



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Geología

**Modelo paleoclimático basado en los caracteres
anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las
regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

CARLOS CASTAÑEDA POSADAS

DIRECTOR DE TESIS: Dr. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ

MÉXICO, D. F.

DICIEMBRE, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

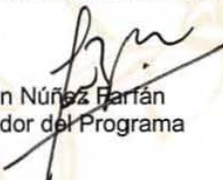
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMATICA)** del alumno **CASTAÑEDA POSADAS CARLOS** con número de cuenta **95067407** con la tesis titulada: **"Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas"**, realizada bajo la dirección del **DR. SERGIO RAFAEL S. CEVALLOS FERRIZ**.

Presidente: DR. MARK EARL OLSON ZUNICA
Vocal: DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA
Secretario: DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ
Suplente: DR. ROGER ARMANDO ANTONIO ORELLANA LANZA
Suplente: DRA. MARIA ENGRACIA HERNANDEZ CERDA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 23 de Noviembre de 2007.


Dr. Juan Núñez Farrán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo se realizó con el apoyo económico del Programa de Becas para la formación de Científicos y Tecnólogos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, **registro 198014** y con el Programa de becas para Apoyo de Tesis del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México; además al apoyo otorgado para la realización de trabajo de campo por los proyectos de investigación FOMIX COCyTECH-CHIAPAS, CHIS-2002-C01-6835, CONACYT 45065 y PAPIIT-UNAM IN208500, IN201103 .

Manifiesto un gran reconocimiento al comité tutorial y jurado conformado por Dra. Margarita Erna Caballero Miranda, Dra. Maria Engracia Hernández Cerda, Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz, Dr. Roger Armando Antonio Orellana Lanza y Dr. Mark Earl Olson, por la revisión ardua y exhaustiva del escrito, por los comentarios, sugerencias y criticas al mismo, con las cuales fue enriquecido.

Agradecimientos.

Agradezco muy sinceramente al Dr. Sergio Cevallos-Ferriz, por su apoyo incondicional en todos los aspectos de mi vida científica y personal, y que espero nunca llegar a defraudarlo.

Otro agradecimiento esta dado a mis padres, mi hermana y mis dos demonios, que me dejaron realizar mis sueños sin cuestionar y seguir conmigo hasta el final.

A los dos grandes seres que aunque ya no están aquí presentes siempre me dieron su apoyo para seguir mis locas ideas y desarrollar este trabajo de tesis: José Castañeda Vázquez † y Alejandro Murillo Ramírez †.

A Laura Calvillo Canadell y Enrique Gonzáles Torres, por su gran apoyo académico y moral durante el desarrollo de esta tesis.

Agradezco a toda la gran banda de Paleobotánica que fueron mas que mis compañeros fueron una pequeña familia: Emilio Estrada, Hugo Beraldi, Israel Martínez, Julieta, Alejandra, Yesenia, Liliana, Marcela, Oris, Silvina, Emiliano, Adrián, y Ana Ilse.

A todos los cuates que con sus palabras y acciones influyeron en la realización de esta tesis: Daniel, Berlaine, Mario, Carlos, Ciro, Elisa, Liz, Miguel, Judit, Rodrigo, Erandi, Juan Carlos, Alejandro, Jesús, y como olvidar al Dr. Palomo.

Un especial agradecimiento a todos mis maestros que me ayudaron a enriquecer mi conocimiento: Dr. Ana Luisa, Dra. Perillita, Dra. Centeno, Dr. Tolson, Dra. Marisol, Dra, Socorro, M en C. Susana. A mis grandes maestros de campo: Gerardo Álvarez tus enseñanzas jamás serán olvidadas, a Rene Hernández y Jesús Alvarado.

Es muy difícil decir en una hoja gracias a las personas que me apoyaron emocionalmente, económicamente, moralmente etc., durante la realización de este trabajo, así que solo mencione algunas que mas las sentí cercas, pero las demás jamás serán olvidadas.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Instituto de Geología y al Laboratorio de Paleobotánica por dejarme trabajar y hacerme sentir como mi segunda casa.

Por ultimo esta tesis esta dedicada a esas dos personitas que son y serán mi fuerza en mi vida académica y personal.

Índice

1. Introducción.....	1
1.1. Anatomía de la madera.....	1
1.2. La madera y el clima.....	4
1.3. Condiciones geográficas en el Mioceno.....	9
1.4. Clima y vegetación.....	12
1.5. México durante el Mioceno.....	14
2. Hipótesis.....	17
3. Objetivo.....	17
4. Metodología.....	18
4.1. Procedimiento de descripción del material fósil.....	19
4.1.1. Determinación de caracteres.....	19
4.2. Análisis estadísticos.....	20
4.2.1. Análisis de conglomerados y ordenación.....	20
4.2.2. Análisis de correlación y regresión.....	25
4.2.3. Descripción de las localidades.....	26
4.2.4. Localidades fosilíferas.....	26
4.2.4.1. Panotla, Tlaxcala.....	26
4.2.4.2. Chajul, Chiapas.....	29
4.2.5. Localidades actuales.....	30
4.2.5.1. Cd. Carmen, Campeche.....	30
4.2.5.2. Tehuacán, Puebla.....	42
5. Resultados.....	44
5.1. Descripción de las maderas.....	44
5.1.1. Panotla, Tlaxcala.....	44
5.1.2. Chajul, Chiapas.....	72
5.2. Base de datos.....	99
5.3. Análisis de correlación y ordenación.....	105
5.4. Análisis de regresión.....	110

6. Discusión y Conclusiones.....	117
6.1. Caracteres anatómicos y el clima.....	117
6.2. Homogeneidad vs heterogeneidad en los caracteres anatómicos de la madera de una comunidad vegetal.....	118
6.3. Tehuacán y las comunidades selváticas.....	121
6.4. Comportamiento de las localidades fosilíferas vs comunidades México-brasileñas.....	124
6.5. Condiciones climáticas durante el Mioceno para Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas.....	127
6.5.1. Condiciones de Panotla, Tlaxcala que indican cambios en los escenarios.....	130
6.5.2. Condiciones de Chajul, Chiapas que indican cambios en los escenarios.....	134
6.6. Modelaje de la vegetación vs clima para el Mioceno de México...	137
6.7. Perspectivas de este tipo de estudios.....	142
7. Bibliografía.....	145
8. Apéndices.....	152

Índice de Tablas

1. Lista de los caracteres anatómicos de la madera utilizados para los análisis numéricos.....	18
2. Matriz de datos de Martínez-Cabrera (2004).....	22
3. Especies arbóreas de la localidad de Cd. del Carmen Campeche.....	31
4. Especies arbóreas de la localidad de Tehuacán, Puebla.....	42
5. Cuadro promedios de los caracteres anatómicos de Chajul, Panotla, Cd. Carmen, y Tehuacán.....	99-100
6. Parámetros climáticos de las estaciones metereológicas de las localidades actuales.....	101
7. Tabla de los índices de correlación de Pearson de las localidades actuales en estudio.....	103
8. Tabla de los índices de correlación de Pearson de las localidades actuales excepto la de Tehuacán, Puebla.....	104
9. Valores de los nueve caracteres anatómicos más correlacionables con los parámetros climáticos, incluyendo los datos de Martínez-Cabrera 2004 y Carquist ----1993.....	105
10. Índices de porcentaje del análisis de componentes principales.....	109
11. Índices de carga de los diferentes caracteres anatómicos en los componentes.....	110
13. Índices de correlación, $r > 0.7$, para los análisis de regresión linear.....	111
14. Predicciones para la temperatura media anual.....	111
15. Predicciones para la temperatura del mes mas frío.....	112
16. Predicciones para la intervalo medio anual de temperatura.....	112
17. Predicciones de la precipitación media anual.....	113
18. Predicciones para la precipitación del mes más seco.....	113
19. Predicciones para la longitud de la temporada seca.....	114
20. Predicciones para la evaporación media anual.....	114
21. Predicciones para el intervalo medio anual de evaporación.....	115

22. Predicciones de la Evaporación máxima.....	115
23. Predicciones de la Evaporación mínima.....	116
24. Resultados de los análisis de regresión de T y Pp de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas.....	128
25. Condiciones climáticas de Chajul, Chiapas, para el Mioceno y la actualidad.....	129
26. Condiciones climáticas de Panotla, Tlaxcala para el Mioceno y el presente.....	130
27. Principales eventos geológicos que interactuaron en México durante el Mioceno.	137

Índice de Figuras

1. Ubicación tridimensional de los diferentes planos de la madera.....	2
2. Representación de la anatomía de una madera.....	3
3. Reconstrucción global de las partes emergidas del mundo durante el Mioceno.....	9
4. Circulación de las principales corrientes marinas para el Mioceno.....	10
5. Circulación de las corrientes marinas en Centroamérica para el Mioceno	10
6. Grafica esquemática de los cambios de Temp. y Pp. para el Mioceno de América del Norte.....	12
7. Mapa esquemático de la paleogeografía y las condiciones climáticas de México para el Mioceno.....	16
8. Ubicación geográfica de la localidad de “La Mina” en Panotla, Tlaxcala..	26
9. Columna estratigráfica de la localidad “La Mina” en Panotla, Tlaxcala.....	27
10. Ubicación geográfica de la localidad las Guacamayas, en Chiapas.....	30
Maderas tipo de Panotla Tlaxcala	
11. Madera tipo 1 (Tlax 50).....	45
12. Madera tipo 2 (Ca2 Tlax).....	46
13. Madera tipo 3 (Tlax 3).....	48
14. Madera tipo 4 (Tlax4).....	49
15. Madera tipo 5 (Tlax 36).....	50
16. Madera tipo 6 (Tlax 5).....	51
17. Madera tipo 7 (Tlax 11).....	52
18. Madera tipo 8 (8c Tlax).....	54
19. Madera tipo 9 (Tlax 12).....	54
20. Madera tipo 10 (Ca 12).....	56
21. Madera tipo 11 (Tlax 14).....	57
22. Madera tipo 12 (Tlax 16).....	58
23. Madera tipo 13 (Tlax 13c).....	59
24. Madera tipo 14 (Tlax 14c).....	60

25. Madera tipo 15 (Tlaxc 17).....	61
26. Madera tipo 16 (Tlax 12c).....	62
27. Madera tipo 17 (aff. <i>Xylia-Pithecellobium</i>).....	64
28. Madera tipo 18 (aff. <i>Pterocarpus</i>).....	65
29. Madera tipo 19 (Tlax 37).....	65
30. Madera tipo 20 (Tlax 9Ca).....	66
31. Madera tipo 21 (Tlax 6Ca).....	67
32. Madera tipo 22 (<i>Cedrela</i> sp.).....	69
33. Madera tipo 23 (<i>Terminalia</i> sp.).....	70
34. Madera tipo 24 (<i>Hipodaphnys</i> sp.).....	71
Maderas Tipo de Chajul, Chiapas.	
35. Madera tipo 1 (Gch 1).....	73
36. Madera tipo 2 (Gch 2).....	74
37. Madera tipo 3 (Gch 6).....	75
38. Madera tipo 4 (Gch 7).....	76
39. Madera tipo 5 (Gch 11).....	77
40. Madera tipo 6 (Gch 12).....	78
41. Madera tipo 7 (Gch 20).....	80
42. Madera tipo 8 (Gch 31).....	81
43. Madera tipo 9 (Gch 10).....	82
44. Madera tipo 10 (Gch 19).....	83
45. Madera tipo 11 (Gch 9).....	84
46. Madera tipo 12 (Gch 16).....	85
47. Madera tipo 13 (Gch 13).....	86
48. Madera tipo 14 (Gch 60).....	87
49. Madera tipo 15 (Gch 71).....	88
50. Madera tipo 16 (Gch 42).....	89
51. Madera tipo 17 (Gch 65).....	90
52. Madera tipo 18 (Gch 0).....	91
53. Madera tipo 19 (Gch 38).....	92
54. Madera tipo 20 (Gch 37).....	93

55. Madera tipo 21 (Gch 39).....	94
56. Madera tipo 22 (Gch 31).....	95
57. Madera tipo 23 (Gch 41).....	96
58. Madera tipo 24 (Gch 13c).....	97
59. Madera tipo 25 (Gch 35).....	98
60. Fenograma 1. relación existente entre las comunidades arbóreas actuales.....	106
61. Fenograma 2. Relación entre las comunidades arbóreas actuales y las fósiles.....	107
62. Fenograma 3. Relación entre las comunidades fósiles de esta proyecto y las de otros trabajos.....	108
63. Análisis de PCA, con todas las comunidades arbóreas.....	108
64. Esquema resumen de los cambios bio-geológicos de la región de Panotla, Tlaxcala.....	133
65.. Esquema resumen de los cambios bio-geológicos de la región de Chajul, Chiapas.....	135
66. Mapa de las principales localidades fosilíferas mexicanas durante el Mioceno.....	137
67. Mapa del posible escenario geológico de México durante el Mioceno...	139
68. Mapa esquemático de la posible distribución de la paleovegetación.....	142

Abreviaturas.

- °C = Grados centígrados.
- **aprox** = Aproximadamente.
- **c** = Células.
- **C.d.** = Ciudad.
- **com. per** = Comunicación personal.
- **Cgh** = Chiapas-guacamayas.
- **e. g.** = Por ejemplo.
- **EMA** = Evaporación media anual.
- **E_{max}** = Evaporación máxima.
- **E_{min}** = Evaporación mínima.
- **et. al.** = Otros autores.
- **fig.** = Figura.
- **i. e.** = Por ejemplo.
- **IAWA** = Internacional Association Wood of Anatomist.
- **IMAE** = Intervalos medio anual de evaporación.
- **IMAT** = Intervalo medio anual de temperatura.
- **Inifap** = Instituto de investigaciones forestales, agrarias y pecuarias.
- **LTS** = Longitud de la temporada seca.
- **m.a.** = Millones de años.
- **mm** = Milímetros.
- **mm²** = Milímetros cuadrados.
- **mts.** = Metros.
- **Msnm** = Metros sobre el nivel del mar.
- **N** = Norte.
- **pag.** = Página.
- **PCA** = Análisis de componentes principales.
- **PMA** = Precipitación media anual.
- **PMMS** = Precipitación del mes mas seco.
- **r** = Radios.
- **STD** = Desviación estándar
- **Sp** = Especie
- **TMA** = Temperatura media anual.
- **TMMF** = Temperatura del mes mas frío.
- **Tlax** = Tlaxcala.
- **um** = Micrómetros.
- **v** = Vasos
- **#** = numero.

Resumen

En esta tesis fue realizada con una metodología estadística propuesta por Wiemman en 1998 para poder determinar las características climáticas de las localidades fosilíferas a partir de la anatomía con base de la madera fósil. Y al aplicar esta metodología a los fósiles de dos localidades (Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas) se obtuvieron los siguientes resultados:

Se determinó que las evidencias encontradas en las estructura anatómicas de la maderas fósiles de Panotla, Tlaxcala, como son como los anillos de crecimiento poco distinguibles, la porosidad difusa, las placas de perforación simples (en todas las tipos), el diámetro promedio de los elementos de vaso de 130 μm , el tamaño de las punteaduras intevasculares de 7 μm en promedio, el largo de los elemento de vasos de 295 μm en promedio, y la gran cantidad de parénquima paratraqueal vasicéntrico y difuso, sugieren que las condiciones climáticas se caracterizaba por tener alta humedad y temperatura. Los resultados obtenidos en los análisis numéricos como lo fenogramas y los PCA, muestran que las plantas de las localidades fosilífera tienen gran parecido a una comunidad vegetal de Campeche, donde predominan condiciones cálido-húmedas y vegetación de tipo selva alta perennifolia. Las proyecciones climáticas, y las afinidades taxonómicas (e. g. *Terminalia*, *Cedrela*, cf. *Hypodaphnis*, *Pithecelobium*, *Pterocarpus*, *Dalbergia*, *Taxus* y *Podocarpus*) sugeridas (evidenciadas) por los fósiles complementan y dan sustento a la idea de que existió una selva alta en Panotla hace 12 ma. Tales Condiciones contrastan muy severamente con las actuales, si consideramos que Panotla actualmente tiene clima templado subhúmedo con lluvias en verano, caracterizado por precipitación mínima de 63 mm y máxima de 165.0 mm y temperatura máxima de 24.3 °C, además de vegetación compuesta por una comunidad de pino blanco (*Pinus pseudostrobus*), encinos (*Quercus spp.*) y cedro blanco (*Cupressus benthamii*). La altitud varía de 2200 a 2300 msnm (provocada por el Eje Neovolcánico), y se encuentra en la parte trasera de la sombra orográfica proyectada por Sierra Madre Oriental. Por lo tanto, es un cúmulo de información que nos indican que las condiciones cambiaron muy drásticamente en esta región.

No obstante, en la región de Chajul posiblemente los cambios en el escenario no fueron tan marcados como los de Panotla. Actualmente, en la región el clima es cálido-húmedo, con temperatura media anual 25 °C., precipitación de 2,800 mm, altura de 400 msnm aunque en algunos lugares llega a los 900 msnm y el tipo de comunidad vegetal (prevaleciente) en el área es de una Selva Alta Perennifolia. Estas condiciones climáticas no son muy diferentes a las que sugieren los análisis numéricos y el comportamiento de la anatomía de las maderas fósiles de la región. Sin embargo, los fósiles asociados a los estratos donde se encuentran las maderas fósiles es común encontrar conchas de gasterópodos y algunos bivalvos que si sugieren cambios al comparar al registro fósil con la vegetación actual.

Por lo tanto, las evidencias paleobotánicas sugieren que las comunidades vegetales de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas, se desarrollaron bajo condiciones similares en las que hoy prospera una selva tropical. Se puede inferir que esta comunidad, corresponde a una vegetación donde posiblemente existía clima cálido, con temperatura entre 25° y 30° C, su ubicación geográfica es de: 30° latitud norte y sur, precipitación anual mayor de 2000 mm y un mes de sequía poco drástica (60 mm de precipitación mínimo). Al mismo tiempo los suelos deberían ser bien drenados, los cuales son de un origen ígneo o derivados de algún evento volcánico (cenizas volcánicas), aunque también pueden estar constituidos por sedimentos de calizas, margas y lutitas, y todo ubicarse a una altitud menor de los 900 msnm.

Abstract

This thesis was made with a statistical methodology proposed by Wiemman in 1998 to determine the climatic characteristics of the localities fosilíferas from the anatomy of the fossil wood. And applying this methodology to fosilias in two locations (Panotla, Tlaxcala and Chajul, Chiapas), the following results were obtained:

It was determined that the evidence found in the anatomical structure of wood fossils Panotla, Tlaxcala, like the little distinguishable growth rings, the porosity diffuse plates perforation simple (all types), average diameter of vessel elements of 130 μm , the size of the pits intevasculares approximately 7 μm , over the element of vessel an average of 295 μm , and the large amount of diffuse parenchymal paratracheal vasicentric that suggest climatic conditions was characterized by having high temperature and humidity. The results obtained in the numerical analysis as fenogram and CPA, showed that the plants from localities fossils is very similar to a plant community in Campeche, where they dominate conditions of wet and warm vegetation type in high evergreen forest. The climate projections, and taxonomic affinities (eg *Terminalia*, *Cedrela*, cf. *Hypodaphnis*, *Pithecellobium*, *Pterocarpus*, *Dalbergia*, *Taxus* and *Podocarpus*) suggested and complement by the fossils, sustain the idea that there was a high jungle in Panotla 12 Ma ago. This conditions contrast with the current very harshly, if we consider that Panotla location is currently temperate humid with rain in the summer, marked by precipitation at minimum of 6.3 mm and maximum of 165.0 mm and temperature maximum of 24.3 ° C, add to vegetation consists of a community of white pine (*Pinus pseudostrobus*), oak (*Quercus* spp.), and white cedar (*Cupressus benthamii*). The altitude ranging from 2200 to 2300 meters (caused by the Eje Neovolcánico Transmexicano), and located in the rear of the shadows projected by orographic Sierra Madre Oriental. Therefore it is cun large information indicating that the conditions have changed quite dramatically in this region.

However, in the region of Chajul possibly changes in the arena were not as marked like those of Panotla. Currently in the region, the weather is warm-wet, with annual temperature 25 ° C in average, precipitation of 2800 mm, and height of 400

masl in some places even reaches to 900 masl and type of plant community that thrives in the area is an Rainforest. These weather conditions are not very different from those suggested by the numerical analysis and behavior of the anatomy of the fossil wood from the region. However, fossils associated with strata where the fossil wood is common to find some shells of bivalves and gastropods that if suggest changes to compare the fossil record with the current vegetation.

Therefore, the paleobotanical evidence suggests that plant communities of Panotla, Tlaxcala and Chajul, Chiapas, were developed under similar conditions in which thrives today a rainforest. You we can infer this community within a vegetation where there was possibly warmer climate, with temperatures between 25 ° and 30 ° C, its location geographically between 30 ° north and south, annual rainfall greater than 2000 mm and a month of drought little drastic (60 mm of precipitation minimum). At the same time, the soil should be well drained, an igneous origin or derived from volcanic event (volcanic ash), but may also be formed by sediment limestone, marl and shale, and any move to a lower altitude of 900 meters .

1.- INTRODUCCIÓN.

Desde los inicios de la paleobotánica se ha reconocido el potencial que tienen las plantas fósiles como indicadoras de las condiciones climáticas en el pasado (Chaloner y Creber, 1990). Se ha comprobado que en la morfología y/o anatomía de los diferentes órganos de plantas (e.g., hojas y madera) se encuentran plasmadas algunas expresiones celulares modeladas a partir de la adaptación a las condiciones ambientales (e.g., Wolfe, 1971, 1979; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist, 1975, 1988; Poole; 2001).

A finales de siglo XX varios autores enfatizaron la importancia que tienen los caracteres anatómicos de la madera en la reconstrucción e interpretación de los paleoclimas (e. g., Carquist, 1979; Creber y Chaloner, 1984; Francis, 1984; Parrish y Spicer, 1988, Ash y Creber, 1992; Woodcock e Ingas 1994; Wiemann et al., 1998 y 1999), aunque Wheeler y Baas (1993) mencionan que el utilizar la anatomía de la madera para predecir el clima tienen limitantes. Entre estas limitantes se encuentran que no se puede inferir el clima de tiempos muy lejanos, donde aparentemente los caracteres “primitivos” no responden a las condiciones ambientales, como lo hacen los caracteres “avanzados” entre las plantas actuales. Las edades que ellos llaman lejanas hacen referencia al Cretácico (aprox. >65 ma.), edad cuando las angiospermas comenzaban a establecerse sobre la Tierra y los patrones anatómicos parecen representar más aspectos filogenéticos, que cuestiones fisiológicas. Ellos proponen que la anatomía de la madera puede ser utilizada como herramienta climatológica en material mas antiguo al Eoceno (aprox. 55 ma.). Bajo esta perspectiva es posible utilizar a la anatomía de maderas como una herramienta para determinar el clima durante el Mioceno.

1.1. Anatomía de la Madera.

La madera, también llamada xilema secundario, es un tejido celular que se desarrolla a partir del cambium vascular bifacial fascicular (un meristemo secundario). Este tejido además de tener como función el sostén vertical de la planta, es el sitio por donde se lleva a cabo la conducción de agua de las raíces a las hojas. Este tejido se compone de diferentes tipos celulares arreglados de manera paralela o radial al eje

principal de la planta. Al hacer un estudio, y/o descripción, de los elementos celulares de la madera, estos se deben observar desde tres planos distintos. Los planos, o secciones, son orientados con referencia al eje principal de la planta, y son llamados: transversal, tangencial y la radial (Fig. 1),

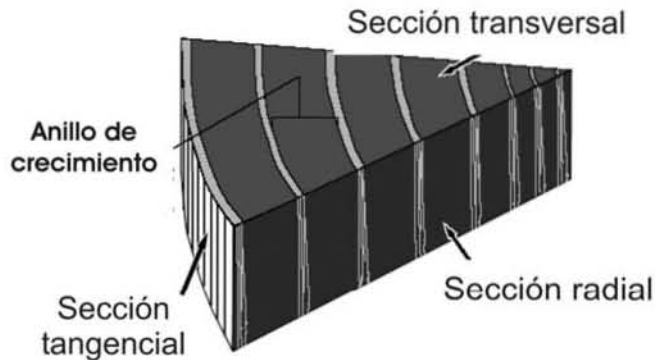


Fig. 1. Ubicación tridimensional de los diferentes planos, o secciones, para el estudio de la madera.

Una vez ubicados los diferentes planos de la madera, se preparan secciones (cortes histológicos o láminas delgadas) a partir de las cuales son analizados a detalle los diferentes elementos celulares que la componen. Entre esos elementos se encuentran:

Elemento de vaso, cuya función principal es la conducción de agua. Entre las características que se toman en cuenta asociadas a estas células, está la porosidad (que refiere su distribución espacial en corte transversal), la agrupación (que señala la forma en que están asociados los elementos de vaso), forma del poro (que describe al elemento de vaso en corte transversal), diámetro, longitud, grosor de la pared, frecuencia por milímetro cuadrado, tipo de placa de perforación (que refiere a la forma de las paredes terminales y donde la membrana y pared celular generalmente no están presentes, aunque pueden estar parcialmente, las punteaduras intervasculares (que describe a las zonas sin pared celular, pero con membrana celular, que interconecta lateralmente a los elementos de vaso) y punteaduras de vaso-radio (que describe las zonas de intercomunicación entre los elementos de vaso y las células de parénquima radial, tienen membrana celular y carecen de pared celular), donde también se describe su tamaño, forma, arreglo y ornamentación.

Parénquima radial. Son un conjunto de células de parénquima orientadas y arregladas en hileras radiales, cuya función principal es comunicación del centro hacia la periferia del tronco. Entre las características que se consideran de los radios se encuentran su altura (en número de células y en micras), el ancho (en micras y número de células), la seriación (número máximo de células que lo componen en un sólo nivel en sección tangencial), tipos celulares, distribución o arreglo de manera tangencial, inclusiones y perforaciones.

Fibras. Son elementos celulares esclerotizados cuya principal función es el sostén. Entre las características que se toman en cuenta para su descripción están el tipo, longitud, punteaduras, septos e inclusiones, diámetro y grosor de pared.

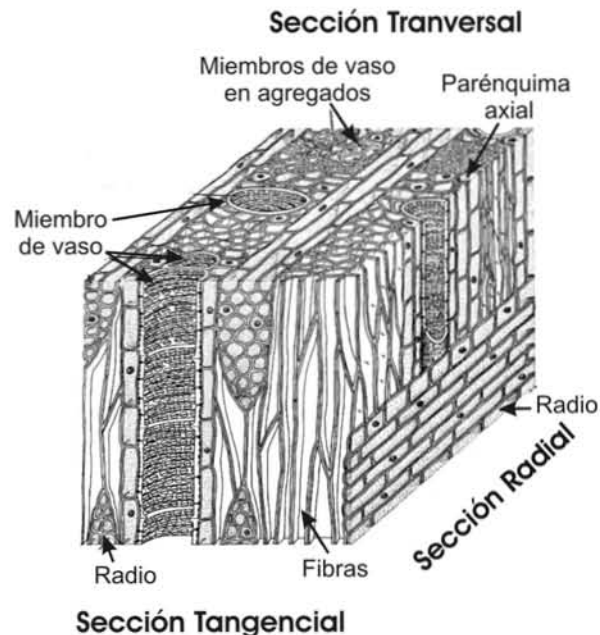


Fig. 2. Esquema representativo de la ubicación tridimensional de las diferentes estructuras anatómicas de la madera.

Parénquima axial. El parénquima axial es un elemento celular cuya principal función es de transporte y almacenamiento de nutrimentos, agua etc., por lo que su presencia en ciertos árboles o maderas es de gran importancia. Entre estas células se pueden distinguir dos grupos con base en su asociación con los elementos de vaso. El parénquima paratraqueal es aquel que se encuentra en estrecha relación a los elementos de vaso, por lo que de éste se describe su posición, forma y abundancia. El parénquima apotraqueal es aquel que no se encuentra en contacto con los elementos

de vaso y en su descripción se considera si se encuentra disperso, en que magnitud y la forma que adquiere. En ambos parénquimas, en alguna sección longitudinal, se toma en consideración la forma o arreglo espacial que sus células adquieren, esto es, de manera al azar o estratificada.

Una descripción mayor de las características de la madera escapa a los propósitos de esta tesis, pero se recomienda al lector alguno de los siguientes trabajos, Greguss (1955), Kribs (1959), Carlquist (1975), Pérez Olvera et al. (1980), Barefoot, (1982), Pierra y Jacquet (1983), Wiemann et al (1998), Schweingruber (1990), Barajas et al. (1997), Arnold et al. (1999), Wheeler y Baas (1999); Richter (2000), y Martínez-Cabrera (2004).

1.2. La madera y el clima.

Los caracteres anatómicos de la madera han sido considerados desde principios del siglo XX como un elemento primordial para la descripción e identificación de especies a través de su xilema secundario (madera). Aunque en esas épocas estudiar la madera era una cuestión netamente descriptiva, existían investigadores que comenzaban a discutir la estrecha relación existente entre el crecimiento del xilema secundario y las condiciones climáticas (e.g., temperatura y precipitación), pero desde luego no tenían bien establecida esta relación (Starr 1912).

Estas ideas se fueron asentado hacia la mitad de los 1960's. Entre los trabajos que resaltan de esos tiempos se encuentra el análisis anatómico que realizó Carquist (1966) en 328 especies de la familia Asteraceae. Él comparó las características anatómicas de la madera y las relacionó con los factores ecológicos (clima), y encontró que existen caracteres anatómicos que pueden señalar la transición de un ambiente húmedo a uno másico, o de alguno de éstos a un ambiente árido. De su análisis de caracteres estableció que si el agua escasea o se vuelve limitante en el desarrollo de la plantas, el diámetro y longitud de los elementos de vaso disminuye, el número de vasos por milímetro cuadrado y la proporción de engrosamientos en espiral de la pared aumenta, y los radios multiseriados, tipo homogéneos y estratificados, se encuentran comúnmente en esta maderas.

En los años 70's, Sherwin Carlquist publica su libro "Estrategias y evolución del xilema secundario", en donde resume sus observaciones y conclusiones sobre el establecimiento y modificación de ciertos caracteres anatómicos de la madera con relación a los factores climáticos (e. g., precipitación y temperatura). Por ejemplo, él reconoce que la disponibilidad de agua es la variable que más influye en el diámetro de los vasos, la frecuencia de los mismos, el engrosamiento en espiral y la distinción de los anillos de crecimiento. Estas observaciones permitieron reconocer en la anatomía de la madera caracteres útiles no solo para la taxonomía, sino que ayudan a comprender problemas eco-fisiológicos que se presentan en plantas arbustivas o arbóreas; aunque en ocasiones un mismo carácter sirve para ser utilizado en ambos casos (Carlquist, 1975).

Siguiendo a las contribuciones de Carlquist, se desata una cascada de trabajos sobre anatomía de la madera, entre los que destaca el realizado por Pieter Baas (1973) sobre el xilema secundario de *Ilex*, y en el que encontró gran relación entre estructuras anatómicas y condiciones climáticas (principalmente con la temperatura), concluyendo que la temperatura afecta de manera importante al diámetro de los vasos, su frecuencia, y largo, además del número de barras por placa de perforación, el tipo y tamaño de las punteaduras intervasculares, así como el tipo y abundancia del parénquima axial. Posteriormente den Outer y van Veenendaal (1976) examinaron la anatomía de la madera de 30 especies de angiospermas arbóreas correspondientes a un ecosistema de sabana, y observaron que en esta muestra aumentó, con respecto al trabajo de Baas (1973), el número de radios por milímetro lineal, así como el número de vasos compuestos por elementos de vasos cortos.

A principios de los 80's Zimmermann realiza varios estudios fisiológicos centrados en la conducción de agua de las raíces a las hojas a través del xilema. Entre sus principales conclusiones encuentra que los caracteres anatómicos de la madera para cada especie responden a la necesidad de la planta para conducir el agua de manera eficiente y segura (Zimmermann, 1983). Él pone como ejemplo que en las zonas tropicales no es "necesaria" una estrategia para la conducción de agua, ya que en esas regiones el estrés hídrico no es un factor de sobrevivencia, pero sí es necesario transportar el agua a las hojas rápidamente para evitar estrés en aquellas zonas distantes de la planta. Estas plantas se "adaptaron" al transporte excesivo de

agua a través de sus células y estas modificaciones se reflejan en encontrar madera con vasos de tamaños medianos a grandes (mayores de un diámetro de 110 μm), pocos vasos por mm^2 y elementos de vaso largos.

A finales de los 80's Baas y Shweingruber (1987) realizaron un estudio eco-fisiológico comparando la anatomía de la madera de grupos arbóreos con las condiciones ambientales en Europa. Ellos separan a la vegetación europea en 4 zonas climáticas (boreal, templado, mediterráneo y tropical) y éstas a su vez en 3 categorías caracterizadas por la disponibilidad de agua (seco, normal y mésico). Después de esta separación "ecológica" de la vegetación europea, hacen descripciones anatómicas detalladas de la madera que posteriormente grafican para observar las relaciones intrínsecas que existen entre caracteres anatómicos y condiciones ambientales. Ellos concluyen que las características climáticas de una región pueden reflejarse en ciertos caracteres del xilema secundario. Entre los caracteres de interés que ellos encuentran al comparar una planta de clima boreal con una de clima templado y posteriormente con otra del mediterráneo, es el aumento de las placas de perforación de tipo escaleriforme con respecto a la simple, y la proporción de vasos solitarios. De forma semejante, cuando la planta cambia de clima seco a mésico disminuye la cantidad de traqueidas vasculares y aumenta el porcentaje de placas de perforación escaleriforme.

Estudiando la variación existente en plantas del Cretácico al Reciente, Wheeler y Baas (1991) encuentran que las frecuencias relativas de algunos caracteres anatómicos de la madera de las plantas con flor relacionados con el clima se comportan siguiendo el concepto de Actualismo biológico, pero este principio solo se aplica eficazmente en las plantas que existen a partir del Eoceno; en otras palabras, en el Cretácico y en los inicios del Paleógeno las características del xilema de las Magnoliopsida no responden de la misma manera que en el Eoceno-presente. Esta situación la explican con base en dos alternativas principales, restricciones evolutivas vs caracteres que se expresan ligados a las condiciones ambientales que aún no se habían desarrollado. Entonces, su trabajo resalta que las relaciones carácter-ambiente no han sido constantes a través del tiempo. De acuerdo con los patrones de distribución de los caracteres anatómicos de la madera de los organismos actuales en ambos hemisferios, las tendencias ecológicas de xilema del Cenozoico (a partir del Eoceno) pueden equipararse a las observadas en el presente, y por lo tanto el estudio

de la anatomía de la madera puede ser un auxiliar importante para la determinación del ambiente desde este periodo (Wheeler y Baas, 1991).

En esos tiempos, Lindorf (1994) hace observaciones con la misma tendencia de los trabajos de Zimmermann sobre la relación fisiológica del transporte de agua, y menciona que el xilema de las especies que se encuentran en zonas áridas y semiáridas, presentan una estrategia para transportar agua bajo un gran estrés hídrico, la que le permite evitar el bloqueo de los vasos debido a un embolismo. Entre las estrategias que él discute sobresale que la eficiencia de la conducción del agua en zonas áridas está dada porque las plantas tienen vasos con diámetro pequeño, longitud pequeña, placa de perforación escaleriforme, punteaduras pequeñas en las paredes laterales, pared del elemento de vaso gruesa y agrupamiento de estas células. Aunque estas “estrategias” ya las habían propuesto otros autores como Baas (1976) y Carquist (1975), Lindorf (1994) es el primero que lo comprueba experimentalmente.

Otro trabajo que merece mención es el realizado por Woodcock e Ingas (1994) quienes estudiando la distribución mundial de varias especies de plantas con flor encontraron que el diámetro y frecuencia de elementos de vasos, presencia de radios homogéneos, frecuencia en la estratificación de radios, y presencia de parénquima vasicéntrico o aliforme, están muy relacionados con la temperatura. En contraste, su estudio sugiere que la presencia de parénquima marginal está relacionado con la precipitación y que ciertos caracteres como son vasos exclusivamente solitarios y parénquima difuso tiene poca relación (y un poco difusa) con la precipitación y/o temperatura.

Casi al mismo tiempo, Wiemann y colaboradores (1998) publican un artículo que puede considerarse como el parte aguas del uso “formal” de los caracteres anatómicos de la madera para la inferencia de los paleoclimas a través de métodos numéricos. Ellos estudian 50 caracteres anatómicos de madera pertenecientes a plantas de 37 regiones distintas del mundo. Todos estos caracteres anatómicos son analizados estadísticamente y les resulta que 28 caracteres de 50 se encuentran estrechamente relacionados con parámetros climáticos (temperatura y precipitación), por lo que plantean una serie de ecuaciones para determinar las condiciones climáticas de alguna región. Ellos, a través de un análisis de regresión obtuvieron un modelo estadístico

para seis variables climáticas en función de los caracteres anatómicos de la madera, mismos que fueron elegidos con base en regresión por pasos ("stepwise regression"). Entre sus resultados destacan que los caracteres anatómicos relacionados con la temperatura son más que los caracteres relacionados con la precipitación.

Este procedimiento estadístico han sido utilizado por varios investigadores que han notado algunas fallas en el procedimiento estadístico y han tratado de corregirlo. Por ejemplo, Poole, Cantrill y Utescher (2005) utilizando la metodología de Wiemann (1998) realizaron un estudio con 600 tipos diferentes de maderas fósiles de coníferas y angiospermas de la Antártica, con edad que varía del Cretácico Superior al Terciario Inferior. Ellos apoyan las observaciones de Wheeler y Baas (1991) y remarcan que durante el Cretácico las condiciones eran distintas a las actuales, y por lo tanto, el comportamiento de crecimiento y desarrollo de la madera es distinto.

Uno de los trabajos más importantes, y de los que de alguna manera se deriva esta tesis, fue realizado por Martínez-Cabrera (2004). Quien hizo una recolección de datos anatómicos de madera de diferentes comunidades arbóreas (3 en México, 2 en Brasil, 1 localidad fosilífera, El Cien, Baja California Sur, México). En su trabajo compara las ecuaciones propuestas por Wiemann y colaboradores (1998) con las que produjeron sus datos y encuentra algunas anomalías en el procedimiento estadístico y obviamente en el resultado final. Observa que los valores obtenidos en sus nuevas ecuaciones muestran un rango de error menor. Martínez-Cabrera (2004) encuentra que los valores climáticos obtenidos por la interpretación de la anatomía de la madera para las comunidades actuales, son muy semejantes a los datos obtenidos de las estaciones climatológicas cercanas y que el rango de error o variación es pequeño, por lo que al aplicar este procedimiento a la localidad fosilífera obtiene valores sorprendentes al interpretar el paleoclima. Este autor encuentra que la localidad El Cien, Baja California, funcionaba ecofisiológicamente como la selva de los Tuxtlas (Veracruz), pero la composición florística es comparable con la selva de Chamela (Jalisco). Aún más, si la capacidad de mover agua por las plantas fósiles en este estudio se compara con la capacidad de mover agua de las plantas actuales, parecería que las plantas de la localidad fosilífera eran más parecidas a las plantas de las selvas del Brasil.

En el presente trabajo se amplía la base de datos de los caracteres anatómicos de la madera de comunidades arbóreas actuales de México y los parámetros climáticos (instrumentales), además de aplicar una metodología estadística propuesta por varios autores (Wiemman, 1988 y 1989; Wheeler 1995; Martínez-Cabrera, 2005) para obtener algunos parámetros climáticos (e.g. Temperatura, Precipitación, Evaporación) a partir de la anatomía de la madera en dos localidades fosilíferas, permitiendo determinar las posibles condiciones paleoclimáticas de esas regiones.

El poder conocer las condiciones climáticas de las localidades de estudio, es necesario conocer las condiciones geográficas y climáticas que interactuaban en aquellos tiempos, por tal motivo se describe de manera muy general a un nivel global y a un nivel regional (México)

1.3 Condiciones geográficas en el Mioceno.

El Mioceno es una época que dura de los 23 a los 5.3 millones de años. El nombre lo acuña Sir Charles Lyell y significa "menos reciente", referido a un período



Fig 3. Reconstrucción global del Mioceno, nótese la comunicación entre los grandes océanos.

<http://it.wikipedia.org/wiki/Miocene>

que abarca faunas de mamíferos esencialmente modernas. Aunque se puede considerar que la configuración de los continentes durante el Mioceno ya se encontraba en su posición actual (Fig. 3), o muy cercana a ésta, aún existía una gran distancia entre América del Sur y América del Norte, distancia que conllevó a la diversificación de los organismos por la variedad de ambientes presentes en cada

región.

En América del Norte, la Sierra Nevada y las grandes cordilleras que flanqueaban este continente, causaron aridez en el centro del mismo, provocando no solo estacionalidad sino propiciando ambientes donde se dio la evolución de las áreas pastizales (Graham, 1993; 1999a y b). Además, se establecieron una gran cantidad de

ecosistemas que variaron desde la tundra hasta los pastizales, en donde se considera que la biota Norteamericana tuvo su última radiación (Behrensmeyer, et al, 1992).

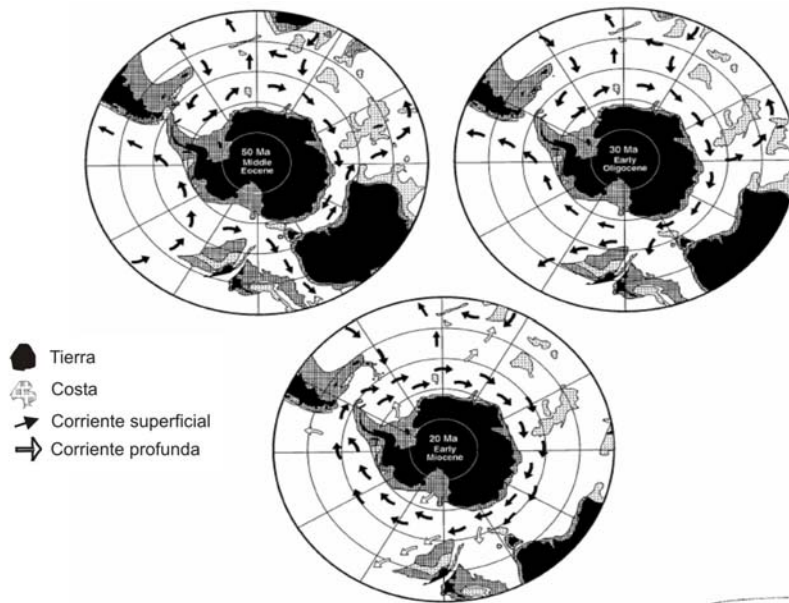


Fig 4. Esquema del cambio de circulación de las corrientes marinas en el polo sur. La secuencia es de principios a finales del Mioceno. Tomado de Carter et al, 1996

En la parte del SE de América del Sur, la interacción de las placas hizo elevar la cadena montañosa de los Andes y llevó a la formación de una gran sombra orográfica en la parte sudoeste y este del continente (Gregory-Wudzick, 2002, Marshall y Cifelli, 1990; Pascual y Ortiz-Juareguizar, 1990).

A principios del Mioceno (+/-20 ma), el paso de Drake entre América del Sur y la Antártica ya se encontraba completamente abierto. Este evento tuvo como consecuencias que no existiera una barrera continental que interrumpiera la circulación marítima alrededor de ese continente, originándose así la corriente Circumpolar de aguas superficiales frías. Por lo tanto, el fenómeno de glaciación de esta porción de tierra se debió a que las corrientes superficiales de agua calidas provenientes del Ecuador fueron detenidas o desviadas antes de su llegada a la Antártica (como lo hacían antes de que se abriera el pasaje de Drake), por la corriente Circumpolar que

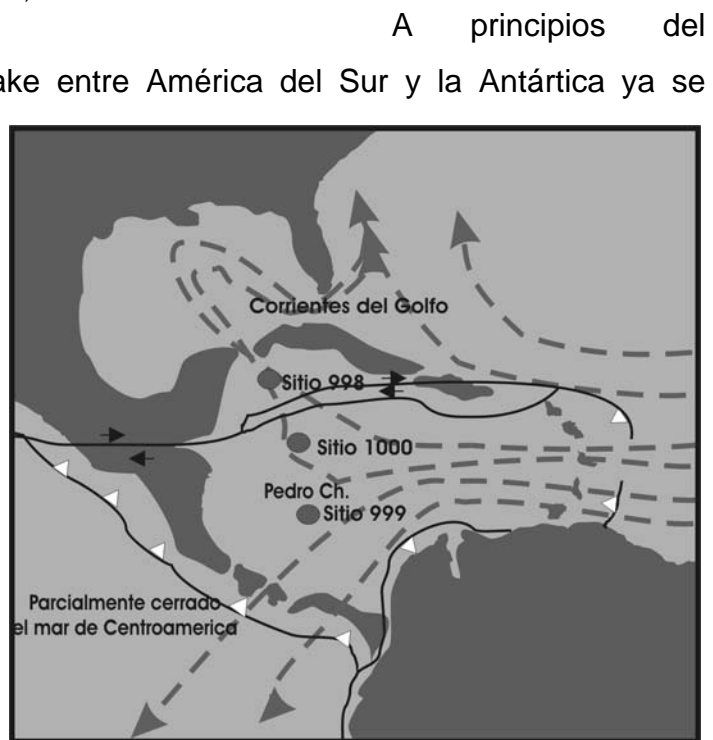


Fig. 5. Representación esquemática del patrón general de corrientes marinas superficiales, a mediados del Mioceno. Tomado de Droxel (2003).

rodeaba a este continente (Carter, et al 1996; Baker y Burrell, 1997). Este fue el primer promotor del descenso de la temperatura de aquel continente, y debido a su posición geográfica no existía un promotor que interrumpiera ese colapso de temperatura, que llevó a la formación del primer casquete polar en el planeta en los últimos 50 millones de años (Fig. 4; Behrensmeyer, et al., 1992; Zachos 2001).

La relación oceánica más importante que se puede considerar es la conexión que existía entre el Océano Pacífico y el Océano Atlántico, por medio del espacio que existía cuando aún no se formaba el Istmo de Panamá (Fig. 5). Mucho se ha dicho de esta región pero pocos son los trabajos a detalle que se concentran en la misma. Como primer punto, se ha generalizado que ante la ausencia del Istmo de Panamá existía una corriente oceánica de agua caliente superficial que circulaba en esa zona, con dirección del Océano Atlántico al Océano Pacífico. Esta corriente antecede a la que actualmente domina, llamada Corriente del Golfo. Este paso de la corriente es evidenciado por la distribución de algunos gasterópodos que se encuentran en toda la zona ecuatorial (Tsuchi, 2002). Además, se han comprobado con algunos componentes geológicos, como son las secuencias sedimentarias que se encuentran a un lado y al otro del Istmo de Panamá (Bachman, 2001; Coates, 2004).

Aunque se ha establecido que la corriente principal se dirigía del Océano Atlántico al Océano Pacífico, se encuentran algunos Proxy (o indicadores de los paleoclimas) como son elementos químicos, y la correlación de los ambientes de depósito, mayoritariamente flujos, que sugieren cuando menos una reversión de estas corrientes (Mikolajewicz et al., 1993; Bice et al., 2000 ; Willen y Dijkstra, 2003). Esto indica que existieron episodios muy cortos de tiempo con reversiones en las condiciones marítimas que se han tratado de explicar por las concentraciones de salinidad tan diferentes en ambas cuencas, el movimiento de las grandes corrientes marinas profundas que eran establecidas por el surgimiento de la corriente Circumpolar del Antártico, el aumento de evaporación del lado en el Atlántico, y/o la influencia en la desecación del Mar Mediterráneo (Kennett, 1997; Wright et al., 1992; Lohman et al., 2006)

Por otro lado, en Eurasia también se experimentaron algunos cambios tectónicos significativos. Por ejemplo, el levantamiento de los Alpes, circunstancia que produjo el

cambio en los ecosistemas, provocando cambio radical en sus condiciones atmosféricas de la región. Otro cambio fue la interrupción y contracción del Mar de Tethys, considerada la fuente primaria de la humedad de atmosférica en esa área. Esta interrupción llevó a reducir la precipitación de la región notablemente, teniendo como consecuencia efectos de moderación en la temperatura, provocando la iniciación de una gran sequía en la región. Sin embargo, esta unión permitió intercambios más vigorosos de la flora y fauna entre África y Eurasia por algunos puentes terrestres (ocasionales), pero aisló el intercambio de la flora y de la fauna de Europa occidental con Asia (Behrensmeyer, et al., 1992; Janis, 1993).

En África también se tuvo lugar un gran evento tectónico durante el Mioceno, llamado el Rift de África. Este obedece a la interacción entre la placa Africano-Arábica con Eurasia. Asociado a este rift, existe un levantamiento importante en el este África, originando un efecto de sombra orográfica, siendo este rasgo geográfico un promotor de condiciones húmedas al Oeste y muy templadas al Centro de África, mientras el lado este es tropical seco.

1. 4. Clima y vegetación.

