	999	1	2	3	999	999	1	1	1	999	1
P. cen	1	5	999	1	3	2	999	1	1	1	2	999	999	3	1	999	999	2	2	1	3	3	999	1	1	1	1	999	1
P. obi	1	5	999	2	1	1	1	1	1	1	2	999	1	2	2	999	1	2	1	1	2	4	999	1	1	1	1	999	1
P. mar	1	4	999	2	2	1	2	1	1	1	2	999	2	2	1	999	2	999	1	1	2	3	2	999	1	1	1	1	1
Psp (Co)	1	4	999	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	999	999	3	4	1	999	4	2	999	1	1	2	999	1
sp. Can	1	6	999	1	3	2	999	1	1	1	2	2	2	999	1	999	999	3	3	2	2	3	999	999	1	1	1	1	1
P. ana	1	3	999	1	999	2	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	999	1	1	2	2	999	1	2	1	1	999	1
P. cap	1	5	999	3	2	1	2	999	999	1	2	1	2	2	1	999	999	3	1	1	999	3	999	999	1	1	1	999	1
P.pfe	1	7	999	2	2	1	999	999	999	1	2	999	2	2	1	999	999	3	999	1	999	3	999	999	1	1	1	999	1
P.col	1	4	999	2	999	2	2	1	1	3	2	1	3	2	1	1	999	999	3	1	999	1	999	2	2	1	1	999	1
P.men	1	4	999	3	999	1	2	1	1	3	2	1	2	2	1	1	999	999	3	1	1	1	999	2	2	1	1	1	1
Alssp_Lau	1	4	999	1	999	2	999	1	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	1	2	2	1	2	1
Astgrv_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	1	2	2	1	3	2
Astsp_Ana	2	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	1	2	2	1	999	2
Rhtai_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	1
Cryman_Lau	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Progui_Bur	1	1	999	2	999	1	2	999	999	999	2	1	999	999	999	999	999	999	4	1	1	4	999	2	2	2	1	999	1
Alsem_Lau	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	999	2	2	1	1	2	1
Bridsp_Eup	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	2	2	1	2	2	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Endsp_Lau	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	2	2	2	1	2	1	2
Metbrow_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	2
Triphil_Ach	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	999	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Metsp_Ana	1	1	999	1	999	1	2	999	999	999	3	1	999	2	1	999	3	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	3	2
Bridmic/ret_Eup	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	4	1	1	4	2	2	2	2	1	999	1
Elacden_Ela	2	4	1	3	999	1	2	1	999	999	3	2	2	2	1	1	3	999	4	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Astsp_Ana	2	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	1	2	2	1	999	2
Rhtai_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	1
Cryman_Lau	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	1
Progui_Bur	1	1	999	2	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Alsem_Lau	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	999	2	2	1	1	2	1
Bridsp_Eup	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	2	2	1	2	2	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Endsp_Lau	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	2	2	2	1	2	1	2
Metbrow_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	2
Triphil_Ach	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	999	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Metsp_Ana	1	1	999	1	999	1	2	999	999	999	3	1	999	2	1	999	3	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	3	2
Bridmic/ret_Eup	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	4	1	1	4	2	2	2	2	1	999	1
Elacden_Ela	2	4	1	3	999	1	2	1	999	999	3	2	2	2	1	1	3	999	4	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Astsp_Ana	2	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	1	2	2	1	999	2
Rhtai_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	1
Cryman_Lau	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	1
Progui_Bur	1	1	999	2	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Alsem_Lau	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	999	2	2	1	1	2	1
Bridsp_Eup	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	2	2	1	2	2	999	4	1	2	4	2	2	2	2	1	999	1
Endsp_Lau	1	1	999	1	999	2	999	999	999	999	3	1	999	2	1	2	2	999	4	1	1	3	2	2	2	1	2	1	2
Metbrow_Ana	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	2	2	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	999	2
Triphil_Ach	1	1	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	999	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Metsp_Ana	1	1	999	1	999	1	2	999	999	999	3	1	999	2	1	999	3	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	3	2
Bridmic/ret_Eup	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	4	1	1	4	2	2	2	2	1	999	1
Elacden_Ela	2	4	1	3	999	1	2	1	999	999	3	2	2	2	1	1	3	999	4	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Astsp_Ana	2	1	999	1	999	2	2	999	999	999	2	1	999	2	1	1	999	999	4	1									

continúa

Tabla 4 (continuación). Matriz básica de datos (MBDI).

	r_1	r_2	r_4	r_5	r_6	r_7	r_8	r_9	r_10	r_12	r_13	r_14	r_15	r_16	r_17	r_18	r_19	r_20	r_24	r_25	r_26	r_27	r_28	r_30	r_31	r_33	r_34	r_35	r_36
Metsp_Ana	1	1	999	1	999	1	2	999	999	999	3	1	999	2	1	999	3	999	4	1	2	4	999	2	2	2	1	3	2
Bridmic/ret_Eup	1	4	999	1	999	2	2	999	999	999	3	1	2	2	1	999	3	999	4	1	1	4	2	2	2	2	1	999	1
Eladen_Ela	2	4	1	3	999	1	2	1	999	999	3	2	2	2	1	1	3	999	4	1	2	3	2	2	2	2	1	999	1
Camzey_Ana	1	1	999	1	999	2	2	1	999	999	2	1	999	2	1	2	4	999	4	1	2	3	999	1	2	1	1	999	2
Bosser_Bur	1	1	999	1	999	2	2	1	999	999	2	1	2	999	1	2	999	999	4	1	2	3	999	1	2	1	1	999	2
ScheCan_Ara	1	4	999	3	999	1	2	2	3	999	2	1	999	2	1	1	4	999	999	1	1	3	2	1	2	2	1	999	1
Terman_Com	2	4	999	3	999	2	2	1	1	999	2	1	999	999	1	1	4	999	999	1	1	3	999	1	2	2	1	999	1
Arisser_Ela	2	4	999	2	999	1	2	1	1	999	3	1	999	2	1	1	4	999	999	1	2	3	999	1	2	1	1	999	1
Ceavel_Rham	2	4	1	3	999	1	2	1	1	999	3	1	999	2	1	1	4	999	999	1	2	3	999	1	2	2	1	999	1
Rhscor_Ana	2	4	999	3	999	2	1	1	1	999	2	1	999	999	1	1	4	999	999	1	2	3	999	1	2	2	1	999	1
Camaur_Ana	1	1	999	2	999	2	2	2	3	999	2	1	999	2	2	2	999	999	4	1	1	1	999	1	2	1	1	999	2
Compte_Bur	1	1	999	2	999	2	2	1	1	999	2	1	999	2	1	2	4	999	4	1	2	1	999	1	2	2	1	999	2
Vitx_Ver	1	1	999	2	999	2	2	1	1	999	2	1	999	2	1	2	4	999	4	1	1	3	999	1	2	2	1	999	1
Campan_Ana	1	1	999	2	999	2	999	1	999	999	2	1	999	2	1	2	999	999	4	999	999	999	999	999	1	1	1	3	2
Burgra_Bur	1	1	999	2	999	2	999	1	999	999	2	1	999	999	1	2	4	999	4	999	999	999	999	999	1	2	1	999	2