Debido a los grandes cambios paleogeográficos que se presentaron durante esa época, existieron grandes variaciones en el clima y consecuentemente en la vegetación. Por ejemplo, se estima que para el Mioceno a nivel mundial se tenía una temperatura más

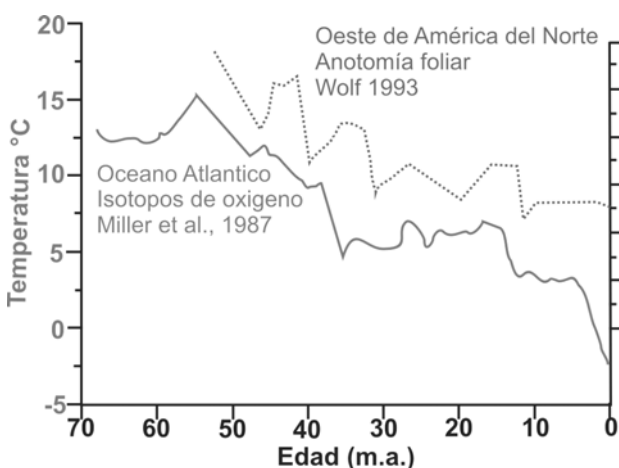


Fig. 6. Gráfica esquemática del deterioro climático durante el Mioceno.

calurosa que la de hoy en día (aproximadamente 7°C más), pero comparándolo con épocas anteriores (Eoceno, Oligoceno) la temperatura iba con una gran tendencia a disminuir, hasta llegar a las glaciaciones cíclicas del Pleistoceno (Wolfe 1971, 1985; Zachos, 2001; Lohmann, et al., 2006; Fig. 6).

Estos cambios en el clima se reflejan en la vegetación en la que

también hubo grandes variaciones (Graham, 1998; Retallack, 2004; Willis y NcElwain, 2002). Por ejemplo, Eurasia sufrió una gran aridez a lo largo de su territorio, la vegetación de tipo estepa comenzó a desarrollarse y llegó a dominar, mientras la vegetación boscosa se restringió a las zonas costeras, o a regiones afectadas por la altitud (Wolf y Thiede 1998; Mehrotra, 1999).

En Australia, el clima se volvió un poco más árido, aunque existieron muchos cambios de temperatura en muy poco tiempo, posiblemente debido a su configuración; los cambios de climas húmedos a secos, fueron acompañados por cambios en la vegetación, de selvas húmedas a bosques secos y bosque más abiertos; empezaron a abundar los desiertos y las grandes praderas (Behrensmeyer, et al., 1992).

Aunque se tienen varios trabajos locales sobre la vegetación del Mioceno, pocos son los que presentan una cartografía global y entre esos mapas se encuentra el de Wolfe (1985) quien desarrolló un mapa biomas para este periodo, reconociendo 9 grandes zonas ecológicas:

- a) Bosques tropicales.
- b) Bosques paratropicales.
- c) Bosques tropicales y subtropicales secos (deciduos).
- d) Bosques lluviosos siempre verdes.
- e) Bosques esclerófilos entre las latitudes 20° y 40° en ambos hemisferios.
- f) Bosque mixto de coníferas sobre latitudes altas y altitudes mayores en el Hemisferio Norte.
- g) Bosques medio templados.
- h) Áreas sin bosques.

Junto con él, varios autores han concluido con base en estudios paleobotánicos, que las condiciones climáticas del Mioceno eran propicias para el establecimiento de grandes zonas tropicales, por lo que la dominancia de selvas altas y bajas era notable. Los bosques de coníferas estaban restringidos a los polos o en altitudes altas ya que existían pocas regiones con climas fríos (Axelrod, 1996; Graham, 1999 a y b, 2000; Manis, 1993; Morley, 2001; Tallis, 1991).

Se ha sugerido que el último cambio climático importante, durante el Mioceno, se produjo principalmente por el crecimiento de las capas de hielo Ártica, Polo Norte, y Groenlandia, generándose lo que a finales de esta época promovió el inicio de la llamada Edad de Hielo (Pagani et al., 2005; Pearson y Palmer, 2000). La fecha propuesta para este último evento es de alrededor de 2,7-3,2 millones de años, que coincide con la fecha del cambio en la composición del isótopo del oxígeno en foraminíferos y del primer registro de sedimentos transportados por icebergs en el Atlántico Norte. La causa exacta del crecimiento de los casquetes polares del Hemisferio Norte se desconoce, pero la sincronización es aproximadamente coincidente con el cierre o término de continuidad entre los Océanos Atlántico y Pacífico, en la franja tropical por el posicionamiento del Istmo de Panamá. Esto acortó el tránsito de las corrientes ecuatoriales a lo largo de la zona más caliente en la tierra y condujo a la creación de una corriente más intensa en el Golfo de México mientras que la porción Atlántica de esta corriente fue dirigida al norte (Mullis, 1987; Bullips, 2002) .

1.5 México durante el Mioceno.

De acuerdo al registro geológico del Mioceno se sugiere, y/o se ha interpretado, que México tenía la configuración de una gran semipenínsula, que poco a poco iba aumentando su extensión continental hacia el sur (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005). Esta paleopenínsula se encontraba flanqueada por dos grandes cadenas montañosas en los extremos E y W. Del lado Este se encontraba en proceso de levantamiento la Sierra Madre Oriental, que al mismo tiempo provocaba el retroceso de las aguas del Golfo de México. Del lado opuesto (Oeste) se desarrollaba una gran cadena montañosa de origen volcánico, la cual se observa actualmente un poco disectada, llamada la Sierra Madre Occidental. En la porción central sur del país se comenzaba a formar la Faja Volcánica Transmexicana, por lo que se ha sugerido que en ese tiempo tan sólo se encontraban volcanes aislados a lo largo del centro del país (Carrasco-Núñez et al., 1997; Ferrari, 2000; García-Palomo, 2002; Gómez-Tuena, 2000; Ruiz-Martínez et al., 2000). Se ha considerado que para estos momentos el centro del país no tenía la altitud que actualmente tiene, posiblemente producto de la actividad de la Faja Volcánica Transmexicana. En el lado sur de esa semipenínsula, se comenzaba a formar la Sierra Madre del Sur la cual tiene origen miocénico y es

posiblemente una continuación de los plegamientos de la Sierra Madre Oriental. Ésta se continúa hasta lo que hoy se conoce como Chiapas.

El escenario geológico así entendido sugiere que las condiciones climáticas eran muy diferentes a las de la actualidad. Por ejemplo, se considera que las corrientes de aire húmedo que llegaban al centro de esta paleopenínsula provenían principalmente del Golfo de México. Esta idea es reforzada con la hipótesis de que las corrientes marinas de agua cálida que llegaban a la paleopenínsula de México, provenían del Ecuador, parecida a la corriente que actualmente llega al centro del país, conocida como la corriente del Caribe. Aunque en esos tiempos las corrientes marinas provenientes del Ecuador se dirigían a un proto-Golfo, no eran desviadas completamente hacia latitudes mayores (por ejemplo hacia la Florida) como la hacen actualmente, por la ausencia de una gran barrera como lo es el Istmo de Panamá (Bachman, 2001). En esos tiempos la mayor cantidad de agua corría de Océano a Océano (Atlántico-Golfo-Pacífico) y sólo un pequeño brazo de esta corriente era desviada hacia el norte (e. g., Bachmann, 2001; Mullins 1987), por lo que se piensa que la dominancia de los vientos cálidos con humedad provenían del proto-Golfo de México.

La humedad transportada por estas corrientes podría penetrar hasta el centro del país (o paleopenínsula), ya que se considera que la Sierra Madre Oriental aún no tenía la gran altura que hoy despliega y esta humedad era descargada o retenida en el gran corredor que formaban ambas cadenas montañosas. También se considera que las primeras elevaciones de la Faja Volcánica Transmexicana retenían un poco de esta humedad generando diferentes condiciones climáticas en ambas partes de este corredor. Entendida así la fisiografía de la paleopenínsula durante el Mioceno puede postularse que la porción al sur de la incipiente Faja Volcánica Transmexicana presentaba condiciones calificadas como cálido-húmedas (tropicales) y hacia el otro extremo las (norte) las circunstancias eran cálido subhúmedas (subtropicales).

Este escenario climatológico propone que durante el Mioceno se establecen comunidades tropicales tanto en latitudes intertropicales como en Chiapas (Graham, 1999; Cevallos-Ferriz, et al., 2004; Martínez, 1998; Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993), el centro de México como en Panotla, Tlaxcala (Castañeda-Posadas, 2004 a y b) y, en latitudes extra tropicales como El Cien, Baja California Sur (Martínez-Cabrera,

2004). Estos dos últimos sitios albergan en la actualidad vegetaciones contrastantes de tipo xerofítico (Castañeda Posadas, 2004b).

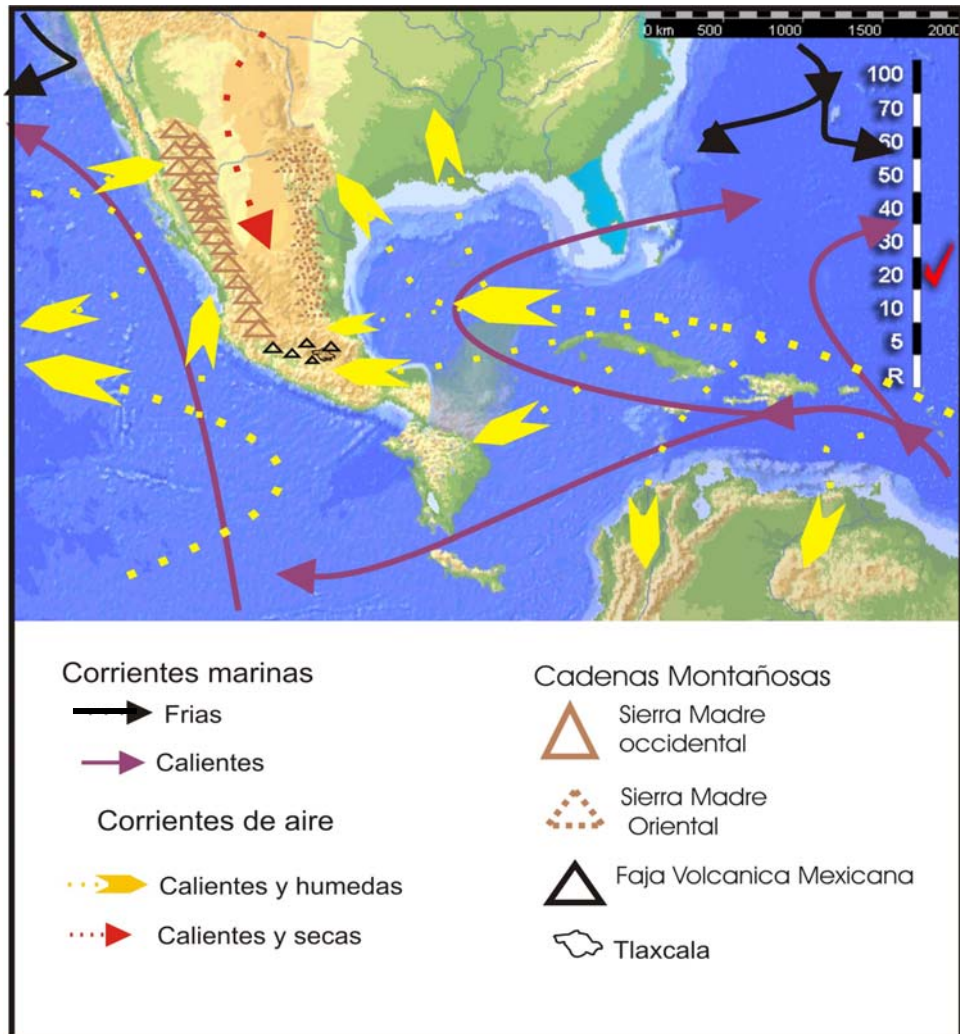


Fig 7. Representación esquemática de la paleogeografía de México en el Mioceno, mostrando la interacción con las corrientes de aire húmedo y seco (Mapa tomado de Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004, modificado por Castañeda Posadas 2004).

2.- HIPÓTESIS.

Si el xilema secundario expresa en ciertos caracteres anatómicos de la madera el comportamiento de parámetros climáticos (e.g., precipitación, temperatura y/o evaporación) y, si ésta reciprocidad entre la anatomía y el clima ha mantenido su comportamiento desde el Eoceno es posible el empleo del material fósil en la determinación de las condiciones climáticas durante el Mioceno de las zonas de Panotla, Tlaxcala, y Chajul, Chiapas.

3.- OBJETIVO.

Determinar las condiciones climáticas en dos cuencas de depósito activas durante el Mioceno de las zonas de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas, con base en las características anatómicas de la madera de plantas que crecieron en esos ecosistemas en ese tiempo.

4.- METODOLOGÍA.

Para la determinación de los parámetros climáticos generales con base en los caracteres anatómicos de la madera de las localidades fosilíferas de Panotla, Tlaxcala, y Chajul, Chiapas, y la interpretación climática de México durante el Mioceno, este trabajo se dividió en tres partes:

a) La descriptiva. En esta parte se detallan las condiciones geológicas y paleontológicas de cada área fosilífera y las condiciones climáticas y ecológicas de cada localidad actual que sirvieron comparación: Cd. del Carmen Campeche y Tehuacan, Puebla. También en este apartado se presenta la descripción de todas las maderas fósiles y actuales para obtener los caracteres anatómicos utilizados durante el análisis numérico.

b) Análisis numérico. En esta sección se siguieron dos rutas analíticas: 1) análisis de ordenación y conglomerados para conocer la relación intrínseca de las comunidades fósiles con comunidades arbóreas actuales. 2) El análisis de correlación y regresión, para establecer cuáles caracteres están más correlacionados con las condiciones climáticas, e inferir los parámetros climáticos de las localidades fosilíferas.

Frecuencia (v/mm^2) (densidad)
Diámetro de vasos lumen (μm)
Grosor de pared de vaso (μm)
Longitud de elemento de vaso (μm)
Tipo de placa de perforación
Diámetro de punteaduras intervasculares (μm)
Tipo de punteaduras de vaso a vaso
Parénquima apotraqueal difuso
Parénquima apotraqueal en agregados
Parénquima en bandas apotraqueales
Parénquima paratraqueal escaso
Parénquima vasicéntrico
Parénquima confluyente
Parénquima aliforme
Parénquima en bandas paratraqueales
Parénquima marginal
Frecuencia de radios (r/mm)
Alto de radios multiseriados (μm)
Ancho de radios multiseriados (células y μm)
Alto de radios uniseriados (células y μm)
Radios exclusivamente uniseriados
Radios heterocelulares o homocelulares.
Fibrotraqueidas
Fibras forma y septos
Pared de fibra (μm)
Diámetro de lumen de fibras (μm)

Tabla 1. Lista de caracteres anatómicos de la madera tomados en cuenta para la determinación de las condiciones climáticas de una región.

c) La interpretación climática. En este punto se revisó la bibliografía sobre la geología y paleontología de México para el Mioceno, así como las hipótesis paleoclimáticas que existen para el Cenozoico de las zonas tropicales de América. Con base en esto se realizó un marco teórico en el que se discuten los nuevos resultados, generando un modelo climático de la región en que futuros trabajos paleobiológicos seguramente encontrarán una mejor explicación.

Entre los parámetros climáticos que se van a discutir en este trabajo está la temperatura (media anual, del mes mas frío, intervalo medio anual), precipitación (media anual, del mes más seco) Evaporación (Media anual, máxima y mínima) y la temporada de sequías.

4.1. Descripción del material fósil.

Para obtener la descripción de las maderas fósiles se llevó a cabo su estudio anatómico detallado. Se ubicaron tridimensionalmente con el fin de reconocer los planos tangencial, radial y transversal. Se cortaron 5 muestras de cada plano y se les aplicó la técnica de lámina delgada hasta alcanzar un espesor aproximado de 30 μm . Al tener la muestra con el espesor deseado se cubrió con un cubre objetos y Bálsamo de Canadá para su posterior observación en el microscopio. La descripción de las maderas se realizó con base en la observación en un microscopio con objetivos de 4X, 10x, 20x 40x y aceite de inmersión para el 100x. Para completar la descripción cualitativa, se reportan los valores promedio, máximo y mínimo de algunos caracteres que se obtuvieron a partir de 25 mediciones (Tabla 1). La terminología usada es la sugerida por el Comité de Nomenclatura del IAWA (1989).

4.1.1.-Determinación de caracteres.

Con el fin de poder sumar los nuevos resultados a estudios previos como el realizado por Martínez Cabrera (2004) e ir generando un modelo cada vez más sólido y amplio sobre los paleoclimas continentales estudiados a través de la anatomía de la

madera, se siguieron los criterios de este autor al tomar los datos anatómicos de la madera necesarios para el estudio. La frecuencia de los vasos se tomó contando a los vasos solitarios y, a cada vaso de los conjuntos múltiples radiales o grupos. El diámetro de los vasos se midió tomando en cuenta únicamente el lumen del mismo. Los engrosamientos en espiral, longitud de los elementos de vaso, y las otras once características utilizadas que provienen de los elementos de vaso se calificaron y cuantificaron según los criterios de Carlquist y Hoekman (1995); sin embargo, el número de vasos por grupo indica la proporción de vasos solitarios, en múltiples radiales y agregado en forma de racimo, etc. Igualmente, los elementos traqueales imperforados se definieron según Carlquist (1985). Las traqueidas son elementos traqueales no perforados con punteaduras bordeadas con dimensiones y densidades aproximadas a las de los vasos; las traqueidas vasicéntricas, también son elementos no perforados, y se identifican por estar mezcladas con los vasos a lo largo de todo el anillo de crecimiento cuando fibras libriformes o fibrotraqueidas están presentes; en contraste, cuando las traqueidas están presentes en la última capa del anillo de crecimiento, en maderas que también tienen fibras libriformes o fibrotraqueidas, éstas se refieren como traqueidas vasculares. Los engrosamientos en espiral fueron registrados separadamente para madera temprana y madera tardía (Carlquist y Hoekman 1985), sin embargo, para este trabajo se sumaron los valores para obtener una figura por anillo de crecimiento. Esto obedeció a que en los fósiles los anillos de crecimiento son difícilmente distinguibles en las secciones longitudinales. Los anillos de crecimiento aquí son equivalentes a porosidad, empleando el criterio de Carlquist y Hoekman (1985), la porosidad difusa, semianular (weakly ring-porous) y anular se codificaron como 0, 50, y 100 respectivamente (Tabla 2).

4.2. Análisis estadísticos.

4.2.1. Análisis de conglomerados y ordenación.

Este análisis compara los caracteres anatómicos de la madera de las comunidades fósiles contra los caracteres anatómicos de comunidades actuales, y obtiene una relación espacial o distribución de las diferentes comunidades ecológicas

con respecto al comportamiento de su estructura anatómica (Sokal y Sneath, 1973; Martínez Cabrera, 2004). Al hacer esta comparación hay que tener en cuenta que el comportamiento espacial puede estar influenciado por la composición taxonómica de las comunidades. Por ejemplo, dos comunidades pueden estar muy relacionadas espacialmente (en gráficas) por compartir los mismos parámetros ecológicos, y no compartir la presencia de varios taxa (Martínez-Cabrera, 2004).

Este análisis sólo es un ejercicio de exploración para ver el comportamiento de los caracteres anatómicos de las diferentes comunidades y conocer a manera de primera aproximación el grado de dependencia entre los patrones de asociación y la similitud taxonómica de las comunidades.

Se tiene claro que entre mayor número de datos se tenga en un análisis estadístico mayor confiabilidad existirá en los resultados, Martínez-Cabrera (2004) menciona: “Un tamaño de muestra grande (i.e., número de comunidades) no sólo da una idea más clara de la posición relativa de una comunidad con respecto a las otras, también, incrementa las probabilidades de encontrar una comunidad actual fisonómicamente similar a la fósil”. Con el fin de hacer más sólido este tipo de estudios (anatómico-climático) en el presente trabajo se añade a la base de datos de Martínez-Cabrera (2004; Tabla 2) las comunidades fósiles de Panotla (Tlaxcala) y Chajul (Chiapas), y se le suman los datos de un selva mediana subperennifolia (Cd. del Carmen) y un matorral xerófilo (Tehuacán).

Los datos previos con lo que se trabaja en este proyecto incluyen también los obtenidos por Martínez-Cabrera (2004), que comprenden cinco bosques tropicales húmedos (Tafelberg, Surinam; Manaus y Porto Velho, Brasil y Los Tuxtlas, México), una selva baja caducifolia (Chamela, México), un bosque mesófilo de montaña (Ocuilán, México), y una localidad fósil (El Cien, Baja California Sur –Mioceno-, México). Para que en el análisis estén representados una variedad de ecosistemas y no solo se restringen a ser comparados con dos comunidades ecológicas, se dejaron

Carácter	CHAMELA	MESÓFILO TUXTLAS	EL CIEN	TAFELBERG	MANAUS	PORTOVELHO	
Agrupamiento	1.88	1.66	1.787	1.487	1.548	1.648	1.564
Frecuencia (v/mm ²)	32.7	34.7	13.16	16.24	13.89	9.49	13.58
Diámetro vasos (µm)	87.56	75.63	120.85	126.67	90.88	107.55	104.57
Pared vaso (µm)	5.42	3.139	3.997	5.524	4.477	4.99	4.46
Longitud elemento vaso (µm)	293	703.9	484.25	313.64	577.4	540.1	477.55
Placa de perforación simple	1	.629	.96	1	.96	.92	.96
Placa de perforación escalariforme	0	.55	.072	0	.04	.12	.16
Diámetro punteaduras v-v (µm)	6.75	7.528	7.31	5.846	3.41	4.43	4.52
Punteaduras v-v alternas	1	.704	.945	1	1	1	.96
Punteaduras v-v opuestas	0	.259	.018	.091	.04	.04	.08
Punteaduras v-v escalariformes	0	.259	.054	.045	0	0	.04
Apotraqueal difuso	.258	.518	.164	.227	.4	.32	.32
Apotraqueal en agregados	.096	.296	.127	.136	.32	.52	.32
Bandas apotraqueales	.145	.037	.218	.091	.36	.52	.44
Paratraqueal escaso	.274	.792	.291	.227	.76	.64	.52
Vasicéntrico	.242	.096	.254	.636	.24	.24	.32
Confluente	.258	.074	.254	.364	.12	.08	.24
Aliforme	.242	.074	.254	.5	.16	.2	.24
Bandas paratraqueales	.113	.037	.254	.091	.04	.08	.04
Marginal	.354	.118	.2	.273	.2	.16	.24
Bandas concéntricas	.032	.037	.072	.045	.04	.08	.04
Frecuencia radios (r/mm)	8.61	7.61	7.209	9.044	8.33	7.59	8.84
Alto radios multiseriados (µm)	376.4	846.14	683.2	394.42	572.79	660.66	481.91
Ancho radios multiseriados (c)	2.93	4.67	3.78	2.682	2.64	2.72	2.36
Ancho radios multiseriados (µm)	39.36	60.435	50.358	36.199	37.81	40.3	26.99
Extensiones uniseriadas en rm (c)	1.588	2.837	2.361	1.99	1.83	2	1.66
Extensiones uniseriadas en rm (µm)	51.59	160.46	103.36	71.26	85.78	77.36	84.59
Alto radios uniseriados (c)	4.21	5.857	7.48	6.934	6.402	6.286	5.3
Alto radios uniseriados (µm)	107.1	251.41	207.57	204.99	296.16	281.036	245.57
Radios exclusivamente uniseriados	.129	.037	.073	.182	.24	.2	.24
Radios uniseriados	.806	1	.963	.954	.96	.96	.92
Radios heterocelulares	.516	.778	.8	.591	.88	.84	.8
Radios homocelulares	.5	.222	.218	.409	.12	.2	.2
Fibrotraqueidas	.048	.407	.054	0	.08	0	.12
Libriiformes	.984	.666	.981	1	1	1	1
Fibras septadas	.145	.222	.345	.454	.24	.08	.28
Septos por fibra	.331	.741	.763	1.16	.58	.16	.6
Pared fibra (µm)	3.84	4.538	3.2	3.038	4.616	5.256	4.54
Diámetro lumen fibras (µm)	15.7	25.75	21.83	9.012	8.61	8.818	8.45
Anillos crecimiento	.89	.77	.509	.727	.6	.36	.6
Estratificación	.29	0	.091	.045	.04	0	.08
Engroamientos en vasos	0	.259	.018	.045	.08	0	.08
TMA (°c)	24.59	15.67	22.84	---	---	26.6	25.1
TMMF (°c)	21.98	13.2	19.3	---	---	26.0	23.5
IMAT (°c)	4.98	4.97	6.23	---	---	1.6	2.5
PMA (mm)	798.4	1311.9	4555.7	---	---	2275.4	2355.5
PMMS (mm)	.61	5.42	95.74	---	---	56.6	17.8
LTS (meses)	3	0	0	---	---	0	0
EMA (mm)	1322.15	1400.7	1023.4	---	---	812.1	793
IMAE (mm)	185.54	70.3	80.24	---	---	60.5	60
E max (mm)	202.69	170.3	126.97	---	---	102	110
E min (mm)	17.1	100	46.72	---	---	42.2	50

Tabla 2. Matriz de datos con las medidas promedio de los caracteres anatómicos de la madera, de las siete comunidades estudiadas de Martínez-Cabrera (2004).

los datos obtenidos por Carlquist y Hoekman (1985), donde hacen el estudio de 207 especies concentradas en once comunidades diferentes (representativas de zonas áridas, tipo mediterráneo o desértico, vegetación Riparia, alpina, bosque abierto, halófitas y arbustos de áreas húmedas), previamente incorporados por Martínez-Cabrera (2004).

El motivo de juntar todos estos datos es tener representada la mayor cantidad de comunidades vegetales creciendo bajo condiciones climáticas distintas para comparar y comprender el comportamiento de las estructuras anatómicas bajo diferentes parámetros climáticos y entonces por extrapolación documentar las características climáticas de las regiones en donde las nuevas comunidades fosilíferas crecieron.

La elección de las comunidades tanto actuales como fósiles está dada por diferentes criterios. El primero es que los datos anatómicos de la madera de Carlquist & Hoekman (1985) y Martínez-Cabrera (2004) ya se encontraban procesados y utilizados en un análisis anterior (Martínez Cabrera 2004). La elección de la comunidad de Cd del. Carmen y Tehuacán está dada por la cantidad de especies presentes y la disponibilidad del material para poder ser descrito en este trabajo. Así mismo, la elección de las comunidades fósiles está dada por la conservación del material fósil y la cantidad (mínimo 25) de morfoespecies de plantas presentes, factibles de ser descritos en cada localidad y que permitieron obtener los caracteres anatómicos de la madera necesarios para el análisis.

La unificación de los procedimientos para obtener las diferentes medidas o rasgos anatómicos obedece a que éstos deben tener los mismos criterios de medición o asignación de valores, evitando disparidad en los valores resultantes. Un ejemplo de esta problemática se encuentra en la medición de la frecuencia de los vasos por milímetro cuadrado. Hay dos formas comunes de medición, en una se considera tanto a los vasos solitarios, como a los agrupados en racimos y múltiples radiales como solo una unidad; en contraste, la segunda forma cuenta de manera individual a cada vaso independientemente si éste se encuentra de manera solitaria o en forma de múltiples

radiales. Esta última forma de conteo refleja de manera más clara el número de vasos por milímetro (Wheeler, 1986), en consecuencia la mayoría de los estudios eco-anatómicos recientes siguen este método, no obstante no es la regla.

En el trabajo de Martínez-Cabrera se utilizó el programa NTSyS 2.01 (Rohlf, 1997), y en este trabajo se utilizará el programa NTSYSpc 2.11T, por la disponibilidad del programa, la manera sencilla para la captura de datos y el manejo simple de sus comandos, además de la actualización del programa.

Al aplicar esta nueva metodología, se repitieron los análisis realizados por Martínez-Cabrera (2004), pero ahora utilizando la nueva versión del programa NTSYS, lo que permitió comparar los resultados obtenidos con los dos paquetes estadísticos y así se obtuvo que existe una gran similitud en sus resultados y con este ejercicio se facilitó y comprendió la metodología de los análisis numéricos para poder incorporar los nuevos datos y realizar los nuevos análisis del propósito de este proyecto.

Un segundo análisis se realizó con los datos obtenidos en las nuevas localidades fosilíferas (Chajul y Panotla) y actuales (Cd. del Carmen y Tehuacán) para observar los patrones de distribución. Este segundo estudio consistió en realizar todos los análisis de correlación, análisis de componentes principales (PCA) para poder tener un acercamiento a las características climáticas de las áreas fosilíferas.

En un tercer análisis se unieron los datos de los dos primeros procedimientos y se realizó el análisis para obtener los parámetros generales del comportamiento de las comunidades vegetales, desde el punto de vista de la relación de los caracteres anatómicos versus condiciones climáticas, con ayuda de un análisis de regresión lineal.

Con el fin de eliminar el efecto de escalas distintas en los diferentes caracteres, la matriz básica de datos se estandarizó por hileras usando un algoritmo de transformación lineal (STD y \bar{Y}). Para el análisis de conglomerados se determinó la similitud entre las comunidades empleando como algoritmos de distancia euclidiana, la

distancia taxonómica promedio y coeficiente de correlación de Pearson. Los fenogramas se obtuvieron usando UPGMA. El coeficiente de correlación (r) se calculó para cada fenograma, con el objeto de medir la distorsión entre las matrices de disimilitud y del fenograma. Para el análisis de componentes, se calculó una matriz de correlación entre caracteres a partir de la matriz estandarizada empleada en el análisis de conglomerados. La matriz resultante fue empleada en el análisis eigen. Los eigen vectores resultantes se multiplicaron por la matriz estandarizada para después proyectar las comunidades en los ejes de los tres primeros componentes principales.

4.2.2 Análisis de correlación y regresión.

Todos los caracteres anatómicos registrados de las comunidades mexicanas, asiáticas y brasileñas que tuvieran los datos climáticos de estaciones meteorológicas (Tabla 7) se correlacionaron entre sí y a su vez con los parámetros climáticos, como la temperatura media anual (TMA), temperatura del mes más frío (TMMF), intervalo medio anual de temperatura (IMAT), precipitación media anual (PMA), precipitación del mes más seco (PMMS) y la longitud de la temporada seca (LTS). En una primera etapa se correlacionaron todas las localidades actuales y en una segunda etapa se volvieron a correlacionar pero, excluyendo a Tehuacán. La exclusión en este análisis se debe al comportamiento de la localidad en los fenogramas posteriores.

En una tercera etapa se seleccionaron las características más altamente correlacionadas con los parámetros climáticos por ser las probables covariables para el análisis de regresión. Hay que resaltar que en el análisis de regresión aparte de las comunidades que ya se mencionaron fueron adicionadas otras comunidades arbóreas descritas en la bibliografía, que fueron integradas en los análisis de Martínez-Cabrera (2004) y Wiemman (1989), por cumplir con dos condiciones principales: tener disponibles por lo menos 25 tipos diferentes de madera (especies diferentes) y tener información de parámetros climáticos más o menos confiable de estaciones cercanas.

4.3 Descripciones las localidades.

4.3.1. Localidades fosilíferas.

4.3.1.1. Panotla, Tlaxcala.

Las muestras fósiles se recolectaron en la localidad de “La Mina”. Esta se encuentra al norte de San Nicolás Panotla, a 5 kilómetros al noroeste de la capital del estado, en un pequeño sistema montañoso llamado los Volcanes Blancos, ubicada a $19^{\circ} 19' 37''$ de latitud norte y $98^{\circ} 18' 23''$ longitud oeste (Fig.8). Panotla actualmente tiene clima templado subhúmedo con lluvias en verano, caracterizado por precipitación mínima anual de 6.3 mm, máxima de 165.0 mm y temperatura máxima de $24.3^{\circ} C$, además de vegetación compuesta por una comunidad de pino blanco (*Pinus pseudostrobus* Lindl.), encinos (*Quercus spp.*) y cedro blanco (*Cupressus benthamii* Endl.). En las partes medias de los cerros de este municipio existe abundante vegetación secundaria de tipo matorral (Rzedowski,1978). Esta vegetación regional es resultado de la topografía y geografía actual de la zona dentro del continente; por ejemplo la altitud que varía de 2200 a 2300 msnm (provocada por la Faja Volcánica Transmexicana), y se encuentra a la sombra orográfica proyectada por la Sierra Madre Oriental.

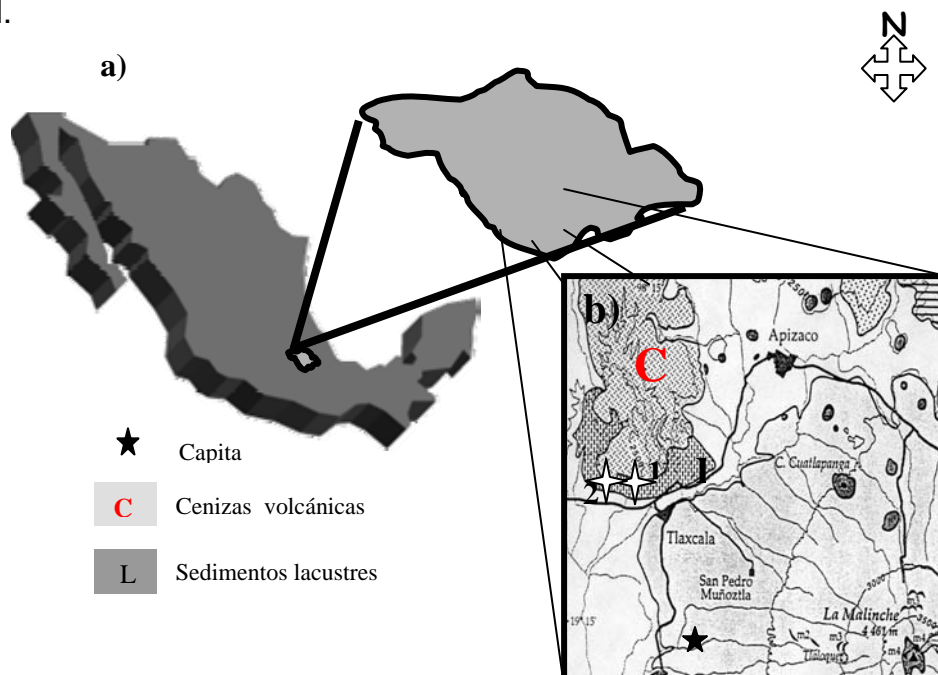


Fig. 8.- a) Localización geográfica de la región de Panotla. b) Mapa geológico del Área. (1) Localidad Las Antenas y (2) Localidad La Mina (Castañeda-Posadas, 2004).

Los sedimentos de esta área pertenecen al “Bloque Tlaxcala”. En su base afloran ignimbritas seguidas por material piroclástico granuloso que fue depositado en lagos salobres, dando origen a estratos verdes compuestos de nontronita (Hilger, 1973). Originalmente a esta secuencia se le asignó edad tentativa de Plioceno por no tener evidencia fósil (von Erffa *et al.*, 1976). Por encima de estos estratos afloran otros que alternan paleosuelos arcillosos con areniscas finas y medias. Por último, en la cima afloran derrames andesíticos, con edad de 2.6 m.a. (Sergey Segov com. Pers, 2005) y tobas intermedias del Terciario superior (Mioceno tardío; INEGI, 1981; Castro, 1999; Ramírez Rojas, 1986; Fig. 9).

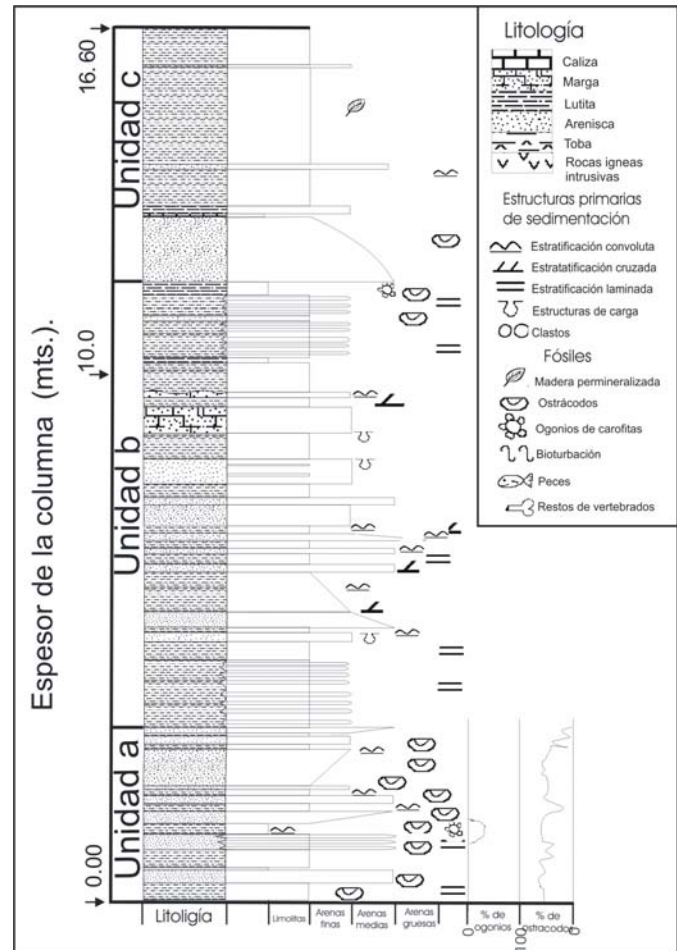


Figura 9.- Columna estratigráfica, de la localidad “La Mina”, en Panotla Tlaxcala.

Dentro de los estudios paleobotánicos se encuentran el realizado por Castañeda-Posadas (2004) para sedimentos del Mioceno, donde reporta la presencia de tres tipos de angiospermas representadas por miembros de los géneros *Cedrela* (Meliaceae), *Hypodaphnis* (Lauraceae) y *Terminalia* (Combretaceae; Castañeda-Posadas, 2004) y 2 grupos de gimnospermas representadas por miembros de los géneros *Podocarpus* (Podocarpaceae) y *Taxus* (Taxaceae).

La presencia de estas morfoespecies en el registro paleontológico en Panotla, Tlaxcala, tiene gran importancia paleoecológica, Por ejemplo, la distribución de *Terminalia* es pantropical, la de *Cedrela* es neotropical (América Tropical) y *Hypodaphnis* solo vive en la Selva del Congo. En la actualidad estos géneros

comparten habitats en los que sus parámetros ecológicos como la temperatura media anual es mayor a los 20°, la precipitación media anual entre los 2500 y 4000 mm, los suelos son bien drenados de origen ígneo (*Terminalia* y *Cedrela*), y el establecimiento altitudinal desde el nivel del mar hasta los 900 mts (*Terminalia* y *Hypodaphnis*). Por otro lado, *Terminalia* y *Hypodaphnis* son un componente dominante en las selvas altas perennifolias, *Cedrela* es formador secundario de las selvas altas, medianas y bajas y en ocasiones se le encuentra en el bosque mesófilo de montaña. En México la distribución actual de *Terminalia* se restringe al sur de Veracruz, norte de Chiapas y Tabasco, mientras que *Cedrela* se distribuye a lo largo de todo el litoral donde se encuentre una selva tropical en cualquiera de sus modalidades (Pennington y Sarukhán, 1968 y 1999). Además, la presencia de *Podocarpus* y *Taxus* (Castañeda-Posadas, 2004) es significativa, actualmente ambos géneros crecen en ambientes templados, con gran humedad. En México, se distribuyen en los bosques mesófilos de montaña ubicados en la vertiente del Golfo de México, principalmente en el estado de Veracruz (Rzedowski 1978), aunque también se les encuentra asociados a algunos bosques de *Pinus* y *Cupressus*.

Rico *et al.*, (1993 y 1995) y Villaclara *et al.*, (1993 y 1997) con base al registro fósil de diatomeas en la mina “El Lucero” con edad del Plioceno, reconstruyen la historia paleobiológica del paleolago en que vivieron. De acuerdo a la interpretación ecológica basada en las especies encontradas, éste en sus inicios era alcalino somero con pH superior a 7; en etapas posteriores el aumento de especies planctónicas sugiere mayor profundidad, aunque las condiciones de salinidad, pH, nutrientes y temperatura se mantuvieron constantes (Rico *et al.*, 1993 y 1995). Estos trabajos sugieren que en el pasado en la región existieron varios cuerpos de agua o lagos que se fusionaron o dividieron conforme el régimen de las lluvias variara (Rico *et al.*, 1995).

Los estudios paleobotánicos desarrollados en Tlaxcala en sedimentos del Holoceno y Pleistoceno son hechos por Guenther y Bunde (1973). De acuerdo con estos en la región de los lagos de Acuitlapilco, Oriental y Tlalocua (cerca de La Malinche) crecía un bosque templado compuesto principalmente por *Pinus* y *Quercus*,

en el cual con el paso del tiempo los encinos fueron decayendo y la dominancia de *Pinus* llegó a su límite superior. La presencia de otras coníferas como *Abies*, *Picea* y *Juniperus* sugiere zonas elevadas cercanas, donde probablemente se establecieron estas especies. Estos bosques fueron posiblemente exterminados por actividad volcánica, con lo que a la vez se promovió el establecimiento de comunidades con gran cantidad de herbáceas y pocos elementos arbóreos (Ohngemach, 1978).

4.3.1.2.- Chajul, Chiapas.

La localidad llamada las Guacamayas se encuentra en el municipio de Marqués de Comillas, a 252 kms de Palenque, por la carretera Fronteriza del Sur, en la parte más austral de la Selva Lacandona en las estribaciones de la Sierra de los Cuchumatanes. Los sedimentos que afloran se alternan areniscas finas y gruesas. La edad tentativa para esta región es de Mioceno, sugerida por el hallazgo de un colmillo de Rinoceronte (Biól. Gerardo Carbot, com. Per. 2004), y algunos gasterópodos ubicados por debajo de los estratos de madera (Perrilliat, Coutiño, com. per., 2004). Las maderas de Chiapas no se han estudiado taxonómicamente (Fig. 10).

Actualmente en la región el clima es cálido húmedo con temperatura media anual que varía de 24 a 26 °C. La oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es baja, menor de 5 °C. La precipitación en promedio es de 2,800 mm y varía de los 2000 a los 3500mm (Centro Nacional de Investigaciones Agrarias, 1982).

El tipo de comunidad vegetal que se encuentra aquí varía de una selva alta a mediana perennifolia (Rzedowski, 1978 y Miranda, 1963) que se distribuye de los 100 a los 900 msnm, en relieves abruptos con suelos someros y drenaje deficiente, aunque también se le encuentra en fondos de valles sobre suelos profundos y muy arcillosos. Algunas de las especies características son el canshán (*Terminalia amazonia* (Gmel.) Exell), guapaque (*Dialium guianense* (Aubl.) Sandw.), ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.), pío (*Licania platypus*, (Hemsl.) Fritsch), chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) Royen), bari (*Calophyllum brasiliense*, Camb.), zopo (*Guatteria anomala*, R. E. Fries),

laurel (*Nectandra* sp.), caoba (*Swietenia macrophylla* King), palo mulato (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.), tinco (*Vatairea lundellii* (Standl.) Killip), palo picho (*Schizolobium parahybum* (Vell.) Blake), pelmash (*Aspidosperma megalocarpon* Muell.), amapola (*Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand) y jolmashté (*Talauma mexicana* (DC.) Don).

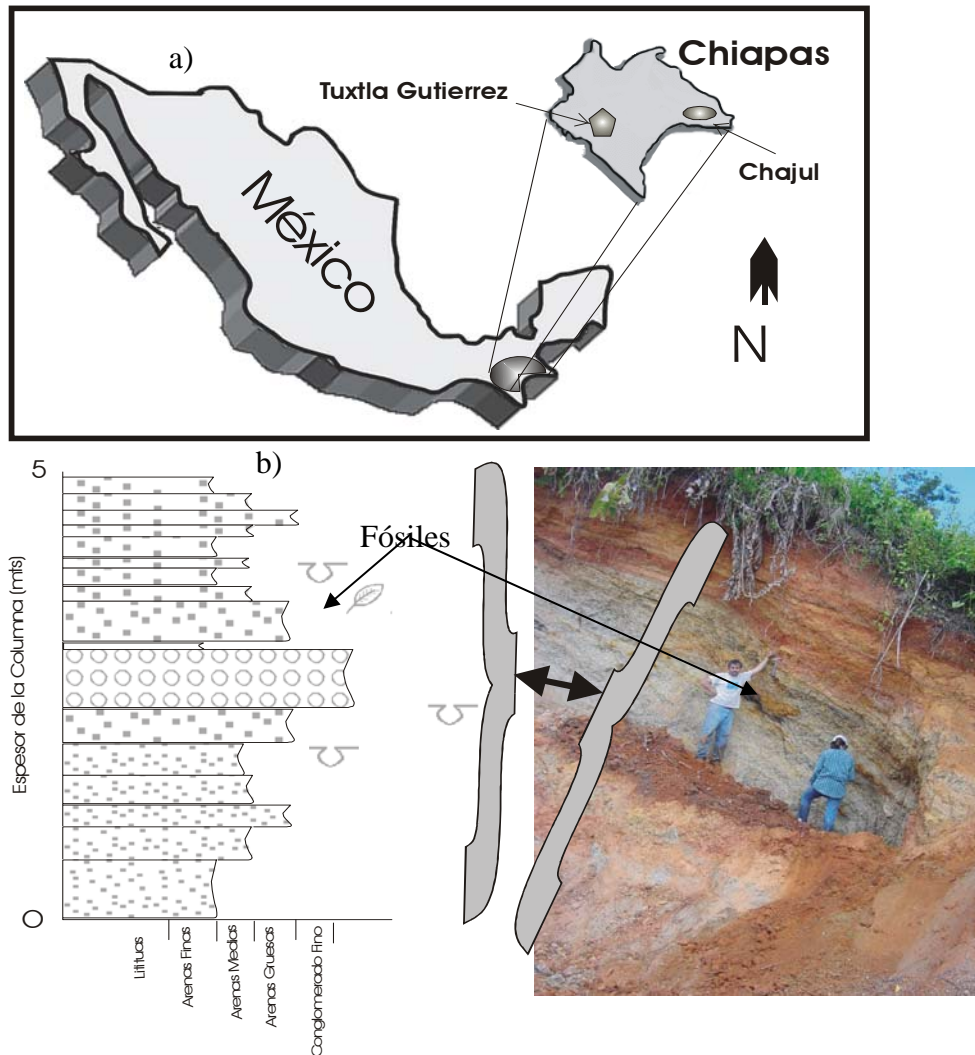


Figura 10.- a) Ubicación geográfica de la localidad las Guacamayas, en Chajul, Chiapas. b) Columna estratigráfica esquemática con ubicación de afloramiento con maderas fósiles

4.3.2.- Localidades actuales.

4.3. 2.1. Cd. Carmen, Campeche.

El municipio de Escárcega se encuentra entre 18° 51' y 18° 09' de latitud norte y los paralelos 90° 20' y 91° 33' de longitud oeste, a una altura de 60 metros sobre el

nivel del mar. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura promedio anual oscila entre los 26.0 y los 23.3 grados centígrados (Comisión Nacional del Agua).

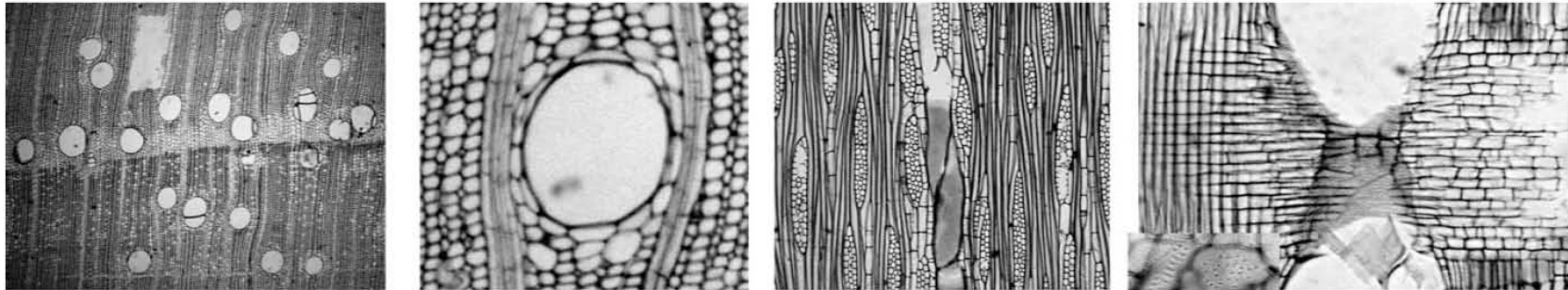
Las principales comunidad vegetales que se encuentran son las selvas mediana subperennifolia y baja subperennifolia. La primera está caracterizada por la altura media de las plantas que las componen: varía de 15 a 30 metros y en época de sequía pierden sus hojas entre el 25 y 50 % de los componentes. La segunda se caracteriza por presentar árboles del estrato dominante con menos de 15 metros de altura y también pierde completamente sus hojas en época de secas en el mismo porcentaje. Las principales plantas arbóreas que se encuentra se citan en la Tabla 3 (Patricia Olvera, comm pers. 2005) (Imágenes Anexas 1).

Muestra	Especie	No. Xiloteca
1	<i>Cederla odorata</i> L.	X-56
2	<i>Lysiloma bahamensis</i> Benth.	X-57
3	<i>Simarouba glauca</i> DC.	X-59
4	<i>Spondias bombin</i> L.	X-111
5	<i>Swietenia macrophylla</i> King.	X-112
6	<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb.	X-114
7	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell.	X-116
8	<i>Piscidia communis</i> (Blake) I.M. Johnst.	X-117
9	<i>Protium copal</i> (Schlttdl. & Cham.) Engel	X-118
10	<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.	X-119
11	<i>Pouteria unicularis</i> (J.D. Sm.) Baehni.	X-151
12	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Smith.	X-153
13	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni.	X-154
14	<i>Talisia olivaeformis</i> (Kunth) Radlk.	X-155 A
15	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	X-159
16	<i>Acacia dolichostachya</i> Blake	X-160
17	<i>Guettarda seleriana</i> (Loes) Standl.	X-163
18	<i>Exostema mexicanum</i> Gray	X-165
19	<i>Bucida buseras</i> L.	X-187
20	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	X-240
21	<i>Cordia dodecandra</i> DC.	X-243
22	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	X-247
23	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	X-274
24	<i>Dipholis salicifolia</i> (L.) A.D.C.	X-280
25	<i>Blepharidium mexicanum</i> Standl.	X-424
26	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Planch. Dence.	X-426
27	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Brito. et Millsp.	X-429
28	<i>Sickingia salvadorensis</i> Standl.	X-431
29	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	X-432
30	<i>Swartzia cubensis</i> (Brito. & Wilson) Standl.	X-435

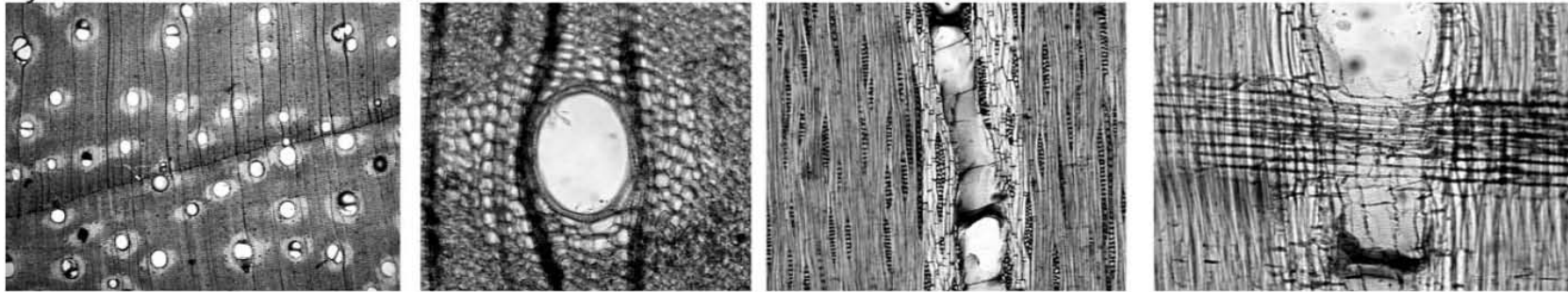
Tabla 3. Especies de la localidad de Campeche.

Fig. 11. Maderas Cd. Carmen, Campeche. Se ilustran porque no han sido citadas en algún trabajo, aunque las especies han sido descritas en otras localidades. El material que aquí se ilustra fue el que se utilizó para medir los parámetros en este estudio.

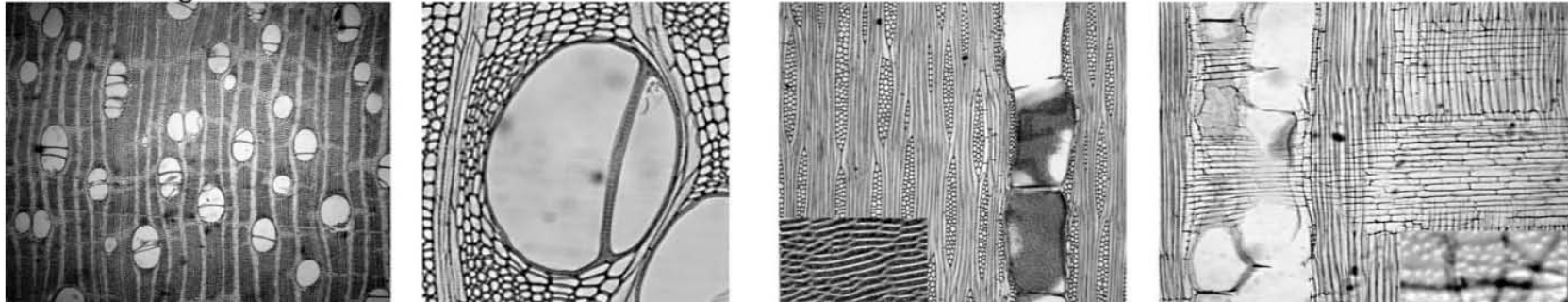
Cedrela odorata L.



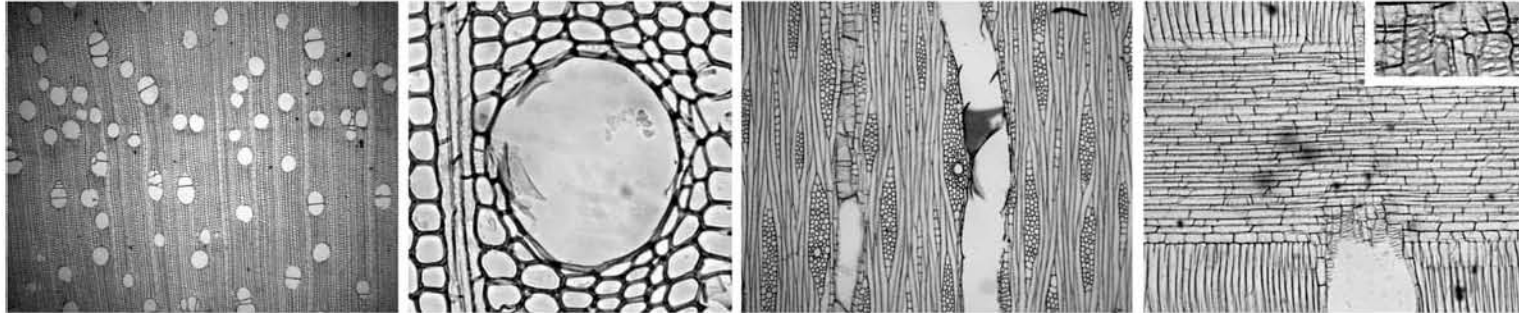
Lysiloma bahamensis Benth.



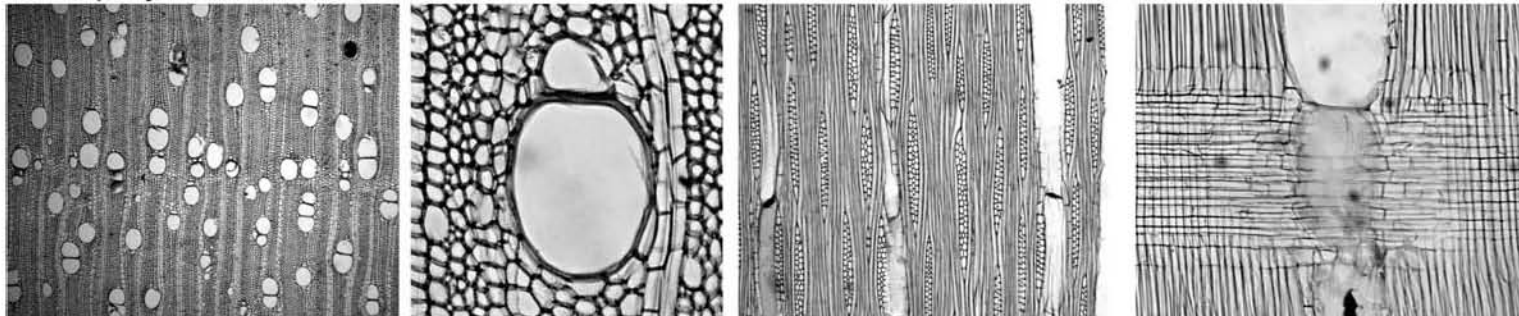
Simarouba glauca DC.



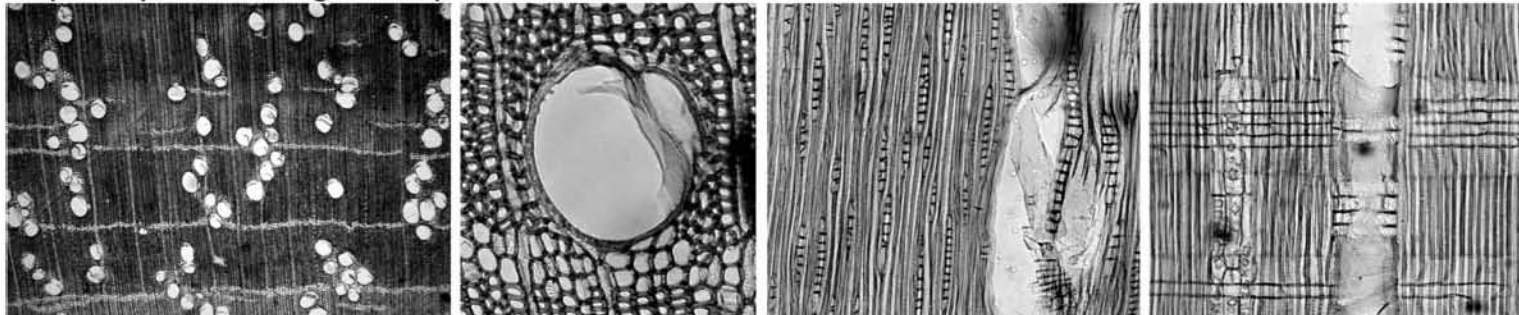
Swietenia macrophylla King.



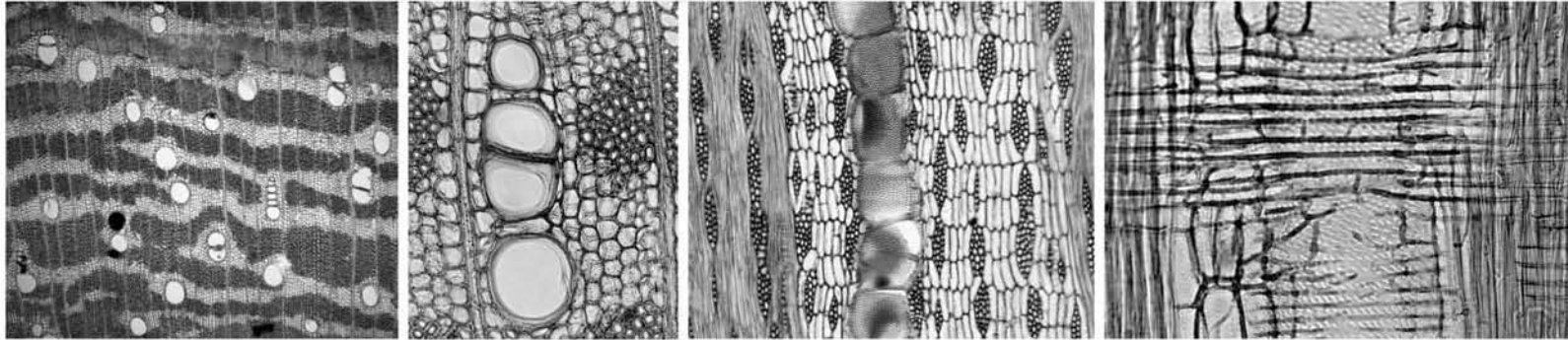
Calophyllum brasiliense Camb.



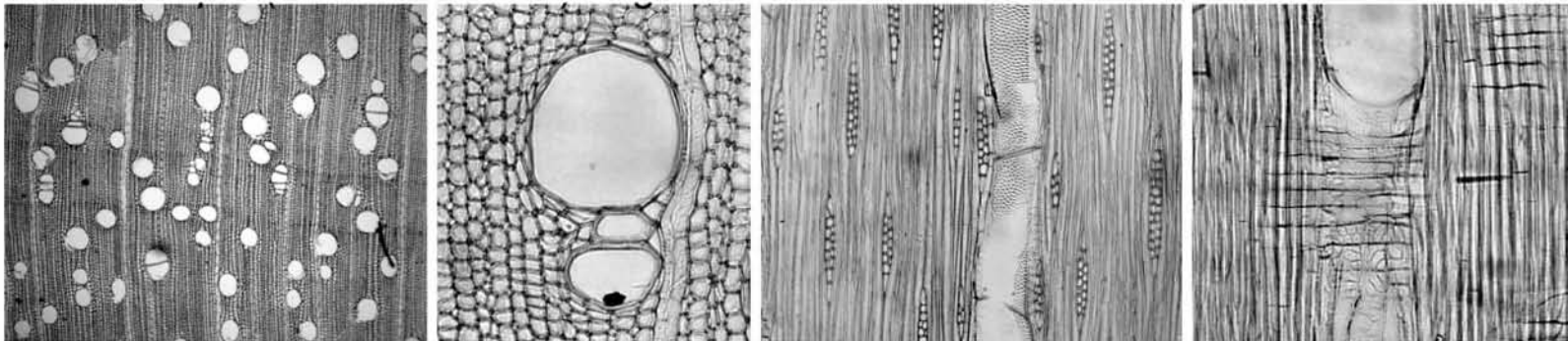
Aspidosperma megalocarpon Muell.



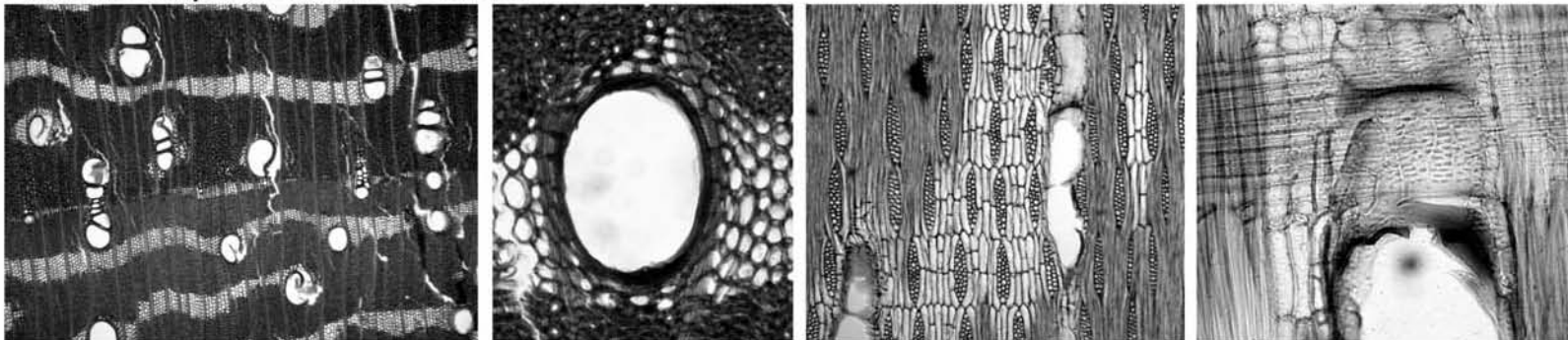
Piscidia communis (Blake) I.M. Johns



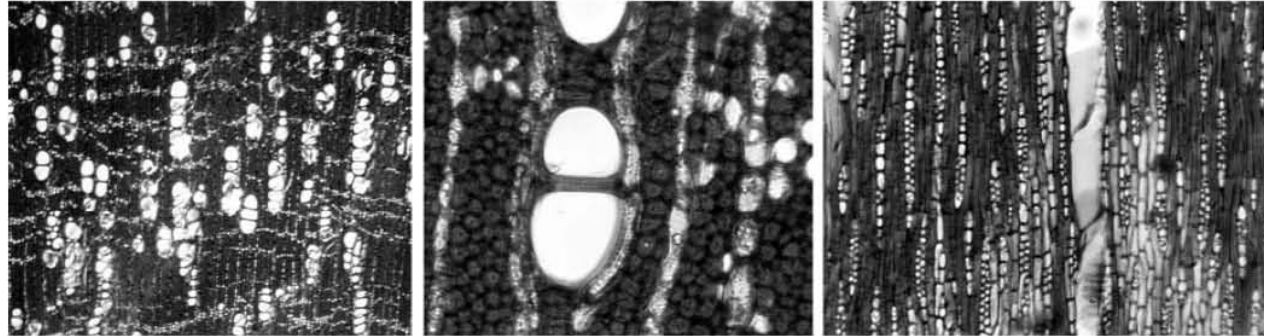
Protium copal (Schtdl. & Cham.) Engel



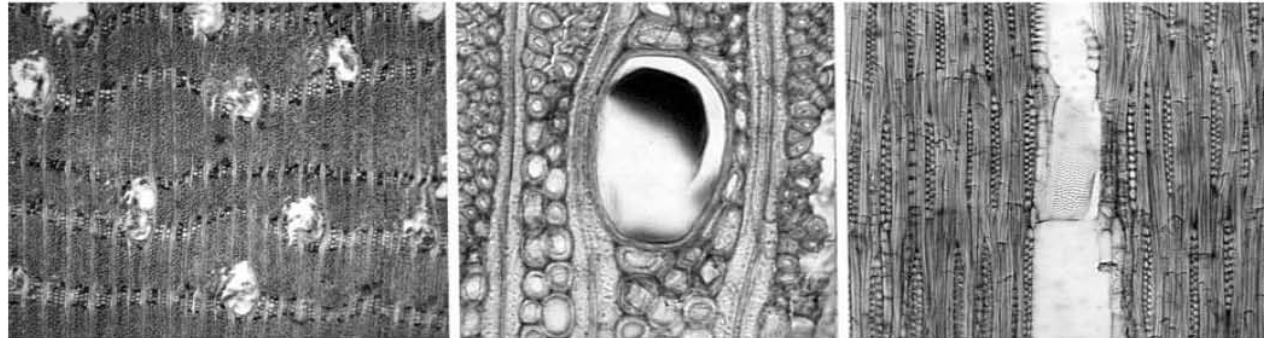
Lonchocarpus castilloi Standl



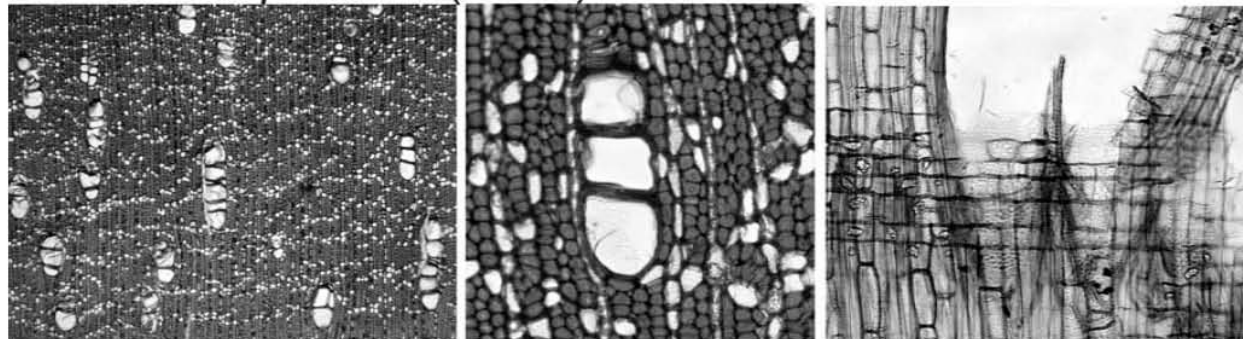
Pouteria unicularis (J.D. Sm.) Baehni.



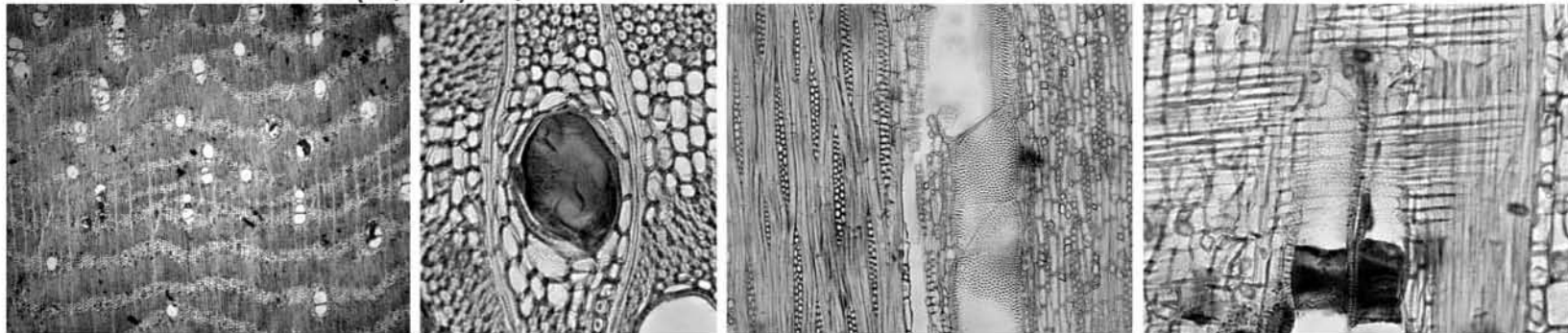
Swartzia cubensis (Brito. & Wilson) Standl.



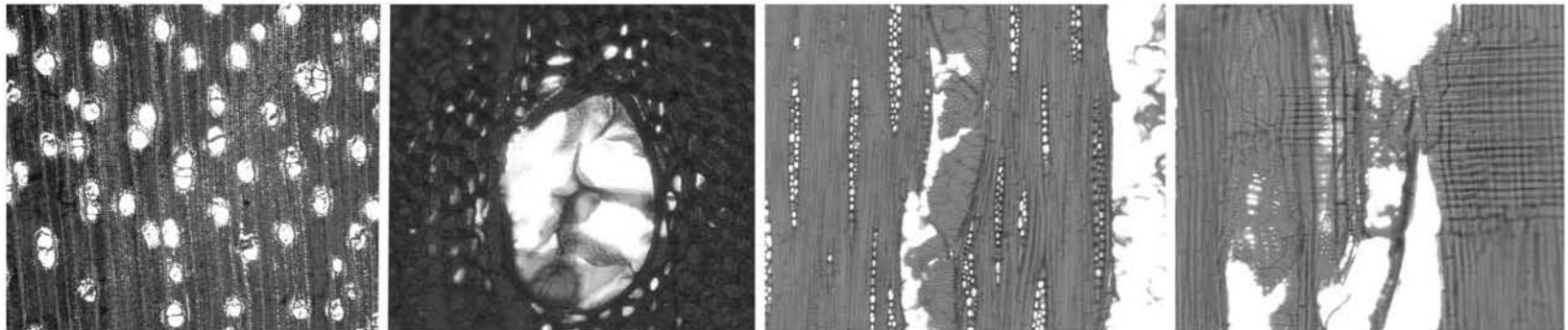
Pouteria campechiana (Kunth) Baehni.



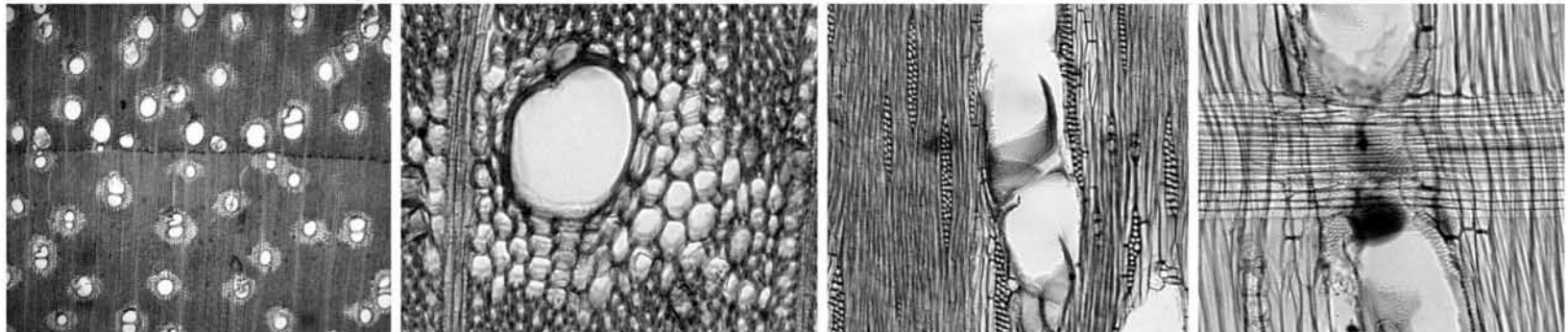
***Talisa oluvaeformis* (Kunth)**



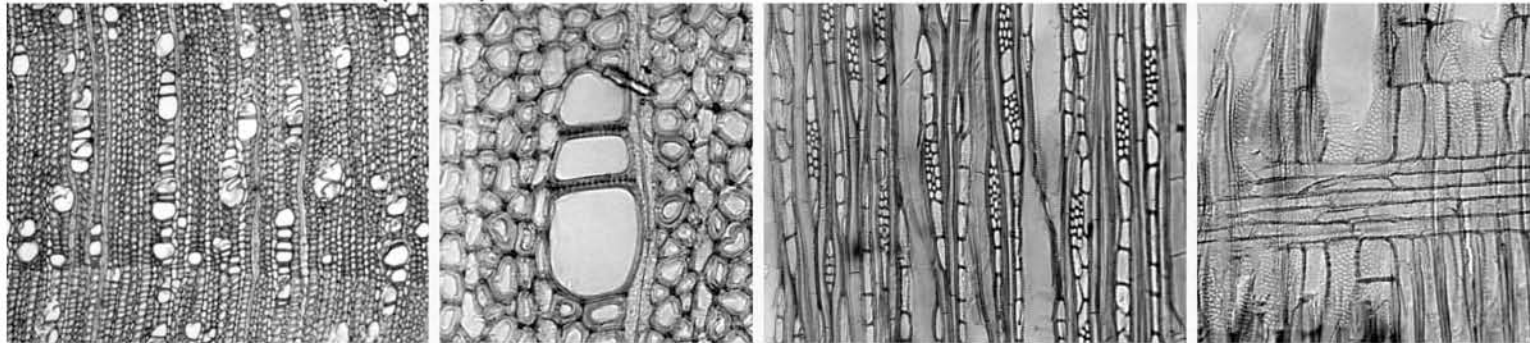
***Astronium graveolens* Jacq.**



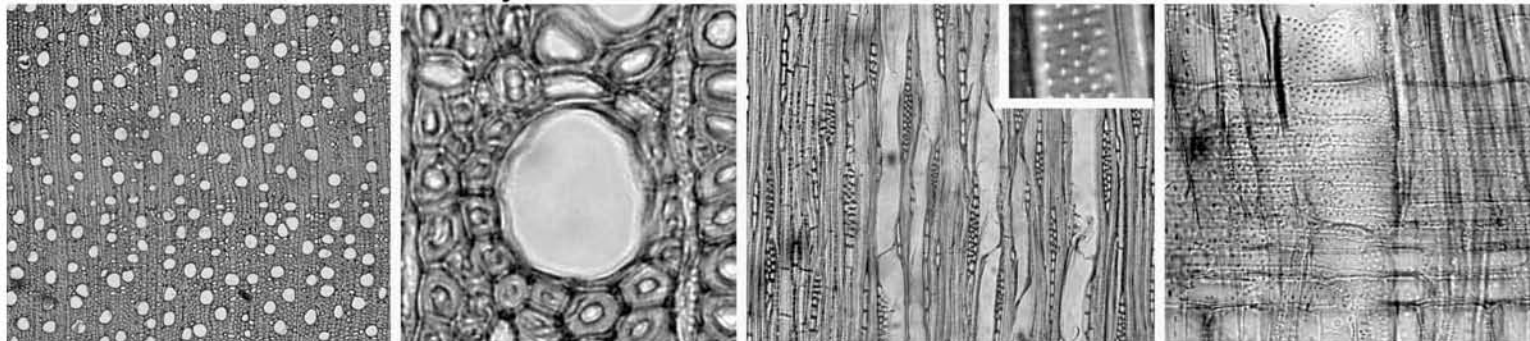
***Acacia dolichostachya* Blake**



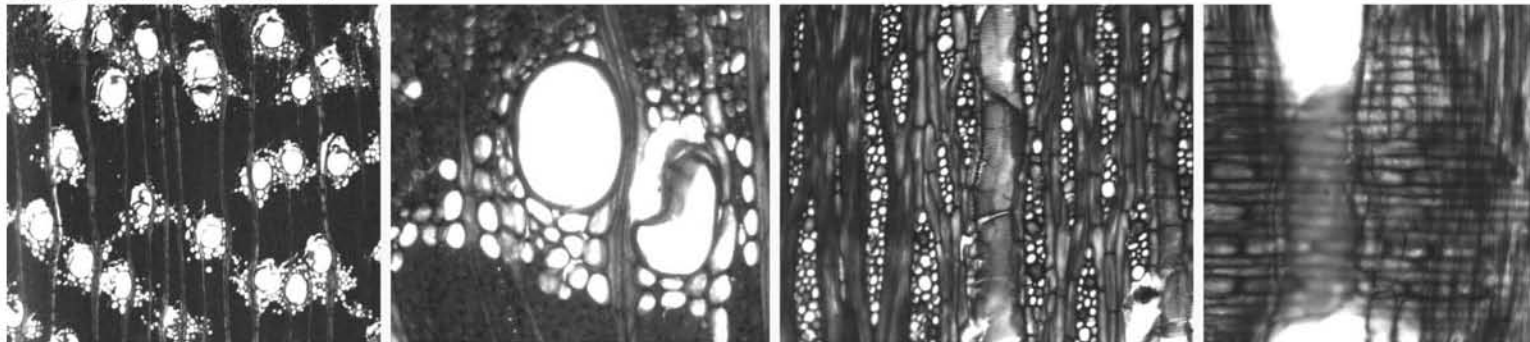
Guettarda seleriana (Loes) Stand.



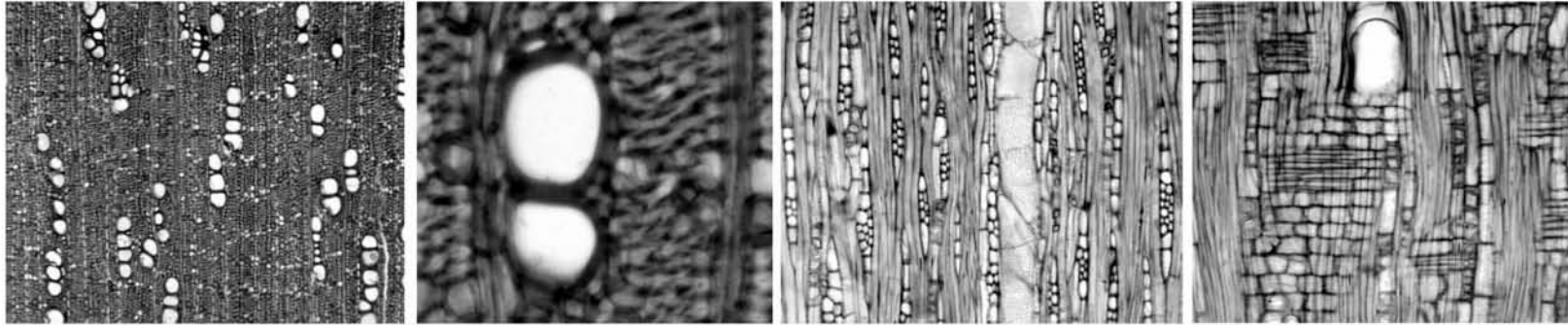
Exosterma mexicanum Gray.



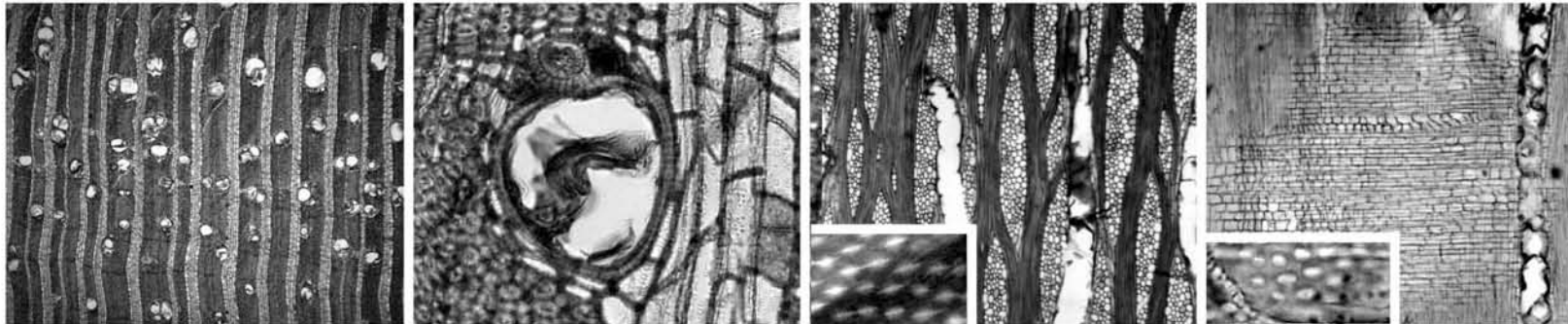
Bucida buseras L.



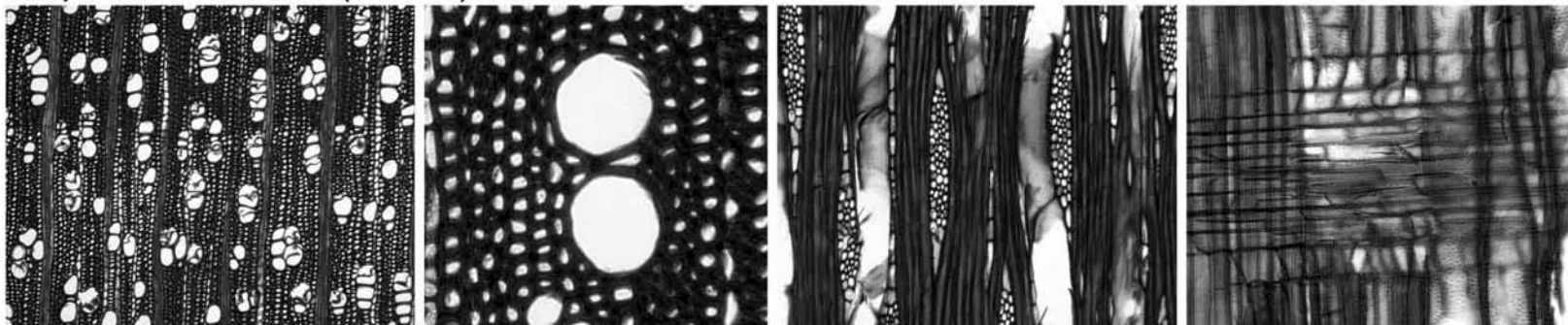
Manilkara zapota (L.) Royen



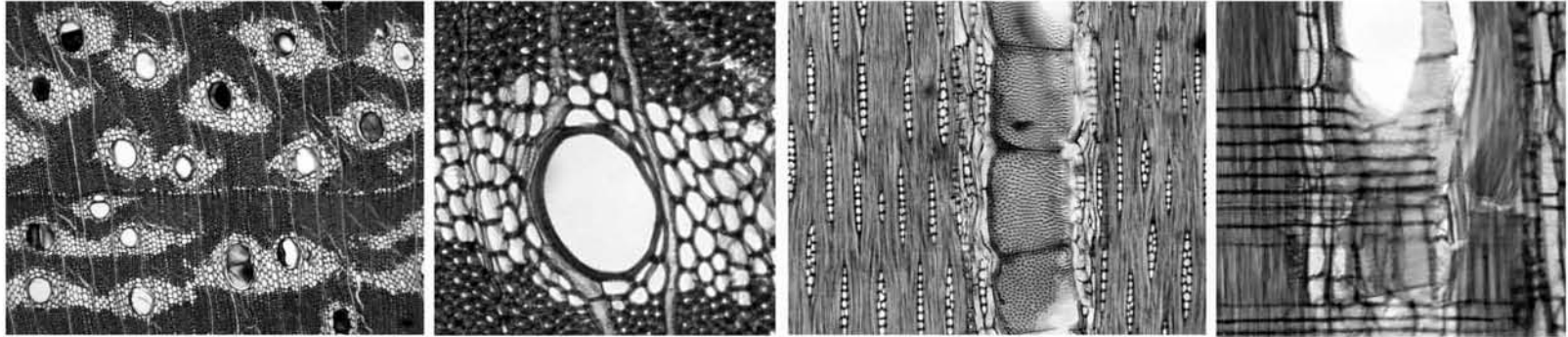
Cordia dodecandra DC.



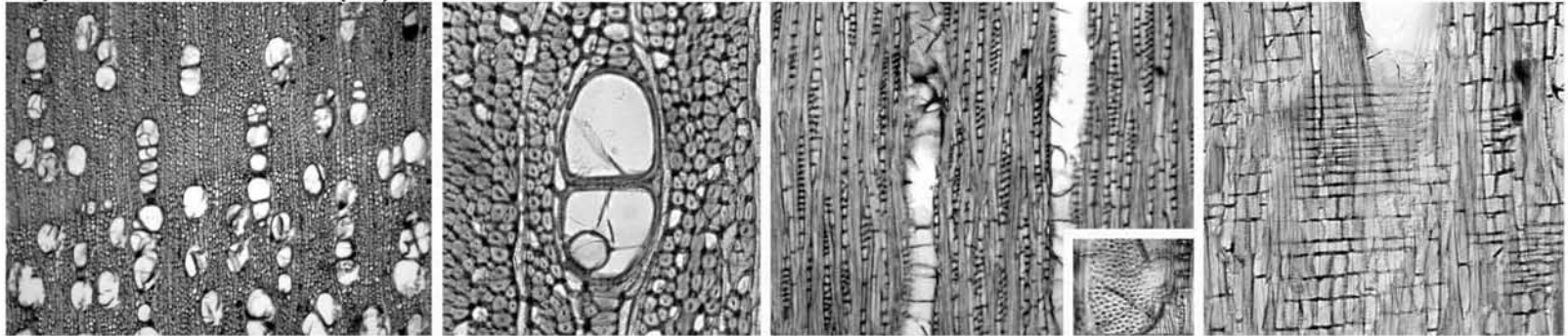
Ampelocera hottlei (Standl.) Standl.



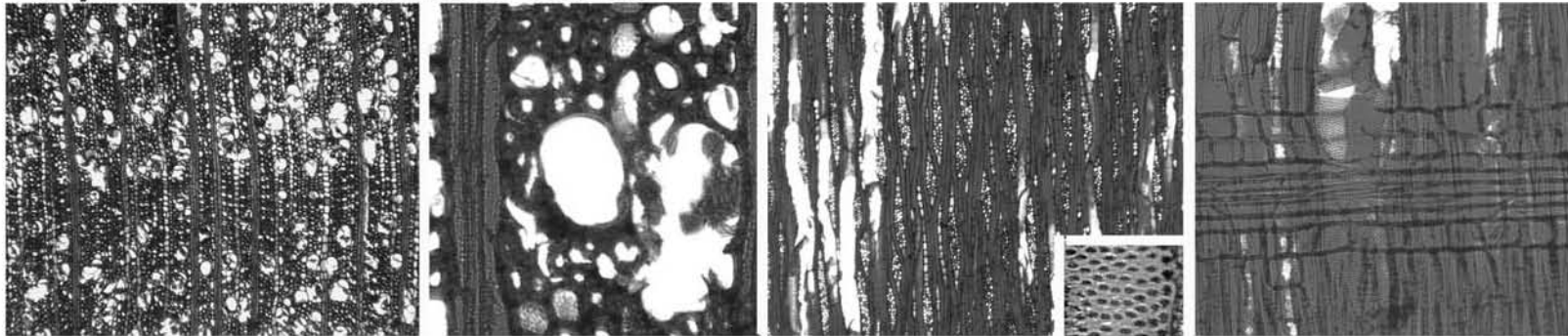
***Platymiscium yacatanum* Standl.**



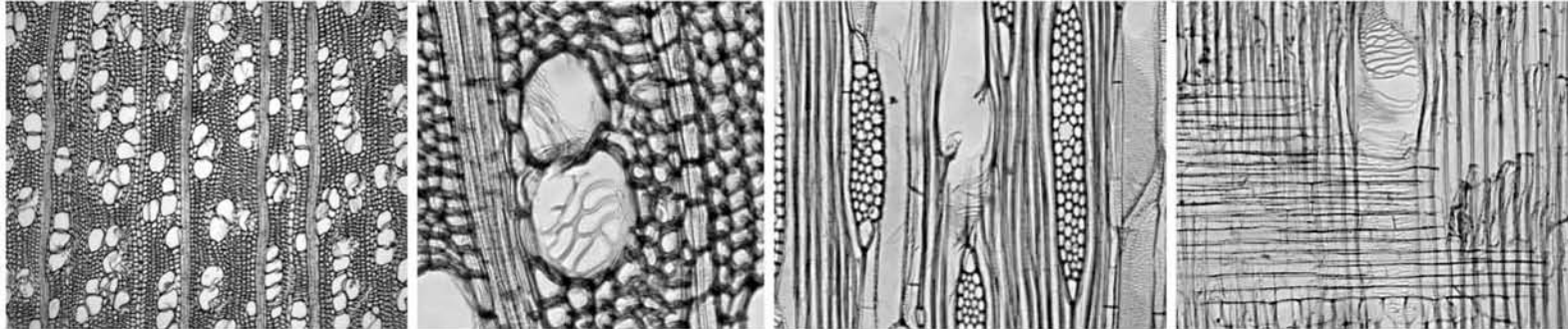
***Dipholis salicifolia* (L.) A. D. C.**



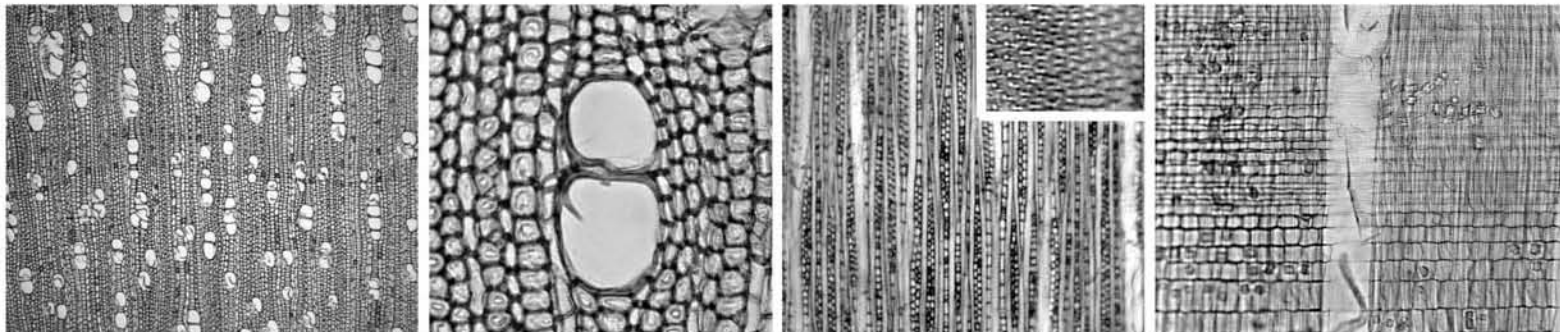
***Blepharidium mexicanum* Standl.**



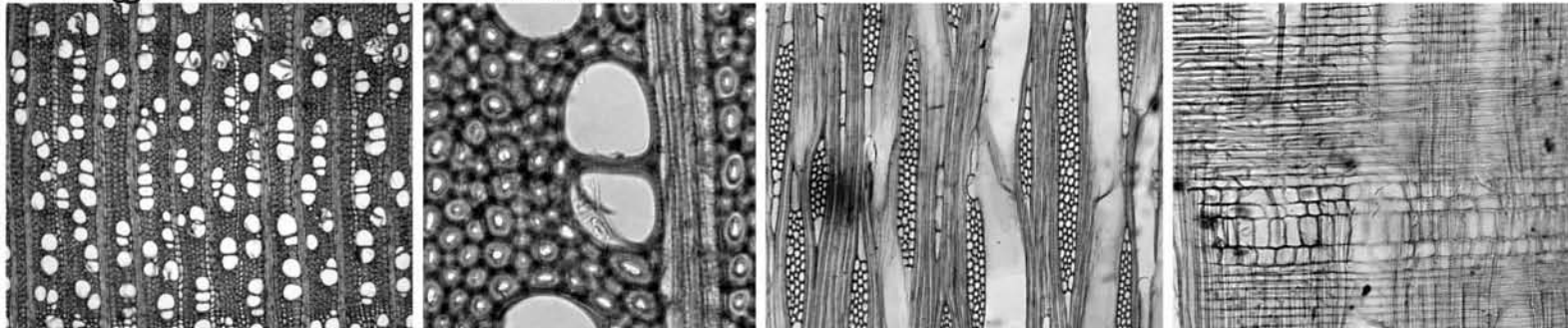
***Dendropanax arboreus* (L.) Planch. Dence**



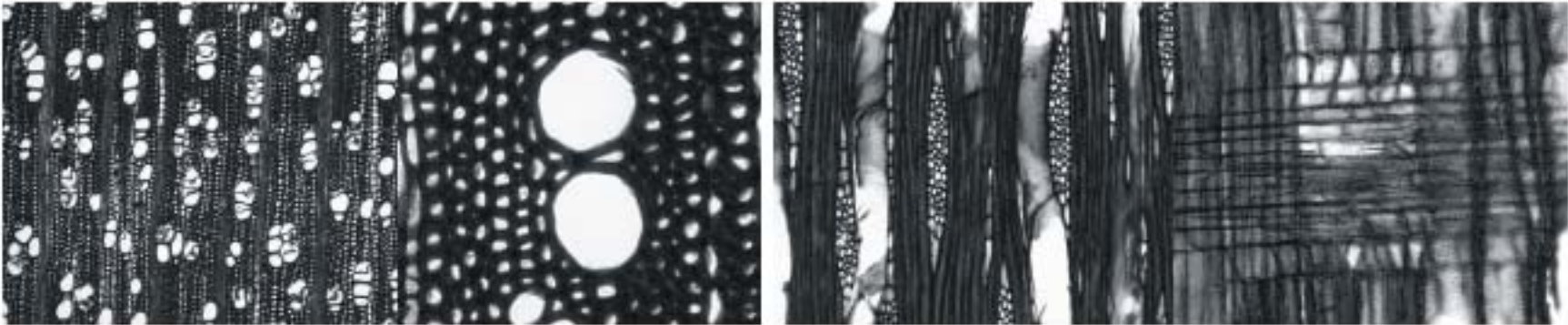
***Zuelania guidonia* (Sw.) Brito. Et. Millsp.**



***Sickingia salvadorensis* Standl.**



Ampelocera hottlei (Standl.) Standl.



Swartzia cubensis (Brito. & Wilson) Standl.



4.3.2.2. Tehuacán.

La localidad se ubica en la región del Valle de Tehuacán, Puebla. Es un matorral xerófilo con árboles y arbustos. La altitud a la que se encuentra oscila en los 650 y 1500 msnm. Esta rodeada por montañas con elevaciones de hasta de 3000 msnm en donde prevalece un clima semiárido, Bso y BS1 con condiciones cálida y semicálida, temperatura media anual entre 18 y 22°C, régimen de lluvias de verano y poca a extrema oscilación de temperatura (García, 1981). El promedio anual de lluvias es de 478 mm,

Tabla 4. Lista de especies de la localidad de Tehuacán, Puebla.

	Especie	# MEXU
1	<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth.	964
2	<i>Pistacia mexicana</i> Kunth.	943
3	<i>Rhus</i> sp.	979
4	<i>Berberis quinquefolia</i> (Standl.) Marroq.	968
5	<i>Ceiba parvifolia</i> Rose	961
6	<i>Ehretia latifolia</i> DC.	945
7	<i>Bursera copallifera</i> (Sessé & Mociño) Bullok	957
8	<i>Bursera morelensis</i> Ramírez	960
9	<i>Gochnatia purpusii</i> Brandege	973
10	<i>Erythroxylum compactum</i> Rose	987
11	<i>Euphorbia shlechtendalii</i> (Hook & Arg.) Muell. Arg.	956
12	<i>Fouquieria formosa</i> Kunth.	965
13	<i>Garrya ovata</i> Benth.	949
14	<i>Krameria cytisoides</i> Cav.	953
15	<i>Salvia candicans</i> Mart. & Gal.	969
16	<i>Acacia bilimekii</i> Macbr.	962
17	<i>Acacia subangulata</i> Rose	981
18	<i>Calia secundiflora</i> L.	970
19	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pavón) Harás	959
20	<i>Conzattia multiflora</i> (Robison) Standley	966
21	<i>Harpalyce formosa</i> Mociño & Sessé ex DC.	984
22	<i>Havardia acatlensis</i> (Benth.) Britton & Rose	975
23	<i>Leucaena esculenta</i> (Mociño & Sessé) Benth.	974
24	<i>Lonchocarpus oaxacensis</i> Pittier	955
25	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) M.C.	946
26	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H. B. K.	985
27	<i>Cedrela salvadorensis</i> Standley	958
28	<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torrey	971
29	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roemer & Schultes) Zucc.	942
30	<i>Ziziphus amole</i> (Sessé & Mociño) M.C. Johnston	963
31	<i>Cercocarpus fothergilloides</i> Kunth.	978
32	<i>Bouvardia longiflora</i> (Cav.) Kunth.	950
33	<i>Coutaportia giesbreghtiana</i> (Baillon) Urban	951
34	<i>Randia capitata</i> DC.	972
35	<i>Casimiroa calderoniae</i> Chiang & Gonz-Medr.	980
36	<i>Helietta lucida</i> Brandege	986
37	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	977
38	<i>Bernardia mexicana</i> (Hook. & Arg.) Muel. Arg.	982
39	<i>Ptelea trifoliata</i> L.	972
40	<i>Bumelia salicifolia</i> (L.) Sw.	948
41	<i>Citharexylum tetramerum</i> Brandege	952
42	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	976
43	<i>Senna galeottiana</i> (Martens) Irwin & Barneby	954

con una mayor precipitación entre junio y septiembre (García, 1981; Abundis et al., 2005; Tabla 4). Las maderas mencionadas para esta localidad no son ilustradas, ya que se cuenta con una publicación especial de las mismas, “Maderas de un matorral Xerofilo de la Reserva Tehuacan-Cuihatlan” (Abundis et al., 2005).

5. RESULTADOS.

5.1. Descripciones de las maderas fósiles.

Se realizó la descripción anatómica de 162 muestras de fragmentos de maderas permineralizadas de las localidades de Chajul, Chiapas, y Panotla Tlaxcala, obteniendo un total de 25 morfotipos para la localidad de Chiapas y 24 de morfotipos para Tlaxcala. También se hizo la descripción anatómica de 72 especies diferentes pertenecientes a dos localidades arbóreas actuales.