diámetro tangencial del vaso, y *P. abbottii* (7) tiene nueve vasos por mm² y 187.5 µm de diámetro tangencial del vaso.

Un segundo grupo de fósiles compuesto por *P. marylandense* (3), *P. capense* (6), *P. idahoense* (2), *P. pfefferi* (15), *P. anasazii* (8), *P. sp* (11), *P. obiraense* (10) y *P. utahense* (1) tiene afinidad con *Dehaasia* spp. (19, Lauraceae), *Schinopsis balansae* (34, Anacardiaceae), *Elaeocarpus dentatus* (46, Elaeocarpaceae) y *Eleutherococcus septemlobus* (38, Araliaceae), y se mantienen unidas por similitudes en las estructuras de los radios ya que son comparativamente bajos y anchos, medidos con base en el número de sus células y presentando punteaduras intervasculares de forma circular, con excepción de *P. pfefferi* (15) del cual no se conoce la punteadura intervascular y *P. sp*. (11) que tiene punteadura intervascular romboidal. Numéricamente estos caracteres se expresan como altura de radios de 240 µm, anchura del radio con tres células, densidad promedio de 27 vasos/mm² y diámetro promedio del vaso de 93 µm.

Resultados semejantes se encuentran en la propuesta de Herendeen (1991), quien propone la existencia de un grupo semejante caracterizado por tener radios multiseriados con pocas hileras marginales uniseriadas. El grupo incluye a *P. marylandense* (3) (Herendeen, 1991), *P. utahense* (1) (Thayn et al., 1983), *P. capense* (6) (Mädel, 1962) y *P. idahoense* (2) (Spackman, 1948), pero añade *P. alabamense* (5) (Cahoon, 1972). Mejier (2000) incluye en este grupo a otros tres taxa: *P. abbotti* (7) (Wheeler, 1991) y *P. romanicum* (Petrescu, 1978), y comparte con nuestros resultados a *P. anasazii* (8) (Wheeler y Lehman, 2000).

Una tercera agrupación que nuestro análisis reconoce se compone por *P. alabamense* (5) (Cahoon, 1972), *P. arizonense* (4) (Bailey, 1924), *P. sp*. Cananea (14) (Cevallos-Ferriz, 1983) y *P. cenomaniana* (9) (Takahashi y Suzuki, 2003), y tienen en común en el primer componente principal (Tabla 7) radios más anchos y menos altos, punteaduras intervasculares elípticas con ausencia de bordes y contenidos, además de mayor diámetro tangencial de vaso y menor densidad de vasos/ mm². Esta agrupación no presenta similitudes con especies actuales (Figura 3 y 4). A esta agrupación hay que añadir *P. hainanensis*, que aunque esta especie no fue incluida en nuestro análisis, tiene indudablemente similitudes anatómicas con este grupo y representa el primer registro fósil del género para China (Feng et al., 2010).

Como se puede observar en el PCA, otras asociaciones que resaltan la importancia de Lauraceae, Burseraceae y Anacardiaceae en las agrupaciones de las plantas fósiles incluyen a *P. mennegae*, *P. coloradense*, *P. anasazii* y *P. abbottii* que se relaciona con *Dehaasia* spp. Por otro lado, *P. abbotti* (Figura 3a), presenta un índice de correlación de 0.510, con *Alseodaphne semecarpifolia* (16, Lauraceae), *Camnosperma zeylanica* (27, Anacardiaceae) y *Boswellia serrata* (54, Burseraceae), contrastando la similitud entre Burseraceae y Anacardiaceae, y a su vez similitud de asociación con Lauraceae, como en análisis anteriormente publicados.

Tabla 5. Matriz básica de datos (MBDI).

	r_1	r_2	r_4	r_5	r_6	r_7	r_8	r_10	r_13	r_14	r_16	r_18	r_20	r_21	r_22	r_27	r_28	r_29	r_30	r_31	r_32	r_33	r_34	r_36	r_37	r_38	r_39
P. ariz	1	4	1	11	999	175	999	1	1	999	1000	4	2	999	1	2	1	999	2	1	999	1	1	1	1	999	1
P. abb	1	4	1	9	999	187.5	553.5	1	2	7.5	618.5	999	2	999	1	3	1	11	2	1	999	1	2	1	1	999	1
P. uta	1	5	1	12	105	93	999	1	2	12	870	5	2	1	1	1	1	8	2	2	999	2	1	1	1	999	1
P. ida	2	3	2	999	999	100	500	1	2	999	999	4	2	999	1	1	1	11	2	1	999	3	1	2	1	999	1
P. ala	1	7	2	12	150	105	625	1	2	999	999	3.5	2	999	1	999	1	10	2	1	999	1	1	1	1	999	1
P. cen	1	5	1	11	201	174	999	1	2	999	999	5	2	999	1	2	1	13	2	1	1	1	1	1	1	999	1
P. obi	1	5	1	27	96	93	298	1	2	999	240	3	1	999	1	1	1	10	2	1	1	1	1	1	1	999	1
P. mar	1	4	1	37	120	81	423	1	2	999	630	2.5	2	999	2	1	1	8	2	2	999	999	1	1	1	1	1
P. sp (Co)	1	4	1	10	185	68	150	1	2	11	379	2.5	2	999	1	4	1	999	2	2	999	999	1	1	2	999	1
sp. Can	1	6	1	4	221.112	141.848	999	1	2	10	515.079	999	2	999	1	3	2	9	2	1	999	999	1	1	1	1	1
P. ana	1	3	1	15	999	106.5	418	1	1	8.5	344	3	1	1	1	1	1	9.5	2	1	1	1	2	1	1	999	1
P. cap	1	5	1	42	106	60	450	999	2	7.5	800	3	2	999	1	1	1	999	2	1	999	999	1	1	1	999	1
P. pfe	1	7	1	30	137	86	999	999	2	999	600	3	2	999	1	999	1	999	2	1	999	999	1	1	1	999	1
P. col	1	4	1	24.4	999	131	627	1	2	8.1	1586	2.5	2	1	1	3	1	11.5	1	1	1	2	2	1	1	999	1
P. men	1	4	1	45.9	999	71	469	1	2	7.5	755	2.5	2	1	1	3	1	4.8	1	1	1	2	2	1	1	1	1
Alssp_Lau	1	4	1	12.5	999	150	999	1	2	8	999	2	2	1	1	4	1	8.5	2	1	3	999	2	2	1	2	1
Astgrv_Ana	1	999	1	12.5	999	125	575	999	2	8	999	2	2	1	1	4	1	8.5	2	1	1	1	2	2	1	3	2
Astsp_Ana	2	999	1	12.5	999	125	575	999	2	8	999	2	2	1	1	4	1	8.5	2	1	1	1	2	2	1	999	2
Rhstai_Ana	1	999	1	12.5	999	150	575	999	2	8	999	2	2	1	1	4	1	10	2	1	1	2	2	2	1	999	1
Cryman_Lau	1	999	1	12.5	999	125	575	999	2	8	999	2	2	1	1	4	1	8.5	2	2	1	2	2	2	1	999	1
Progui_Bur	1	999	1	30	999	75	575	999	2	8	999	999	999	999	1	4	1	7	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Alassem_Lau	1	4	1	12.5	999	150	575	999	2	8	999	2	2	2	2	4	1	10	2	1	1	1	2	1	1	2	1
Bridsp_Eup	1	999	1	12.5	999	125	999	999	3	8	1000	2	2	2	2	4	1	8.5	2	2	1	2	2	2	1	999	1
Endsp_Lau	1	999	1	12.5	999	150	999	999	3	8	999	2	2	2	2	4	1	7	2	2	1	2	2	1	1	2	1
Metbrow_Ana	1	999	1	12.5	999	125	575	999	2	8	999	2	2	2	2	4	1	8.5	2	1	1	2	2	2	1	999	2
Triphil_Ach	1	999	1	12.5	999	150	800	999	3	8	1000	2	2	999	2	999	1	8.5	1	2	1	2	2	2	1	999	1
Metsp_Ana	1	999	1	12.5	999	75	575	999	3	8	999	2	2	999	2	4	1	8.5	2	1	1	2	2	2	1	3	2
Bridmic/ret_Eup	1	4	1	12.5	999	150	575	999	3	8	1000	2	2	999	2	4	1	7	2	2	1	2	2	2	1	999	1
Elacden_Ela	2	4	2	70	999	75	575	1	3	12	1000	2	2	1	2	4	1	10	2	2	3	999	2	2	1	999	1
Litfab_Lau	2	999	1	22.5	999	75	575	999	2	8	999	2	2	999	2	4	1	7	2	1	1	2	2	2	1	2	1
Eleusep_Ara	2	999	2	999	999	125	575	1	2	8	999	999	2	2	2	4	1	10	2	1	1	2	2	1	1	999	1
Dehsp_Lau	1	4	2	12.5	999	150	575	1	2	8	999	2	2	999	2	999	1	10	2	1	1	2	2	1	1	2	1
Pousp_Ana	1	4	1	12.5	999	150	575	1	3	8	999	2	2	1	1	4	1	10	2	1	1	1	2	2	1	999	2
Mauhet_Ana	1	999	1	30	999	125	575	999	2	8	999	2	2	1	2	4	1	8.5	2	2	1	1	2	2	1	999	1
Schinbal_Ana	1	999	1	22.5	999	125	350	999	2	8	999	2	1	1	2	4	1	8.5	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Euecam_Myr	1	999	1	70	999	75	575	999	2	12	999	999	2	1	2	4	1	7	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Sche_C1	2	999	1	100	999	75	575	2	3	8	1000	999	2	1	2	999	1	8.5	2	2	1	1	2	1	1	999	1

continúa

Tabla 5 (continuación). Matriz básica de datos (MBDII).