Se generaron 120 matrices de datos, en las que se describen los caracteres anatómicos de cada madera, ya sean de las localidades fosilíferas o actuales. Todas esas matrices se redujeron a solo 4 matrices generales de área, en las que se muestran los promedios de los caracteres anatómicos de los tipos y/o especies de cada localidad. De esas matrices solo se obtuvo una donde se tengan las comunidades vs. los caracteres que se ocuparon para el análisis de regresión. Por ejemplo una de las matrices con los datos anatómicos individuales se muestra en la Tabla 5.

5.1 .1. Panotla, Tlaxcala.

Tipo 1 (Tlax 50; Fig. 11)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles sólo con ayuda de una lupa, se encuentran delimitados por el engrosamiento de las últimas 2 hileras de fibras de la madera tardía. La porosidad es difusa, en algunas zonas tiene arreglo en forma de flama. Los vasos son en un 50%, solitario, 35% se encuentran en agrupaciones radiales de 2, 10% de 3 y 4, y el 5 % restante en pequeños racimos. Se cuentan en promedio 13 (10-14) vasos por mm². Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma redondeada a oval, tiene un diámetro tangencial de 120 (70-150) µm, grosor de pared de 10 µm; longitud de 300 (190-610) µm. Tienen una placa de perforación simple, punteaduras intervasculares areoladas, alternas, con diámetro promedio de 5 (4-6) µm. Las punteaduras vaso radio son de tipo opuestas y con diámetro promedio de 4 µm. Las fibras son septadas y no septadas. Las septadas tienen de 2 a 3 septos. Las fibras son de tipo libriforme, tiene diámetro de lumen de 6 (5-7) µm y grosor de pared de 2 (2-2.5) µm. El parénquima apotraqueal es difuso y escaso. El parénquima

paratraqueal es vasicéntrico de 3 a 4 células de ancho, en algunas zonas se convierte en alado. Los radios son uni y biseriados, se cuentan en promedio 16 (4-19) radios por mm., estos últimos miden 22.5 (20-25) μm de ancho, alcanzan 6 células y 220 (145-370) μm de altura, son de tipo homogéneo.

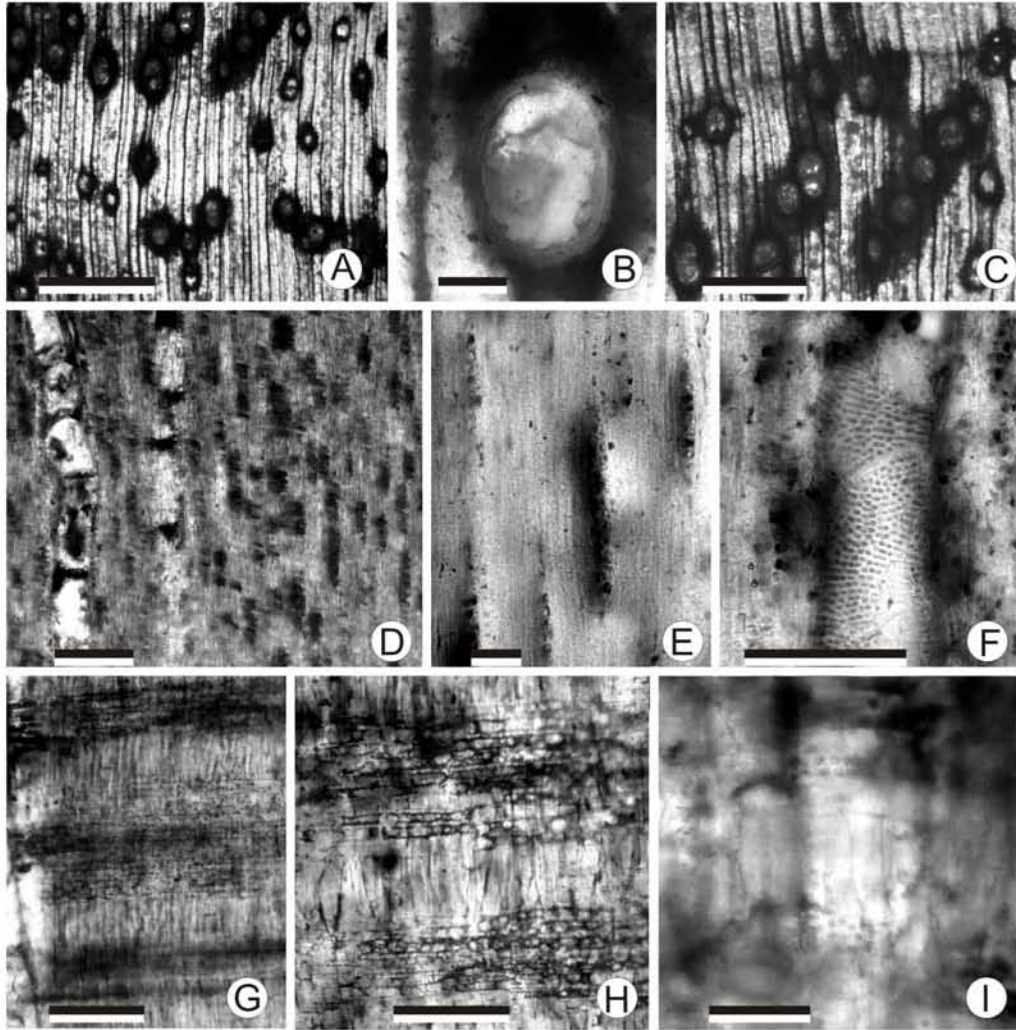


Fig. 11. Madera tipo 1(Tlax 50). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad semi-anular, con dominancia de vasos solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Corte transversal, mostrando forma ovalada de los elemento de vaso con parénquima vasicéntrico. Escala = 50 μm . **C)** Corte transversal, mostrando límite del anillo de crecimiento y arreglo en flama de los vasos. Escala = 500 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando arreglo difuso de radios y vasos. Escala = 200 μm . **E)** Acercamiento de radios uniseriados. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento de elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas y placa de perforación simple (flecha). Escala = 100 μm . **G)** Corte radial, muestra arreglo de los radios. Escala = 500 μm . **H)** Acercamiento de un radio, mostrando la homogeneidad de sus células. Escala = 50 μm . **i)** Acercamiento de un campo de cruzamiento con punteaduras vaso-radio opuesta. Escala = 20 μm .

Tipo 2 (Ca2 Tlax; Fig. 12)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por las últimas células de la madera tardía que se engrosan. La porosidad es difusa, los vasos se encuentran mayoritariamente solitarios, un 70%, o en agregados radiales de 2-3 en un 28% y en racimos en un 2%. Los vasos en sección transversal son semi-ovalados, tienen diámetro tangencial de 160 (90-200) μm , y se cuentan en promedio 8 (5-11)/ mm^2 . Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, pared con grosor de pared de 5 (4-6) μm , las punteaduras intervasculares son de tipo alterna, con diámetro de 8.3 (7.5 a 10) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas y tienen diámetro de 7.5 (7-8.5) μm . Las fibras de forma libriforme son septadas y no septadas, tienen diámetro de lumen de 12 (10 -13) μm en promedio y grosor de pared de 5 μm . Los radios son uni y biseriados, de tipo homogéneos. Se cuentan alrededor de 10 (8-13)/ mm linear, tienen ancho de 16 (14-17) μm y altura de 8 células o 145 (110-200) μm . El parénquima apotraqueal es difuso escaso; el parénquima paratraqueal es vasicéntrico con aproximadamente dos células de grosor, aunque en algunos sectores de la madera es de 3 células con tendencia a formar pequeñas alas. La madera tiene pequeños grupos de 3 o 4 vasos, a veces referidos como vasos abortivos.

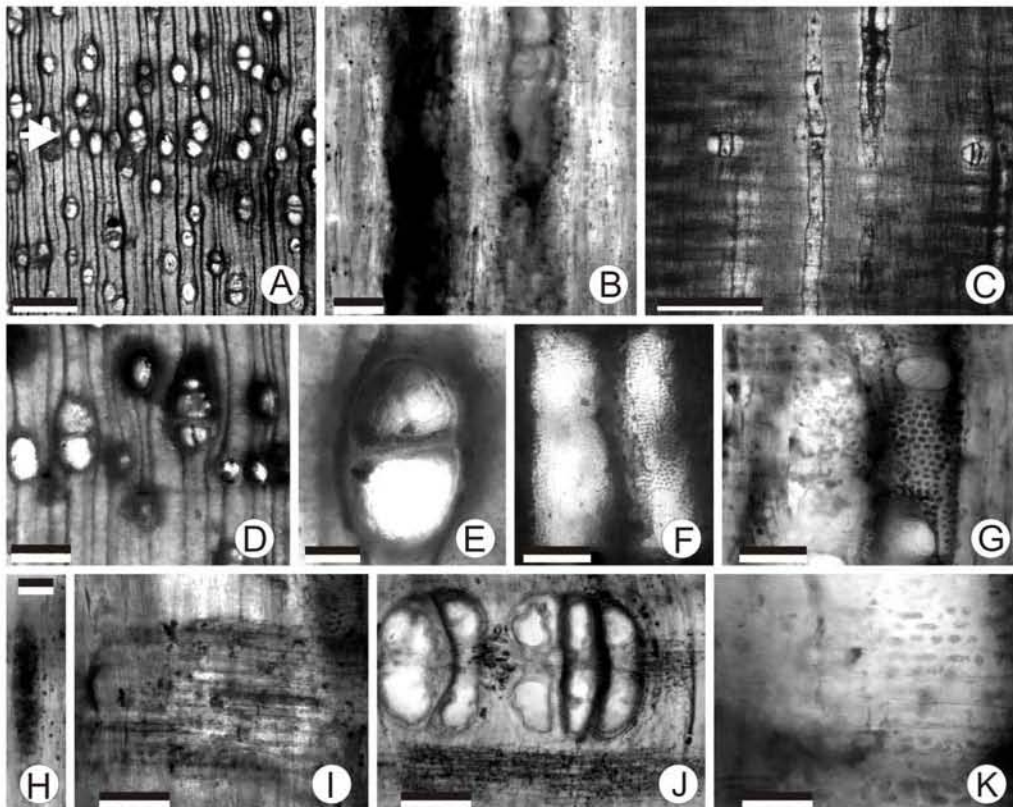


Fig. 12. Madera tipo 2 (Ca2 Tlax). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y límites de anillos de crecimiento (Flecha). Escala = 500 μm . **B)** Corte tangencial, mostrando elemento de vaso y radios biseriados. Escala = 100 μm . **C)** Corte radial, mostrando radios homogéneos, y vaso abortivos. Escala = 500 μm . **D)** Corte transversal, mostrando vasos solitarios y agrados radiales de 2 y 3 células. Escala = 300 μm . **E)** Vasos múltiples radiales y con forma ovoide. Escala = 50 μm . **F)** Corte tangencial, de un elemento de vaso mostrando punteaduras intervasculares. Escala = 100 μm . **G)** Acercamiento de un elemento de vaso, mostrando punteaduras intervasculares y placa de perforación simple. Escala = 100 μm . **H)** Acercamiento a un radio biseriado. Escala = 30 μm . **I)** Corte radial, mostrando radio homogéneo. **J)** Acercamiento radial de vasos abortivos agrupados. Escala = 100 μm . **K)** Corte radial, mostrando campo de cruzamiento con punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 30 μm .

Tipo 3 (Tlax 3; Fig. 13)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles delimitados por una pequeña banda de parénquima marginal, compuesta de 2 células de espesor. La porosidad es difusa, los vasos son solitarios, en un 75%, en agregados radiales de 2 y 3 vasos en un 20%, de 4 y 5 en 5 %, y ocasionalmente forman racimos. Se cuentan aproximadamente 16 (14-19) vasos por mm^2 . El elemento de vaso en sección transversal tiene forma ovoide, diámetro tangencial de 100 (60-130) μm , longitud de 300 (170-580) μm , grosor de pared que varía de 2-3 μm , placa de perforación simple, y punteaduras intervasculares alternas, con diámetro tangencial de 13 (11-14) μm . Las punteaduras vaso radio son vesiculares, con diámetro de 13 (12-14) μm . Los radios son uniseriados y homogéneos, tienen ancho de 30 (26-32) μm , y altura de 180 (80-400) μm o de 12 células. Las fibras son de tipo libriforme, se encuentran septadas y no septadas, tienen 2 septos en promedio. El diámetro de su lumen es de 10 (9-12) μm y el grosor de pared es de 3 μm . El parénquima apotraqueal es difuso y marginal, mientras que el parénquima paratraqueal es vasicéntrico.

Tipo 4 (Tlax. 4; Fig. 14)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento semi anulares, delimitados por una banda de 2 células de ancho de parénquima marginal. La madera tiene porosidad difusa, 65% de los vasos son solitarios, aunque hay múltiples radiales de 2 y 3 en un 30%, escaso de 4, y algunos en racimos, 5%. Se cuentan 18 (14-21) vasos por mm^2 , en corte transversal tienen forma ovalada, pared de 5 μm de grosor, diámetro de 100 (40-120) μm , y longitud de 220 (160-310) μm y abundantes tilides. En sección tangencial los elementos de vaso tienen punteaduras intervasculares alternas, placa de perforación simple, y gomas y/o tilides. Las punteaduras vaso

radio son de tipo reticulada con un diámetro promedio de 9 (8-10) μm . Las fibras libriforme de forma rectangular son septadas, con 2 septos por fibra. Su diámetro de lumen es de 15 (13-16) μm , y el grosor de pared es de 4-6 μm . El parénquima apotraqueal es difuso, y marginal de 2 células de ancho. El parénquima paratraqueal es escaso, aunque se le encuentra vasicéntrico, con 2 células de espesor, y puede llegar ser confluyente debido a la gran cercanía de los elementos de vaso. Los radios son uniseriados, aunque en algunos sectores se vuelven biseriados, tienen ancho de 40 (32-46) μm , altura de 3-18 células y 259 (80-465) μm . Los radios son homogéneos, en algunos sectores presentan cristales romboidales. Se cuentan 16 radios por mm.

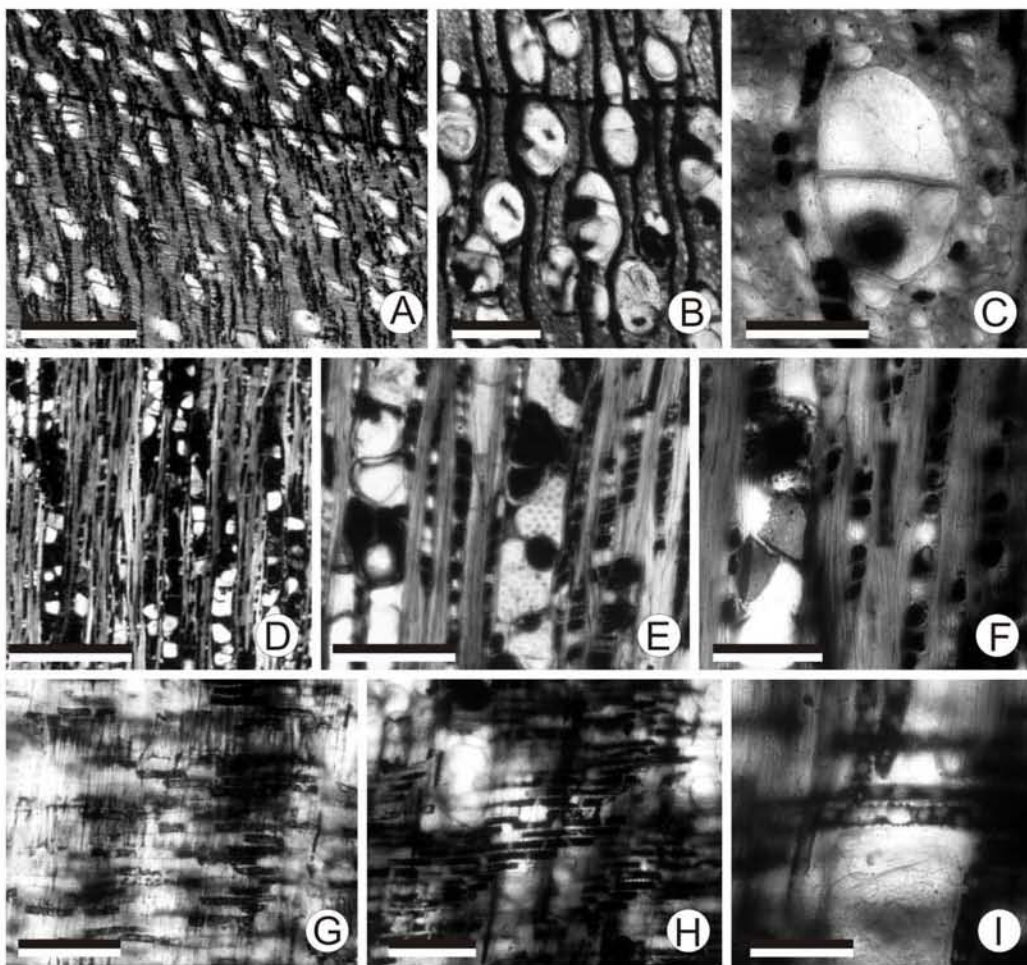


Fig. 13. Madera tipo 3 (Tlax 3). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y delimitación de los anillos de crecimiento por parénquima marginal. Escala = 500 μm . **B)** Corte transversal, acercamiento de vasos en grupos radiales. Escala = 200 μm . **C)** Acercamiento de vasos múltiples radial, mostrando abundancia de gomas dentro de los mismos, y el parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando radios uniseriados y su relación con elementos de vaso. Escala = 500 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas. Escala = 200 μm . **F)** Corte tangencial, mostrando tilosis en los elementos de vaso. **G)** Corte

radial, mostrando patrón general de los radios. Escala = 100 μm . **H)** Acercamiento de un radio, mostrando homogeneidad de las células que lo componen. Escala = 100 μm . **I)** Campo de cruzamiento, mostrando punteaduras vaso-radio vesiculares. Escala = 50 μm .

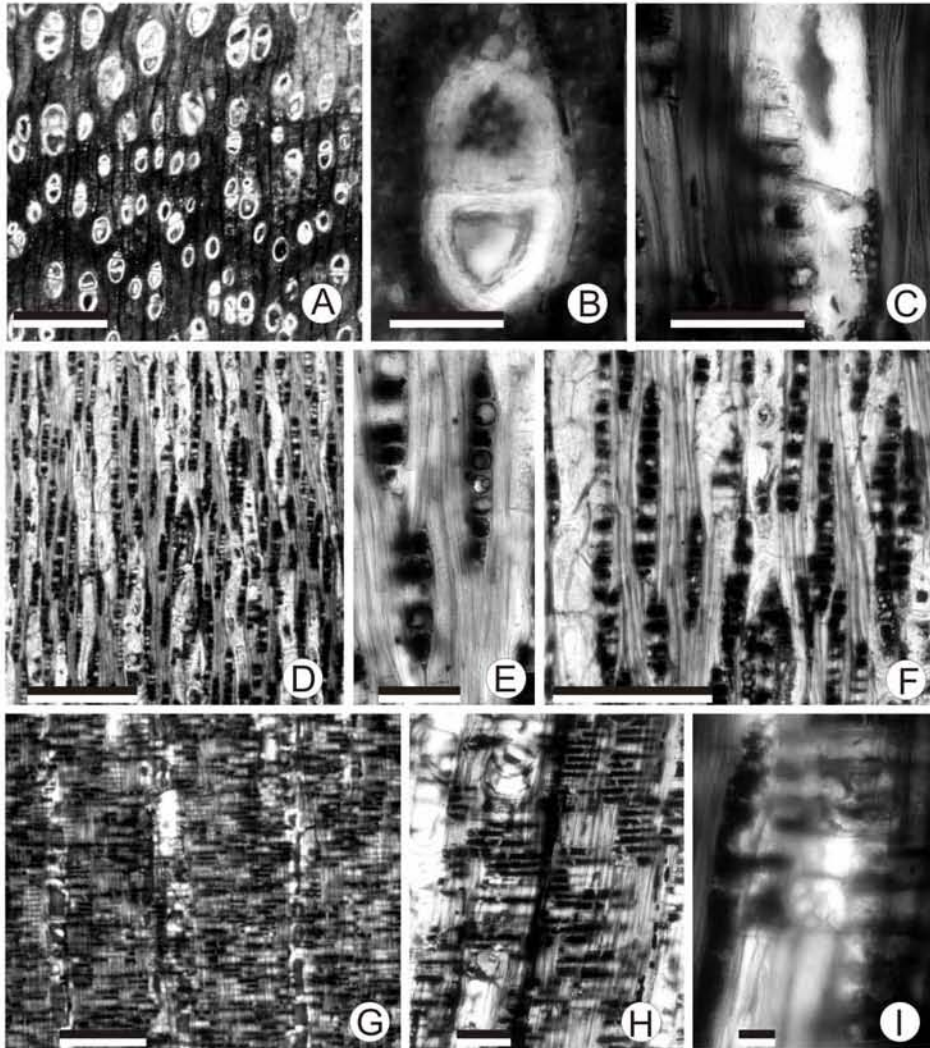


Fig. 14. Madera tipo 4 (Tlax. 4). **A)** Corte transversal, mostrando anillo de crecimiento semianular y porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Vasos múltiples radiales y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando elementos de vaso con placa de perforación simple y las punteaduras opuestas. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando arreglo de radios uniseriados. Escala = 500 μm . **E)** Acercamiento de radios mostrando sectores con algunos cristales romboidales. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento de radios mostrando sitios donde se convierten en biseriados. Escala = 500 μm . **G)** Corte radial, mostrando arreglo de los radios homogéneos. Escala = 500 μm . **H)** Acercamiento de radio homogéneo formado por células procumbentes. Escala = 100 μm . **i)** Campo de cruzamiento mostrando las punteaduras vaso-radio reticuladas. Escala = 10 μm .

Tipo 5 (Tlax 36; Fig. 15)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal, compuesta de 2 células de ancho. Presenta porosidad difusa, la mayoría de los vasos son solitarios, 95%, aunque hay grupos radiales de 2-4 vasos, 5%. La forma de los vasos en sección transversal es redondeada, se cuentan 7 (5-8)/ mm², tienen diámetro de 200 (140-220) μm, altura de 390 (180 – 550) μm, y grosor de pared de 4 μm, placa de perforación simple, y punteaduras areoladas alternas aparentemente ornamentadas, con diámetro de 5 (4-6) μm. La punteaduras vaso radio son opuestas y tienen diámetro de 3 (3-4) μm. Los radios son bi-triseriados, heterogéneos, se cuentan de 9 (6-11)/ mm, tienen ancho de 22.5 (19-28) μm, y altura de 210 (110-240) μm. Las fibras libríforme son septadas, con 3 – 4 septos por fibra, tienen diámetro de lumen de 6 (5-8) μm y grosor de pared de 2 (2-3) μm. El parénquima apotraqueal es marginal y difuso, mientras que el paratraqueal vasicéntrico tiene alas cortas.

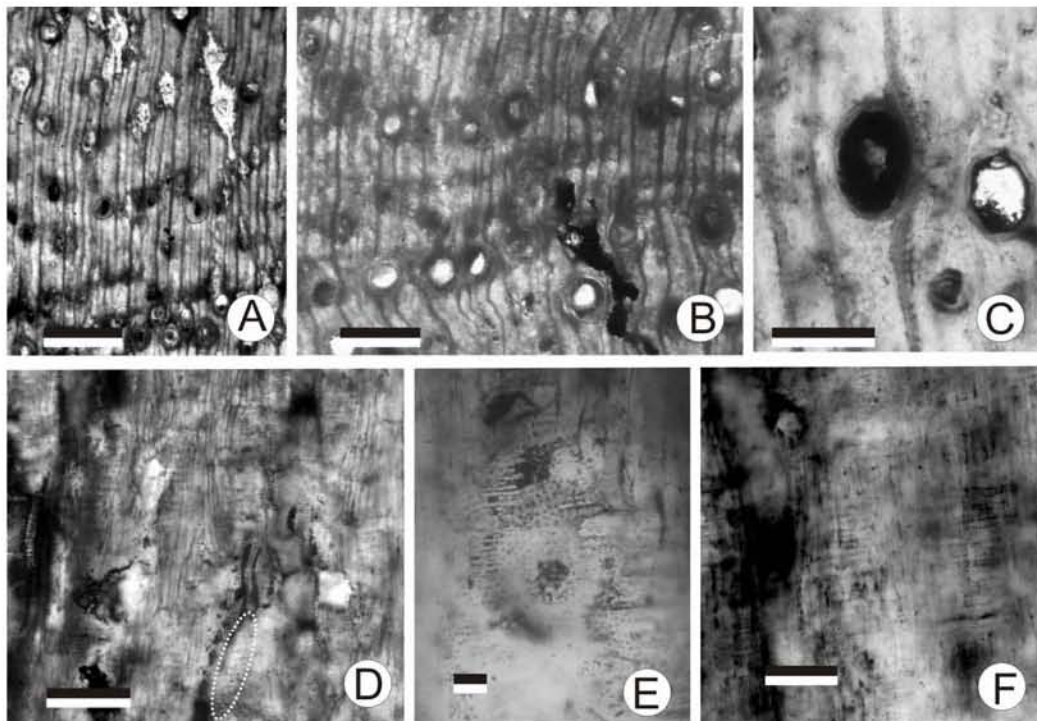


Fig. 15. Madera tipo 5 (Tlax 36). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad semi-anular y con una banda de parénquima marginal. Escala = 500 μm. **B)** Sección trasversal, mostrando alineación tangencial de los elementos de vaso, y parénquima vasicéntrico. Escala = 500 μm. **C)** Acercamiento de un elemento de vaso, con forma ovalada y parénquima vasicéntrico. Escala = 200 μm. **D)** Corte tangencial, mostrando los radios bi-triseriados. Escala = 50 μm. **E)** Corte radial, mostrando campo de cruzamiento con punteaduras vaso-radio opuestas. **F)** Corte radial, mostrando los radios heterogéneos. Escala = 100 μm.

Tipo 6 (Tlax5; Fig. 16)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por las paredes celulares engrosadas de las últimas dos hileras de madera tardía, y porosidad semi-anular. Los vasos son mayoritariamente solitarios, 50%, aunque hay múltiples radiales de 2-3, 30%, de 4-6, en un 10%, y en ocasiones forman racimos, se cuentan hasta 28 (23-31)/ mm². En sección transversal los elementos de vaso son de forma redondeada, tienen diámetro de 100 (60-120) μm, y altura de 90 (60-110) μm. Tienen placa de perforación simple, punteaduras intervasculares areoladas alternas, con diámetro promedio de 6.87 μm. Las punteaduras vaso-radio son opuestas y tiene diámetro de 5 (4-6) μm. Los radios son uniseriados, tipo homogéneos, con altura de 14 (5-22) células o 310 (60-460) μm. Están conformados por células procumbentes. Se cuentan de 9 (7-10)/ mm. Las fibras libriformes son septadas, con 2 septos, y no septadas, con diámetro de lumen de 13 μm y grosor de pared de 3 μm. El parénquima apotraqueal es marginal, de 2 a 3 células de grosor, y difuso; mientras que el paratraqueal es vasicéntrico, con alas cortas y en algunos sectores se convierte en confluyente.

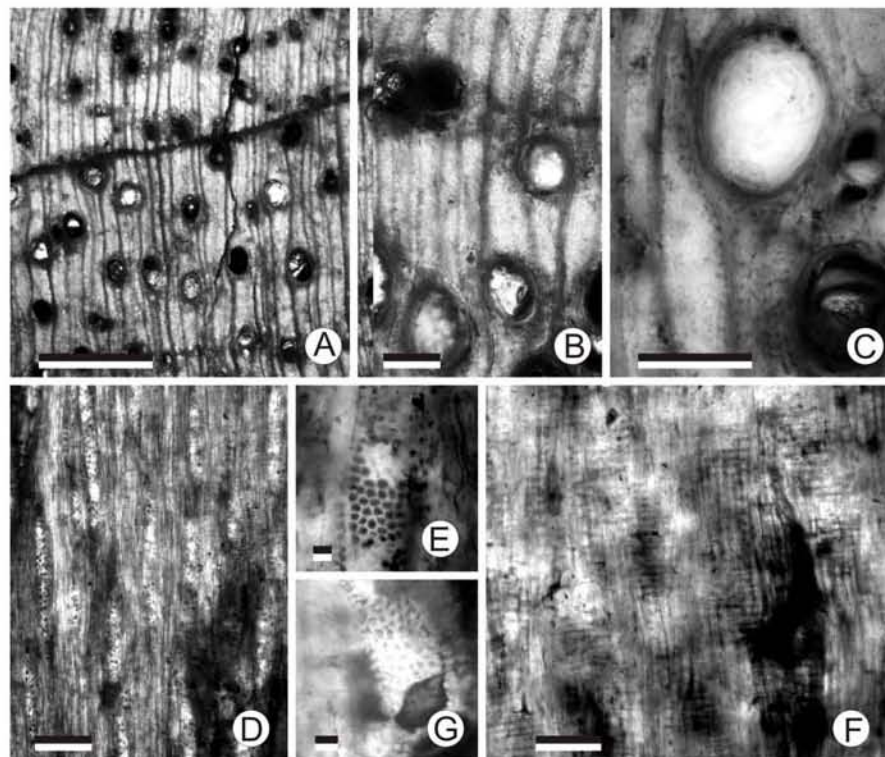


Fig. 16. Madera tipo 6 (Tlax 5). **A)** Corte transversal, mostrando anillos de crecimiento delimitados por parénquima marginal, vasos solitarios. Escala = 500 μm. **B)** Acercamiento de los vasos solitarios, cercanos al límite del anillo de crecimiento. Escala = 100 μm. **C)** Acercamiento a elemento de vaso, mostrando su forma redondeada, y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm. **D)** Corte tangencial, mostrando radios uniseriados. Escala = 500 μm. **E)**

Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas. Escala = 10 μm . **F)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 500 μm . **G)** Corte radial mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm .

Tipo 7 (Tlaxc11; Fig. 17)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una fila de fibras con pared engrosada y porosidad semi-anular; vasos solitarios, 85%, múltiples radiales de 2, 13%, y de 3 y 4, 2%; se cuentan aproximadamente 7 (6-9)/ mm^2 . Los vasos en sección transversal tienen forma redondeada a ovalada, diámetro de 120 (80- 150) μm , altura de 330 (180 – 510) μm y pared de 5 μm de grosor; placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, con diámetro de 12.5 (11-14) μm . Las punteaduras de vaso radio opuestas, con diámetro promedio de 7.5 μm . Las fibras libriformes son no septadas, tiene diámetro de lumen de 11 μm y grosor de pared de 5 (4-6) μm . Los radios son bi-triseriados, heterogéneos, tiene ancho de 37.5 (32-40) μm y altura de 14 (6-17) células o 24 (140 – 330) μm , hay de 12 (11-14)/ mm. El parénquima apotraqueal es difuso, escaso, y el paratraqueal es vasicéntrico escaso.

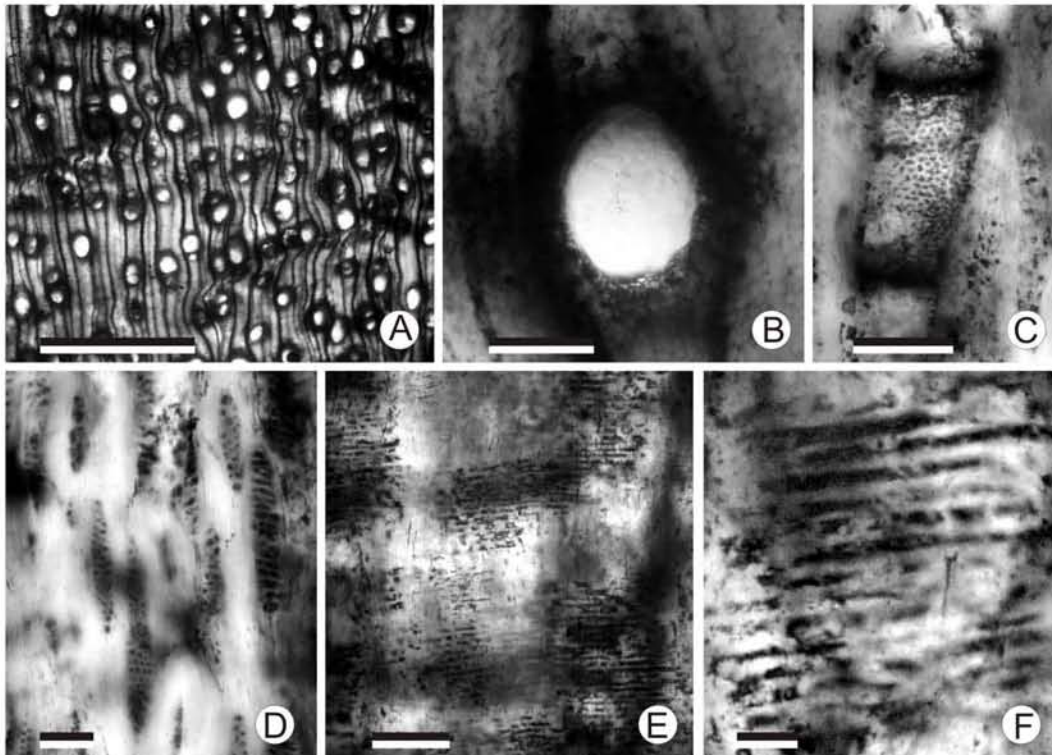


Fig. 17. Madera tipo 7 (Tlaxc11). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y agrupamiento de los elementos de vaso. Escala = 1 mm. **B)** Acercamiento de un elemento de vaso con forma ovoide y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando elementos de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 100 μm . **D)** Sección tangencial, mostrando radios triseriados. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial,

mostrando radios heterogéneos. Escala = 100 μm . **F)** Acercamiento de radio mostrando células procumbentes. Escala = 20 μm .

Tipo 8 (8c; Fig. 18)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal, compuesta de 1 a 2 células de ancho. Tiene porosidad difusa, vasos solitarios (90%), y en agrupaciones radiales de 2-3 en un 10%, y se cuentan de 6-7/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada a redondeada, diámetro de 180 (100–210) μm altura de 240 μm ., pared de 6 (5-7) μm de grosor, y corte longitudinal se observa la placa de perforación simple, punteaduras areoladas alternas con diámetro de 10 (8-11) μm . Las punteaduras vaso radio son tipo opuesto-vesicular, con diámetro de 12 μm . Los radios en su mayoría biseriados, aunque existen uniseriados y triseriados, de tipo homogéneos, con ancho de 25 (21- 27) μm , altura de 27 (22-32) células y 240 (180-300) μm , se cuentan ca. 12/ milímetro. Las fibras libriformes son septadas y no septadas en su mayoría, tienen diámetro de lumen de 10 μm y grosor de pared de 4 (3-5) μm . El parénquima apotraqueal es marginal con grosor de 2 células, y difuso. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico de 4 células de ancho que llega a ser confluyente y bandeado. En algunas células se encuentran cristales romboides.

Tipo 9 (Tlax12; Fig.19)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento distinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en 75%, en agrupaciones radiales de 2 y 3 en 20 %, y el 5% restante en forma de racimo. Los elementos de vaso en corte transversal con forma ovalada, diámetro de 180 (110-200) μm , se cuentan 7 (5-7)/ mm^2 , con grosor de pared de 5 μm , placa de perforación simple, punteaduras areoladas alternas de forma poligonal, con diámetro de 7 (6-8) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas, aunque por mala conservación de la madera no se puede medir el diámetro. Los radios son de dos tipos, los unicelulares son homogéneos, con ancho de 40 (32-55) μm y altura de 6 (4-10) células y 400 μm . Los multiseriados son heterogéneos, tienen ancho de 80 μm , altura de 19 (15-23) células y 400 μm , por lo regular tiene un canal secretor al centro, con diámetro de 200 μm . Las fibras libriformes son septadas y no septadas, las septadas tienen 2 septos por fibra. Tienen un diámetro de lumen de 12.5 (10-14) μm y grosor de pared de 5 (4-6) μm . El parénquima paratraqueal es vasicéntrico, que en algunos sectores se convierte en confluyente. El parénquima apotraqueal es difuso.

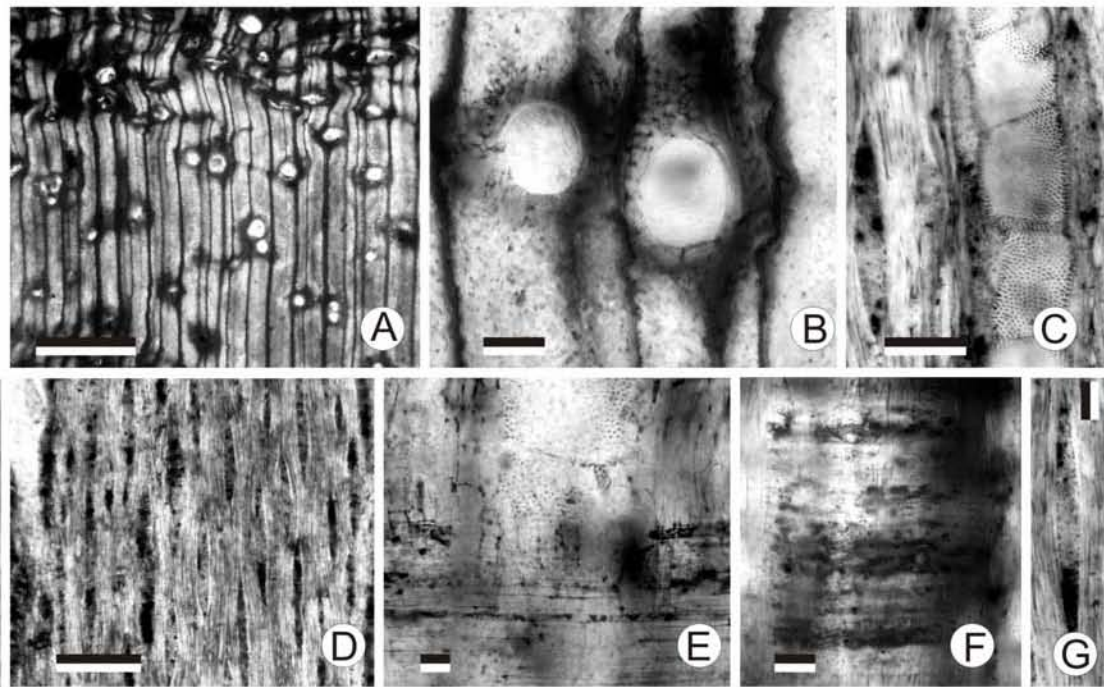


Fig. 18. Madera tipo 8 (8c). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y ausencia de anillos de crecimiento. Escala = 1 mm. **B)** Acercamiento de dos elementos de vaso con forma redondeada, y parénquima vasicéntrico con 2 a 3 células de espesor. Escala = 150 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando elementos de vaso con punteaduras intervasculares alternas y radios triseriados. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando patrón irregular de los radios. Escala = 200 μm . **E)** Corte radial, con campos de cruzamiento (parte inferior) con punteaduras vaso-radio, opuestas. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento de un radio, mostrando la homogeneidad de sus células. **G)** Acercamiento a un radio triseriado en sección tangencial. Escala = 50 μm .

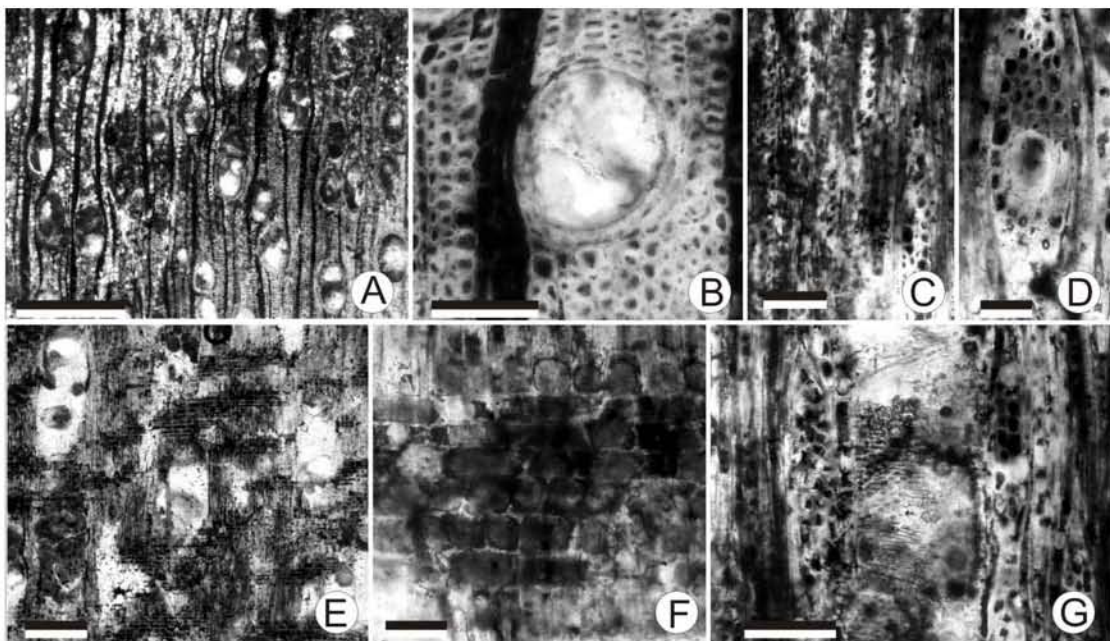


Fig. 19. Madera tipo 9 (Tlax 12). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y ausencia de anillos de crecimiento. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso con forma redondeada, y parénquima paratraqueal escaso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados. Escala = 50 μm . **D)** Acercamiento de un radio, con canal secretor. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial, mostrando patrones de los radios. Escala = 200 μm . **F)** Acercamiento de un radio heterogéneo. Escala = 50 μm . **G)** Acercamiento de un vaso, en vista tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas y placa de perforación simple. Escala = 100 μm .

Tipo 10 (Ca12; Fig. 20)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento distinguibles, con elementos de vaso aparentemente alineados tangencialmente, porosidad semi-anular, vasos solitarios en 90% y en agregados de 2 y 3 células en 10%, se cuentan 9/ mm^2 . Los elementos de vaso en sección transversal tienen diámetro de 110 (50-150) μm , forma ovalada, grosor de pared 7 (5-8) μm , y altura de 230 (170-200) μm . Su placa de perforación es simple, tiene punteaduras intervasculares areoladas alternas, con diámetro promedio de 8 (7-9) μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas y con diámetro de 7 (6-8) μm . Las fibras libriformes son no septadas, con diámetro de lumen de 8 μm y grosor de pared de 4 μm . Los radios son biseriados y uniseriados, homogéneo, con ancho de 30 μm , altura de 230 (160 –450) μm y de 12 (8 – 26) células. Se cuentan 12/mm. El parénquima apotraqueal es difuso, mientras que el parénquima paratraqueal es vasicéntrico a confluyente.

Tipo 11 (Tlax14; Fig. 21)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento distinguibles, con porosidad difusa a semi anular, vasos solitarios en 40%, múltiples radiales 2 y 3 en 30 %, y de 4-7 vasos en 30%, y se cuentan aproximadamente 8 (6-10)/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 110 (90-130) μm , grosor de pared de 7 (5-8) μm y altura de 420 (368-452) μm , placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares son alternas, con diámetro 12.5 μm . Las punteaduras vaso-radio son de tipo escalariforme con diámetro tangencial de 30 μm . Los radios son bi y triseriados, homogéneos, tiene ancho de 70 μm , altura promedio de 400 (500-800) μm o de 11 células, se cuentan 7 por milímetro. El tejido fundamental está compuesto de traqueidas, septadas, con 4 septos, con diámetro de lumen de 12 a 30 μm y grosor de pared de 9 (8-11) μm , tienen punteaduras bordeadas con un diámetro de 25 (23-28) μm . El parénquima apotraqueal es difuso escaso.

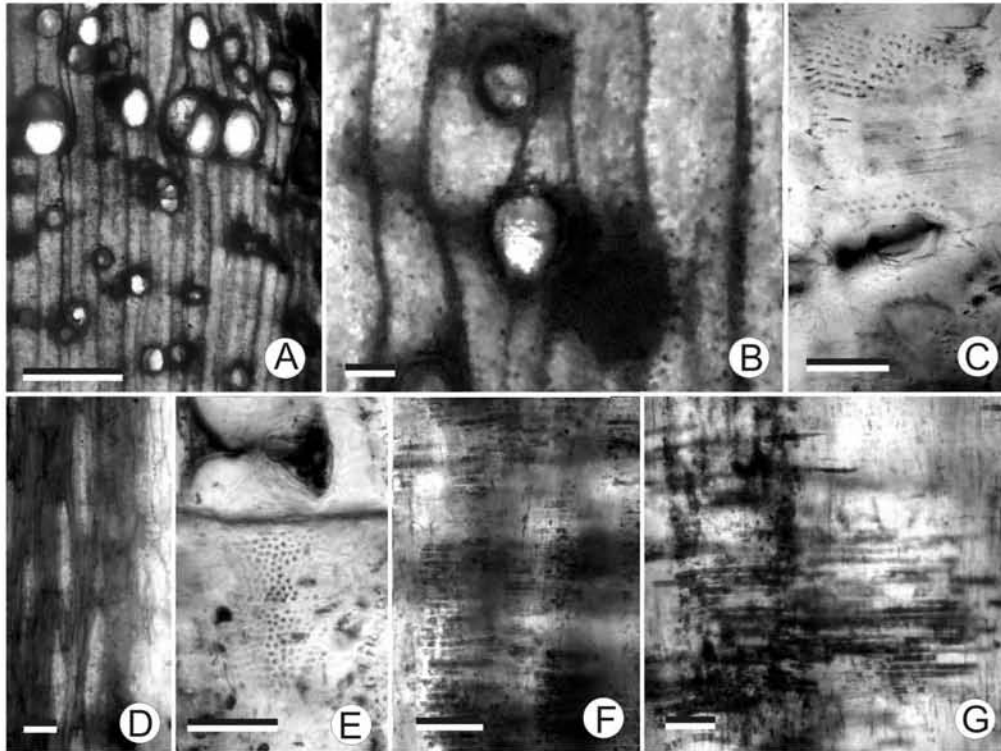


Fig. 20. Madera tipo 10 (Ca12). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad semi-anular y disposición de vasos solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a elementos de vaso, con forma ovalada y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte radial, mostrando en la parte superior punteaduras intervasculares alternas y en la parte inferior un campo de cruzamiento con punteaduras, vaso-radio opuestas. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando, radios uniseriados. Escala = 50 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial, mostrando patrón celular de los radios. Escala = 100 μm . **G)** Acercamiento de un radio homogéneo. Escala = 50 μm .

Tipo 12 (Tlax16; Fig.22)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos en múltiples radiales de 2 a 3 en 65 %, solitarios en 20 %, en agrupaciones radiales de 4 a 6 células en 15%, y se cuentan 9/ mm^2 . Los elementos de vaso en sección transversal tienen forma ovalada, diámetro de 140 (90-200) μm , altura de 340 (280-410) μm , placa de perforación simple, punteaduras alternas con un diámetro de 14 (12-16) μm . Las punteaduras vaso radio son escalariiformes, con diámetro tangencial de 7 μm . Los radios son biseriados, heterogéneos, con ancho de 120 (100-130) μm y altura de 610 (350 – 1810) μm o 47 células, se cuentan de 8 (6-9)/mm. Las fibras libriformes son septadas, tienen dos septos, grosor de pared de 9 (8-11)

μm y diámetro de lumen de 15 (14-16). EL parénquima apotraqueal es difuso, escaso, el parénquima patrraqueal es vasicéntrico de una sola célula de espesor, escaso.

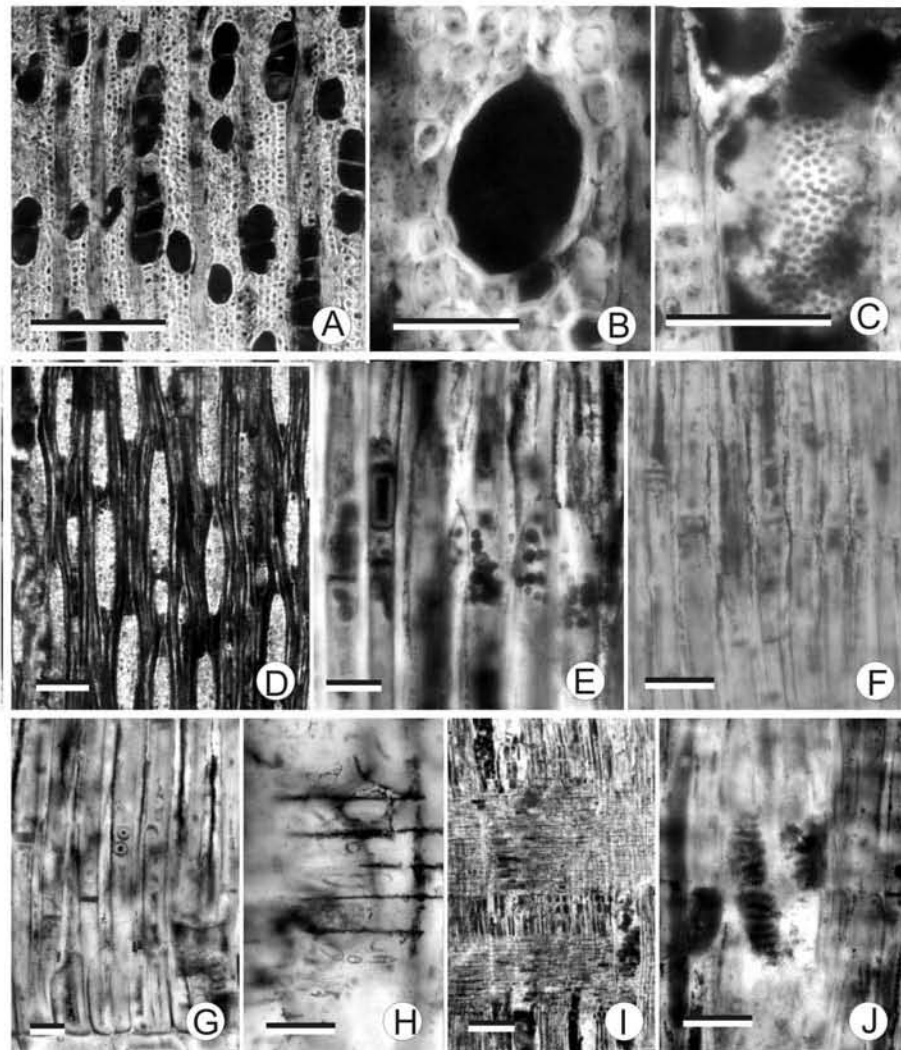


Fig. 21. Madera tipo 11 (Tlax 14). **A)** Corte transversal, mostrando vasos solitarios y agrupaciones radiales de 2 a 4 células. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso mostrando forma oval, y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando radios triseriados, y biseriados. Escala = 100 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando terminaciones de las traqueidas, con algunos contenidos. Escala = 50 μm . **F)** Corte tangencial, mostrando traqueidas septadas. Escala = 50 μm . **G)** Corte radial, mostrando las punteaduras bordeadas en traqueidas. Escala = 50 μm . **H)** Corte radial, mostrando campo de cruzamiento con las punteaduras escalariforme. Escala = 50 μm . **I)** Corte radial, mostrando patrón de radios homogéneos. Escala = 100 μm . **J)** Corte radial, mostrando campos de cruzamiento con punteaduras escalariformes. Escala = 50 μm .