	r_1	r_2	r_4	r_5	r_6	r_7	r_8	r_10	r_13	r_14	r_16	r_18	r_20	r_21	r_22	r_27	r_28	r_29	r_30	r_31	r_32	r_33	r_34	r_36	r_37	r_38	r_39
Liccam_Lau	1	4	1	60	999	75	575	1	2	8	999	2	2	1	2	4	1	7	2	1	1	1	2	1	1	2	1
Schresp_Ole	1	4	1	60	999	75	575	999	3	8	999	2	2	1	2	4	1	5.5	2	2	1	1	2	2	1	999	1
Not_Bras	1	4	1	12.5	999	125	575	999	3	8	999	2	2	1	2	999	1	8.5	1	2	1	1	2	2	1	999	1
Chrisaf_Til	1	4	1	12.5	999	75	575	999	2	8	999	2	2	1	2	4	1	4	2	2	2	1	2	2	1	999	1
Alctrip_Eup	1	4	1	12.5	999	150	575	1	3	12	1000	2	1	2	2	4	1	10	2	2	1	1	2	2	1	4	1
Canzey_Ana	1	999	1	12.5	999	150	575	1	2	8	999	2	2	2	2	4	1	8.5	2	1	1	1	2	1	1	999	2
Bosser_Bur	1	999	1	12.5	999	150	575	1	2	8	1000	999	2	2	1	4	1	8.5	2	1	1	1	2	1	1	999	2
ScheCan_Ara	1	4	1	60	999	75	575	2	2	8	999	2	2	1	2	999	1	7	2	2	1	1	2	2	1	999	1
TermaCom	2	4	1	45	999	125	575	1	2	8	999	999	2	1	2	999	1	7	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Arisser_Ela	2	4	1	22.5	999	75	575	1	3	8	999	2	2	1	2	999	1	8.5	2	1	1	1	2	1	1	999	1
Ceavel_Rham	2	4	2	60	999	75	575	1	3	8	999	2	2	1	2	999	1	8.5	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Rhscor_Ana	2	4	1	60	999	125	350	1	2	8	999	999	2	1	2	999	1	8.5	2	1	1	1	2	2	1	999	1
Canaur_Ana	1	999	1	30	999	125	575	2	2	8	999	2	1	2	1	4	1	7	1	1	3	999	2	1	1	999	2
Compte_Bur	1	999	1	30	999	150	575	1	2	8	999	2	2	2	2	4	1	10	1	1	1	1	2	2	1	999	2
Vitx_Ver	1	999	1	22.5	999	150	575	1	2	8	999	2	2	2	2	4	1	7	2	1	3	999	2	2	1	999	1
Campan_Ana	1	999	1	30	999	150	575	1	2	8	999	2	2	2	1	4	1	10	1	1	3	999	1	1	1	3	2
Burgra_Bur	1	999	1	30	999	150	575	1	2	8	999	999	2	2	2	4	1	10	1	1	3	999	1	2	1	999	2

Hay especies en diferentes conjuntos que tienen agrupaciones menos definidas, aunque se observan acercamientos a ciertos grupos, e.g. *P. coloradense* (Figura 4a, subgrupo B) es cercana con especies de las familias Anacardiaceae (*Camnosperma panamensis*, 26) y Burseraceae (*Commiphora pterocarpa*, 36 y *Bursera graveolens*, 35). Un segundo ejemplo es *P. idahoense* (Figura 4a), que con alto índice de correlación aunque bajo coeficiente de distancia parece cercana a miembros de Elaeocarpaceae (*Elaeocarpus dentatus*, 46 y *Aristotelia serrata*, 47), Rhamnaceae (*Ceanothus velutinus*, 53) y Combretaceae (*Terminalia manii*, 41), familias no muy cercanamente relacionadas entre sí. Inevitablemente esta discrepancia taxonómica de los fósiles requiere, en el futuro, profundizar en el significado de los caracteres así como la influencia del ambiente en ellos, explicando mejor el origen de las convergencias que dificultan las decisiones taxonómicas. Al mismo tiempo estas asociaciones diversas destacan la variabilidad que dentro de uno o varios grupos puede existir, resaltando las similitudes morfológicas que se puede encontrar entre grupos no siempre muy relacionados, seguramente desarrolladas como respuesta a las exigencias ambientales.

Para las tres agrupaciones anteriormente citadas, las características ambientales pueden influir de manera significativa en los taxones representados por los fósiles, seleccionando los caracteres anatómicos en respuesta a las condiciones en las que las especies se desarrollaron a lo largo del Cretácico y hasta el Mioceno. La cercanía fenética de las especies tiene cierta relación con el ambiente y la amplia distribución geográfica. Así, durante el Cretácico, una agrupación restringida principalmente al oeste de América del Norte, incluye a *P. idahoense* (2), *P. pfefferi* (15), *P. anasazii* (8), *P. sp. Coahuila* (11), *P. utahense* (1), *P. marylandense* (3), *P. capense* (6) y *P. obiraense* (10), que se correlaciona con las especies que no se agrupan con plantas actuales en los análisis numéricos. También otra agrupación de especies de *Paraphyllanthoxylon* se observa alejada del Mar Interior del Oeste, tanto hacia el oeste, como el este de América del Norte, e incluye a *P. alabamense* (5), *P. arizonense* (4), *P. sp. Cananea* (14) y *P. cenomaniana* (9) que son especies que se relacionan con especies actuales. Y por último, *P. mennegae* (12), *P. abbottii* (7) y *P. coloradense* (13) tienden a relacionarse con especies de plantas actuales de Anacardiaceae, Burseraceae y Lauraceae. Esta misma relación del morfotaxón continúa hasta el Mioceno.

Los resultados alcanzados resaltan la forma en que los caracteres de las plantas fósiles y actuales pueden converger dando valor al concepto de género forma, en que la misma anatomía o morfología de un órgano puede estar representado en más de un género o familia, haciendo difícil su asignación taxonómica, siendo centro de importantes debates en la reconstrucción de plantas paleozoicas y promoviendo discusiones interesantes con base en plantas del Mesozoico y Cenozoico. En el caso de *Paraphyllanthoxylon* es necesario centrar la atención en la variabilidad anatómica y morfo-

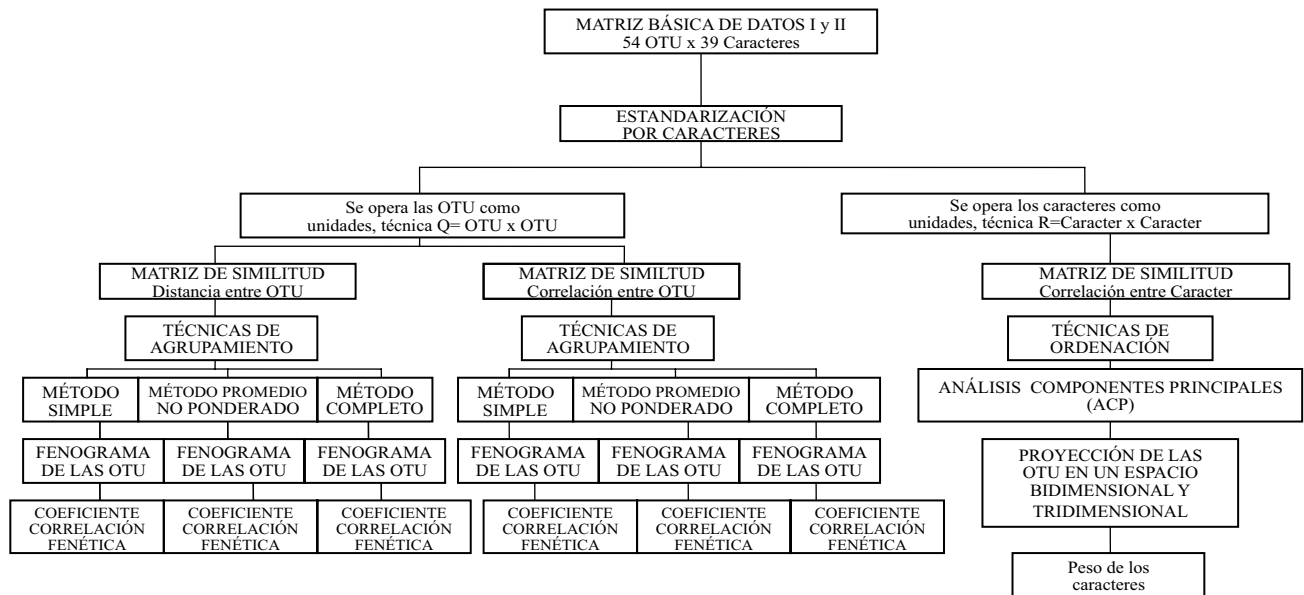


Figura 1. Metodología utilizada para el presente trabajo (Modificada de Orozco, 1991).

lógica de la madera de los taxa involucrados. Seguramente varias de las agrupaciones que ahora se plantean como distintas podrán ser explicadas como representantes de un mismo taxón con amplia variabilidad. Estrada-Ruiz y Wheeler (2007 com. pers.), cada uno de forma independiente, han señalado que existen plantas cretácicas representadas por sus maderas cuya variabilidad hace difícil delimitar especies y aun géneros como *Javalinoxylon* y *Metcalfexylon*, y sin lugar a dudas, *Paraphyllanthoxylon* amplía esta lista.

Aunque los resultados muestran la correspondencia que se presenta entre las OTU de *Paraphyllanthoxylon* con las familias actuales, y de manera especial con Anacardiaceae, Burseraceae y Lauraceae, algunas características no coinciden entre los fósiles y estas familias.

Por ejemplo, la presencia de células secretoras y parénquima paratraqueal variable en Lauraceae (*Licaria*), o presencia de parénquima poco común y tilides variables en Anacardiaceae (*Rhus*) (Herendeen, 1991), resalta el hecho de que las plantas cretácicas pudieran representar miembros tempranamente diversificados de los linajes involucrados en la discusión. Por lo tanto, algunos caracteres que hoy son comunes e importantes en la definición de las familias, no están presentes en los miembros cretácicos de los grupos.

El amplio registro foliar de Laurales durante el Cretácico es interesante para entender a *Paraphyllanthoxylon*. En distintos afloramientos del Cretácico, y en especial del Cretácico Superior, muestreados en América del Norte, las hojas que recuerdan a Laurales, y en especial a Lauraceae,

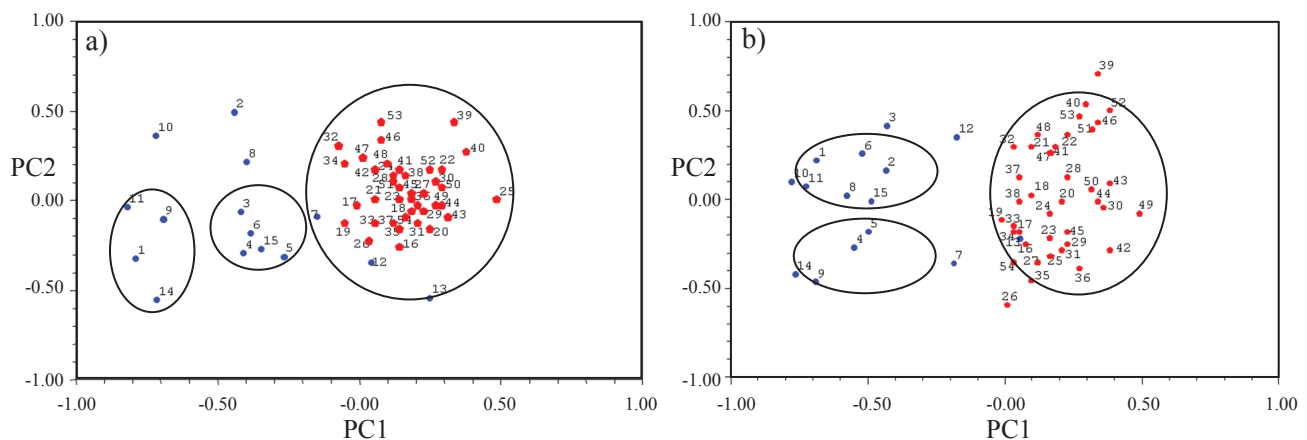


Figura 2. Proyección de las OTU de maderas fósiles (●) y actuales (●), en el espacio bidimensional. a) Análisis de Componentes Principales para la MBDI, expresando la variación acumulada de 29.52% (PC1= 16.42% y PC2= 13.10%). b) Análisis de Componentes Principales para la MBDII, expresando la variación acumulada de 33.76% (PC1= 19.70% y PC2= 14.06%).