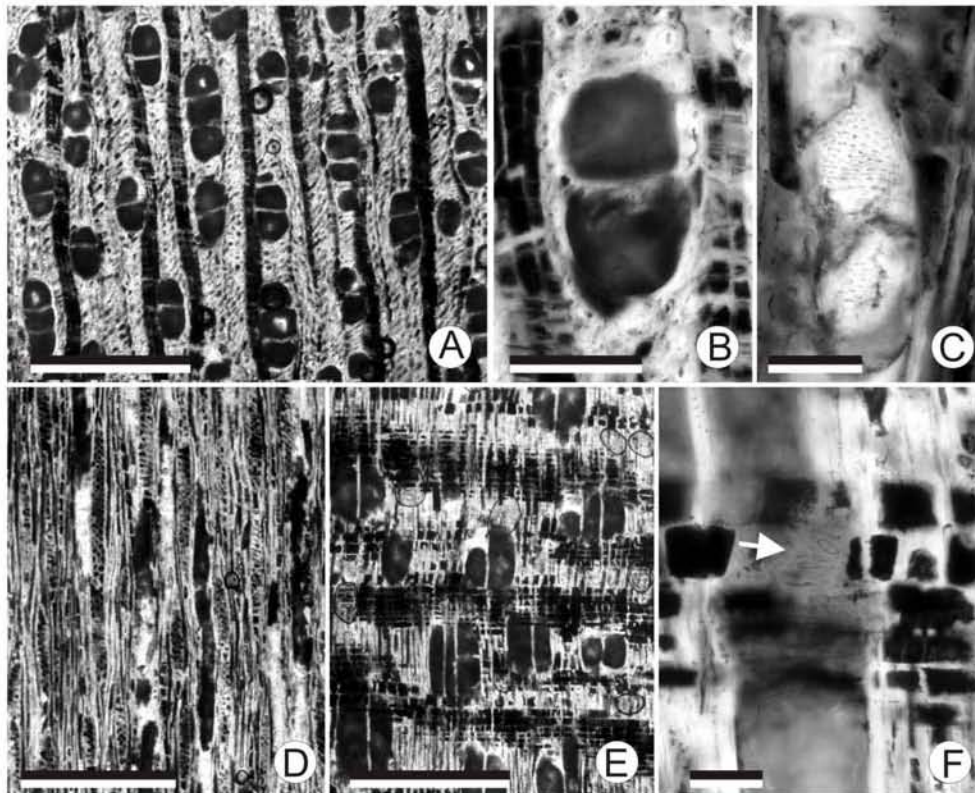


Fig. 22. Madera tipo 12 (Tlax 16). **A)** Corte transversal, mostrando elementos de vaso en múltiples radiales. Escala = 1mm. **B)** Acercamiento de elemento de vaso mostrando forma oval y parénquima vasicéntrico. Escala = 150 μ m. **C)** Corte tangencial, mostrando elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 100 μ m. **D)** Corte tangencial, mostrando en arreglo celular, tamaño de los radios bi-triseriados. Escala = 1mm. **E)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos de la madera. Escala = 1 mm. **F)** Acercamiento a un campo de cruzamiento con punteaduras vaso-radio vesiculares (Flecha) Escala = 50 μ m..

Tipo 13 (Tlax13c; Fig. 23)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, los vasos son solitarios en un 60%, agregados radiales de 2 en 35 % y agregados de 3 a 5 células en 5% y se cuentan 5 (4-7)/ mm^2 . En sección transversal los elementos de vaso tienen forma oval, con un diámetro tangencial de 135 (90 – 220) μ m, grosor de pared de 6 (4-8) μ m, altura de 245 (150-330) μ m, placa de perforación simple, y punteaduras intervasculares son de alternas ornamentadas, con diámetro de 7 (5-8) μ m. Las punteaduras vaso radio son opuestas, con diámetro de 5 (4-6) μ m. Los radios son triseriados, homogéneos, estratificados, se cuentan de 12 (10-14)/ mm ; tienen ancho de 35 (30-42) μ m, y altura de 14 (12-15) células ó 380 (320-

410) μm . Las fibras libriformes, no son septadas, tienen diámetro de lumen de $15 \mu\text{m}$ y grosor de pared de $4\text{-}5\mu\text{m}$. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico, confluyente y bandeado, el parénquima apotraqueal es difuso, y escaso.

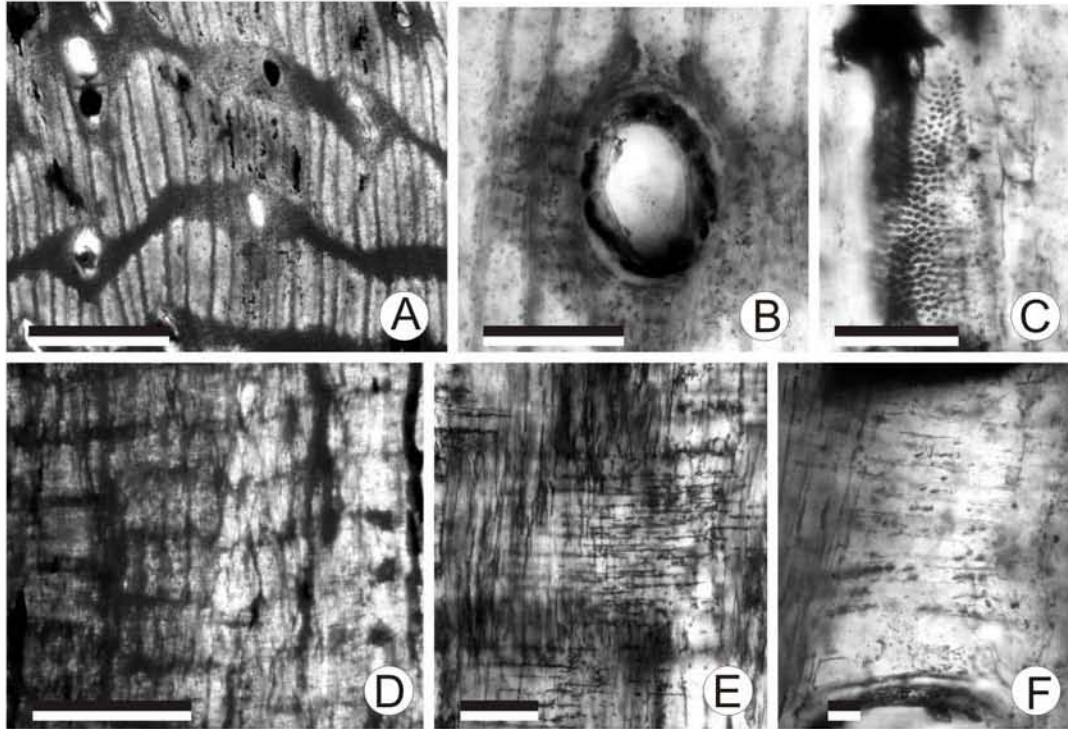


Fig. 23. Madera tipo 13. (Tlaxc 13c) **A)** Corte transversal, mostrando vasos solitarios y parénquima vasicéntrico, confluyente y bandeado. Escala = $500 \mu\text{m}$. **B)** Acercamiento de un elemento de vaso, forma redondeada y parénquima vasicéntrico. Escala = $150 \mu\text{m}$. **C)** Corte tangencial, mostrando la pared de un elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = $100 \mu\text{m}$. **D)** Corte tangencial, mostrando arreglo estratificado de radios triseriados. Escala = $500 \mu\text{m}$ **E)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = $100 \mu\text{m}$ **F)** Corte radial, acercamiento a un campo de cruzamiento, mostrando punteaduras vaso-radio tipo opuestas. Escala = $10 \mu\text{m}$.

Tipo 14 (Tlax14c; Fig. 24)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por pequeña banda de parénquima marginal de una sola célula de grosor, porosidad semi anular, vasos en un 80% solitarios y agregados radiales de 2 y 3 en un 18%, y algunos racimos en un 2 %. Los vasos en corte transversal tienen forma oval, diámetro de $130 (100 - 180) \mu\text{m}$, grosor de pared de $5 (4\text{-}7) \mu\text{m}$, altura de $180 (150\text{-}210) \mu\text{m}$, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ornamentadas, con diámetro de $5 (4\text{-}6) \mu\text{m}$. Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con diámetro de $3 (2.5\text{-}4) \mu\text{m}$. Los radios son uniseriados, homogéneos,

tienen ancho de 13 (12.5-15) μm y altura de 13 (6–19) células ó 280 (90-380) μm , se cuentan en promedio de 23/ mm. Las fibras son libriformes, son septadas y no septadas, tienen un diámetro de lumen de 25 (22-27) μm y un grosor de pared de 5 (4-6) μm . El parénquima paratraqueal es vasicéntrico y confluyente, el parénquima apotraqueal es marginal y difuso.

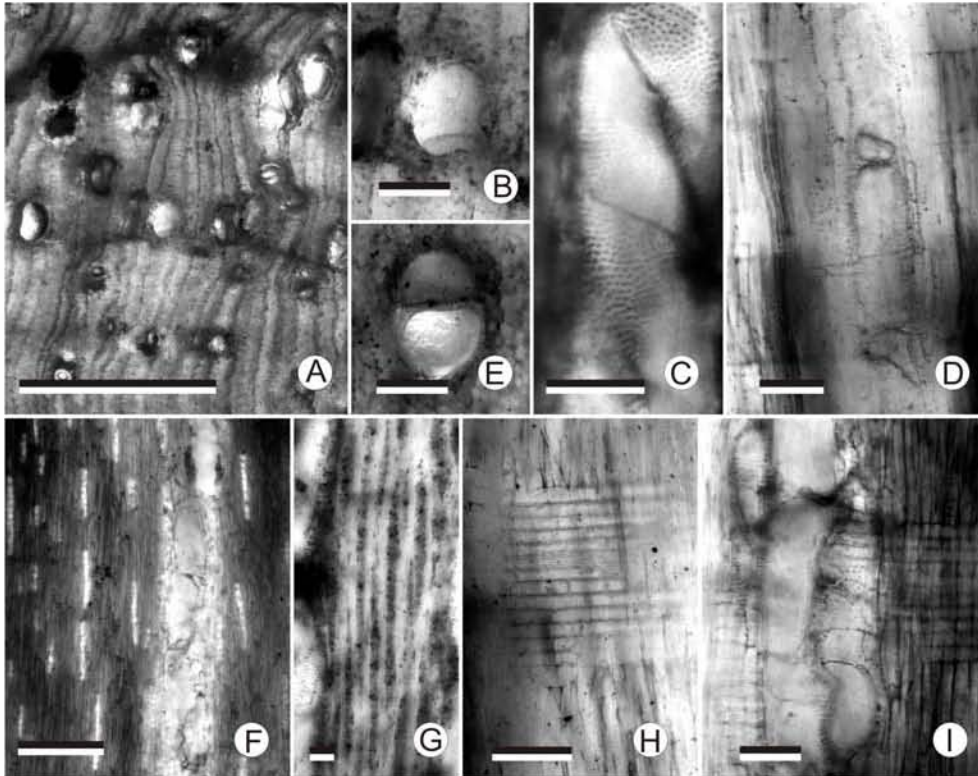


Fig. 24 Madera tipo 14. (Tlaxc14c) **A)** Corte transversal, mostrando arreglo difuso de vasos y parénquima marginal. Escala = 1 mm. **B)** Acercamiento a un vaso solitario. Escala = 100 μm **C)** Acercamiento vasos múltiples radiales, mostrando el parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando a un elemento de vaso con sus punteaduras alternas. Escala = 100 μm . **E)** Acercamiento elemento de vaso mostrando tilides. Escala = 100 μm . **F)** Corte tangencial mostrando el patrón de los radios uniseriados. Escala = 100 μm . **G)** Acercamiento a los radios uniseriados, en algunos sectores los radios se convierten en biseriados. Escala = 50 μm . **H)** Corte radial mostrando los radios homogéneos. Escala = 50 μm . **I)** Corte radial, mostrando campos de cruzamiento con punteaduras vaso radio opuestas. Escala = 100 μm .

Tipo 15 (Tlax17c; Fig. 25)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por una banda de parénquima marginal de 2 células de grosor, y porosidad difusa. Los vasos son solitarios en un 60% y en agrupaciones radiales de 2 en un 30%, en múltiples radiales de 3 y 4 vasos y en

un 10 %. Los vasos en corte transversal tienen forma circular a oval, diámetro de 90 (60-110) μm y grosor de pared de 3-4 μm , se cuentan 5 (4-7)/ mm^2 , tiene una altura de 210 (170-320) μm , placa de perforación simple, punteaduras alternas con un diámetro de 10 (8-11) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas, pero el diámetro no se pudo observar por la mala conservación de la madera. Los radios son exclusivamente uniseriados, homogéneos, se cuentan 11/ mm linear, tienen ancho de 20 (16-28) μm y altura de 380 (110-670) μm y 20 (4-31) células. Las fibras libriforme son no septadas, tienen diámetro de lumen de 8-9 μm y grosor de pared de 3-4 μm . El parénquima apotraqueal es difuso escaso y marginal. Y el parénquima paratraqueal es escaso.

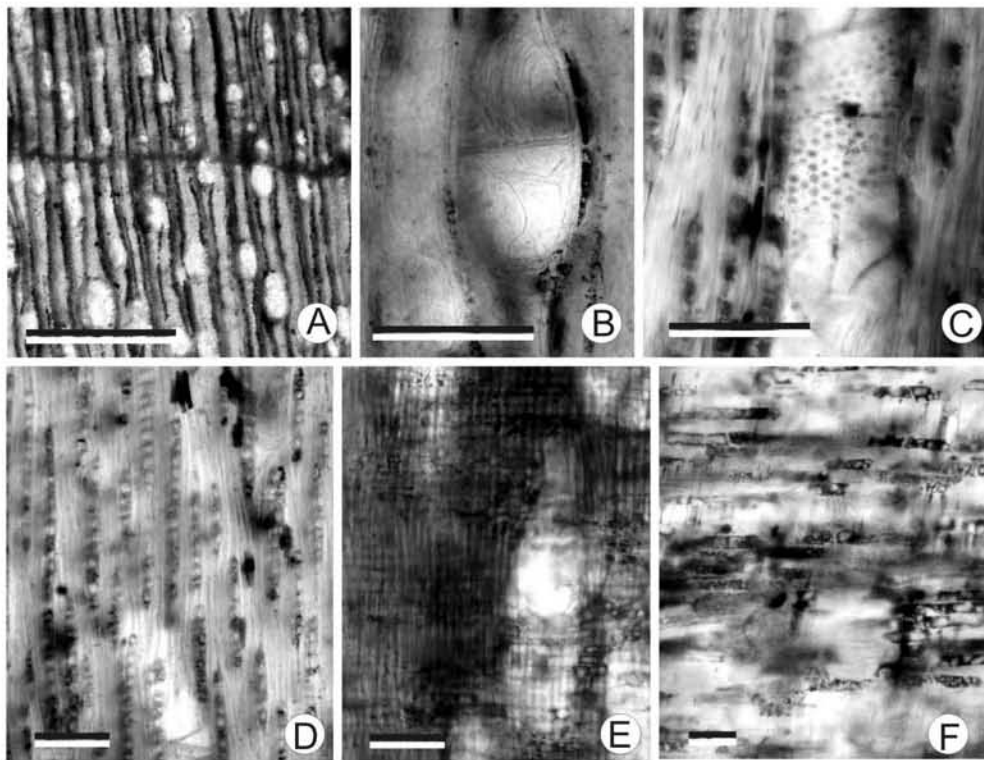


Fig. 25. Madera tipo 15 (Tlaxc17). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa, y vasos solitarios y múltiples radiales de 2 y 3. **B)** Acercamiento de un elemento de vaso mostrando el arreglo múltiple radial del elemento de vaso. **C)** Corte tangencial, mostrando un elemento de vaso con sus punteaduras alternas. **D)** Corte tangencial, mostrando los radios uniseriados. **E)** Corte tangencial, mostrando el patrón de los radios homogéneos. **F)** Acercamiento de un campo de cruzamiento mostrando las punteaduras opuestas.

Tipo 16 (Tlax12c; Fig. 26)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento bien definidos, con porosidad difusa, aunque en algunas secciones tiende a ser semianular. Los vasos son solitarios en un 85 %,

15% se ordenan en múltiples radiales de 2 y 3, se cuentan de 5 a 6/ mm². Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 200 (130-220) µm, placa de perforación simple, y largo de 150 (125 – 140) µm. Presentan punteaduras intervasculares areoladas, alternas, de forma poligonal y con diámetro de 8 (6-9) µm, y punteaduras vaso-radio son opuestas, con 6 µm de diámetro. Las fibras son septadas, con 3 y 4 septos, con un diámetro de lumen de 12.5 µm y grosor de pared de 3-4 µm. Los radios son bi- triseriados homogéneo, tienen ancho de 50 µm y altura de 28 (5-34) células y/o 350 (120-450) µm, se cuentan 7/ mm. El parénquima apotraqueal es difuso y escaso, mientras el parénquima paratraqueal es vasicéntrico de 2 a 3 células de ancho y alas cortas.

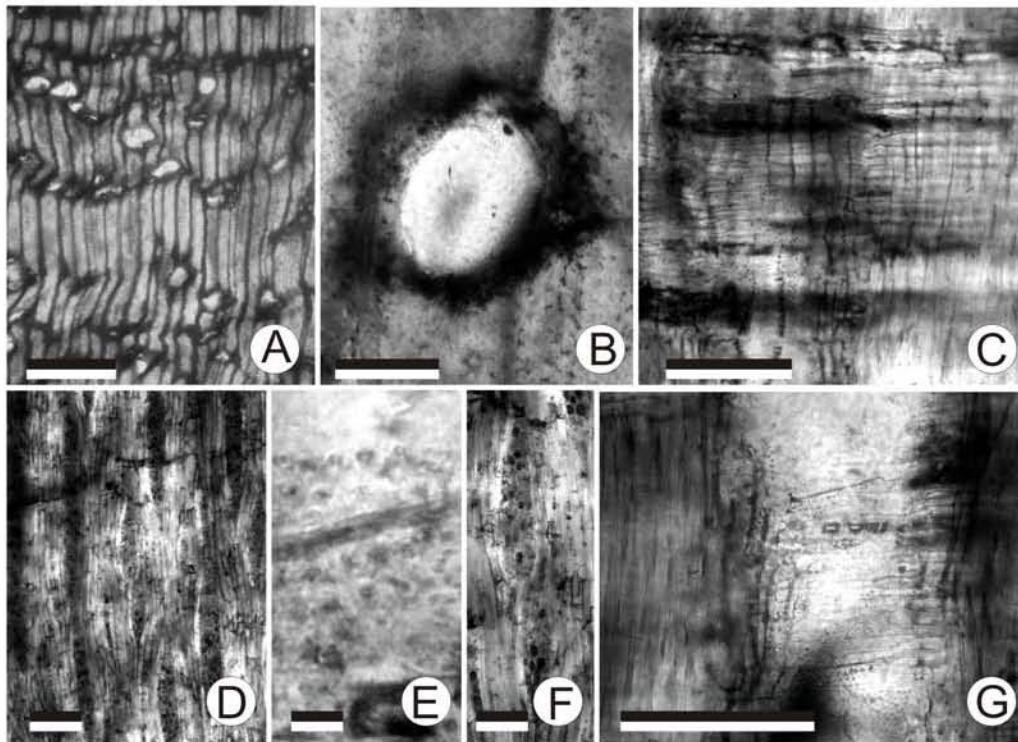


Fig. 26. Madera tipo 16 (Tlax12c). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y vasos solitarios. Escala = 500 µm. **B)** Acercamiento de un elemento de vaso mostrando forma redondeada y parénquima vasicéntrico con ala corta. Escala = 100 µm. **C)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala 50 µm. **D)** Corte tangencial, mostrando el patrón irregular de los radios biseriados. Escala 100 µm. **E)** Corte tangencial, mostrando las punteaduras intervasculares areoladas alternas. Escala = 10 µm. **F)** Acercamiento de un radios biseriados. Escala = 10 µm. **G)** Corte radial, mostrando los campos de cruzamiento con punteaduras vaso-radio opuestas. Escala 100 µm.

Tipo 17 (aff. *Xylia-Pithecellobium*; Fig.27)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por banda de parénquima marginal y fibras engrosadas en la madera tardía. La porosidad es semi- anular. Los vasos son solitarios en 70 %, son múltiples radiales de 2 en 20 %, de 3 y 4 en 7% y el 3 % se organizan en grupos, se cuentan de 12/ mm². En corte transversal los elementos de vaso tiene forma circular a oval, diámetro tangencial de 160 (90-220) µm, grosor de pared de 6 µm, placa de perforación simple y punteaduras areoladas alternas, diámetro promedio de 15 µm. Sus punteaduras vaso radio son opuestas, con un diámetro de 7.5 µm. Las fibras libriforme son septadas, con 2 o 3 septos por fibra, grosor de pared de 3–4 µm y diámetro de lumen de 12 (10-13) µm. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico, con 2 a 5 células de espesor, en algunos sectores se une formando bandas. El parénquima apotraqueal marginal de 1 célula de espesor, difuso. Los radios homogéneos son uniseriados en su mayoría, y de dos tipos. El primer tipo tiene de ancho 35 µm y una altura de 2–8 células o de 130 (70-160) µm, mientras que en el segundo tipo, en alguna sección de su cuerpo un grosor de 2 células de ancho, y miden 35–40 µm, de altura tiene 10-32 células y/o 210–1080 µm. Ambos tipos de radios son homogéneos.

Tipo 18 (aff *Pterocarpus*; Fig. 28)

Descripción. Madera sin anillos de crecimiento distinguibles y la porosidad difusa. Los elementos de vasos son solitarios, en un 80%, el 10% múltiples radiales de 2 células en 10% y el 5 % en agrupaciones de 3, se cuentan 6 vasos/mm². Los elementos de vaso tienen diámetro de 200 (110-250) µm, grosor de pared de 12.5 µm, altura de 220 µm, placa de perforación simple, punteaduras areoladas intervasculares alternas ornamentadas, con un diámetro de 7.5 µm (6-9). Las punteaduras vaso radio son opuestas con diámetro promedio de 6 µm. El parénquima apotraqueal es escaso y difuso, el parénquima paratraqueal es vasicéntrico confluyente y bandeado, las bandas tienen un grosor de 4 a 6 células. Las células de parénquima en su sección tangencial se encuentran estratificadas. Las fibras son libriiformes y septadas, tienen 2 septos, tienen un grosor de pared de 2 µm y un diámetro de lumen de 10 µm. Los radios son triseriados, homogéneos, y se cuentan 19/mm. El ancho es de 35 µm y altura de 9 células y de 180 µm. Se encuentran arreglados de manera estratificada.

Tipo 19 (Tlax37; Fig. 29)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles de limitados por una banda de parénquima marginal, porosidad anular, con un 95 % de vasos solitarios, y un 5 % en agregados radiales. Se cuentan 6 (4-10)/mm². Los vasos en su corte transversal son redondeados a ovalados, tiene un diámetro de 170 (60-220) µm, grosor de pared de 10 µm, altura de 210 µm en promedio (160-230), placa de perforación simple, punteaduras alternas con diámetro de 8-10 µm. Las punteaduras vaso radio son opuestas y tiene diámetro promedio de 3-4 µm. Los radios son uni- biseriados y en algunos sectores se encuentran triseriados, de tipo heterogéneo, tienen ancho de 40 (35-46) µm y altura de 23 (9-43) células y 200 (120-480) µm, se cuentan 8 (6-9)/ mm linear. Las fibras son no septadas, tiene un diámetro de lumen de 13 (11-15) µm y grosor de pared de 3 (2-4) µm. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico, aliforme y confluyente, y en algunas secciones tiende a ser bandeado. El parénquima apotraqueal es difuso, escaso y marginal de 1 a 2 células de grosor.

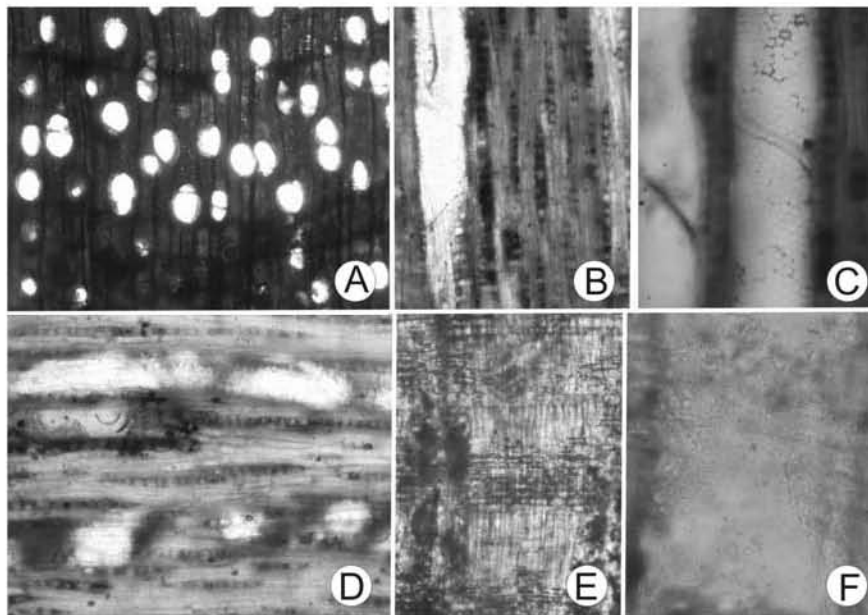


Fig. 27. Madera tipo 17 (*aff. Xylia-Pithecellobium*). **A)** Corte transversal, con porosidad semi anular y vasos solitarios, **B)** Corte tangencial, mostrando los radios uniseriados de dos tamaños, y elementos de vaso. **C)** Corte tangencial mostrando cicatrices de las punteaduras intravasculares alternas y placa de perforación simple. **D)** Corte tangencial mostrando en la parte inferior radios de 6 células de altura mientras en la parte superior se encuentran radios con mas de 26 células de altura. **E)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. **F)** Corte radial, mostrando campo de cruzamiento con punteaduras vaso radio opuestas.

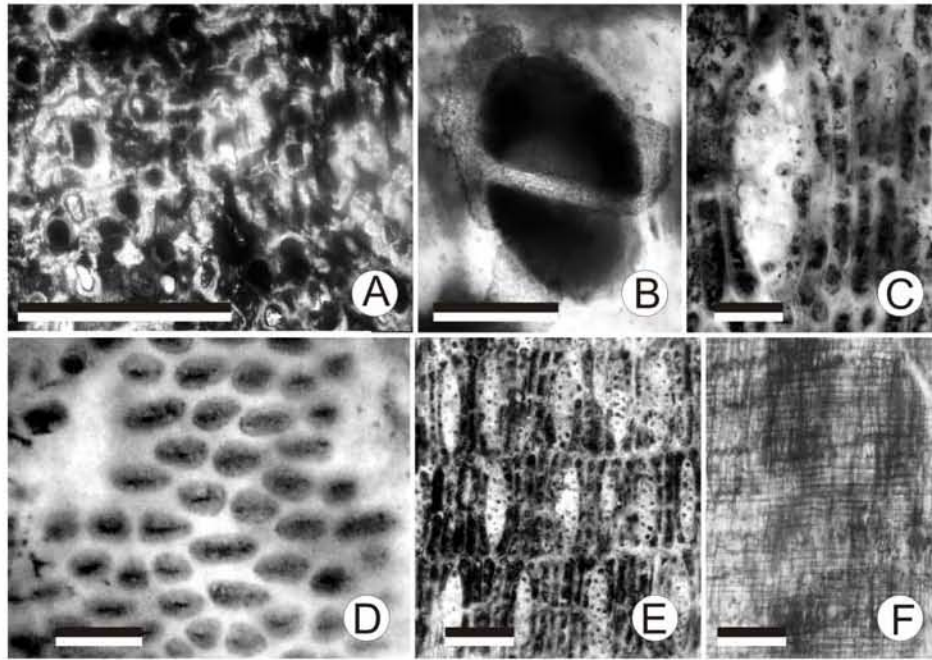


Fig. 28. Madera tipo 18 (*aff. Pterocarpus*). **A)** Corte transversal, mostrando vasos solitarios y parénquima bandeado. Escala = 1 mm. **B)** Corte transversal, mostrando vasos agrupados radialmente, se muestra restos del parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μ m. **C)** Corte tangencial, mostrando un radio triseriado rodeado de parénquima estratificado. Escala = 30 μ m. **D)** Punteaduras intervasculares alternas, con ornamentación. Escala 5 μ m. **E)** Corta tangencial, mostrando arreglo estratificado de los radios, parénquima y fibras. Escala = 500 μ m. **F)** Cortes radial, mostrando los radios homogéneos. Escala = 500 μ m.

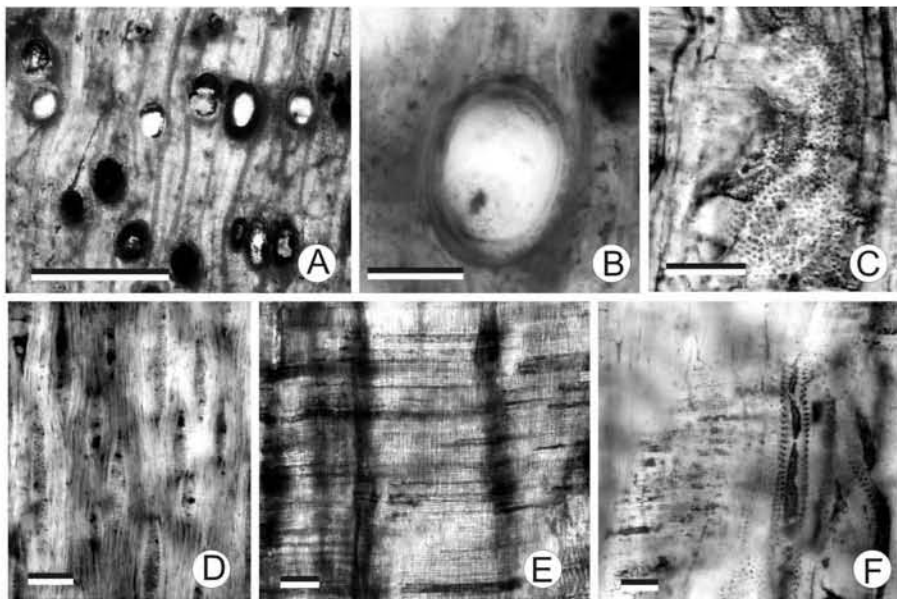


Fig. 29. Madera tipo 19 (Tlax37). **A)** Corte transversal, mostrando la porosidad anular y los vasos solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un vaso mostrando su forma oval y en parénquima paratraqueal escaso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando un elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando al arreglo de los radios uniseriados y biseriados. Escala = 100 μm . **E)** Corte radial, mostrando los radios homogéneos. Escala = 100 μm . **F)** Acercamiento de un campo de cruzamiento mostrando las punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 50 μm .

Tipo 20 (Tlax 9ca; Fig. 30)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, delimitados por una pequeña banda de parénquima de una célula de espesor, porosidad difusa, vasos en un 60% solitarios, en múltiples radiales de 3-6 en un 30 % y agrupados en racimo en un 10%. Los vasos en sección transversal tienen forma redondeada, con diámetro de 80 (90-110) μm y grosor de pared de 6 μm , altura de 200 (150-210) μm , placa de perforación simple, con punteaduras areoladas alternas con diámetro de 6 (4-7) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas y con diámetro de 5 μm . Los radios son uniseriados y algunos biseriados homogéneos, se cuentan de 19/mm, el ancho de los radios de 25 (23-29) μm y tiene una altura de 450 (112 a 910) μm y de 25 (11 – 43) células, se cuentan 27/mm lineal. Las fibras son libriiformes no septadas y septadas, con 3 a 4 septos, tienen grosor de pared de 3-4 μm y un diámetro de lumen de 10 (8-10) μm . El parénquima paratraqueal es escaso, y el parénquima apotraqueal es difuso y marginal.

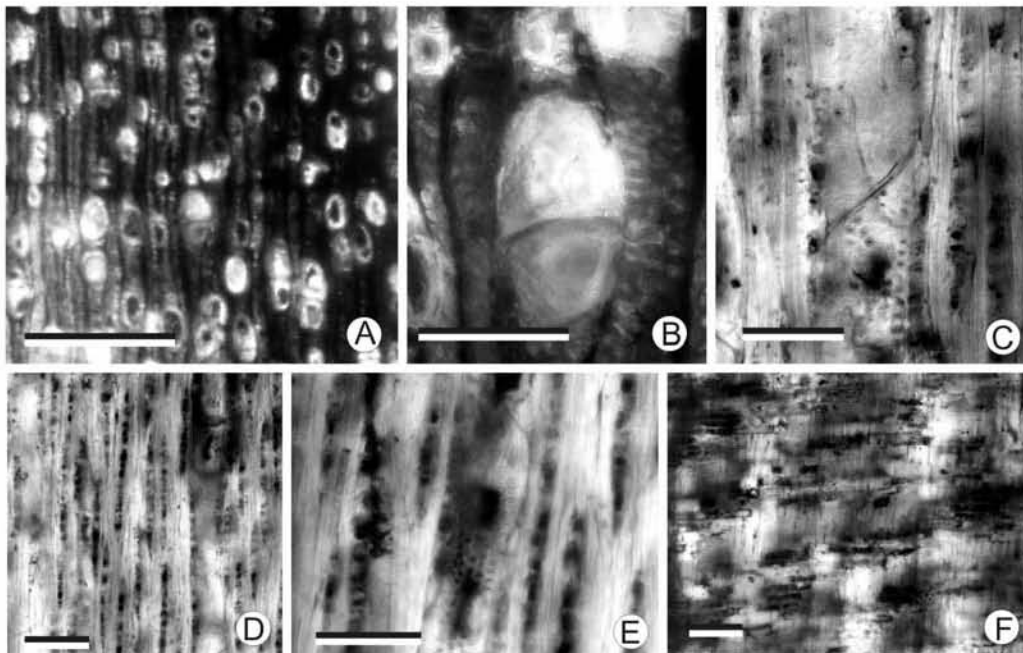


Fig. 30. Madera tipo 20 (tlax9ca). A) Corte transversal, mostrando porosidad difusa, y limite de anillos de crecimiento. Escala = 500 μm . B) Acercamiento a elemento de vaso con arreglo múltiple radial de 2. Escala = 100 μm . C) Corte tangencial, mostrando elemento de vaso con placa de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas, Escala = 100 μm . D) Corte radial, mostrando los radios uniseriados. Escala = 100 μm . E) Acercamiento a un elemento de vaso mostrando sus punteaduras intervasculares y un radio biseriado. Escala = 100 μm . F) Corte radial, mostrando l radios homogéneos. Escala 100 μm .

Tipo 21 (Tlax 6 ca; Fig. 31)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de 1 a 2 células de ancho de parénquima marginal. Tiene porosidad difusa, los elementos de vasos solitarios en un 75%, en agrupaciones radiales de 2-3 en un 25 %, y en racimos; se cuentan 9 - 12 / mm^2 . Los elementos de vaso en sección transversal tienen forma redondeada a ovalada, y diámetro de 65 μm (40-90), placa de perforación simple, punteaduras intervasculares son alternas, redondas a poligonales, diámetro de 8-11 μm . Las punteaduras vaso-radios son opuestas a reticulares, con 7 μm de diámetro. Las fibras son septadas y no septadas, tienen longitud de 430 μm y espesor de pared de 3 μm , con cristales romboidales en cámaras. Los radios son uniseriados en su gran mayoría, homogéneos, formados únicamente por células procumbentes, tienen ancho de 30 (26-32) μm , altura de 310 (120-520) μm y están compuestos 28 (4-48) células. El parénquima apotraqueal es marginal y difuso, y el parénquima paratraqueal es vasicéntrico.

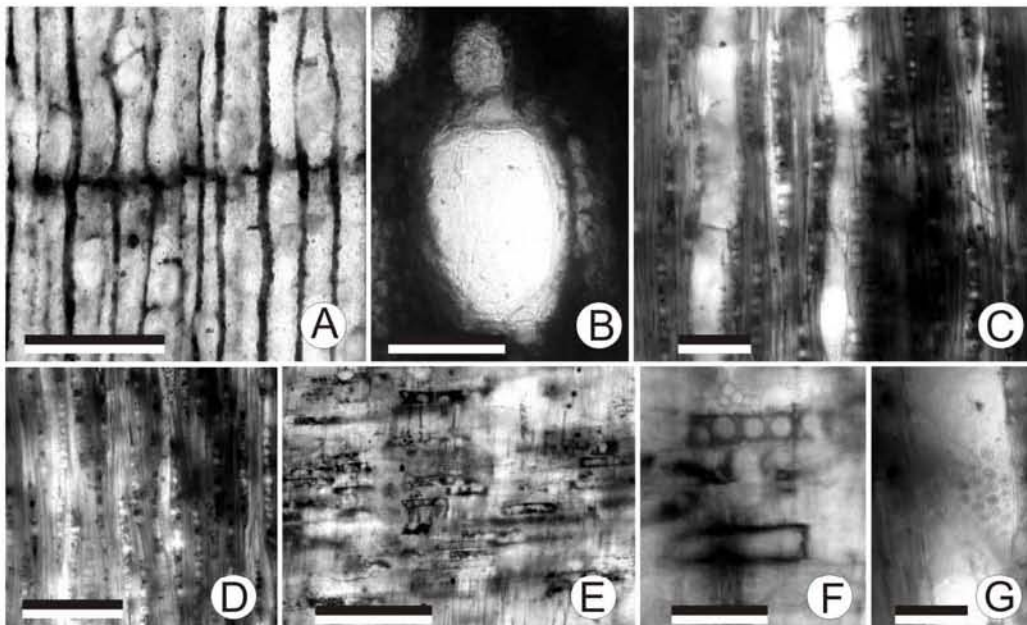


Fig. 31. Madera tipo 21(Tlax.6Ca). **A)** Corte transversal mostrando limite entre los anillos de crecimiento, y la porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un elemento de vaso con su parénquima vasicéntrico. Escala = 50 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios uniseriados y elemento de vaso con placa de perforación simple. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando longitud de los radios uniseriados. Escala = 100 μm . **E)** Corte radial, mostrando a los radios homogéneos. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial, mostrando un campo de cruzamiento mostrando las punteaduras opuestas-vesiculares. Escala = 20 μm . **G)** Corte tangencial, mostrando un elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 50 μm .

Tipo 22 (*Cedrela* sp.; Fig. 32)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles delimitados por una banda de parénquima marginal de 2 a 3 células de ancho, porosidad que varía de anular a semianular y, elementos de vasos en su mayoría solitarios (70%), en agrupaciones radiales de 2-3 (20%), aunque también se les haya en pequeños racimos (10%). Los elementos de vaso se cuentan de 6 (5-7)/ mm^2 . En sección transversal tienen forma de redondeada a ovalada, diámetro de 156 (60 – 250) μm , placa de perforación simple con inclinación de 2 a 15°, y abundantes gomas. Las punteaduras intervasculares son alternas redondeadas a poligonales, con diámetro de 4-5 μm . Las punteaduras vaso-radios son opuestas, con 5 μm de diámetro y de forma ovoide. Las fibras son septadas y no septadas, con longitud de 430 μm , diámetro de 15-16 μm y grosor de pared mediana, de 2 μm . Los radios son multiseriados, de 3-4 células de anchos, homogéneos, aunque en sus márgenes las células tienden a ser más estrechas, miden aproximadamente 60 μm de ancho, tienen altura de 8 (5–10) células y 259 (200-240) μm promedio, su abundancia es de 9-10/ mm^2 . Tiene parénquima paratraqueal vasicéntrico de 2 células de ancho, aliforme de alas muy cortas, parénquima apotraqueal marginal de 2-3 células de ancho y, parénquima apotraqueal difuso.

Tipo 23 (*Terminalia* sp; Fig. 33)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal, compuesta de 1 a 2 células de ancho, porosidad difusa, vasos solitarios (90%), el resto en múltiples radiales de 2-3, se cuentan de 9 – 14 / mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro promedio de 110 (85–210) μm , placa de perforación simple con inclinación de 15 a 45°, largo de 300 (80-440) μm , contienen abundantes tilides y en algunas zonas posibles gomas. Las punteaduras intervasculares son areoladas, alternas, de forma poligonal y con diámetro de 7.5-10 μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con

9–10 μm de diámetro, de forma poligonal similar a las de los elementos de vaso. Las fibras son septadas y no septadas, con una longitud de 135–600 μm y ancho de 18–20 μm , presentan pared mediana con ancho de 2.5 μm . Los radios son uniseriados, homogéneos, y están compuestos por células procumbentes, miden 30 μm de ancho, tienen altura de 200 (110–450) μm o de 10 (4–22) células y su abundancia es de 10/mm. Hay parénquima apotraqueal marginal de 1–2 células de ancho, vasicéntrico de 2 a 3 células de ancho y en algunos puntos se observan alas cortas, también tienen parénquima apotraqueal difuso.

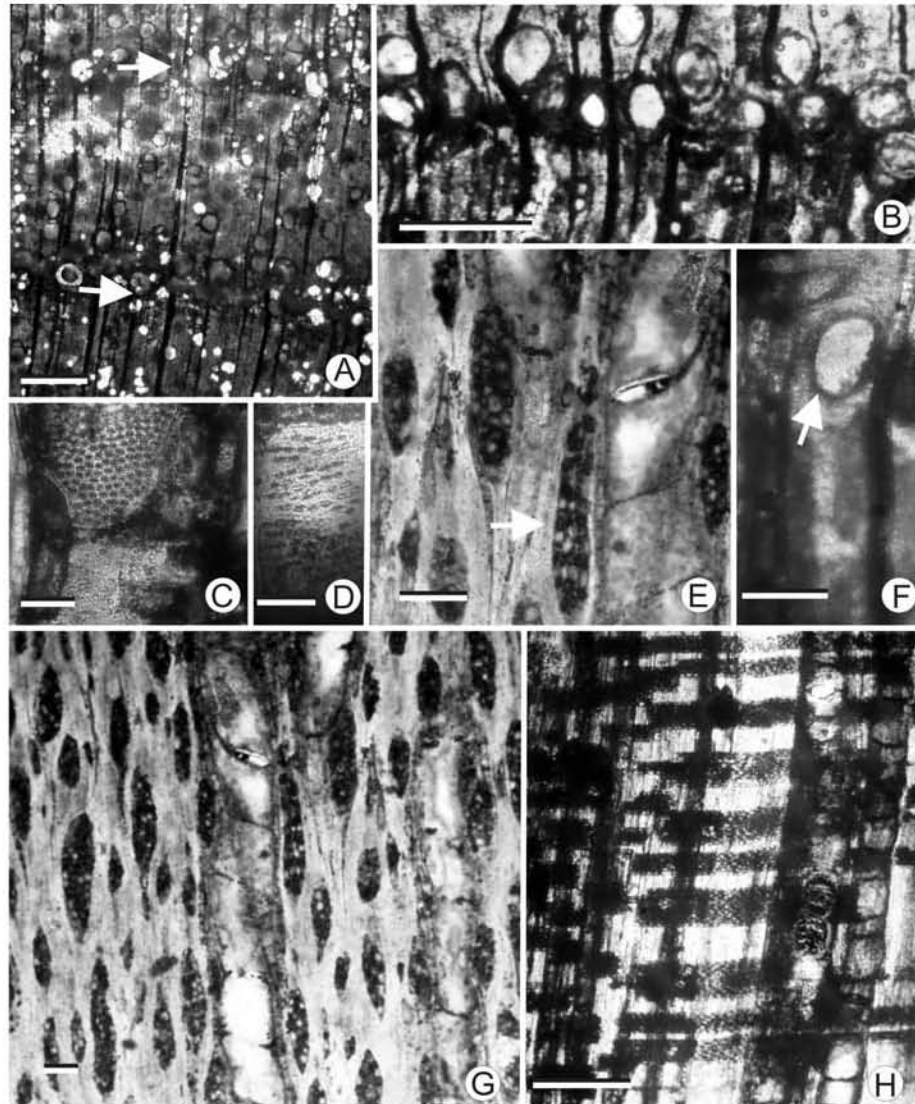


Fig. 32. Madera tipo 22 (*Cedrela sp.*). **A)** Corte transversal, la flecha señala el límite entre anillos de crecimiento (parénquima marginal). Escala = 500 μm . **B)** Corte transversal, muestran forma de elemento de vaso y abundantes tilides. Escala = 300 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas. Escala = 10 μm . **D)** Corte radial, mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm . **E y G)** Corte tangencial,

mostrando radios multiseriados. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento de un elemento de vaso, con placa de perforación simple y punteaduras alternas. Escala = 100 μm . **H)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 300 μm .

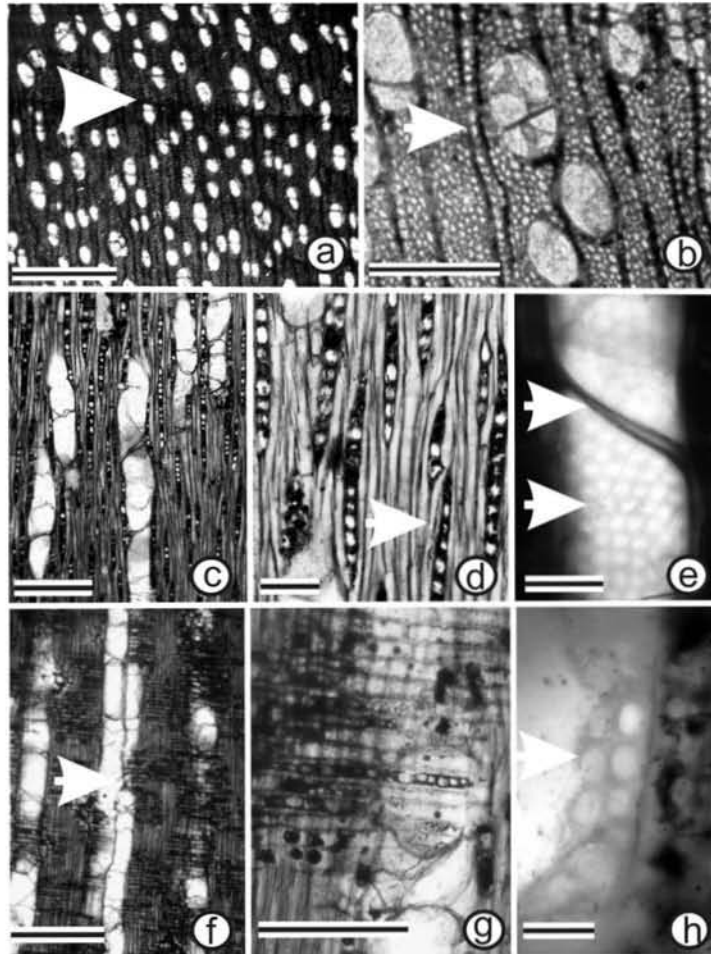


Fig. 33. Madera tipo 23 (*Terminalia* sp.) **A)** Corte transversal, la flecha señala el límite entre anillos de crecimiento (parénquima marginal). Escala = 1 mm. **B)** Corte transversal, la flecha señala la forma de los elementos de vaso y las abundantes tilides contenida en los mismos. Escala = 200 μm . **C)** Corte tangencial, se observa la placa de perforación oblicua y radios uniseriados. Escala = 300 μm . **D)** Sección tangencial, la flecha señala radios uniseriados y se distinguen fibras libriformes. Escala = 100 μm . **E)** Acercamiento de un elemento de vaso, con la placa de perforación simple y punteaduras alternas. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 500 μm . **G)** Corte radial, mostrando células procumbentes de los radios homogéneos. Escala = 150 μm . **H)** Acercamiento, mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm .