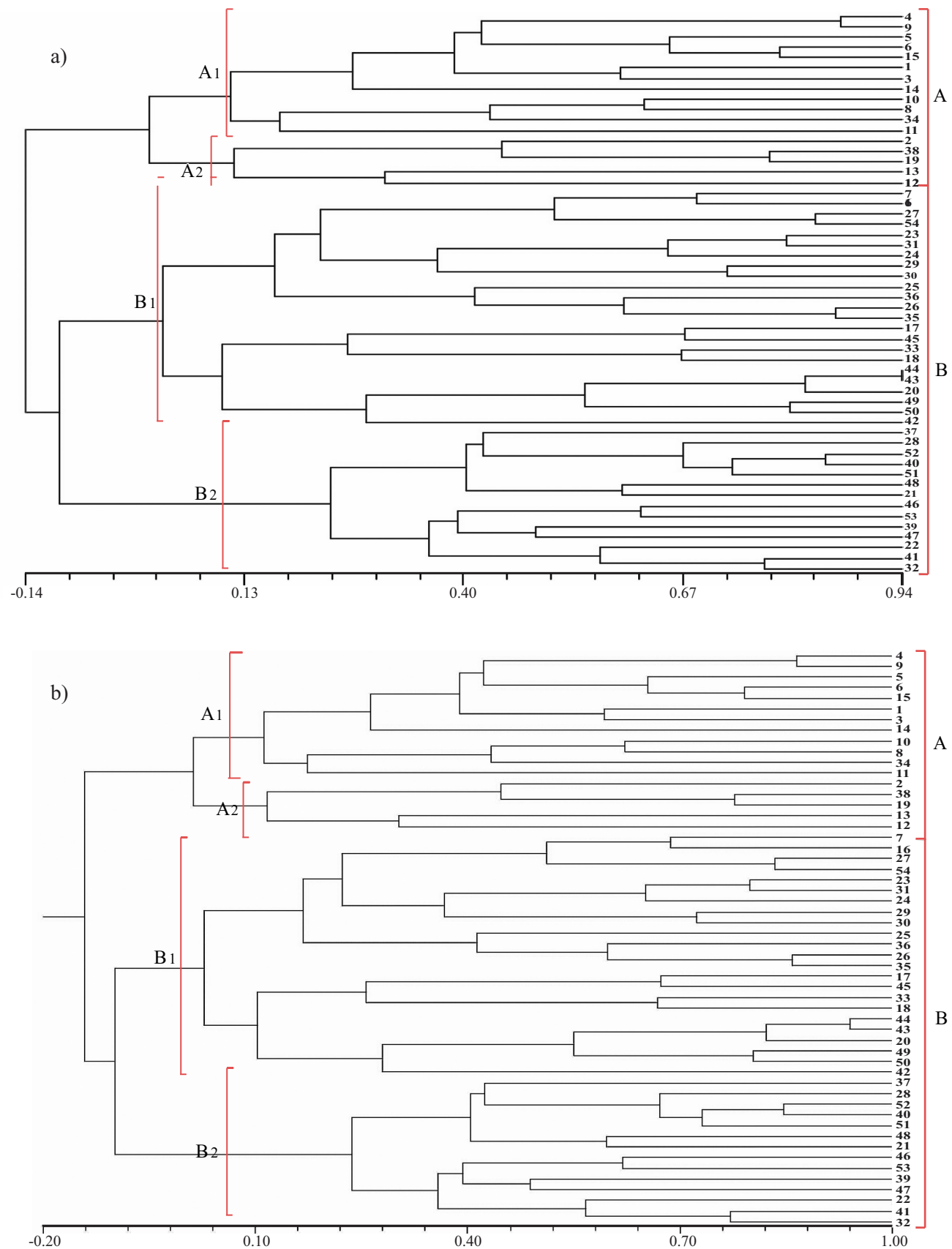


Figura 3. Fenograma de coeficiente de correlación UPGMA. a) Obtenido de la matriz básica de datos MBDI, con coeficiente cofenético = 0.64415. b) Obtenido de la matriz básica de datos (MBDII), con coeficiente cofenético = 0.67113.