Tipo 24 cff. *Hypodaphnis* sp. (Fig. 34)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal constituida de 1 a 2 células de ancho, porosidad difusa con ligero arreglo tangencial. Los elementos de vasos son solitarios (70%), en agrupaciones radiales de 2-3, y en

racimos; se cuentan en promedio 4-5/mm² aunque en la madera temprana hay de 3-4 y en la tardía de 6-8. Los elementos de vaso en sección transversal tienen forma redondeada a ovalada, diámetro de 70 (60-240) µm, placa de perforación simple y, abundantes gomas; las punteaduras intervasculares son alternas, redondas a poligonales, diámetro de 5-7 µm. La madera tiene traqueidas vasicéntricas con diámetro de 60 µm y, punteaduras areoladas opuesta. Las punteaduras vaso-radios son opuestas, con 7 µm de diámetro. Las fibras son septadas y no septadas, tienen longitud de 430 µm y espesor de pared de 3 µm, y contienen cristales romboidales en cámaras. Los radios son homogéneos, formados únicamente por células procumbentes, son biseriados en su gran mayoría, aunque se cuentan algunos uniseriados; son cortos tiene de altura y están compuestos por 4 a 9 células. El parénquima es apotraqueal marginal y difuso, paratraqueal vasicéntrico compuesto de 2 a 4 células con alas muy cortas, en algunos sitios se une formando pequeñas bandas, y en otras regiones es claramente confluyente. Hay células oleíferas distribuidas aleatoriamente asociados a los radios, en sección tangencial tienen diámetro de 100 µm promedio.

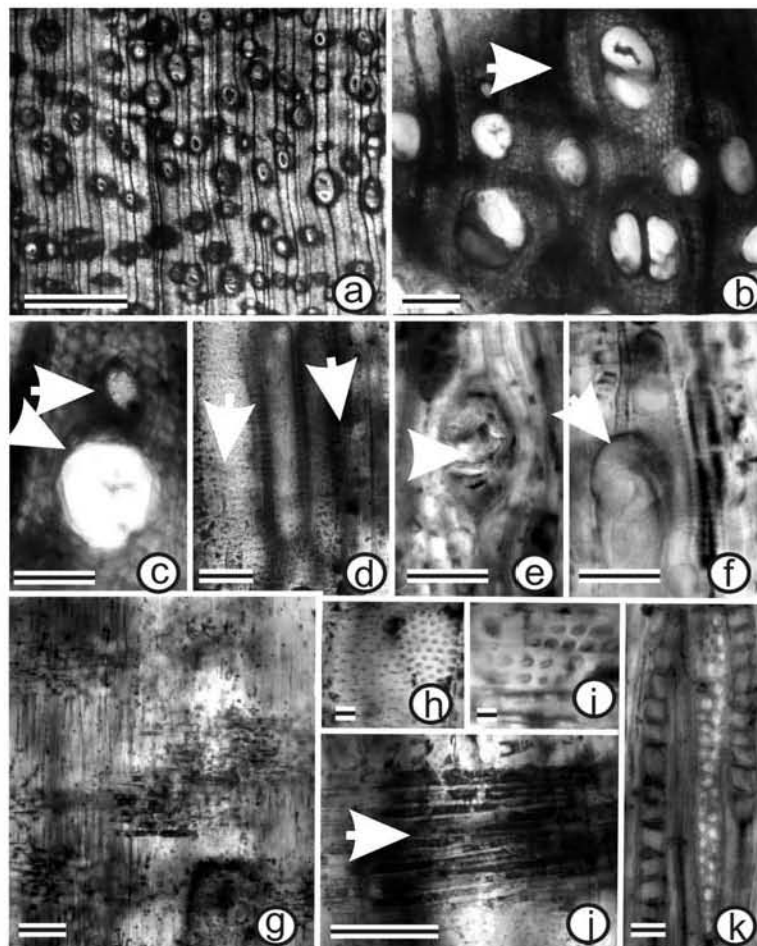


Fig. 34. Madera tipo 24 (*Hypodaphnis sp.*) **A)** Corte transversal, mostrando porosidad semianular, abundancia de parénquima vasicéntrico y tendencia a formar alas. Escala = 1mm. **b, C)** Corte transversal, mostrando los dos diferentes tipos de tamaño de vaso. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, elementos de vaso (izquierda) y las traqueidas vasicéntricas (derecha). Escala = 50 μm . **e, F)** Corte tangencial, mostrando las células de aceite en vista tangencial y radial respectivamente. Escala = 100 μm . **g, j)** Corte radial, muestra radios homogéneos formados por células procumbentes. Escala = 100 μm . **H)** Corte tangencial, muestran punteaduras intervasculares. Escala = 10 μm . **i)** Corte radial, muestra punteaduras vaso-radio. Escala = 10 μm . **k)** Corte tangencial, muestra radios biseriado y cristales encerrados en cámaras. Escala = 5 μm .

5.2.2. Chajul, Chiapas.

Tipo 1 (Gch 1; Fig. 35)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios (70%) y múltiples radiales de 2-3 (30%). Los vasos en corte transversal son de forma circular a oval, tienen diámetro tangencial de 110 (80 – 180) μm , longitud de 253 (130-300) μm , pared de 6.9 μm de espesor, y se cuentan en promedio 9/ mm^2 . Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, con 6.33 μm de diámetro. Las punteaduras vaso radio son alternas con diámetro 5 μm . Las fibras libriformes son no septadas, con paredes de 2.2 μm de grosor y lumen de 5.3 μm . El parénquima apotraqueal es difuso, agregado y en algunos sectores en pequeños racimos; presenta parénquima marginal con 1 o 2 células de espesor. El parénquima paratraqueal vasicéntrico tiene 1 o 2 células de grosor. Los radios son bi y triseriados, heterogéneos; se cuentan 12 /mm. El cuerpo del radio está formado en su cuerpo por 2 o 3 células de espesor y tienen un ancho de 34.4 μm y un alto de 217 μm . Los radios están formados por células procumbentes y en las colas presentan células erectas de 30 μm de alto. Existe tendencia a la estratificación de los radios. Comúnmente se encuentran cadenas de 7 a 12 cristales de forma romboide en el parénquima apotraqueal difuso.

Tipo 2 (Gch2; Fig. 36)

Descripción. Madera con anillos de crecimientos no distinguibles sólo con ayuda de un acercamiento se distinguen células de parénquimas marginales y 3 hileras de fibras engrosados pegadas a esta banda. Porosidad difusa, vasos solitarios en un 85 % y múltiples radiales de 2-3 en un 15%. Los vasos en su corte transversal son circulares a ovales, con

diámetro promedio de $127 \mu\text{m}$ (60-170) y longitud de 180 (150-310) μm , pared de 3.74 (2-6) μm y se cuentan $9/\text{mm}^2$. Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, punteaduras alternas de $5.2 \mu\text{m}$ de diámetro. Las punteaduras vaso radio son opuestas con $5 \mu\text{m}$ de diámetro. Tiene fibras de forma rectangular, no septadas, con pared de 1.4 (1-2) μm de espesor y lumen de 8.6 (7-12.5) μm de espesor. El parénquima axial paratraqueal vasicéntrico de 2 células de espesor, en algunos casos y en otras zonas es confluyente, a veces forma bandas tangenciales. El parénquima apotraqueal es difuso y marginal con 2-3 células de espesor. Los radios son de dos tipos uniseriados y multiseriados. Los radios multiseriados principalmente están compuestos de 3 células de espesor (2-3), tienen una altura promedio de $530 \mu\text{m}$ y un espesor de $54.34 \mu\text{m}$ (170- 1110). Los radios son heterogéneos, con células procumbentes al centro y células erectas a la periferia formando colas de 2-4 células y de tamaño miden $67 \mu\text{m}$ de largo. Los radios uniseriados tienen altura promedio de 6 células y 175.2 (60-450) μm .

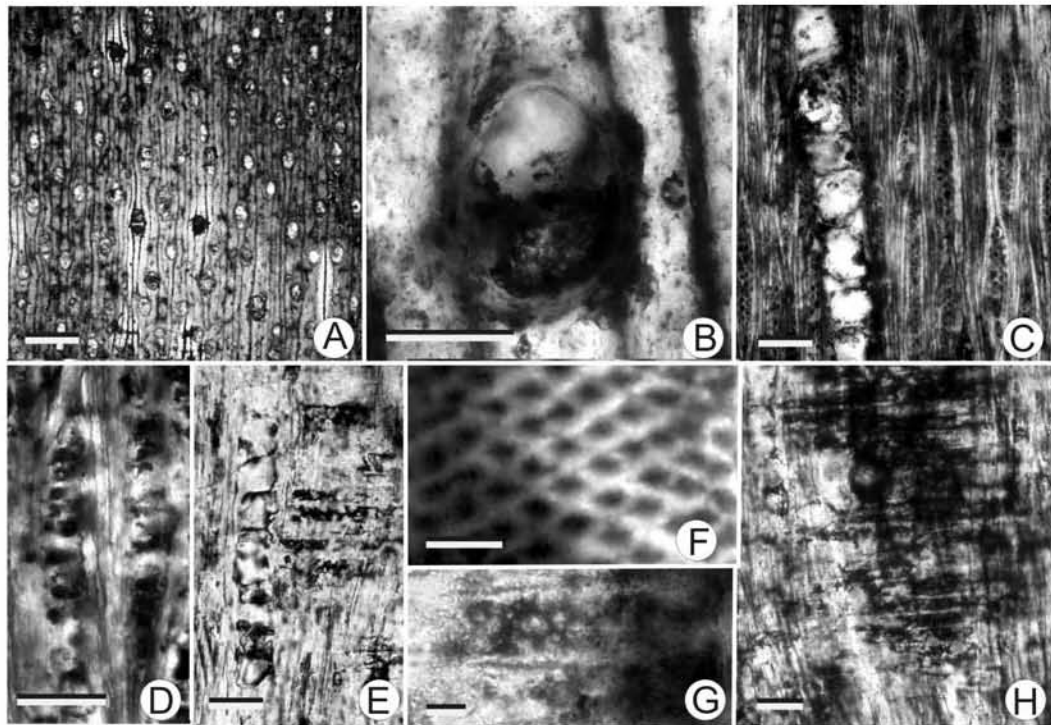


Fig. 35. Madera tipo 1 (Gch1). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa, elementos de vaso solitarios y múltiples radiales de 2. Escala = $500 \mu\text{m}$. **B)** Corte transversal, de dos elementos de vaso mostrando el grosor de sus paredes. Escala = $100 \mu\text{m}$. **C)** Corte tangencial, mostrando radios bi-triseriados y arreglo estratificado. Escala = $150 \mu\text{m}$. **D)** Acercamiento de un radio biseriado. Escala = $50 \mu\text{m}$. **E)** Corte radial, mostrando cristales romboides en el parénquima y radios heterogéneos. Escala = $20 \mu\text{m}$. **F)** Punteaduras intervasculares alternas. Escala = $10 \mu\text{m}$. **H)** Punteaduras vaso-radio alternas. Escala = $5 \mu\text{m}$. **G)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = $100 \mu\text{m}$.

Tipo 3 (Gch 6; Fig. 37)

Descripción. Madera con anillos de crecimientos indistinguibles, con porosidad difusa, vasos solitarios (90%) y múltiples radiales de 2-3 (10%). Los vasos en corte transversal son circulares a ovales, tienen diámetro tangencial de 124 (60–180) μm ; longitud de 220 (140-300) μm , grosor de pared de 8.6 μm , y se cuentan 10.8/ mm^2 . Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, con diámetro de 5.4 μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas de 4.8 μm de diámetro. El parénquima apotraqueal es bandeado con 4 o 5 células de grosor, el parénquima marginal tiene 1 o 2 células de espesor. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico a confluyente hasta formar bandas tangenciales concéntricas. Las fibras libriiformes, se encuentran divididas por 3 septos, algunos tan solo con 2; su pared tiene grosor de 2 μm y el lumen diámetro de 4.8 μm . Los radios son biserriados, aunque en menor proporción los hay uniserriados; son homogéneos y tienen arreglo estratificado; se cuentan 20/ mm linear. Tienen ancho de 31 (25 a 45) μm y alto de 13 (10 a 16) células ó 279.2 (105 a 355) μm . Los radios están formados por células procumbentes.

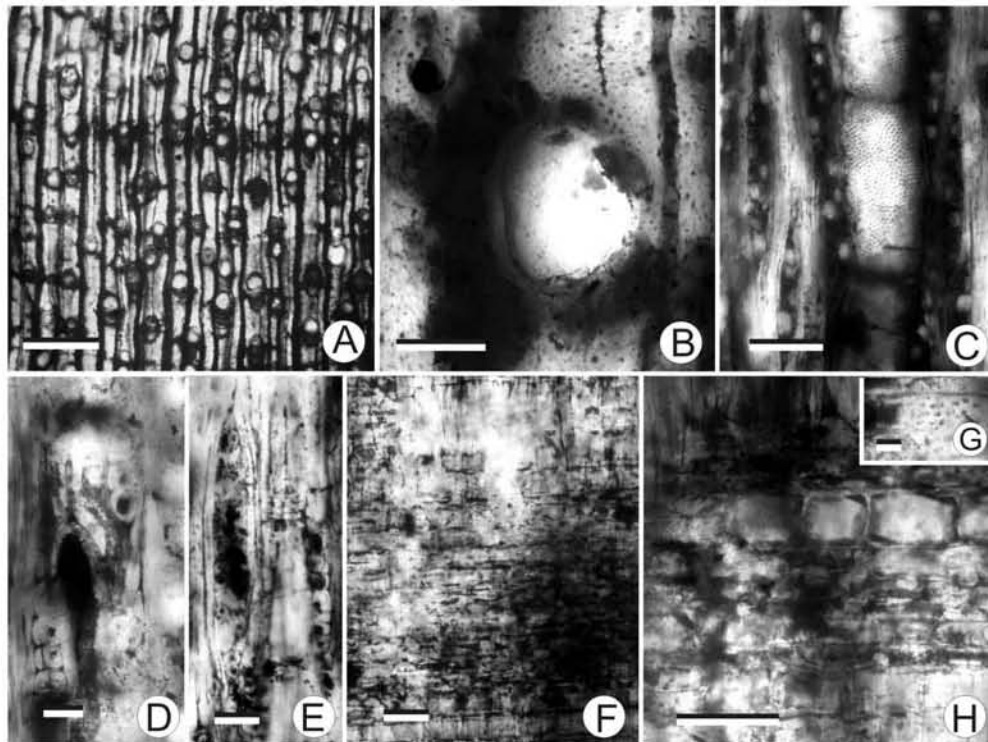


Fig. 36 Madera tipo 2 (Gch2). **A)** Corte trasversal, mostrando porosidad y banda de parénquima marginal. Escala = 500 μm . **B)** Corte trasversal, de un elemento de vaso mostrando el grosor de la pared y parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando elementos de vaso, punteaduras intervasculares

alterna y radios biseriados. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando acercamiento de radios y parénquima vasicéntrico. Escala = 50 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando radios multiseriados a la izquierda y la derecha los uniseriados. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 100 μm . **G)** Corte radial acercamiento de un radio heterogéneo, la parte inferior las células procumbentes y la parte superior células erectas o cuadradas. Escala = 50 μm . **H)** Acercamiento de las punteaduras vaso radio opuestas. Escala = 10 μm .

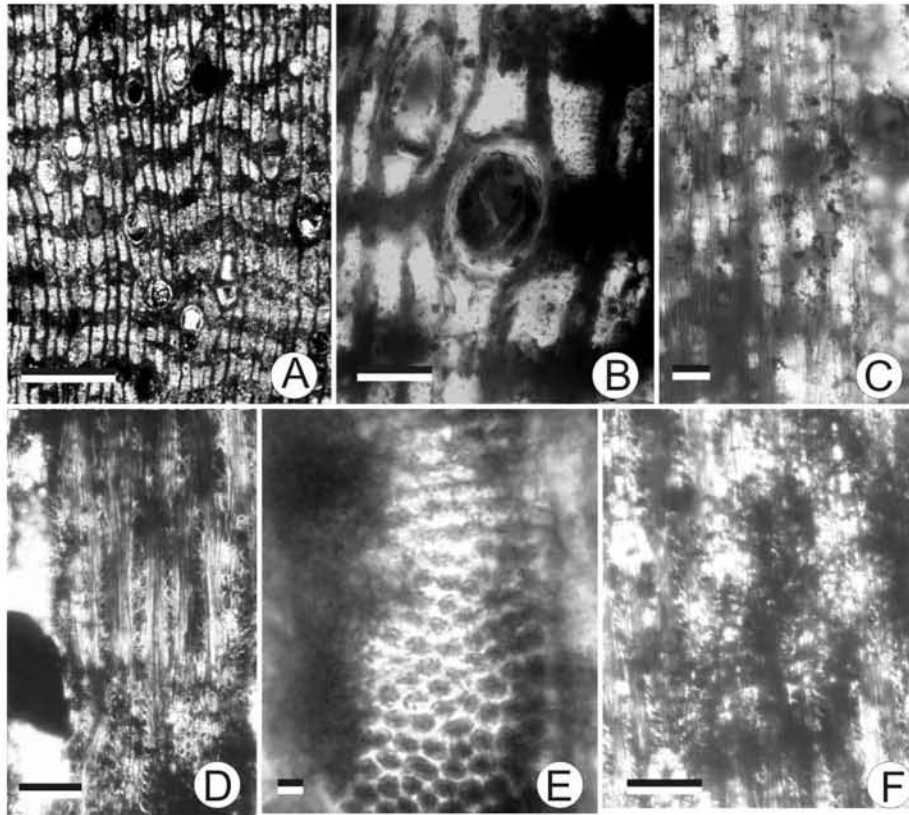


Fig. 37. Madera tipo 3 (Gch6). **A)** Corte transversal, con vasos solitarios y el parénquima bandeado. Escala = 500 μm . **B)** Corte transversal, de un elemento transversal rodeado por el parénquima vasicéntrico confluyente. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, de la madera mostrando los radios uni-biseriados. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial mostrando la relación entre vasos y radios con arreglo estratificado. Escala = 100 μm . **E)** Elemento se vaso mostrando punteaduras intervascuales alterna. Escala = 5 μm . **F)** Corte radial mostrando radios homogéneos. Escala = 50 μm .

Tipo 4 (Gch7; Fig. 38)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles; porosidad difusa, 98% son vasos solitarios y solo el 2% están agregados, se cuentan aproximadamente 9/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tiene forma ovalada, diámetro de 56 (15- 90) μm , grosor de pared de 4 (2-6) μm , longitud de 88.5 (75-170) μm y presentan placa de perforación

simple. En la cara tangencial tienen punteaduras intervasculares alternas, con diámetro de $5.3 \mu\text{m}$. Las punteaduras vaso-radio son opuesta con diámetro de $4 \mu\text{m}$. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico confluyente a bandeado con 5 a 9 células de grosor, en arreglo tangencial. En algunos sectores el parénquima es apotraqueal difuso y bandeado, aunque es difícil discernir si las bandas son apotraqueales o paratraqueales. Las fibras son libriformes no septadas, tiene lumen de $7.7 (7-8) \mu\text{m}$ y pared de $1.5 \mu\text{m}$ de grosor. Los radios son uniseriados en su totalidad, una altura de 11 (4 a 14) células ó $313.8 (220 \text{ a } 610) \mu\text{m}$. Los radios son homogéneos, compuestos principalmente de células erectas y están estratificados.

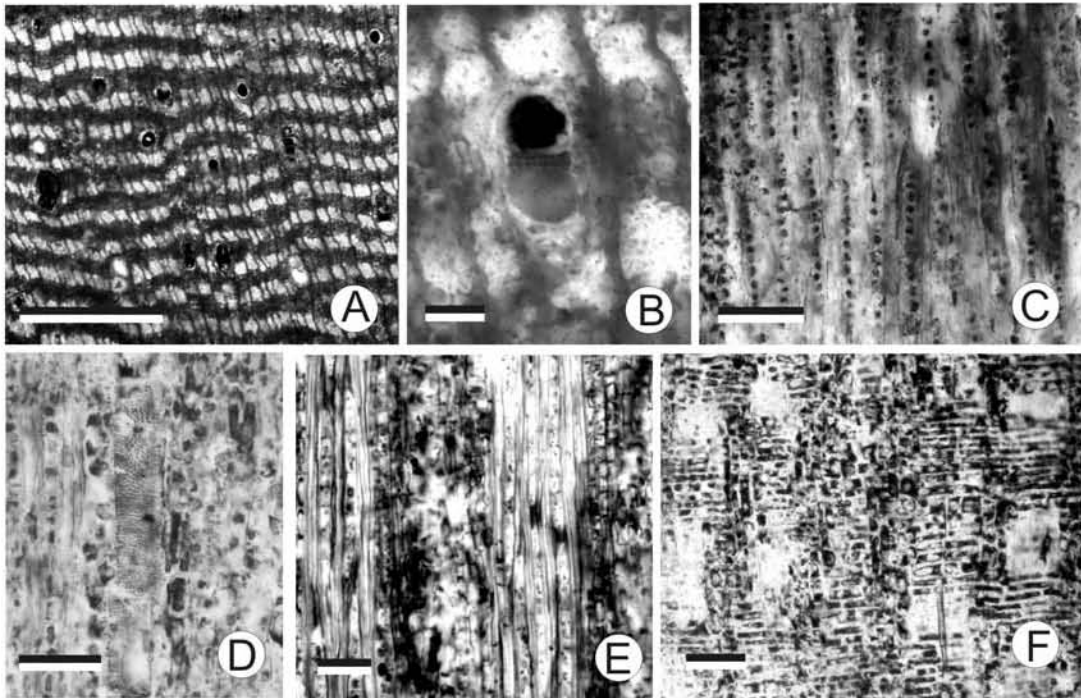


Fig. 38 Madera tipo 4 (Gch7). **A)** Corte Transversal, mostrando arreglo en bandas del parénquima apotraqueal y paratraqueal, además de porosidad difusa. Escala = $500 \mu\text{m}$. **B)** Corte tangencial, con radios uniseriados estratificados. Escala = $100 \mu\text{m}$. **C)** Corte transversal, mostrando de elementos de vaso forma ovalada y agrupados y rodeados por parénquima bandeado. Escala = $50 \mu\text{m}$ **D)** Corte tangencial, mostrando radios uniseriados así como el vasos con punteaduras alternas. Escala = $100 \mu\text{m}$. **E)** Corte tangencial, mostrando arreglo estratificado de radios y parénquima vasicéntrico. Escala = $50 \mu\text{m}$. **F)** Corte radial, mostrando radios homogéneos compuestos por células procumbentes. Escala = $100 \mu\text{m}$.

Tipo 5 (Gch 11; Fig. 39)

Descripción. Madera con anillos de crecimientos distinguibles, separados por una banda de 1 o 2 células de grosor y porosidad difusa. Los vasos se encuentran solitarios en un

85%, en agrupaciones de 2 en un 10 % y de tres en un 5%, se cuentan aproximadamente 15/mm². Los elementos de vaso en corte transversal son de forma ovalada a redondeada, tienen diámetro de 110 (90- 130) μm , longitud de 230 (180-290) μm , presentan placa de perforación simple, y en la superficie tangencial tienen punteaduras intervasculares alternas con un diámetro de 5 (4-6) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas con diámetro de 6-7 μm . El parénquima apotraqueal es difuso, y marginal; el parénquima paratraqueal es vasicéntrico escaso. Fibras son de forma libriforme, no septados con un lumen de 10 μm y grosor de pared de 2 μm . Los radios son bi- triseriados, con un grosor de μm 30 (24-36) μm , además se cuentan 11/ mm linear. Tiene altura de 16 (3-21) células y 140-520 μm . Los radios son heterogéneos, tienden a un arreglo estratificado.

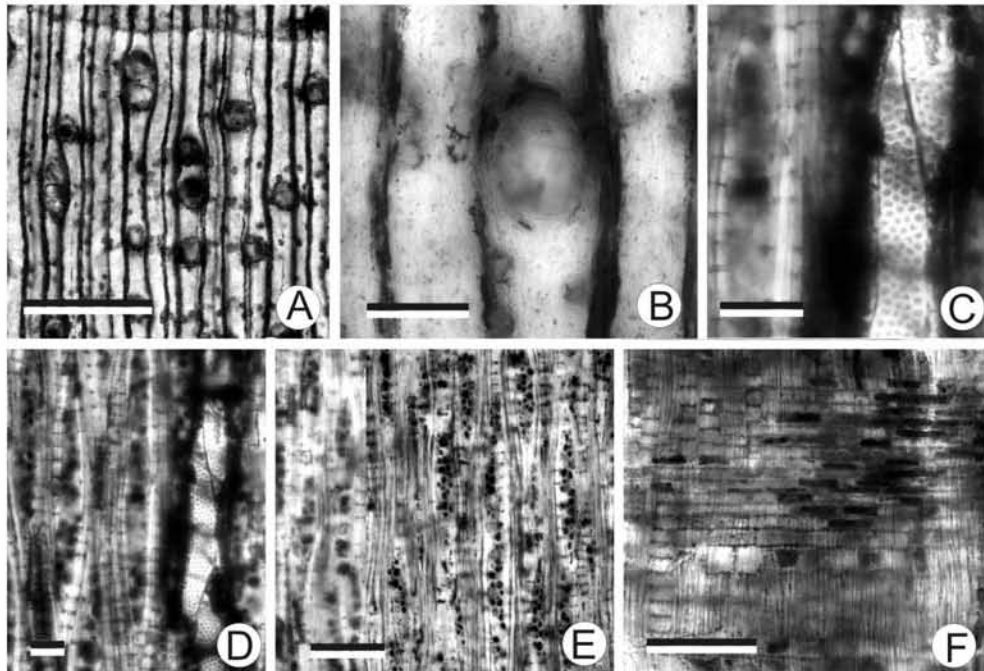


Fig. 39. Madera tipo 5 (Gch11). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y parénquima apotraqueal difuso. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso oval, con parénquima paratraqueal escaso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares, así como parénquima. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando los radios biseriados y parénquima con posibles cristales en forma de cuenta. Escala = 50 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando arreglo estratificado de los radios bi-triseriados. Escala = 100 μm . **F)** Corte radial, mostrando radio heterogéneo. **G)** Corte radial, mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 100 μm .

Tipo 6 (Gch12; Fig. 40)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 70 %, en arreglos tangenciales de 2-3 y hasta 6 células en un 25%, y algunos

racimos en 5% se cuentan en promedio 14 (10-17)/ mm². Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma redondeada u ovoide, diámetro de 124 (60-180) μm , pared de 8 (8-10) μm de grosor y longitud de 221.7 (140-80) μm . En la superficie tangencial se encuentran las punteaduras intervasculares alternas, con diámetro de 6-7 μm y placa de perforación simple. Las punteaduras vaso- radio son opuestas y tiene un diámetro promedio de 5.4 (5-6) μm . Presenta parénquima apotraqueal difuso y confluyente de 2 a 3 células de grosor. El parénquima paratraqueal es escaso y vasicéntrico unifacial. Las fibras libriforme no septadas, tiene diámetro de lumen de 8-10 μm y grosor de pared de 2-3 μm . Los radios son en su mayoría biseriados aunque también se les encuentra triseriados son homogéneos, se cuentan unos 16/ mm lineal, tienen ancho de 70 (56-81) μm y altura de 250 (200-320) μm y de 12 (6-14) células.

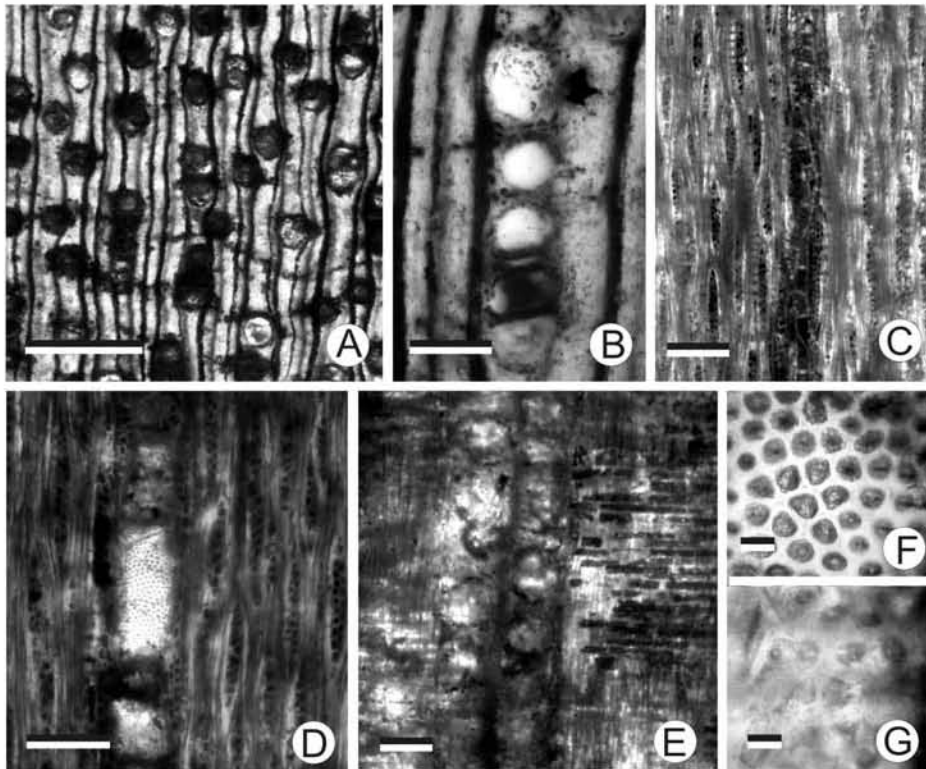


Fig. 40. Madera tipo 6 (Gch12). **A)** Corte trasversal, mostrando porosidad difusa y escaso parénquima paratraqueal. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de elementos de vaso mostrando arreglo múltiple radial. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios bis-triseriados semi estratificado. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando el arreglo de vasos y radios, con punteaduras intervasculares alternas. Escala = 100 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 00 μm . **F)** Corte tangencial, mostrando punteaduras ornamentadas alternas. Escala = 5 μm . **G)** Corte radial, mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 5 μm .

Tipo 7 (Gch20; Fig. 41)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, sólo se observan con ayuda de un microscopio, con el que se ve un pequeño engrosamiento en la pared de algunas fibras que forman una banda. La porosidad es difusa, los vasos son 98% solitarios y 2 % forman múltiples radiales de 2, se cuentan 7 (5-9) vasos /mm². Los vasos en sección transversal tienen forma ovalada, diámetro de 125 (60 -180) µm, longitud de 320 (290-325) µm, grosor de pared de 9 µm y placa de perforación escalariforme con 14 barras promedio (12- 15). Las punteaduras intervasculares alternas ornamentadas y tiene diámetro de 12 µm. Las punteaduras vaso-radio son opuestas y tienen diámetro de 10. Presenta parénquima apotraqueal escaso, difuso. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico de una o dos células de grosor, en algunos sectores se convierte en pequeñas proyecciones en forma de banda de 2 células de grosor. Las fibras libriformes no septadas tienen diámetro del lumen de 8 (6-10) µm y un grosor de pared de 7.5 (6-9) µm, punteadas. Los radios son bi-triseriados, aunque la parte triseriada tiene pocas células al centro del radio, tienen ancho de 40 µm, altura de 14 (9-19) de células y de 450 (320-820) µm, son heterogéneos, y se cuentan 20 (18-21)/ mm linear. Tienen fibrotraqueidas vasicéntricas.

Tipo 8 (Gch31; Fig. 42)

Descripción. La madera tiene anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, con los vasos múltiples radiales de dos, en un 65 %, solitarios en un 30% y un 5% agregado radiales de 3 células. Se cuentan 4 (3-5) / mm², tienen diámetro de 110 (90 -140) µm, un grosor de pared de 7.5 (6-9) µm y altura de 250 (130-360) µm. Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, punteaduras intervasculares alterna y con diámetro de 6, la placa de perforación simple. Las puntaduras vaso-radio son de tipo opuesto y tienen diámetro de 8 µm. El parénquima apotraqueal es difuso escaso, la mayoría del parénquima es paratraqueal vasicéntrico-confluente y con tendencia a ser bandeado. El parénquima tiene la tendencia a estar estratificado. Las fibras son libriformes, septadas, con uno o dos septos, tienen diámetro de lumen de 10 µm, pared celular con grosor de 5 µm. Los radios son biseriados en un 95% aunque también se les encuentra algunos triseriados, son tipo homogéneos. Tienen altura de 11 (8-21) células y 230 (150-350) µm. Los radios se encuentran compuestos por células procumbentes, tienen ancho promedio de 35 µm, y están estratificado, se cuentan 19/ mm linear.

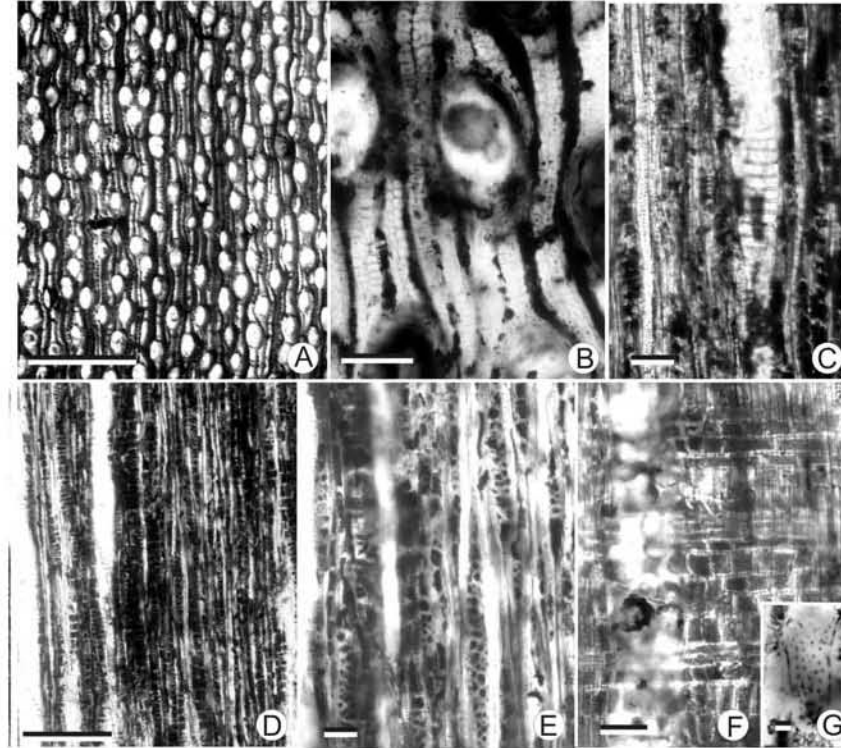


Fig. 41. Madera tipo 7 (Gch20). **A)** Corte Transversal, mostrando porosidad difusa y vasos en su mayoría solitarios. Escala = 1 mm. **B)** Corte transversal mostrando, forma ovalada de los vasos, y parénquima vasicéntrico escaso. Escala = 100 μm . **C)** Sección tangencial, mostrando radios bi-triseriados y la placa de perforación escalariforme. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando el patrón de los radios biseriados. Escala = 500 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando los radios biseriados- triseriados. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial mostrando radios heterogéneos. Escala = 100 μm . **G)** Corte radial, mostrando campos de cruzamiento, con las punteaduras vaso radio opuestas. Escala 20 μm .

Tipo 9 (Gch10; Fig. 43)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de una célula de ancho de parénquima marginal, porosidad difusa, vasos solitarios en un 60%, múltiples radiales de 2 en 20 % y múltiples radiales de 3 a 7 en 20%, se cuentan 14 (9–18) / mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 140 (100–180) μm , grosor de pared de 7-8 μm , altura de 260 (180-340) μm , contienen abundantes tilides y en algunas zonas se presentan gomas, placa de perforación simple, las punteaduras intervasculares areoladas, alternas, con diámetro de 12 (11-13) μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 μm de diámetro. Las fibras son no septadas con un diámetro de lumen de 13-15 μm , y grosor de pared de 5 μm . Los radios son biseriados, homogéneos, miden

30 μm de ancho, tienen altura de 350 (120-480) μm o de 12 (8-24) células y abundancia de 11 por milímetro linear. El parénquima paratraqueal vasicéntrico de 2 a 3 células de ancho, parénquima apotraqueal difuso escaso.

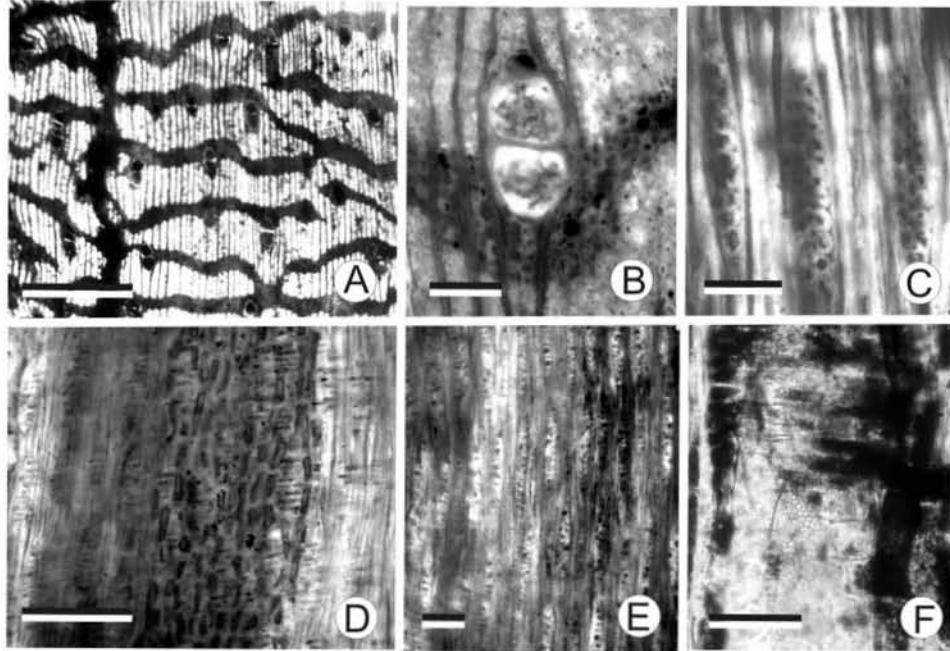


Fig 42. Madera tipo 8.(Gch 31) **A)** Corte transversal, mostrando anillos indistinguibles, porosidad difusa y la dominancia de los elemento de vaso solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso con el arreglo unifacial del parénquima vasicéntrico. Escala = 80 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando el arreglo estratificado de los radios bi-triseriados. Escala = 50 μm . **D)** Corte radial, mostrando el arreglo estratificado del parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando el arreglo estratificado de los radios bi y triseriados. Escala = 100 μm . **F)** Corte radial, acercamiento de un campo de cruzamiento, mostrando las punteaduras vaso-radio opuestas (Flecha arriba) y punteaduras intervasculares alternas (flecha abajo) Escala = 500 μm .

Tipo 10 (Gch 19; Fig. 44)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, sólo se encuentran separados por una banda de parénquima marginal de una célula de grosor, porosidad difusa. Los vasos son solitarios en un 94% y múltiples radiales de 2 y 3 células en un 6%, se cuentan 27/ mm^2 . Los vasos en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 140 (130-160) μm , altura de 220 (150-390) μm y grosor de pared de 6.32 (5-8) μm , placa de perforación simple con punteaduras alternas, con diámetro de 5.1 (4-6) μm . Las punteaduras vaso radio son opuestas con diámetro de 7-8 μm . Las fibras libriformes son no septadas, con diámetro de

lumen de 6-8 μm y grosor de pared de 2-3 μm . Los radios son mayoritariamente triseriados, aunque se encuentran también biseriados, heterogéneos, tienen un ancho de 30 (23-35) μm y altura de 300 (170-345) μm y 11 (6-18) células, se cuentan 18/mm lineal, y tienden a la estratificación. El parénquima apotraqueal es difuso y marginal, de una sola célula de grosor, difuso y escaso. El parénquima paratraqueal escaso.

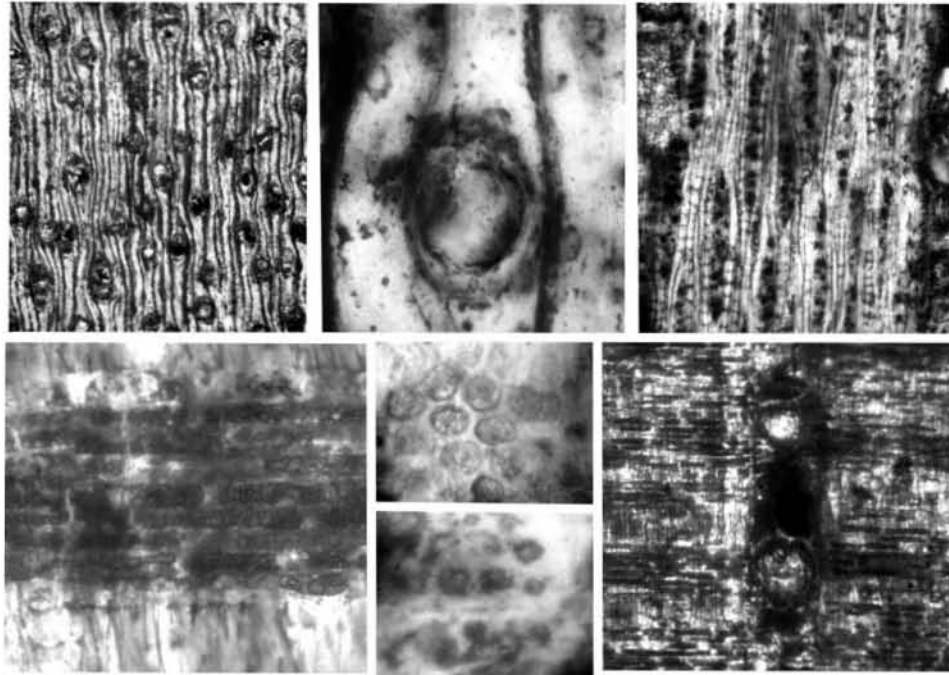


Fig. 43. Madera tipo 9 (Gch10). **A)** Corte transversal, mostrando ausencia de anillos de crecimiento y porosidad difusa, con los radios solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un elemento de vaso con parénquima paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados, semi estratificados, parénquima en forma de cuentas. Escala = 100 μm . **D)** Corte radial mostrando patrón de los radios homogéneos. Escala = 100 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando pared de un elemento de vaso con las punteaduras intervasculares areoladas alternas. Escala = 10 μm . **F)** Corte radial, mostrando el patrón generadle los radios. Escala = 100 μm . **G)** Corte radial, mostrando un acercamiento de un campo de cruzamiento con punteaduras vaso radio tipo opuestas. Escala = 10 μm .

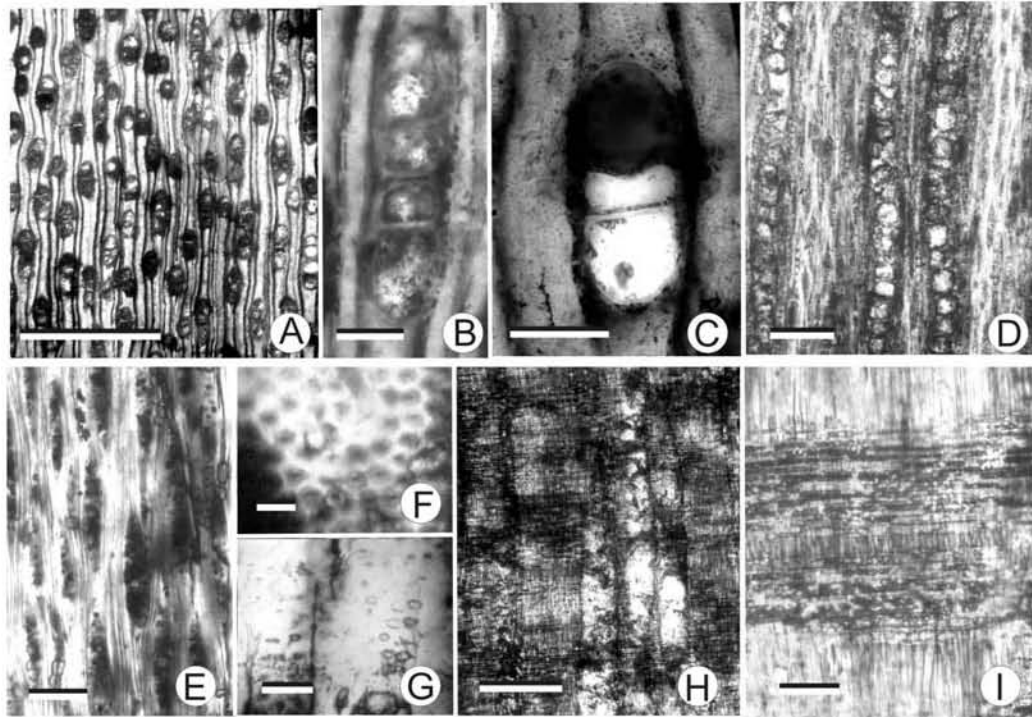


Fig. 44. Madera tipo 10. (Gch31) **A)** Corte transversal, mostrando anillos de crecimiento indistinguibles y la porosidad difusa. Escala = 1 mm. **B)** Corte tangencial, mostrando dos grupos de múltiples radiales compuestos de 2 células cada uno. Escala 100 μm . **C)** Corte transversal, mostrando acercamiento a un múltiple radial compuesto por 2 vasos. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando los elementos de vaso y el patrón general de los radios. Escala = 200 μm . **E)** Corte tangencial mostrando radios biseriados. Escala = 50 μm . **F)** Corte tangencial, acercamiento a un elemento de vaso mostrando las punteaduras intervasculares alternas. Escala = 10 μm . **G)** Corte radial, acercamiento a campo de cruzamiento mostrando las punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm . **H)** Corte radial, mostrando el arreglo de los radios. Escala = 200 μm . **I)** Acercamiento a un radio de tipo heterogéneo. Escala = 50 μm .

Tipo 11 (Gch 9; Fig. 45)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 90%, el resto en múltiples radiales de 2-3, se cuentan 19 / mm^2 , pero este dato debe reconsiderarse ya que la madera esta en muy mal conservada. Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 110 (85–140) μm , altura de 270 (250-340) μm , grosor de pared de 5 μm , placa de perforación simple, punteaduras intervasculares areoladas alternas con diámetro de 12-15 μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 μm de diámetro. Las fibras libriforme son septadas con 2 septos, tienen diámetro de lumen de 5-7 μm y grosor de pared de 3-5 μm . Los radios son biseriados, heterogéneos,

compuestos por células procumbentes, miden 40 (30-45) μm de ancho, 200 (120-360) μm o de 8 (5-12) células de alto y su abundancia es de 10/mm. Hay parénquima paratraqueal vasicéntrico, y parénquima apotraqueal difuso. En la colas de los radios se encuentran cristales romboides.

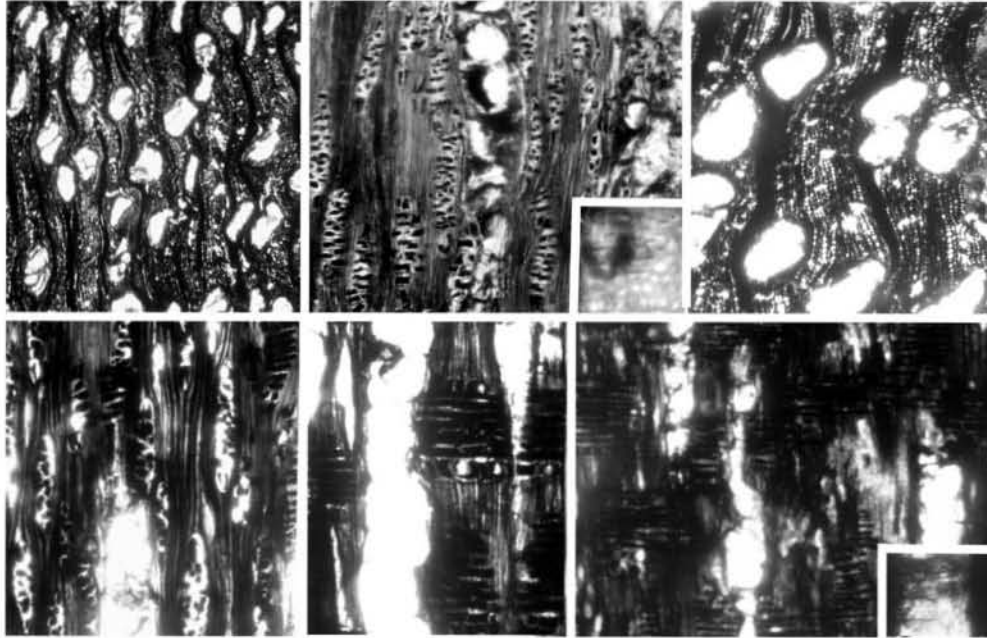


Fig. 45. Madera tipo 11. **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y vasos solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados. Escala = 100 μm . **C)** Corte transversal mostrando los vasos solitarios y el parénquima apotraqueal difuso. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando las punteaduras intervascuales alternas, Escala 10 μm . **E)** Corte tangencial mostrando los patrones irregulares de los radios biseriados. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial mostrando radios heterogéneos. **G)** Corte radial, mostrando el patrón de los radios heterogéneos. Escala =100 μm . **H)** Acercamiento de un campo de cruzamiento mostrando lpunteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm .

Tipo 12 (Gch16; Fig. 46)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 96% y múltiples radiales de 2 células en un 4%. Los vasos en su corte transversal son de forma ovalada a circular, tienen diámetro de 110 (80-170) μm y grosor de pared de 5-6 μm , se cuentan de 4 a 5/mm². En sección tangenciales los elementos de vaso tienen placa de perforación simple, punteaduras alternas con diámetro de 6-7 μm , las punteaduras vaso radios son opuestas y tienen un diámetro de 5-6 μm , Las fibras son libriiformes septadas, tienen de 2 a 3 septos por fibra, se encuentran estratificadas, tienen diámetro de lumen de 11 (9-13) μm y grosor de pared de 4 (3-6) μm . Los radios son triseriados,

y homogéneos. Tienen ancho de 28 (24-35) μm y altura de 180 (170-210) μm y de 15 (13-18) células. Se encuentran estratificados. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico alado, y algunas secciones es confluyente. El parénquima apotraqueal es difuso escaso. El parénquima al igual que los radios y las fibras esta estratificado.

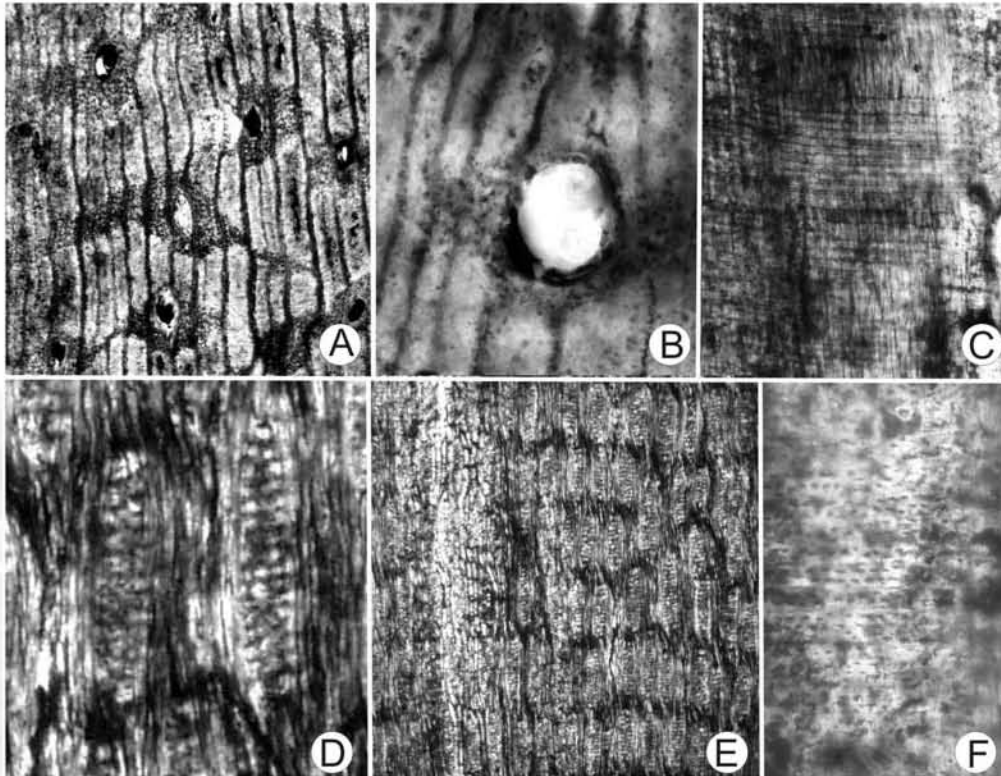


Fig. 46 Madera tipo 12 (Gch 16) **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa, y arreglo del parénquima vasicéntrico con alas. **B)** Acercamiento de de vaso mostrando el parénquima vasicéntrico, con alas cortas. **C)** Corte radial, mostrando el patrón de los radios homogéneos. **D)** corte tangencial, mostrando los radios triseriseados. **E)** Corte tangencial mostrando patrón estratificado de radios triseriados y parénquima vasicéntrico. **F)** Corte radial, mostrando los campos de cruzamiento con las punteaduras vaso-radio opuestos.

Tipo 13 (Gch13; Fig. 47)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en 95% y en múltiples radiales en 5%. Los vasos en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 130 (80-190) μm , grosor de pared de 7-8 μm , altura de 300 (250-350) μm , se cuentan de 5-6/ mm^2 , placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas con ornamentación y diámetro de 7-9 μm . Las punteaduras vaso radio son de tipo opuesto, con diámetro de 8-9 μm . Las fibras libriiformes son no septadas y septadas, con 2 septos, tienen

diámetro de lumen de 9 (7-10) μm y grosor de pared de 3 (2-4) μm . Los radios son uniseriados, homogéneos, tiene ancho de 30 (26-33) μm y altura de 608 (450-1230) μm y de 33 (23-68) células, se cuentan de 8-10 radios por milímetro lineal. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico de una célula de espesor, confluyente, trazando bandas tangenciales, el parénquima apotraqueal es difuso y en bandas tangenciales.

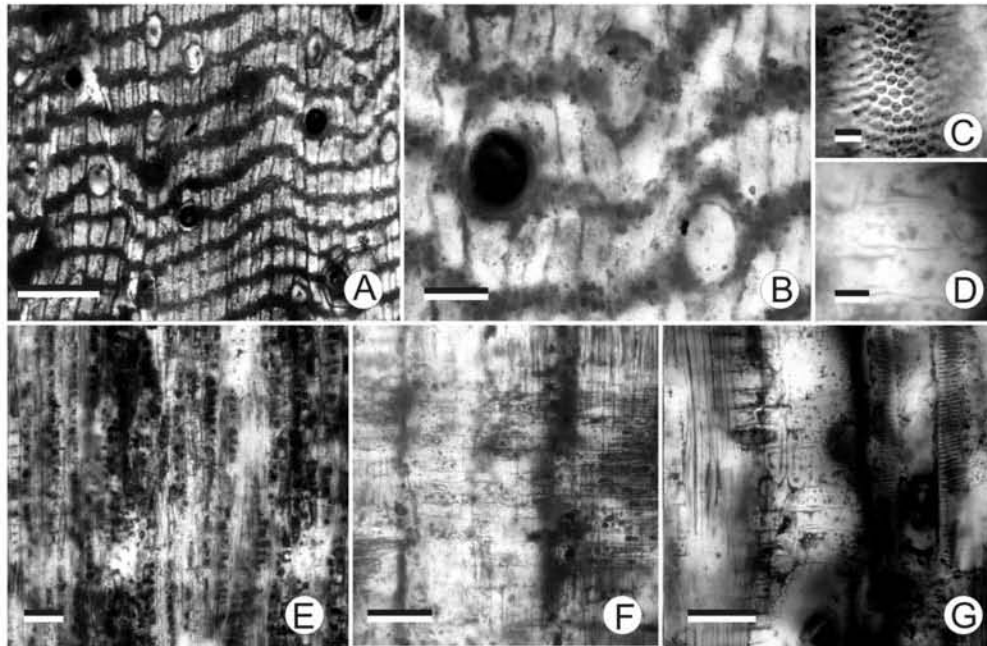


Fig. 47. Madera tipo 13(Gch 13). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y bandas tangenciales del parénquima vasicéntrico. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a dos elementos de vaso solitarios, con el parénquima vasicéntrico bandeado. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, acercamiento de la pared de un electro de vaso mostrando las punteaduras intervasculares alternas y ornamentadas. Escala = 10 μm . **D)** Corte radial, acercamiento a un campo de cruzamiento mostrando las punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 10 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando los radios uniseriados. Escala = 100 μm . **F)** Corte radial, mostrando, radios homogéneos. Escala = 100 μm . **G)** Corte radial, mostrando campo de cruzamiento con punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 100 μm .

Tipo 14 (Gch 60; Fig 48)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal de 1 célula de grosor, porosidad difusa, vasos en múltiples radiales de 2 un 50% solitarios en un 35% y de 3 y 4 en un 15%. Los vasos en su corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 115 (80-185) μm y altura de 250 (190-284) μm , se cuentan de 12 (9-14)/ mm, grosor de pared de 5-7 μm , placa de perforación simple, en sus paredes tiene

punteaduras areoladas alternas con 11 μm de diámetro. Las punteaduras vaso radio son opuestas y el diámetro no se observa por la calidad de la muestra. Los radios son bi y triseriados, homogéneos, tienen ancho de 45 (40-53) μm y altura de 240 (150-504) μm y de 14 (6-25) células, y se cuentan de 14/mm lineal. Las fibras libriiformes, no septadas, con un diámetro de lumen de 12 (11-14) μm y un grosor de pared de 3 (2-3) μm . El parénquima apotraqueal es marginal de una célula de grosor, difuso, el parénquima paratraqueal es escaso y estratificado. En algunas células del parénquima se encuentran cristales romboides formando cuentas.

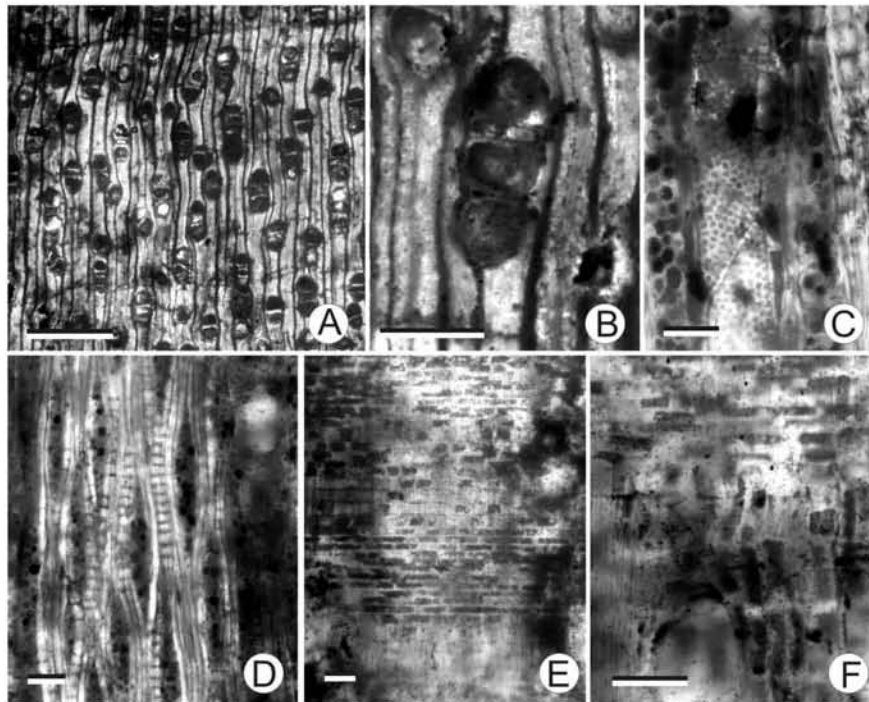


Fig. 48. Madera tipo 14. **A)** Corte transversal, mostrando anillo de crecimiento delimitado por parénquima marginal, porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un múltiple radial de 3 vasos, rodeado por parénquima vasicéntrico escaso. Escala = 200 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando la placa de perforación simple, las punteaduras intervasculares alternas y radios biseriados. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados y cristales embebidos en el parénquima en forma de cuentas. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento a un campo de cruzamiento mostrando arriba punteaduras intervasculares y abajo tendencia del arreglo estratificado del parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm .

Tipo 15 (Gch 71; Fig. 49)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos son solitarios en 90%, el resto en múltiples radiales de 2-3, se cuentan de 8 (6-9) / mm^2 . Los

elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro promedio de 170 (100–220) μm , placa de perforación simple, con una altura de 290 (210 – 350) μm . Las punteaduras intervasculares son areoladas, alternas, con diámetro de 11 (10-12) μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 5-6 μm de diámetro. Las fibras son septadas con grosor de pared de 3-5 μm y un diámetro de lumen de 11-12 μm . Los radios son uniseriados, homogéneos, y están compuestos por células procumbentes, miden 40 μm de ancho, tienen altura de 310 (170-490) μm o de 16 (10-26) células y su abundancia es de 32/mm. Hay parénquima apotraqueal marginal de 1-2 células de ancho, vasicéntrico de 2 a 3 células de ancho y en forma bandas tangenciales, también hay parénquima apotraqueal difuso.

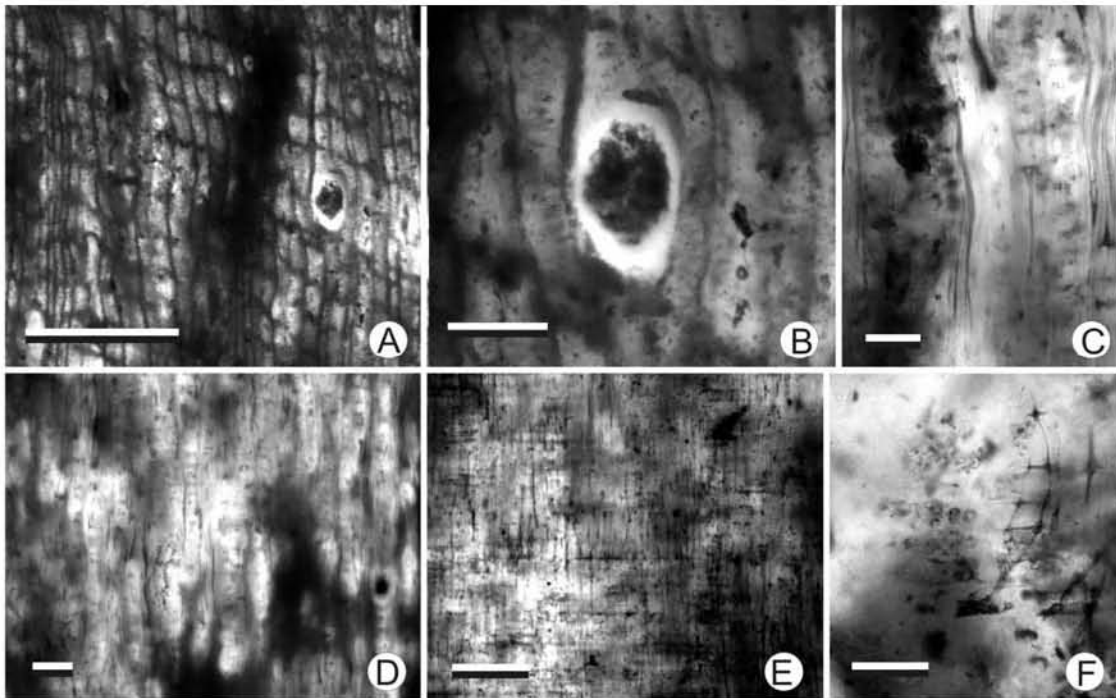


Fig. 49. Madera tipo 15 (Gch71) **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y bandeamiento del parénquima paratraqueal. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso mostrando forma ovoide y bandas de parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial mostrando radios uniseriados. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando la abundancia de radios uniseriados mayores a un milímetro. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 200 μm . **F)** Acercamiento de un campo de cruzamiento mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 50 μm .

Tipo 16 (Gch42; Fig. 50)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por banda de parénquima marginal de 1 o 2 células de grosor, porosidad difusa, los vasos solitarios

en un 40%, son múltiples radiales 2-3 vasos en 45 % y de 3-4 células en 15%. Los vasos en corte transversal tienen forma ovalada a circular, se cuentan de 11/ mm², tienen diámetro de 120 (90-150)µm, grosor de paredes de 3-4 µm, altura de 300 (240-380) µm, tienen placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas con diámetro de 8-9 µm. Las punteaduras vaso radio son opuestas y tienen diámetro de 9-11 µm. Las fibras de forma libriforme son no septadas y septadas con 2 septos tienen grosor de pared de 3-4 µm y un diámetro de lumen de 9-11 µm. Los radios son biseriados, triseriados, homogéneos, tienen ancho de 60 (30-70) um, altura de 320 (160-510) um y en 29 (11-47) células. Se cuentan 17 (15-20)/mm linear. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico escaso. el parénquima aportaraqueal es difuso y marginal.

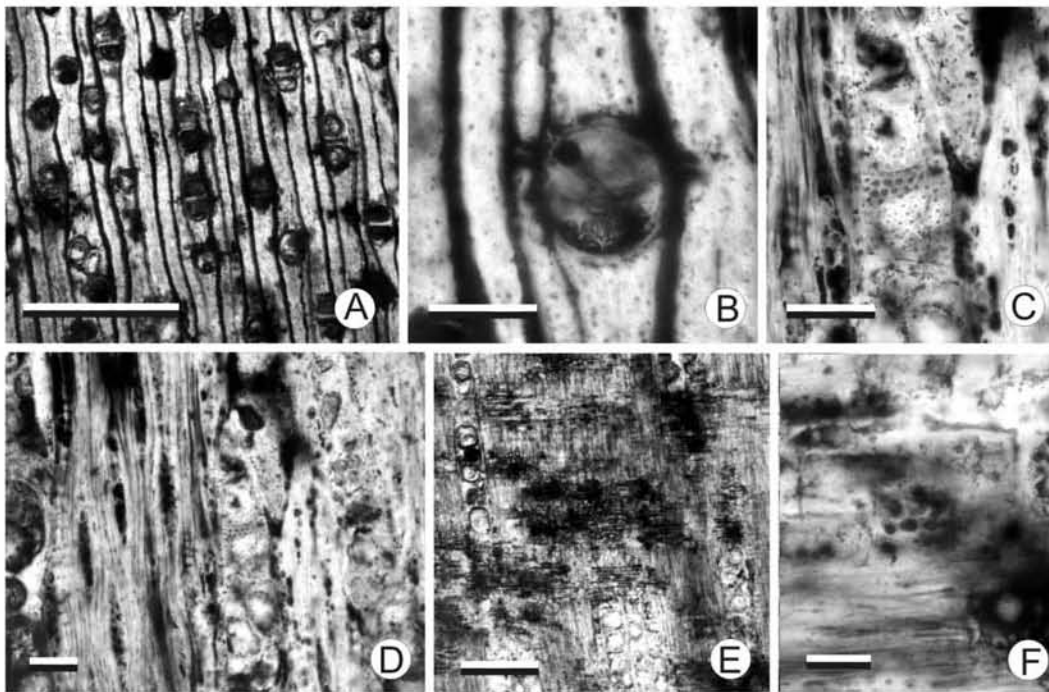


Fig. 50. Madera tipo 16 (Gch42). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y vasos solitarios. Escala = 500 um. **B)** Acercamiento, mostrando forma ovoide de los elementos de vaso y el parénquima vasicéntrico de 1 célula de grosor. Escala = 100 um. **C)** Corte tangencial, mostrando a un elemento de vaso con sus punteaduras intervasculares alternas y a la derecha un radio biseriado. Escala = 100 um. **D)** Corte tangencial mostrando el patron estratificado de los radios biseriados y los elementos de vaso con tilosis. Escala = 100 um. **E)** corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 400 um. **F)** Acercamiento a un campo de cruzamiento mostrando punteaduras vaso radio opuestas. Escala = 50 um.

Tipo 17 (Gch65; Fig. 51)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, a simple vista, porosidad difusa, vasos solitarios en un 65 %, múltiples radiales de 2 y 3 en un 30 % y de 4 y 5 en un 5 %, se cuentan de 9 – 12 /mm². Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 110 (90–140) µm, placa de perforación simple, largo de 300 (80–440) µm, y punteaduras intervasculares areoladas, alternas, de forma poligonal con diámetro de 7.5-10 µm. Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 µm de diámetro. Las fibras son septadas en un 70% y no septadas en 30%, con pared de 2-3 µm de grosor y un lumen con 8 -11 µm de diámetro. Los radios son biseriados, homogéneos, y están compuestos por células procumbentes, miden 80 (65-100) µm de ancho, tienen altura de 350 (310-370) µm o de 12 (9-15) células y su abundancia es de 35/mm y se encuentran estratificados. Hay parénquima apotraqueal bandeado y parénquima apotraqueal difuso y bandas tangenciales.

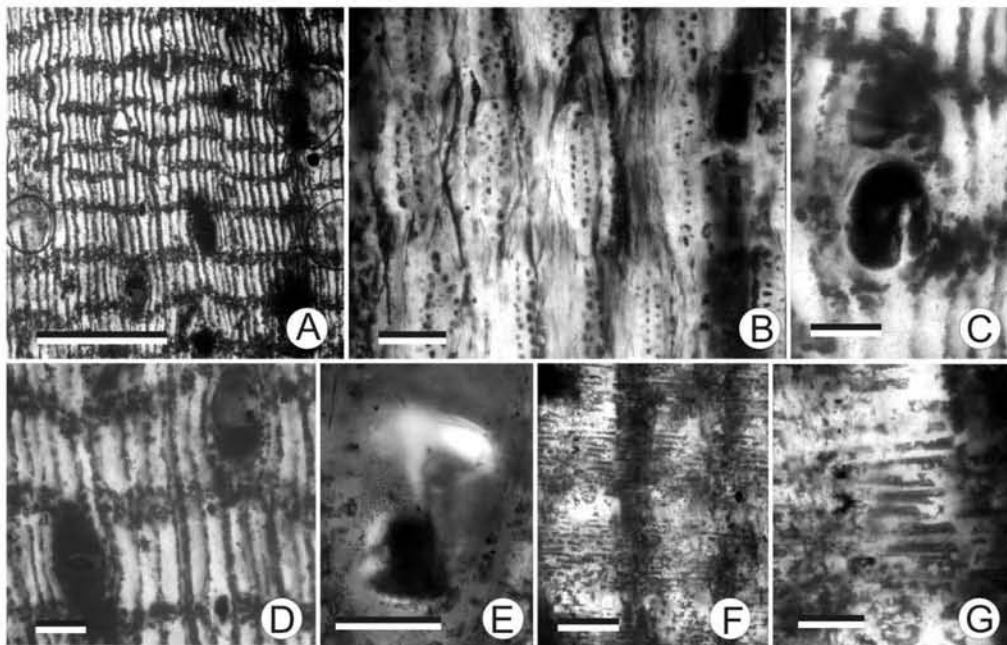


Fig. 51 Madera tipo 17 (65 Gch). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y parénquima paratraqueal en bandas tangenciales. Escala = 500 µm. **B)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados y arreglo estratificado. Escala = 100 µm. **C)** Corte transversal, mostrando el vaso con forma oval y arreglo múltiple radial, con el parénquima vasicéntrico. Escala = 100 µm. **D)** Corte transversal mostrando arreglo del parénquima bandeado con un grosor de 3 a 4 células. Escala = 100 µm. **E)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas (Flecha). Escala = 100 µm. **F)** Corte radial mostrando a los radios homogéneos. Escala = 100 µm. **G)** Acercamiento a un campo de cruzamiento mostrando punteaduras vaso radio opuestas. Escala = 100 µm.

Tipo 18 (Gch0; Fig. 52)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa. Los elementos de vaso solitarios en un 80 %, múltiples radiales de dos en un 15% y múltiples radiales de 3 en un 5%. Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma redondeada, tienen diámetro de 100 (80-140) μm , grosor de pared de 6-7 μm , una altura de 180 (80-210) μm y se cuentan de 8 (5-12)/ mm^2 . En la sección tangencial los elementos de vaso tienen una placa de perforación simple, las punteaduras intervasculares son alternas y se encuentran ornamentadas, tienen un diámetro de 5-6 μm . Las punteaduras vaso radios son opuestas y tienen un diámetro de 4-5 μm . Los radios son exclusivamente uniseriados, tienen un ancho de 25 (20-27) μm y altura de 34 (320-260) μm y de 17 (14-18) células, se encuentran estratificados. Las fibras libiformes son septadas y no septadas, tienen grosor de pared de 3-4 μm y diámetro de lumen de 7-10 μm . El parénquima vasicéntrico abundante, forma bandas tangenciales de 4 a 6 células de espesor, el parénquima apotraqueal es difuso escaso y también forma bandas tangenciales.

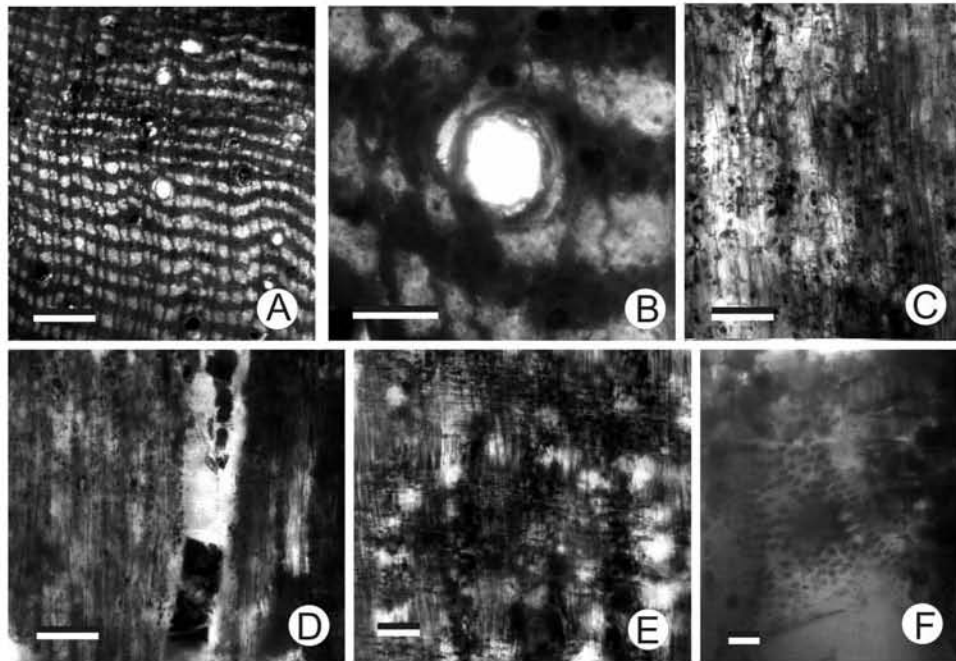


Fig. 52. Madera tipo 18. **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y abundancia de parénquima vasicéntrico bandeado. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de un elemento de vaso, mostrando forma redondeada y parénquima vasicéntrico. Escala 200 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando los radios uniseriados y el parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencia mostrando los radios uniseriados estratificados y elemento de

vaso con punteaduras alternas. Escala 100 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios homogéneos. Escala = 100 μm . **F)** Corte radial, mostrando un campo de entrecruzamiento con punteaduras vaso radio opuestas. Escala 10 μm .

Tipo 19 (Gch38; Fig. 53)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 60%, múltiples radiales de 2 en un 35% y múltiples radiales de 3 en 5 %. La forma de los vasos en un corte transversal es oval a redondeada, diámetro de 170 (150-210) μm , grosor de pared de 12.5 (10-15) μm , altura de 220 (18-240-) μm , se cuentan de 3-4/ mm^2 , placa de perforación simple, con punteaduras alternas, con diámetro de 7.5 (6-8) μm . Las punteaduras vaso radio son opuesta y tienen diámetro de 7-8. Los radios son biseriados, con ancho promedio de 30 μm , altura de 310 μm (400-160) o de 13 (6-18) células. Se cuentan de 14- mm linear. Las fibras libriformes son septadas con 2 a 4 septos. Tiene diámetro de lumen de 10 μm y grosor de pared de 5 μm . El parénquima paratraqueal vasicéntrico es bandeado con bandas de grosor de 1 o 2 células, y el parénquima paratraqueal difuso y escaso.

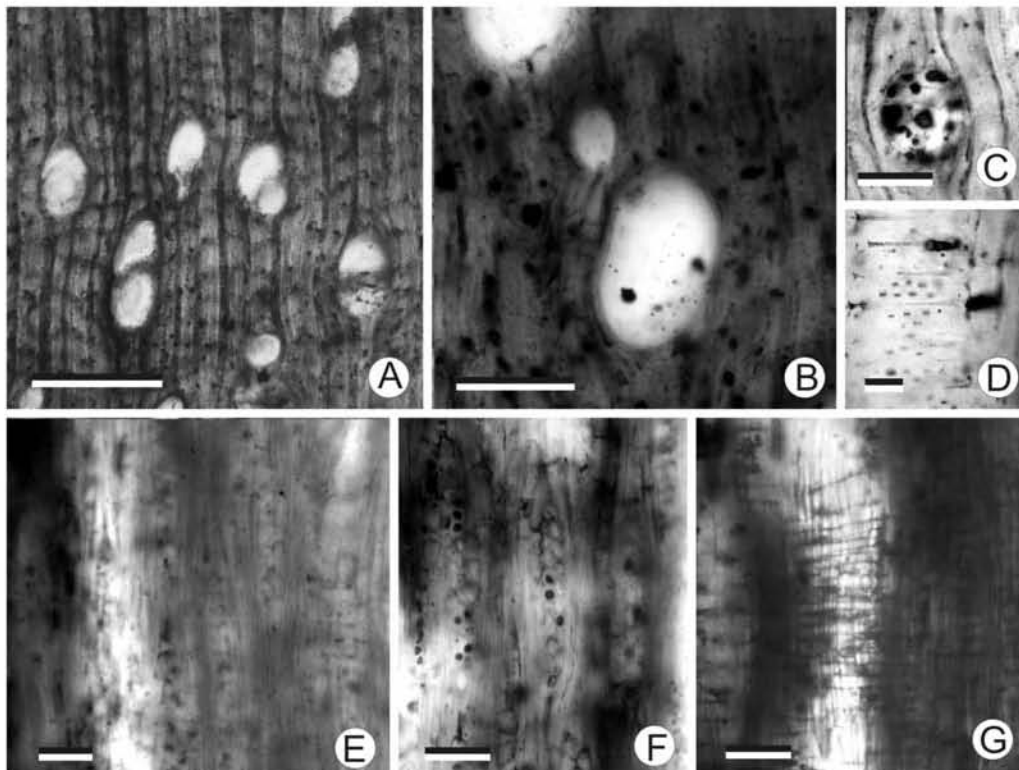


Fig. 53 Madera tipo 19 (Gch38). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad semianular y la abundancia de vasos en múltiples radiales de 2 y parénquima vasicéntrico bandeado. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un elemento de vaso, mostrando 2 tamaños de vaso. Escala = 200 μm . **C)** Acercamiento de un elemento de vaso

mostrando abundancia de tilides dentro de los mismos. Escala = 100 μm . **D)** Corte radial, mostrando un campo de cruzamiento con las punteaduras vaso-radio tipo opuestas. Escala = 10 μm . **E)** Corte tangencial mostrando los radios triseriados y relación con elemento de vaso. Escala = 100 μm . **F)** Acercamiento a los radios bi-triseados en arreglo estratificado. Escala 0 50 μm . **G)** Corte radial, mostrando patrón de los radios heterogéneos. Escala = 100 μm .

Tipo 20 (Cgh 37; Fig. 54)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, marcados por una banda de 1 o 2 células de ancho de parénquima marginal, porosidad es difusa, la mayoría de los vasos son solitarios (95%) y en agregados de 2 y 3 vasos de 5%. Se cuentan de 3(1-5)/ mm^2 . Los vasos en sección transversal tienen forma ovalada, tienen diámetro de 150 (120-170) μm , grosor de pared de 5-7 μm y altura de 410 (320-570) μm . Tienen placa de perforación simple, y punteaduras intervasculares aereoladas alternas, con diámetro de 10-11. Las punteaduras vaso radio son de tipo alternas, con diámetro de 7-8. Las fibras son septadas con 2 septos y con lumen de 10-12 μm , presentan pared 2-3 μm de grosor. Los radios son uniseriados, homogéneos, y están compuestos por células procumbentes, miden 30 μm de ancho, tienen altura de 200 (110-450) μm o de 10 (4-22) células y su abundancia es de 10/mm. Hay parénquima apotraqueal marginal de 1-2 células de ancho y difuso., parénquima paratraqueal vasicéntrico

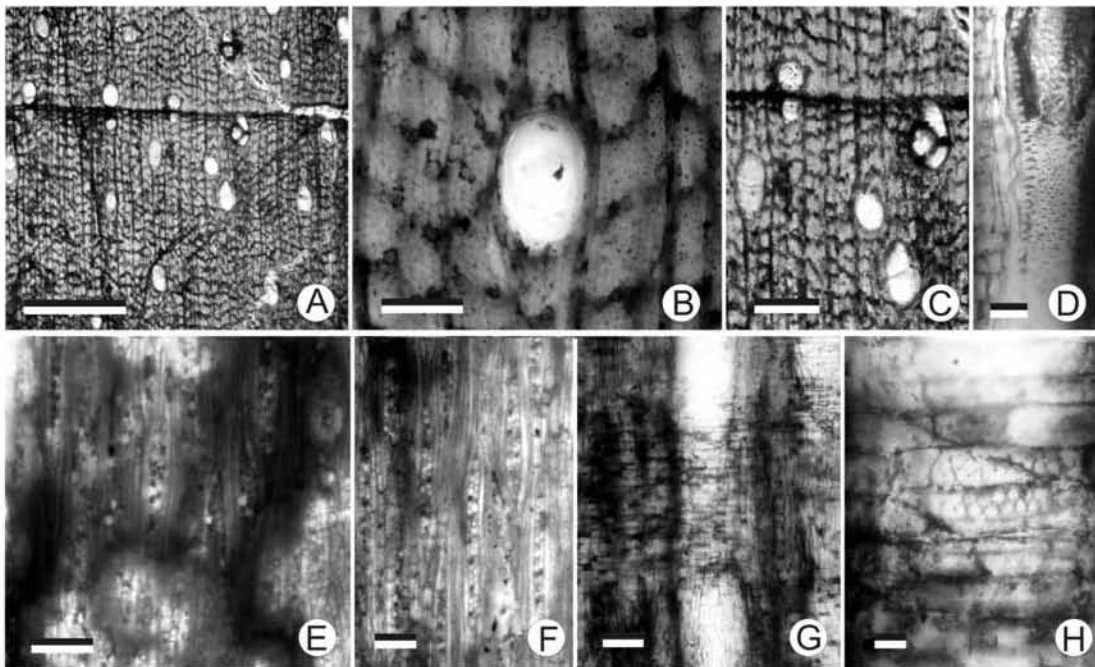


Fig. 54. Madera tipo 20 (37 Gch). **A)** Corte transversal, mostrando límite entre los anillos de crecimiento y porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un elemento de vaso con forma oval y parénquima paratraqueal vasicéntrico y bandeado de una célula de grosor. Escala = 100 μm . **C)** Corte transversal, mostrando vaso solitarios y en racimos, cercanos al límite del anillo de crecimiento. Escala = 200 μm . **D)** Corte tangencial, de elemento de vaso mostrando sus punteaduras intervasculares alternas. Escala = 50 μm . **E)** Corte tangencial, mostrando el arreglo semi estratificado de los radios. Escala = 50 μm . **F)** Acercamiento a radios uni y biseriados. Escala = 50 μm . **G)** Corte radial mostrando radios homogéneos. Escala = 100 μm . **H)** Acercamiento a campo de cruzamiento mostrando las punteaduras vaso-radios de tipo alternas. Escala = 10 μm .

Tipo 21 (Gch39; Fig. 55)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 95% y múltiples radiales de 2-3 en un 5%. Los vasos en corte transversal tienen forma redonda, tienen diámetro de 150 (110-180) μm , altura de 200 μm , un grosor de pared de 5-6 μm , y se cuentan de 4-6/ mm^2 , placa de perforación, simple, sus punteaduras areoladas alternas con diámetro de 9-12 μm . Las punteaduras vaso radio son escalariformes y un diámetro de 18 μm . Los radios son biseriados, homogéneos, tienen ancho de 35 μm y una altura de 520 (350-720) μm , se cuentan de 15/ mm linear. Las fibras libriformes son no septadas, tienen punteaduras areoladas a lo largo de toda su pared, grosor de pared de 2-4 μm y diámetro de lumen de 12-16 μm . El parénquima apotraqueal es confluyente y difuso, y el parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso.

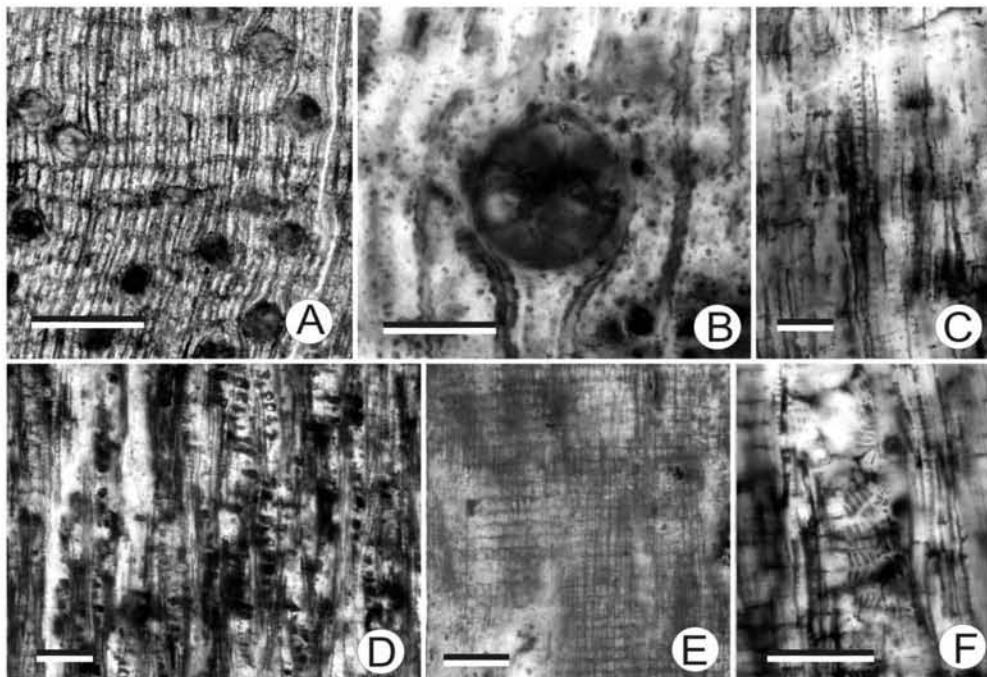


Fig. 55 Madera tipo 21 (Gch39). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un vaso, mostrando forma redondeada y el parénquima paratraqueal escaso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando elemento de vaso con sus punteaduras intervasculares tipo alternas. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando el arreglo semi-estratificado de los radios biseriados. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios de tipo homogéneo. Escala = 100 μm . **F)** Acercamiento a un campo de cruzamiento, mostrando las punteaduras vaso radio de tipo reticular. Escala = 100 μm .

Tipo 22 (Gch31; Fig. 56)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 90%, y múltiples radiales de 2-3 en un 10 %, se cuentan de 9 – 14/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 60 (40–90) μm , altura de 270 (180-390) μm , placa de perforación simple, punteaduras intervasculares areoladas, alternas, de forma poligonal, con diámetro de 9 (8-10) μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 μm de diámetro. Las fibras son no septadas con un diámetro de lumen de 12-16 μm , grosor de pared de 3-4 μm . Los radios son multiseriados, aunque también hay pequeños uniseriados, heterogéneos, miden 90 (20-110) μm de ancho, tienen altura de 350 (210-470) μm o de 18 (4-42) células y su abundancia es de 9/ mm linear. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico, aunque también tienen parénquima apotraqueal difuso.

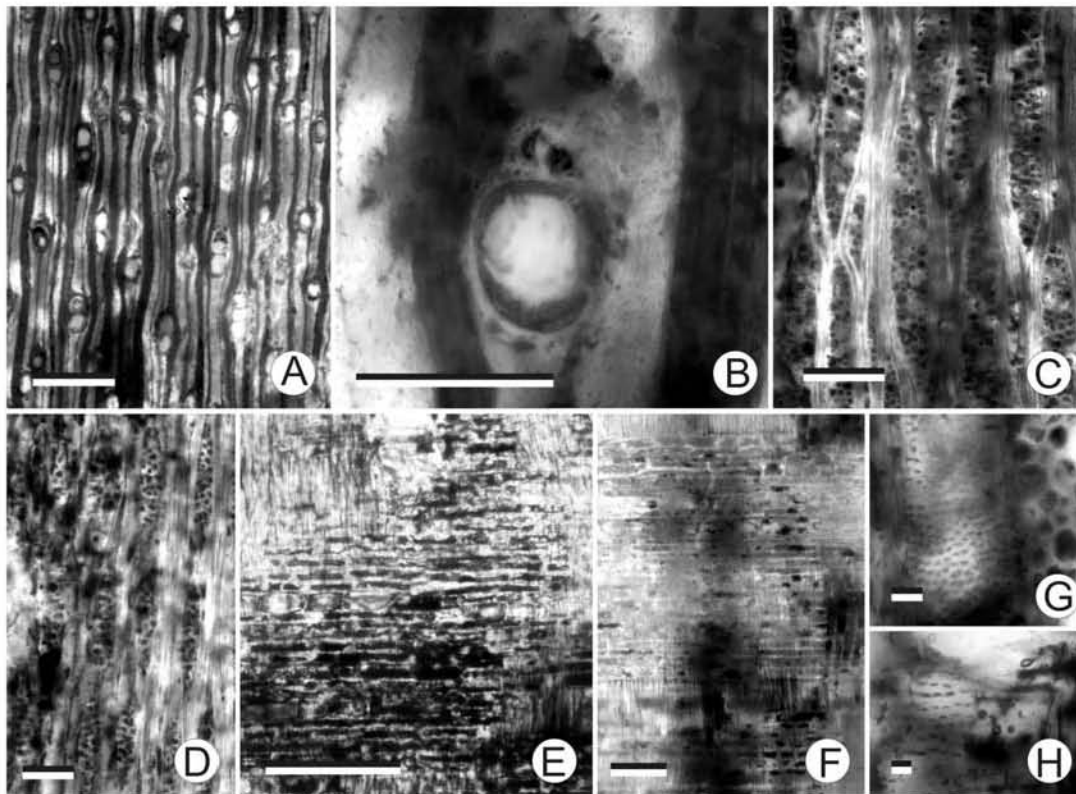


Fig. 56 Madera tipo 22 (Gch31). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Corte transversal, mostrando elemento de vaso redondeados con su parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios multiseriados. Escala = 100 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando patrón estratificado de radios triseriados. **E)** Corte radial mostrando radios heterogéneos. Escala = 250 μm . **F)** Corte radial de otro corte mostrando los radios heterogéneos. Escala = 100 μm . **G)** Corte tangencial, mostrando punteaduras intervasculares alternas. Escala = 10 μm . **H)** Corte radial mostrando un campo de cruzamiento con punteaduras intervasculares opuestas. Escala 10 μm .

Tipo 23 (Gch41; Fig. 57)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento indistinguibles, porosidad difusa, vasos solitarios en un 90%, y en múltiples radiales de 2-3 en 10 %, se cuentan 12 (10–14)/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 70 (40–100) μm , placa de perforación simple, altura de 170 (159-210) μm . Las punteaduras intervasculares alternas con diámetro de 7.5-10 μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 μm de diámetro. Las fibras libriforme son no septadas, tienen diámetro de lumen de 6-9 μm y grosor de pared de 2-3 μm . Los radios son triseriados tienen grosor de pared de 25 (20-35) μm , son heterogéneos, tienen un canal secretor al centro, una altura de 270 (100-350) μm o de 10 (4-22) células y su abundancia es de 10/mm. El parénquima apotraqueal es difuso, el parénquima paratraqueal es vasicéntrico escaso.

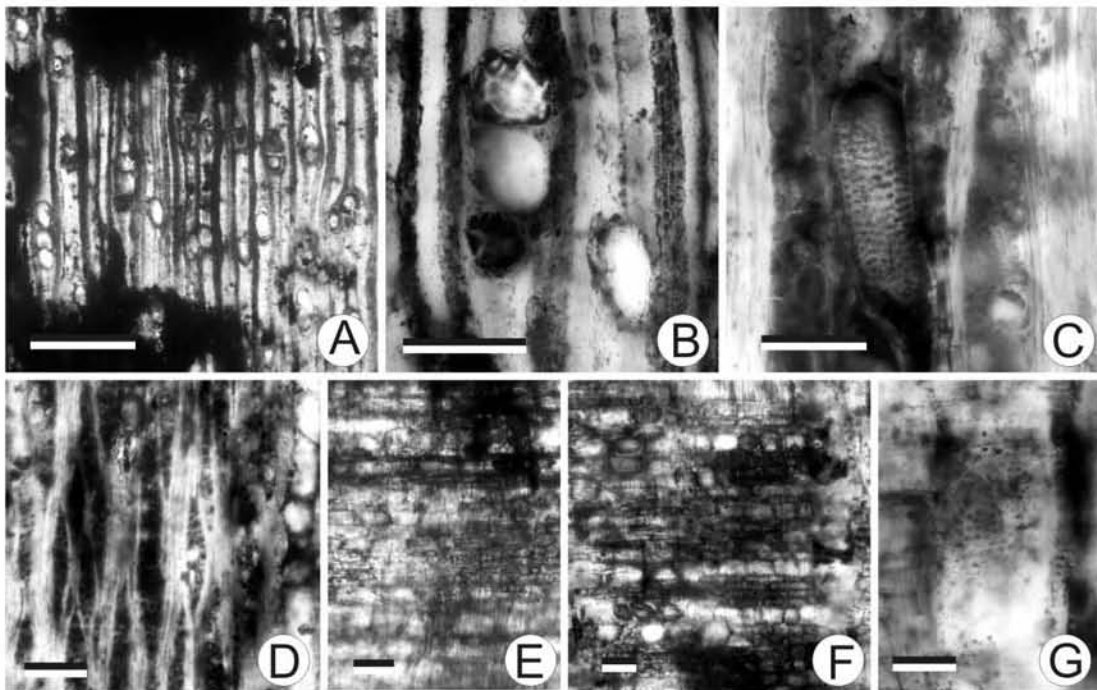


Fig. 57 Madera tipo 23 (Gch41). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y vasos solitarios. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a elementos de vaso solitario mostrando parénquima vasicéntrico escaso. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando un elemento de vaso con sus punteaduras intervasculares alternas y radios triseriados. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando radios triseriados con canales. Escala = 50 μm . **E)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 50 μm . **F)** Corte radial, mostrando patrón de radios heterogéneos y el canal radial. Escala = 50 μm . **G)** Acercamiento a un campo de cruzamiento mostrando punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 20 μm .

Tipo 24 (13cGch; Fig. 58)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por banda de parénquima marginal, 1 a 2 células de ancho, porosidad difusa, vasos solitarios en un 70%, múltiples radiales de 2-3 en 10 y 3-7 en 20%, se cuentan de 14 (9-18)/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 110 (70-160) μm ; sección tangencial tienen altura de 240 (180-270) μm , presentan placa de perforación simple, punteaduras intervasculares areoladas, alternas, con diámetro de 10-13 μm . Las punteaduras vaso-radio son opuestas, con 9-10 μm de diámetro. Las fibras libriforme son no septadas tienen un grosor de pared de 2-3 μm y diámetro de lumen de 11-14 μm . Los radios son bi y triseriados, heterogéneos, tienen un ancho de 40 (32-50) μm y tienen una altura de 320 (110-520) μm y de 18 (5-48) células, se cuentan de 8 (7-10)/ mm . El parénquima apotraqueal es marginal de 1-2 células de ancho, y difuso, y el parénquima paratraqueal es vasicéntrico de 2 células de ancho.

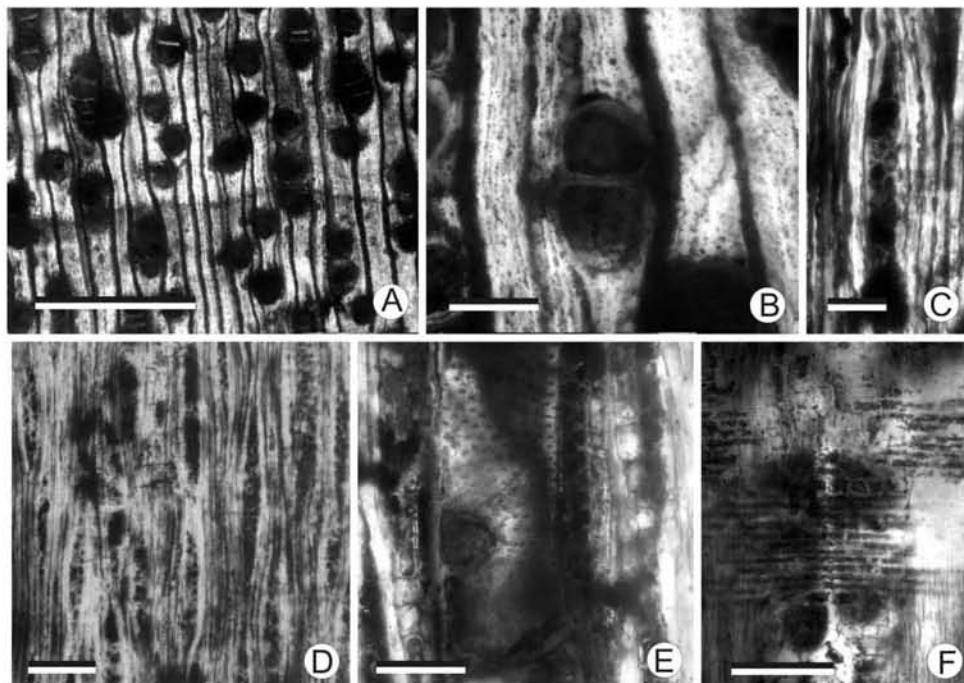


Fig. 58. Madera tipo 24 (13cGch). **A)** Corte transversal, mostrando limite entre los anillos de crecimiento y porosidad difusa. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento de vasos en arreglo múltiple radial, y con escaso parénquima vasicéntrico. Escala = 100 μm . **C)** Corte tangencial, mostrando radios biseriados y las fibras no septadas. Escala = 50 μm . **D)** Corte tangencial, mostrando el arreglo difuso de los radios biseriados. Escala = 100 μm . **E)** Corte tangencial, muestran a un elemento de vaso con puntueaduras intervasculares alternas. escala = 100 μm . **F)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 200 μm .

Tipo 25 (Gch35; Fig. 59)

Descripción. Madera con anillos de crecimiento delimitados por banda de parénquima marginal, compuesta de 1 a 2 células de ancho, porosidad difusa, vasos solitarios en 80%, múltiples radiales de 2-3 en 20 %, se cuentan de 9 (7–12)/ mm^2 . Los elementos de vaso en corte transversal tienen forma ovalada, diámetro de 160 (100–210) μm , tienen una pared con 5-6 μm de grosor, altura de 300 (240-320) μm , placa de perforación simple, puntueaduras intervasculares aereoladas, alternas, de forma poligonal y con diámetro promedio de 10-12 μm . Las puntueaduras vaso-radio son opuestas, con 9–10 μm de diámetro. Las fibras libriiformes son septadas, de 2-4 septos, y no septadas, tienen diámetro de lumen de 18-20 μm , y grosor de pared de 5-6 μm . Los radios son uni, bi y triseriados, heterogéneos, se encuentran estratificados, miden 70 (20-90) μm de ancho, tienen altura de 260 (140-550) μm o de 20 (4-26) células de alto y su abundancia es de 10/ mm . El parénquima paratraqueal es vasicéntrico 2 células de ancho, el parénquima apotraqueal difuso.