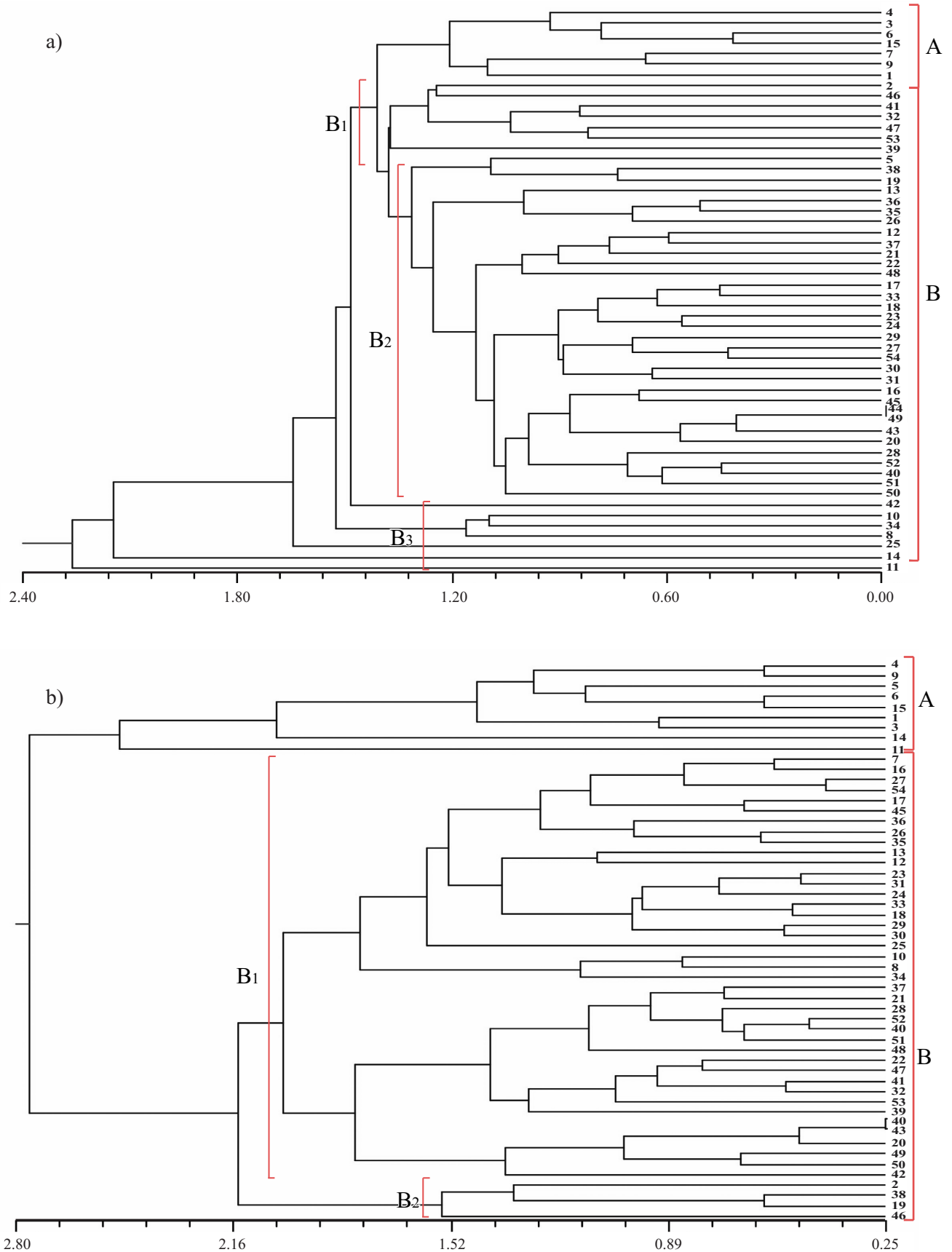


Figura 4. Fenograma de coeficiente de distancia UPGMA. a) Obtenido de la matriz básica de datos MBDI, con coeficiente cofenético = 0.83176. b) Obtenido de la matriz básica de datos MBDII, con coeficiente cofenético = 0.86630.

Tabla 6. Resultados obtenidos del análisis de componentes principales para la MBDI

Componentes Principales	Variación (%)		Carácter
	Explicada	Acumulada	
Primer componente	16.42	16.42	Punteaduras intervasculares (forma). Bordes reducidos
Segundo componente	13.10	29.52	Tipos de fibras
Tercer componente	12.0	41.52	Contenidos

son muy abundantes. La determinación de estas hojas también ha sido complicada y como en el caso de las maderas, poco o nada se ha discutido sobre su variabilidad. Seguramente varias especies de *Paraphyllanthoxylon* se podrán demostrar relacionadas con especies de Lauraceae, y eventualmente se podrá documentar y entender la presencia de una diversidad importante de plantas completas, no solo de sus órganos, durante el Cretácico.

El norte de México y sur de Estados Unidos tienen formaciones que contienen tanto maderas de *Paraphyllanthoxylon* como hojas de Laurales, que no han podido comprobarse como representantes del mismo taxón, pero su asociación sugiere con fuerza la idea de que se trata de elementos de un mismo taxón en este grupo. De hecho, seguramente hay más de un tipo de planta que probablemente tenían madera muy semejante, difícil de distinguir solo con su xilema secundario. En Coahuila, de donde se conocen por lo menos dos especies de *Paraphyllanthoxylon* y recientemente una nueva especie de Lauraceae a través de su madera, se anticipa que hay cerca de 20 hojas de Laurales, varias muy sugerentes de Lauraceae, pero que requieren de estudio comparativo (Estrada-Ruiz, 2004). En el sur de Estados Unidos esta situación se repite, lo que sugiere que posiblemente esta región geográfica fue importante para la radiación y diversificación de algunos grupos de Lauraceae.

Una situación semejante se presenta para los miembros del orden Sapindales, como Anacardiaceae y Burseraceae. Los reportes pre-cenozoicos son dudosos, pero a partir del Eoceno su distribución geográfica es amplia en el Hemisferio Norte. De hecho, recientemente se reportó una madera de la Formación Olmos, Coahuila, Méx., que se discute como probable miembro de Sapindales, con gran semejanza a Anacardiaceae y Burseraceae, lo que sugeriría que al menos en esta área geográfica algún *Paraphyllanthoxylon* podrían estar representando a un miembro de Sapindales. Reforzando la presencia de Sapindales en esta región se puede añadir un tipo de hoja compuesta e imparipinada, cuyos folíolos tienen venación broquidódroma, o posiblemente mejor descrita como débilmente broquidódroma, muy semejante a la de Sapindales pero que como en otros casos debe ser detalladamente comparada con plantas actuales (Rodríguez, 2009)

Tabla 7. Resultados obtenidos del análisis de componentes principales para la MBDII

Componentes principales	Variación (%)		Carácter
	Explicada	Acumulada	
Primer Componente	19.70	19.70	Altura del radio (μm) Anchura del radio (cel) Punteaduras intervasculares (forma) Bordes reducidos
Segundo componente	14.06	33.76	Vasos /mm Diámetro del vaso (tg)
Tercer Componente	9.5	43.26	Punteaduras vaso-radio (forma)

Aunque *Paraphyllanthoxylon* sigue siendo difícil de interpretar, pues representa a especies extintas de familias distintas, se puede anticipar un aspecto muy atractivo que a futuro contribuirá a explicar la evolución de los linajes a los que pertenecen. Esto se debe a que los caracteres diagnósticos fueron definidos con base en las especies actuales, los cuales no se habían establecido en el Cretácico, por tanto la interpretación de grupos de este tiempo, como *Paraphyllanthoxylon*, requieren de una alternativa adecuada que se debe buscar en los grupos tempranamente diversificados de los probables órdenes a los que pertenecen. Sin embargo, tratándose de plantas que representan un momento en que éstas aun están radiando y diversificándose, pudiera resultar que las maderas y hojas representan a especies extintas no necesariamente relacionadas de manera muy directa con algún grupo actual. El material del Cretácico Tardío de Coahuila es un ejemplo importante de lo que las plantas de este tiempo pueden aportar para el entendimiento de la biología de ese momento, pues ahora pueden sugerir con mayor fuerza la presencia de cuando menos dos, posiblemente tres, especies con la misma madera en familias distintas, Lauraceae y Anacardiaceae. Esta situación hace importante advertir que los resultados presentados no son concluyentes debido a lo limitado del entendimiento de la variación de las morfoespecies; se resalta la importancia de profundizar en la reconstrucción de plantas completas que permitirán conocer aspectos hasta ahora desconocidos de la biología de las plantas del Cretácico Tardío, que aunque cada vez más cercano a lo actual, continúa teniendo serias interrogantes, que al resolverse eventualmente, ampliarán nuestra visión histórica de la vida.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Dr. Javier Caballero Nieto y Dr. José Luis Villaseñor Ríos (Instituto de Biología, UNAM) por sus colaboraciones en los análisis numéricos. También a Emilio Estrada Ruiz por sus aportes y comentarios al morfo-género *Paraphyllanthoxylon*. A la Dra.

Marcela Martínez Millán por la asesoría en los métodos numéricos. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (clave 54521, 82433, 104515) y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM 228307) otorgados a Sergio R.S. Cevallos-Ferriz por el financiamiento proporcionado para la realización de este trabajo.

REFERENCIAS

- Bailey, I.W., 1924, The Problem of Identifying the Wood of Cretaceous and Later Dicotyledons: *Paraphyllanthoxylon arizonense*: Annals of Botany, 34, 439-451.
- Cahoon, E.J., 1972, *Paraphyllanthoxylon alabamense* a New Species of Dicotyledonous Wood: American Journal of Botany, 59(1), 5-11.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1983, Descripción de una Madera de Angiosperma Cretácica de Cananea, Sonora, México, Los Xilitos en el Estudio del Origen de las Angiospermopsida: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, 54, 97-112.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., Weber, R., 1992, Dicotyledonous Wood from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Coahuila: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 10(1), 65-70.
- Crisci, J.V., López, M.F., 1983, Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica: Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C., 131 pp.
- Estrada-Ruiz, E., 2004, Frutos Permineralizados del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México: México, Distrito Federal, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 112 p.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007, Fossil Woods from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 145, 123-133.
- Feng, X.X., Tie-Mei, Y., Jian-Hua, J., 2010, First Record of *Paraphyllanthoxylon* from China: IAWA Journal, 31(1), 89-94.
- 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.
- International Association of Wood Anatomists (IAWA), 1989, IAWA list of microscopic features for hardwood identification: Leiden, Holland, IAWA Bulletin, 10, 219-332.
- Mädel, A., 1962, Die Fossilien Euphorbiaceen-Hölzer mit Besonderer Berücksichtigung neuer Funder aus der Oberkreide Süd-Afrikas, Senckenberg: Lethaia, 43(4), 283-321.
- Martínez, C.H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2006, Fossil Woods from Early Miocene Sediments of The El Cien Formation, Baja California Sur, México: Review of Palaeobotany and Palynology, 138, 141-163.
- Meijer, J.J.F., 2000, Fossil Woods from the Late Cretaceous Aachen Formation: Review of Palaeobotany and Palynology, 112, 297-336.
- Orozco, C.I., 1991, Análisis Multivariado del Complejo de Tres Especies de *Brunellia* (Brunelliaceae): Annals of the Missouri Botanical Garden, 78(4), 970-994.
- Petrescu, J., 1978, Études sur les flores paléogènes du nord-ouest de la Transylvanie et de la Moldavie Central, Bucarest: Univ. Cluj-Napoca, 184, 39-74.
- Rodríguez, R., 2009, Material Foliar del Eoceno de la Formación Carroza en La Popa, Nuevo León, México: México, Distrito Federal, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 80 pp.
- Rohlf, F.J., 2000, NTSYS-PC, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, version 2.11T, Applied Biostatistics: New York, Exeter Publishing Ltd., 32 pp.
- Sokal, R.R., 1961, Distance as a Measure of Taxonomic Similarity: Systematic Zoology, 10, 70-79.
- Spackman, W., 1948, A Dicotyledonous Wood Found Associated with the Idaho Tempskyas: Annals of the Missouri Botanical Garden, 35(2), 107-115.
- Takahashi, K., Suzuki, M., 2003, Dicotyledonous Fossil Wood Flora and Early Evolution of Wood Characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan: IAWA Journal, 24(3), 269-309.
- Thayn, G.F., Tidwell, W.D., Stokes, W.L., 1983, Flora of the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation of Utah and Colorado, part I: *Paraphyllanthoxylon utahense*: Great Basin Naturalist, 43(3), 394-402.
- Wheeler, E.A., 1991, Paleocene Dicotyledonous Trees from Big Bend National Park, Texas: Variability in Wood Types Common in the Late Cretaceous and Early Tertiary and Ecological Inferences: American Journal of Botany, 78(5), 658-671.
- Wheeler, E.A., Lehman, T.M., 2000, Late Cretaceous Woody Dicots from the Aguja and Javelina Formations, Big Bend National Park, Texas, USA: IAWA Journal, 21(1), 83-120.

Manuscrito recibido: Septiembre 15, 2011

Manuscrito corregido: recibido: Agosto 10, 2012

Manuscrito aceptado: Agosto 13, 2012