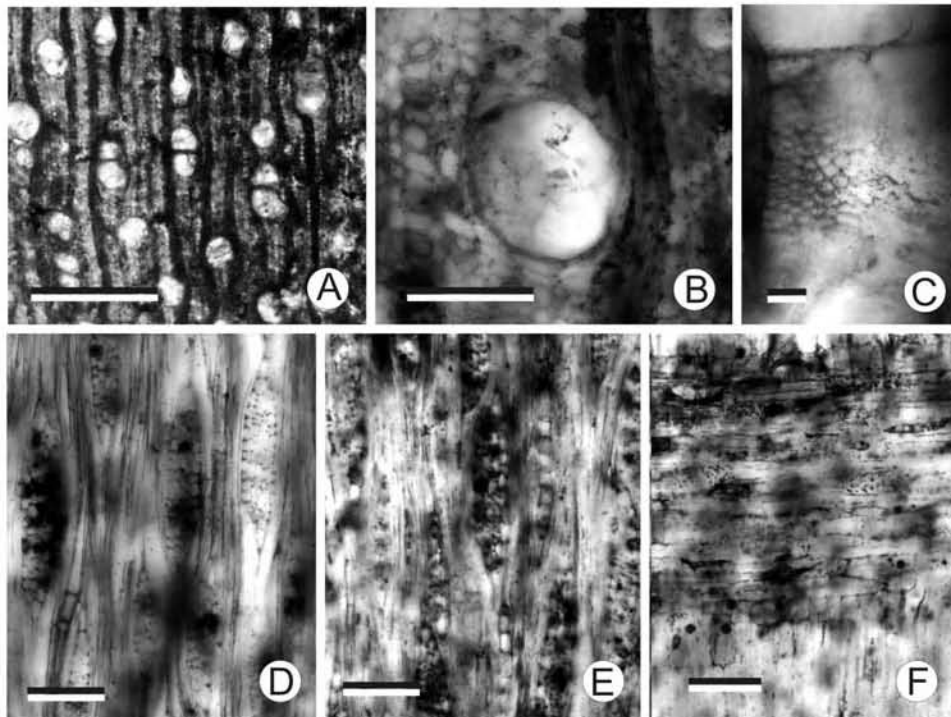


Fig. 59. Madera tipo 25 (Gch35). **A)** Corte transversal, mostrando porosidad difusa y vaso solitarios y múltiples radiales de 2. Escala = 500 μm . **B)** Acercamiento a un elemento de vaso mostrando su parénquima vasicéntrico. Escala = 200 μm **C)** Corte tangencial, mostrando elemento de vaso con puntaeduras intervasculares alternas. Escala = 10 μm . **D)** Corte Tangencial mostrando radios triseriados. Escala = 70 μm . **E)** Corte tangencial mostrando patrón semi estratificado de radios. Escala = 100 μm . **F)** Corte radial, mostrando radios heterogéneos. Escala = 100 μm .

5.3 Base de datos.

El principal elemento en que se basa este trabajo es el análisis estadístico de los caracteres anatómicos de la madera, para después interpretar los análisis con el objeto de establecer las condiciones climáticas de México durante el Mioceno, (Tabla 6). La Tabla 6 muestra los promedios de los caracteres anatómicos de las maderas de las morfoespecies correspondientes a cada localidad. Las tablas de los datos numéricos de cada tipo de madera fósil, por localidad, se encuentran en el apéndice A. Como se mencionó antes estas localidades fueron seleccionadas por contar con 25 diferentes tipos o especies, desarrolladas bajo condiciones climáticas similares.

		Ocuilan	Manaus	Porthovelo	Chamela	Tuxtlas	Tehuacán	Campeche	El Cien	Tafelberg	Panotla	Chajul
Elemento de vaso	Agrupamiento	1.660	1.648	1.594	1.880	1.787	2.566	1.650	1.487	1.548	1.397	1.714
	Frecuencia (V/mm ²)	34.700	9.490	13.580	32.700	13.160	37.116	11.638	16.240	13.896	9.977	9.578
	Diámetro (μm)	75.630	107.550	104.570	87.560	120.850	101.674	143.691	126.670	90.879	127.1	133.039
	Pared (μm)	3.139	4.990	4.460	5.420	3.997	5.000	6.077	5.524	4.477	6.001	6.534
	Longitud (μm)	703.900	540.100	477.550	293.000	484.250	340.395	345.758	313.640	577.410	263.84	271.168
	Placa de perforación simple	0.629	0.920	0.960	1.000	0.960	0.977	1.000	1.000	0.960	0.960	1.000
	Placa de perforación escalariforme	0.550	0.120	0.160	0.000	0.072	0.023	0.000	0.000	0.040	0.080	0.000
	Diámetro puntaeduras v-v (μm)	7.528	4.430	4.520	6.750	7.310	6.512	8.024	5.846	3.410	8.8	8.919
	Punteaduras v-v alternas	0.704	1.000	0.960	1.000	0.945	0.977	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	Punteaduras v-v opuestas	0.259	0.040	0.080	0.000	0.018	0.023	0.000	0.091	0.040	0.000	0.000
	Punteaduras v-v escalariformes	0.259	0.000	0.040	0.000	0.054	0.000	0.000	0.045	0.000	0.000	0.000
	Parénquima	Apotraqueal difuso	0.518	0.320	0.320	0.258	0.164	0.302	0.700	0.227	0.400	0.830
Apotraqueal en agregados		0.296	0.520	0.320	0.096	0.127	0.163	0.300	0.136	3.200	0.13	0.042
Bandas apotraqueales		0.037	0.520	0.440	0.145	0.218	0.095	0.400	0.091	0.360	0.120	0.125
Paratraqueal escaso		0.792	0.640	0.520	0.274	0.291	0.558	0.400	0.227	0.760	0.583	0.667

	Vasocéntrico	0.096	0.240	0.320	0.242	0.254	0.140	0.500	0.636	0.240	0.833	0.833
	Confluente	0.074	0.080	0.240	0.258	0.254	0.326	0.200	0.364	0.120	0.250	0.271
	Aliforme	0.074	0.200	0.240	0.242	0.254	0.163	0.000	0.500	0.160	0.27	0.167
	Bandas paratraqueales	0.037	0.080	0.040	0.113	0.254	0.116	0.500	0.091	0.040	0.060	0.145
	Marginal	0.118	0.160	0.240	0.354	0.200	0.233	0.600	0.273	0.200	0.790	0.875
	Bandas concéntricas	0.037	0.080	0.040	0.032	0.072	0.047	0.200	0.045	0.040	0.0	0.021
Radios	Frecuencia (r/mm)	7.610	7.590	8.840	8.610	7.209	8.814	5.360	9.044	8.335	12.228	12.926
	Alto multiseriados (µm)	846.140	660.660	481.910	376.400	683.200	400.000	483.573	394.420	572.790	203.73	213.949
	Ancho multiseriados (c)	4.670	2.720	2.360	2.930	3.780	1.500	2.693	2.682	2.640	1.462	2.405
	Ancho multiseriados (µm)	60.435	40.300	26.990	39.360	50.358	7.000	37.966	36.199	37.807	27.1871	32.242
	Extensiones uniseriadas en rm (c)	2.837	2.000	1.660	1.588	2.361	2.000	1.486	1.990	1.835	0.182	0.083
	Extensiones uniseriadas en rm (µm)	160.460	77.360	84.590	51.590	103.360	86.000	46.322	71.260	85.787	3.491	1.109
	Alto uniseriados (c)	5.857	6.286	5.300	4.210	7.480	5.400	9.593	6.934	6.402	6.172	14.999
	Alto uniseriados (µm)	251.410	281.036	245.570	107.100	207.570	270.000	371.309	204.990	296.163	162.032	183.555
	Exclusivamente uniseriados	0.037	0.200	0.240	0.129	0.073	0.000	0.100	0.182	0.240	0.229	0.188
	Uniseriados	1.000	0.960	0.920	0.806	0.963	0.000	0.900	0.954	0.960	0.625	0.667
	Heterogéneos	0.778	0.840	0.800	0.516	0.800	0.764	0.400	0.591	0.880	0.375	0.333
	Homogéneos	0.222	0.200	0.200	0.500	0.218	0.270	0.500	0.409	0.120	0.670	0.750
Fibras	Fibrotraqueidas	0.407	0.000	0.120	0.048	0.054	0.279	0.400	0.000	0.800	0.1.67	0.292
	Libríformes	0.666	1.000	1.000	0.984	0.981	0.698	0.600	1.000	1.000	0.958	1.000
	Septadas	0.222	0.080	0.280	0.145	0.345	0.167	0.400	0.454	0.240	0.666	0.708
	Septos por fibra	0.741	0.160	0.600	0.331	0.763	0.125	0.903	1.160	0.580	1.800	1.788
	Pared (µm)	4.538	5.256	4.540	3.840	3.200	133.826	5.204	3.038	4.617	4.084	4.021
	Diámetro lumen (µm)	25.750	8.818	8.450	15.700	21.830	15.174	10.590	9.012	8.615	12.942	12.387
	Anillos crecimiento	0.770	0.360	0.600	0.890	0.509	0.667	0.300	0.727	0.600	0.645	0.354
	Estratificación	0.000	0.000	0.080	0.290	0.091	0.200	0.300	0.045	0.040	0.370	0.292
	Engrosamientos en vasos	0.259	0.000	0.080	0.000	0.018	0.286	0.300	0.045	0.080	0.108	0.048

Tabla 6. Muestra los promedios de las mediciones realizadas a los 41 caracteres anatómicos de la madera.

Para obtener las proyecciones climáticas fue necesario conocer los parámetros climáticos de las localidades actuales y así compararlos a través de metodología estadística (Tabla 7). Los datos de Los Tuxtlas, Ciudad del Carmen y Tehuacán provienen de la base de datos: Climatología Computarizada (CLICOM) del Servicio Meteorológico Nacional, Comisión Nacional del Agua (SMN, CNA); los datos de

Ocuilan, Manaus, Portho-Velo y Chamela, fueron extraídos del trabajo de Martínez-Cabrera (2004).

	Ocuilan	Manaus	Porthovelho	Chamela	Tuxtias	Tehuacán	Campeche
TMA (°C)	15.67	26.60	25.10	24.59	22.84	17.7	26.8
TMMF (°C)	13.20	26.00	23.50	21.98	19.30	5.3	19.3
IMAT (°C)	4.97	1.60	2.50	4.98	6.23	5.9	6.2
PMA (mm)	1311.90	2275.40	2355.50	798.40	4555.70	408.2	1377
PMMS (mm)	5.42	56.60	17.80	0.61	95.74	3.4	17.3
LTS (meses)	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	6	0
EMA (mm)	1400.70	812.10	793.00	1322.15	1023.40	506	619.65
IMAE (mm)	70.30	60.50	60.00	185.54	80.24	29	138
E max (mm)	170.30	102.00	110.00	202.69	126.97	66	166
E min (mm)	100.00	42.20	50.00	17.10	110.00	37	28

Tabla 7. Parámetros climáticos de las estaciones meteorológicas de los diferentes localidades arbóreas actuales (Tomado de Martínez-Cabrera, 2004 y Hernández-Cerda, 2006).

Con el fin de utilizar los valores obtenidos por Martínez-Cabrera (2004) en este estudio, primero se realizó el análisis de correlación con los programas NCSS 2000 y NTSYS versión 2.0 con, y al no obtenerse cambios significativos a los reportados por Martínez-Cabrera (2004) se prosiguió el análisis de correlación con datos de la Tabla 6 y los resultados se muestran en la Tabla 8.

En la Tabla 8 se resaltan todos los valores con índice mayor a 0.650. Este valor es el considerado como aceptable para asumir que existe relación estrecha entre el carácter anatómico y el parámetro ambiental. Tomando este criterio se observa que la temperatura media anual (**TMA**) tiene correlación con 14 caracteres. El parámetro de la temperatura del mes mas frío (**TMMF**) está relacionado con 7 caracteres; el del intervalo medio anual de temperatura (**IMAT**) se encuentra relacionado con 4 caracteres; la precipitación media anual (**PMA**) se relaciona con 4 caracteres; el parámetro de precipitación del mes más seco (**PMMS**) se relaciona con 6 caracteres; la longitud de la temporada seca (**LTS**) se relaciona con 8 caracteres, la evaporación

media anual (**EMA**) se relaciona con 8 caracteres; el intervalo medio anual de evaporación (**IMAE**) se relaciona con 6 caracteres; los parámetros de evaporación máxima (**E_{max}**) con 5 caracteres, y la evaporación mínima (**E_{min}**) con 14 caracteres, en especial con la pared del vaso y las extensiones uniseriadas. Estos índices de correlación altos comprueban la estrecha relación que tienen algunos caracteres anatómicos de la madera con los parámetros climáticos, y sugieren que la mayor relación de los caracteres anatómicos está dada con la evaporación.

Al hacer el análisis con todas las comunidades actuales, se observó que los índices de correlación (r) de la Tabla 8, eran muy bajos (Valores de 0.8 y 0.7) comparados con los de Martínez-Cabrera (que presentaba valores de 0.8 y 0.9), por lo que se realizó un análisis, sin considerar la localidad de Tehuacán, para ver el comportamiento de las comunidades (Tabla 9).

Los resultados muestran que los índices de correlación muy significativos en la Tabla 9, como los valores entre la TMA y la placa de perforación simple, placa de perforación escaleriforme, punteaduras vaso-vaso alternas, escaleriformes y opuestas; la TMMF con la presencia de radios exclusivamente uniseriados, la IMAT con el diámetro de las puntaduras; el LTS que alcanzó valores de $r=1$ con la presencia de radios uniseriados; y la IMAE con los radios tipo homocelulares son debido a la homogeneidad de datos de referencia, es decir que la mayoría de las comunidades seleccionadas para el análisis de correlación son selvas tropicales, en sus diferentes variantes, por lo que las condiciones climáticas son más estables y siguen un patrón muy semejante tanto de temperatura como de humedad. Cosa contraria ocurre cuando a la base de datos es agregada una comunidad donde las condiciones climáticas son distintas (Tabla 8), entonces los caracteres anatómicos tienden a presentar un patrón distinto, y las condiciones climáticas resultan diferentes, por lo tanto modifica los valores de correlación. No es preocupante que estos resultados bajen en sus valores, pero sí hay que resaltarlos, ya que aunque los índices de correlación (r), no son tan elevados (cerca de 1 o valores de 0.9), hay valores significativos mayores de 0.6 a 0.8 y algunos llegan hasta 0.9. Estos resultados siguen apoyando la cercana

	TMA (°C)	TMMF (°C)	IMAT (°C)	PMA (mm)	PMMS (mm)	LTS (meses)	EMA (mm)	IMAE (mm)	E max (mm)	E min (mm)	
Elemento de vaso	Agrupamiento	-0.492	-0.778	0.422	-0.750	-0.424	0.953	-0.385	-0.296	-0.485	-0.229
	Frecuencia (v/mm ²)	-0.829	-0.675	0.383	-0.844	-0.775	0.713	0.348	0.015	0.144	-0.042
	Diámetro vasos (µm)	0.658	0.163	0.240	0.273	0.356	-0.258	-0.666	0.107	-0.158	-0.169
	Pared (µm)	0.601	0.262	0.072	-0.251	0.072	0.273	-0.546	0.491	0.065	-0.874
	Longitud elemento vaso (µm)	-0.389	0.037	-0.346	0.478	0.300	-0.581	0.433	-0.480	-0.031	0.742
	Placa de perforación simple	0.687	0.223	0.072	-0.027	0.110	0.308	-0.582	0.286	-0.205	-0.611
	Placa de perforación escalariforme	-0.634	-0.140	-0.171	0.148	-0.098	-0.382	0.566	-0.326	0.172	0.623
	Diámetro punteaduras v-v (µm)	-0.302	-0.513	0.920	-0.527	-0.559	0.068	0.238	0.407	0.521	0.248
	Punteaduras v-v alternas	0.745	0.346	-0.114	0.044	0.300	0.260	-0.603	0.250	-0.247	-0.687
	Punteaduras v-v opuestas	-0.688	-0.199	-0.140	0.072	-0.185	-0.308	0.534	-0.333	0.159	0.574
Punteaduras v-v escalariformes	-0.683	-0.273	0.086	0.027	-0.265	-0.338	0.638	-0.213	0.290	0.709	
Parénquima	Apotraqueal difuso	-0.063	-0.020	0.185	-0.141	-0.123	-0.287	-0.148	0.194	0.335	-0.186
	Apotraqueal en agregados	0.247	0.504	-0.760	0.586	0.763	-0.521	-0.235	-0.354	-0.264	-0.078
	Bandas apotraqueales	0.815	0.759	-0.644	0.728	0.777	-0.519	-0.478	-0.040	-0.239	-0.322
	Paratraqueal escaso	-0.598	-0.193	-0.412	0.070	0.155	-0.111	0.043	-0.630	-0.292	0.246
	Vasocéntrico	0.788	0.492	0.058	0.301	0.208	-0.398	-0.427	0.453	0.214	-0.403
	Confluente	0.039	-0.398	0.477	-0.427	-0.505	0.661	-0.394	0.072	-0.249	-0.285
	Aliforme	0.238	0.264	-0.362	0.293	0.173	0.142	0.170	-0.089	-0.245	0.075
	Bandas paratraqueales	0.447	-0.011	0.581	-0.066	0.020	-0.183	-0.381	0.411	0.233	-0.150
	Marginal	0.486	0.154	0.406	-0.247	-0.212	0.004	-0.346	0.648	0.394	-0.588
	Bandas concéntricas	0.491	0.155	0.284	0.096	0.254	-0.332	-0.478	0.277	0.139	-0.236
Radios	Frecuencia radios (r/mm)	-0.351	-0.130	-0.354	-0.170	-0.263	0.530	0.151	-0.296	-0.321	-0.101
	Alto multiseriados (µm)	-0.306	-0.004	-0.121	0.438	0.341	-0.625	0.468	-0.339	0.082	0.826
	Ancho multiseriados (c)	-0.239	0.071	0.143	0.239	-0.023	-0.608	0.811	0.172	0.581	0.743
	Ancho multiseriados (µm)	0.021	0.312	0.026	0.366	0.166	-0.734	0.766	0.312	0.648	0.605
	Extensiones uniseriadas en rm (c)	-0.686	-0.437	0.119	0.051	-0.006	-0.169	0.483	-0.477	-0.064	0.859
	Extensiones uniseriadas en rm (µm)	-0.741	-0.406	0.019	0.099	-0.118	-0.210	0.474	-0.531	-0.070	0.831
	Alto uniseriados (c)	0.365	0.022	0.368	0.244	0.300	-0.469	-0.395	0.072	0.046	0.149
	Alto uniseriados (µm)	0.067	-0.109	0.016	0.165	0.324	-0.255	-0.667	-0.367	-0.346	-0.050
	Exclusivamente uniseriados	0.714	0.911	-0.820	0.727	0.544	-0.505	-0.051	0.119	0.003	-0.302
	Radios uniseriados	0.154	0.255	0.084	-0.419	-0.400	0.319	0.516	0.790	0.635	-0.464
Heterocelulares	-0.318	-0.114	-0.479	0.434	0.388	-0.069	0.028	-0.828	-0.651	0.564	
Homocelulares	0.297	0.107	0.460	-0.527	-0.417	0.208	0.037	0.874	0.656	-0.630	
Fibras	Fibrotraqueidas	-0.555	-0.562	0.508	-0.448	-0.503	0.056	-0.106	-0.075	0.154	0.085
	Libriiformes	0.514	0.621	-0.575	0.556	0.432	-0.188	0.221	0.059	-0.086	0.017
	Fibras septadas	0.221	-0.086	0.540	0.196	-0.197	-0.415	-0.177	0.160	0.198	0.301
	Septos por fibra	0.113	0.060	0.409	0.287	-0.171	-0.661	0.209	0.257	0.477	0.469
	Pared fibra (µm)	-0.526	-0.783	0.297	-0.647	-0.331	0.878	-0.551	-0.494	-0.646	-0.227
	Diámetro lumen (µm)	-0.672	-0.552	0.555	-0.290	-0.439	0.016	0.659	-0.025	0.316	0.744
Anillos crecimiento	Anillos crecimiento	-0.580	-0.294	0.150	-0.529	-0.728	0.466	0.641	0.200	0.338	0.035
	Estratificación	0.246	-0.120	0.571	-0.614	-0.517	0.464	-0.240	0.670	0.349	-0.658
	Engroamientos en vasos	-0.560	-0.670	0.502	-0.524	-0.467	0.252	-0.339	-0.217	-0.082	-0.030

Tabla 8. Índices de correlación entre caracteres anatómicos y parámetros climáticos, tomando en cuenta todas las localidades vegetales actuales. Los valores sombreados tienen un índice de Pearson de $r \geq 0.80$ y los datos remarcados son $r \geq 0.65$.

		TMA (°c)	TMMF (°C)	IMAT (°C)	PMA (mm)	PMMS (mm)	LTS (meses)	EMA (mm)	IMAE (mm)	E max (mm)	E min (mm)
Elemento de vaso	Agrupamiento	0.053	-0.140	0.478	-0.586	-0.375	0.805	0.564	0.697	0.596	-0.065
	Frecuencia (v/mm ²)	-0.759	-0.472	0.273	-0.767	-0.749	0.583	0.920	0.390	0.776	0.097
	Diámetro vasos (µm)	0.724	0.156	0.280	0.287	0.349	-0.388	-0.852	0.075	-0.279	-0.193
	Pared vaso (µm)	0.791	0.588	0.036	-0.225	0.122	0.346	-0.574	0.640	0.192	-0.874
	Longitud elemento vaso (µm)	-0.725	-0.420	-0.268	0.349	0.205	-0.608	0.306	-0.804	-0.363	0.728
	Placa de perforación simple	0.942	0.611	0.016	0.126	0.187	0.306	-0.583	0.443	-0.112	-0.594
	Placa de perforación escalariforme	-0.929	-0.560	-0.104	-0.017	-0.198	-0.358	0.531	-0.531	0.016	0.602
	Diámetro punteaduras v-v (µm)	-0.341	-0.804	0.959	-0.673	-0.586	0.101	0.298	0.481	0.701	0.259
	Punteaduras v-v alternas	0.980	0.758	-0.168	0.186	0.376	0.276	-0.629	0.375	-0.201	-0.678
	Punteaduras v-v opuestas	-0.934	-0.556	-0.093	-0.057	-0.263	-0.327	0.530	-0.490	0.060	0.557
	Punteaduras v-v escalariformes	-0.977	-0.763	0.170	-0.170	-0.376	-0.286	0.626	-0.388	0.186	0.693
Parénquima	Apotraqueal difuso	-0.178	-0.243	0.250	-0.329	-0.191	-0.307	-0.286	0.133	0.305	-0.230
	Apotraqueal en agregados	0.113	0.462	-0.736	0.544	0.738	-0.578	-0.492	-0.599	-0.620	-0.153
	Bandas apotraqueales	0.776	0.787	-0.599	0.672	0.744	-0.386	-0.903	-0.297	-0.707	-0.459
	Paratraqueal escaso	-0.621	-0.131	-0.484	0.217	0.219	-0.509	0.146	-0.649	-0.263	0.287
	Vasocéntrico	0.745	0.324	0.202	0.068	0.088	-0.124	-0.829	0.325	-0.054	-0.545
	Confluente	0.479	0.089	0.389	-0.098	-0.405	0.421	-0.125	0.486	0.182	-0.200
	Aliforme	0.267	0.400	-0.373	0.366	0.176	0.341	0.188	-0.114	-0.339	0.072
	Bandas paratraqueales	0.452	-0.177	0.654	-0.194	-0.024	-0.157	-0.539	0.405	0.202	-0.183
	Marginal	0.509	0.113	0.463	-0.419	-0.265	0.209	-0.485	0.687	0.427	-0.630
	Bandas concéntricas	0.466	0.003	0.367	-0.040	0.205	-0.346	-0.710	0.213	0.019	-0.291
Radios	Frecuencia (r/mm)	-0.185	0.314	-0.540	0.121	-0.151	0.424	0.472	-0.128	-0.098	-0.016
	Alto multiseriados (µm)	-0.678	-0.586	0.005	0.245	0.235	-0.605	0.319	-0.685	-0.265	0.827
	Ancho multiseriados (c)	-0.863	-0.881	0.449	-0.285	-0.320	-0.148	0.718	-0.202	0.295	0.796
	Ancho multiseriados (µm)	-0.757	-0.814	0.453	-0.311	-0.171	-0.137	0.653	-0.143	0.297	0.720
	Extensiones uniseriadas en rm (c)	-0.802	-0.697	0.122	0.075	-0.003	-0.374	0.581	-0.543	-0.076	0.883
	Extensiones uniseriadas en rm (µm)	-0.881	-0.675	0.024	0.119	-0.130	-0.420	0.557	-0.617	-0.102	0.849
	Alto uniseriados (c)	0.296	-0.259	0.471	0.131	0.244	-0.585	-0.634	-0.047	-0.134	0.105
	Alto uniseriados (µm)	0.157	-0.020	-0.023	0.324	0.391	-0.772	-0.721	-0.354	-0.352	-0.024
	Exclusivamente uniseriados	0.591	0.910	-0.826	0.570	0.455	-0.005	-0.526	-0.227	-0.582	-0.535
	Uniseriados	0.078	0.202	0.144	-0.703	-0.491	1.000	0.513	0.825	0.699	-0.521
	Heterocelulares	-0.275	0.027	-0.563	0.721	0.477	-0.461	0.143	-0.869	-0.722	0.624
Homocelulares	0.288	0.043	0.518	-0.783	-0.482	0.631	-0.022	0.951	0.776	-0.672	
Fibras	Fibrotraqueidas	-0.522	-0.628	0.471	-0.399	-0.463	-0.329	0.027	0.048	0.412	0.145
	Libriiformes	0.409	0.585	-0.524	0.453	0.354	0.295	0.031	-0.146	-0.446	-0.069
	Fibras septadas	0.102	-0.488	0.673	0.037	-0.312	-0.407	-0.394	0.038	0.041	0.259
	Septos por fibra	-0.256	-0.735	0.730	-0.116	-0.457	-0.435	-0.134	-0.022	0.188	0.428
	Pared (µm)	0.133	0.405	-0.476	0.133	0.398	-0.363	-0.522	-0.181	-0.205	-0.475
	Diámetro lumen (µm)	-0.792	-0.896	0.582	-0.382	-0.466	0.035	0.785	-0.029	0.412	0.763
	Anillos crecimiento	-0.586	-0.265	0.105	-0.559	-0.723	0.679	0.886	0.330	0.593	0.075
	Estratificación	0.436	0.086	0.543	-0.636	-0.483	0.589	-0.148	0.914	0.655	-0.640
	Engroamientos en vasos	-0.415	-0.547	0.427	-0.323	-0.371	-0.396	-0.110	0.021	0.331	0.087

Tabla 9. Índices de correlación entre caracteres anatómicos y parámetro climáticos. Los valores sombreados muestran un índice de Pearson de $r \geq 0.80$ y los datos remarcados son $r \geq 0.65$.

interacción entre caracteres anatómicos y variables climáticas, aunque como se ha demostrado en otros trabajos (e.g. Carlquist 1988, Wheeler, et al., 1993, Wiemman et al., 1998 y 1999) la adición de valores que no corresponden a las mismas comunidades, hacen que los índices de correlación varíen y sean menores.

Comunidad	V/M	VD	VL	V/G	BAR	T	SE	GR	MESO
Riparia	63	50.7	418	1.77	6.75	37.5	12.5	56.3	130.02
Moist	198	36.6	338	4.62	4.1	30	20	75	62.48
Chaparral	299	29.2	261	4.76	0.122	24.4	54.9	62.2	25.49
Coastal-sage	212	34.5	188	7.55	0	6.06	42.45	62.2	30.59
Alpina	442	20.9	266	2.53	4.75	58.3	29.15	75	12.58
Desert-scrub	361	25.9	190	2.62	0	40	44	80	13.63
Desert-wash	148	42.2	185	3.61	0	11.8	26.45	70.6	52.75
Suculentas	44.6	57.5	245	1.84	10	0	0	66.7	315.86
Halófitas	158	29	100	2.6	0	0	12.5	50	18.35
Wood-land	19.3	77.8	454	1.15	0	0	0	50	1830.11
Mesófilo	34.7	75.63	703.9	1.66	20.59	22.2	23.3	18.33	1797.25
Chamela	32.77	87.56	293	1.89	0	0.16	0	22.31	860.37
Los-Tuxtlas	13.16	120.8	484.25	1.79	0.53	0	0	6.67	5828.88
Tafelberg	13.89	90.88	577.4	1.55	0.24	0	8	4	3777.83
Porto-Velho	13.58	104.57	477.54	1.56	0	0	4	0	3677.20
Manaus	9.49	107.54	540.1	1.65	1.2	0	0	6	6120.37
El-Cien	16.24	126.67	313.63	1.49	0	0	0	18.18	2446.28
Campeche	11.638	143.691	345.758	1.65	0.012	0.292	0		4268.97
Tehuacán	37.116	101.674	340.395	2.566	0	0.8	0		934.52
Panotla	8.938	122.677	259.319	1.787	0	0.08	0		3559.20
Chajul	14.9	113.909	325	1.888	0	0.21	0		2484.59

Tabla 10. Valores de los 9 caracteres anatómicos de 18 comunidades vegetales recientes y 3 localidades fósiles.

Para hacer el análisis de regresión además de las 7 localidades que anteriormente se utilizaron se agregaron otras que en anteriores trabajos han sido utilizadas, logrando con esto un mejor acercamiento a los parámetros climáticos que se predicen (Datos tomados de Carlquist y Hoekman 1985, Martínez-Cabrera, 2004, Wiemman 1998).

5. 4. Análisis de ordenación.

Con el fin de observar el comportamiento y la relación existente entre las comunidades arbóreas actuales y fósiles, se realizó un análisis de ordenación,

utilizando los datos derivados de los análisis de correlación de la Tabla 8 y utilizando el programa NTSYS. El análisis dio como resultado dos fenogramas (Figs., 60, 61), los cuales en el primero se incluyen sólo las localidades vegetales actuales, y en el segundo las fósiles.

Hay que tener en cuenta que la localidad de Tafelberg no fue considerada en los análisis donde se incluyen a las localidades arbóreas actuales, ya que de esa localidad no se cuenta con los datos meteorológicos actuales y por lo tanto no puede ser comparada con los datos de proyección (Martínez-Cabrera (2004) solo la utilizó como modelo de comparación para enriquecer su tabla de datos y obtener las proyecciones climáticas; (ese mismo ejercicio se realizó en este trabajo).

Al realizar un fenograma (Fig. 60) con los índices de correlación de la Tabla 8, entre los caracteres anatómicos de la madera vs los parámetros climáticos, de solo las comunidades actuales, se observan dos grupos muy bien establecidos. El Grupo a) con Ocuilan, Chamela y Tehuacán el y b) con Los Tuxtlas, Ciudad del Carmen, Manaus y Portho-Velo.

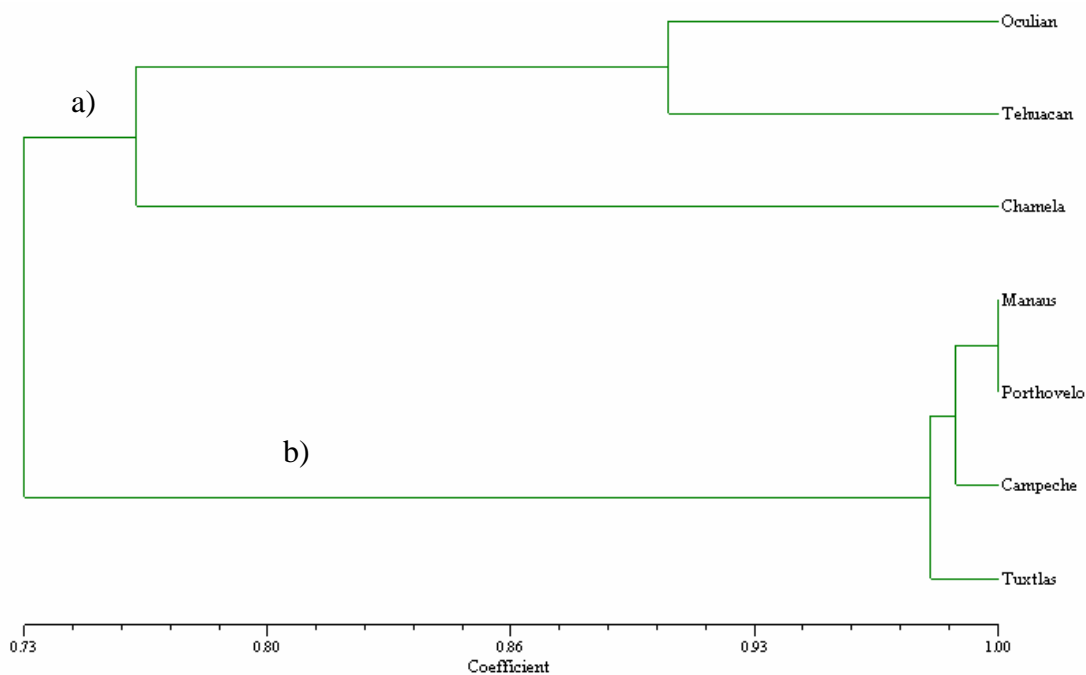


Figura 60. Fenograma de las comunidades mexicanas y brasileñas donde se muestra la estrecha estrecha afinidad de caracteres anatómicos y condiciones climáticas

Con el fin de reconocer cómo características anatómicas y parámetros climáticos se relacionan entre las localidades de estudio se realizó otro fenograma (llamado Feno2) con las comunidades actuales y las comunidades fósiles (Fig. 61). Esto se realizó utilizando los índices de correlación de la Tabla 8 y muestra claramente la tendencia a mantener agrupadas localidades fosilíferas y recientes de acuerdo a sus características anatómicas.

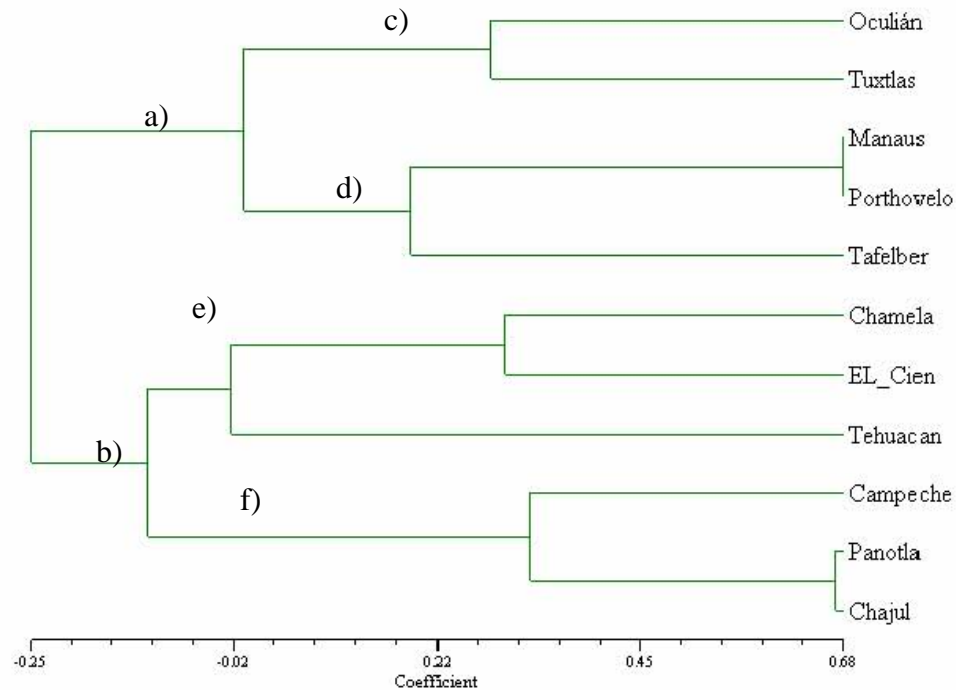


Fig. 61, Fenograma que muestra la relación entre las comunidades actuales y fosilíferas, con parámetros climáticos

Se consideró necesario ampliar el muestreo de comunidades actuales buscando reforzar las asociaciones encontradas de las comunidades fósiles con las actuales de México y América del Sur. Para ello se incorporaron aquellas estudiadas por Carlquist y Hoekman (1985) (Tabla 9) y se obtuvo otro fenograma (Fig. 62). Este como los anteriores muestra dos grandes grupos definidos por el comportamiento de los caracteres anatómicos y las condiciones climáticas en las que se desarrollan las plantas.

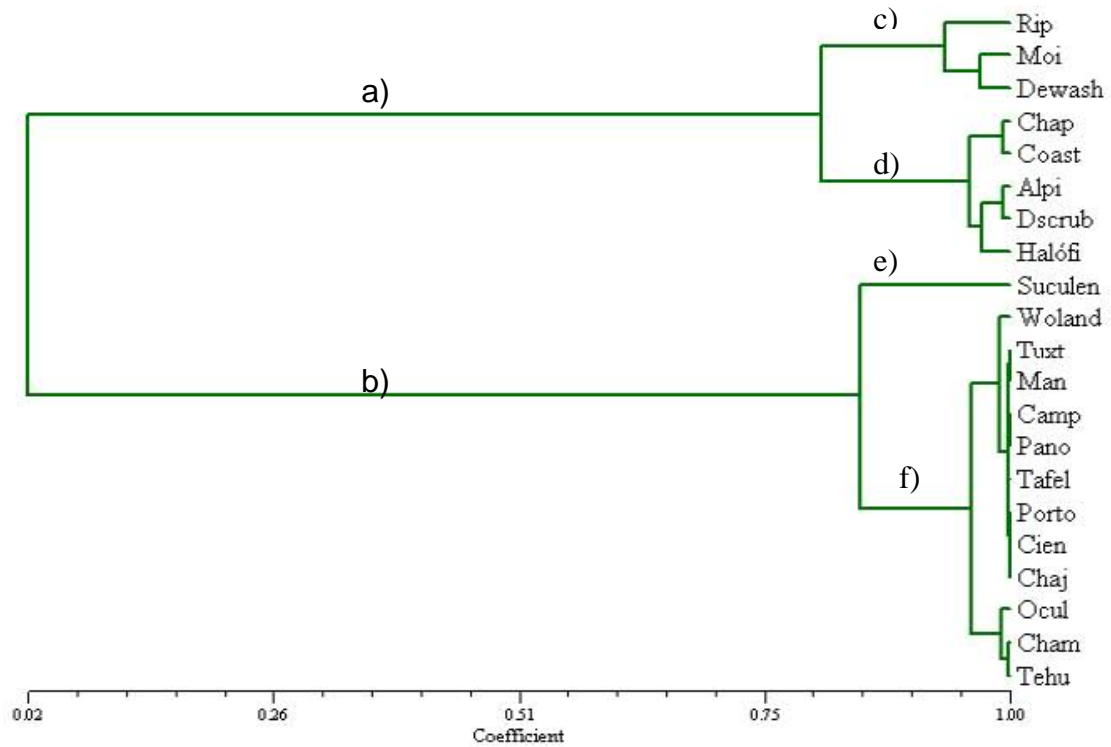


Fig 62. Fenograma donde se muestran la relación entre las comunidades vegetales, incluyendo las estudiadas por Carlquist y Hoekman (1985) en California, y las comunidades fosilíferas.

Para poder corroborar las hipótesis generadas en los fenogramas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA), buscando esclarecer el comportamiento de las comunidades vegetales respecto al comportamiento de los caracteres anatómicos de la madera y los parámetros climáticos en un espacio tridimensionalmente. Para realizar este análisis se utilizaron los datos de la Tabla 10, y el programa de NTSys. Fig 63.

Este análisis de PCA no sólo permite ver el comportamiento espacial de las comunidades, también permite saber qué grado de confianza tiene este análisis con los índices de explicación de las variables de acuerdo a los caracteres seleccionados de manera solitaria y en conjunto (Tabla 22), y esas variables en tres circunstancias diferentes (Componentes; Tabla 23).

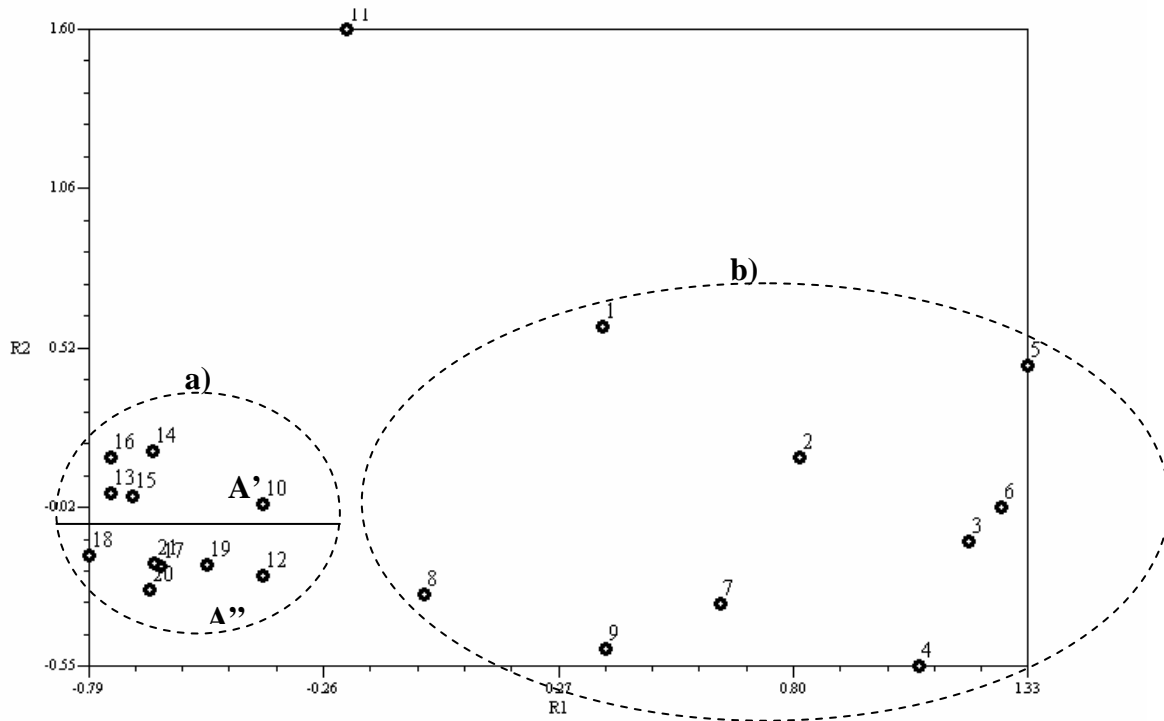


Figura 63. Gráfica de análisis de componentes representando el comportamiento espacial de las comunidades vegetales de acuerdo al comportamiento de los caracteres anatómicos, de la tabla 10. (R1= Componente principal 1 y R2 = componente principal 2. Re1. Riparia; 2. Moist; 3.Chaparral; 4.Coastal-sage; 5. Alpina; 6. Deser-scrub; 7. Desert-wash; 9. Suculentas; 10. Halófitas; 11. Wood-land; 12. Ocuilan; 13. Chamela; 14. Los Tuxtlas; 15. Tafelberg; 16. Porto-Velho; 17. Manaus; 18. El Cien; 19. Tehuacán. 20. Panotla; y 21 Chajul.)

	Eigenvalue	Porcentaje	% Acumulado
Frecuencia de los vasos (mm²)	4.73097876	59.1372	59.1372
Diametro de los vasos	1.72824682	21.6031	80.7403
Longitud de los vasos	0.70586268	8.8233	89.5636
Vaso por grupo	0.37250420	4.6563	94.2199
Barras en placa de perforación	0.23548539	2.9436	97.1635
Traqueidas	0.13840296	1.7300	98.8935
Engrosamiento en espiral	0.07416627	0.9271	99.8206
Anillos de Crecimiento	0.01435292	0.1794	100.0000

Tabla 11. Valores de porcentaje unitario y acumulado de los diferentes componentes, resultado de un análisis de Componentes Principales.

	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Frecuencia de los vasos (mm²)	0.9456	0.0501	0.1806
Diametro de los vasos	-0.9305	-0.0544	-0.0426
Longitud de los vasos	-0.5404	0.7341	-0.2026
Vaso por grupo	0.6913	-0.3029	-0.6236
Barras en placa de perforación	0.0913	0.9192	-0.1731
Traqueidas	0.7673	0.4850	0.2994
Engrosamiento en espiral	0.8887	0.1008	-0.2988
Anillos de Crecimiento	0.9024	-0.0415	0.1804

Tabla 12. Valores de carga de los caracteres anatómicos de la madera en los tres primeros componentes.

5.5. Análisis de Regresión.

Con el fin de poder conocer los parámetros climáticos de las comunidades fósiles se realizó un análisis de regresión lineal, multivariable. Este análisis se realizó con los datos de la Tabla 8, los datos con mayor índice de correlación (Tabla 11) y se obtuvieron las siguientes predicciones (pred.) de la Tabla 12 - 21. Los datos que se muestran son: en primera instancia la fórmula o ecuación de la regresión lineal para poder inferir el parámetro climático, en segunda en las tablas correspondientes se presentan los parámetros climáticos en el siguiente orden: en la primera columna el dato del parámetro climático de las estaciones meteorológicas en la segunda columna se presenta el dato de la predicción de la regresión lineal y en la tercera columna se indican el rango de error para ese parámetro.

	TMA (°C)	TMMF (°C)	IMAT (°C)	PMA (mm)	PMMS (mm)	LTS (meses)	EMA (mm)	IMAE (mm)	E max (mm)	E min (mm)
Agrupamiento		-0.778		-0.75		0.953				
Frecuencia (v/mm ²)	0.829			-0.844	-0.775	0.713				
Pared vaso (µm)										-0.874
Longitud elemento vaso (µm)										0.742
Diámetro punteaduras v-v (µm)			0.92							
Punteaduras v-v alternas	0.745									
Punteaduras v-v escalariformes										0.709
Apotraqueal en agregados			-0.76		0.763					
Bandas apotraqueales	0.815	0.759		0.728	0.777					
Vasicéntrico	0.788									
Alto radios multiseriados (µm)										0.826
Ancho radios multiseriados (c)							0.811			0.743
Ancho radios multiseriados (µm)						-0.734	0.766			
Extensiones uniseriadas en rm (c)										0.859
Extensiones uniseriadas en rm (µm)	-0.741									0.831
Radios exclusivamente uniseriados	0.714	0.911	-0.82	0.727						
Radios uniseriados								0.79		
Radios heterocelulares								-0.828		
Radios homocelulares								0.874		
Pared fibra (µm)		-0.783				0.878				
Diámetro lumen fibras (µm)										
Anillos crecimiento					-0.728					

Tabla 13. Índices de correlación con r ≥ 0.7, datos para el análisis de regresión lineal.

a) Temperatura media anual (TMA):

- Ecuación: $TMA (°C) = 33.4748878268 - 0.235322853406 \times \text{Frecuencia (v/mm}^2) - 0.0610232499794 \times \text{Extensiones uniseriadas en rm (µm)}$
- Predicciones:

Observación	TMA (°C)	Pred TMA (°C)	Des. estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	15.670	15.517	1.323
Manaus	26.600	26.521	0.826
Porthovelo	25.100	25.117	0.699
Chamela	24.590	22.632	1.113
Tuxtlas	24.800	24.071	0.823
Tehuacán	17.700	19.493	0.984
Campeche	26.800	27.909	0.909
Cien		25.305	0.513
Talfeberg		24.970	0.450
Panotla		31.100	0.603
Chajul		26.830	0.533

Tabla 14. Valores de las predicciones para la TMA.

b) Temperatura del mes más frío (TMMF):

- Ecuación: $TMMF (^{\circ}C) = 9.57113678922423 + 74.9448555525422 \times$ Exclusivamente uniseriados
- Predicciones:

Observación	TMMF ($^{\circ}C$)	Pred TMMF ($^{\circ}C$)	Des. estd sobre la pred. (Media).
Ocuilán	13.200	12.344	0.268
Manaus	26.000	24.560	0.450
Porthovelo	23.500	27.558	-1.269
Chamela	21.980	19.239	0.857
Tuxtlas	16.100	15.042	0.331
Tehuacán	5.300	9.571	-1.336
Campeche	19.300	17.066	0.699
Cien		23.211	1.481
Talfeberg		27.558	1.972
Panotla		25.241	1.284
Chajul		19.539	1.237

Tabla 15. Valores de las predicciones para la TMMF

c) Intervalo medio anual de temperatura (**IMAT**):

- Ecuación: $IMAT (^{\circ}C) = -3.04652349891471 + 1.19149985562415 \times$ Diámetro punteaduras v-v (μm)
- Predicciones:

Observación	IMAT ($^{\circ}C$)	Pred IMAT ($^{\circ}C$)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	4.970	5.923	0.389
Manaus	1.600	2.232	0.546
Porthovelo	2.500	2.339	0.529
Chamela	4.980	4.996	0.309
Tuxtlas	6.230	5.663	0.360
Tehuacán	5.900	4.713	0.301
Campeche	6.200	6.514	0.469
Cien		3.919	0.297
Talfeberg		1.016	0.170
Panotla		4.931	0.300
Chajul		3.268	0.286

Tabla 16. Valores de las predicciones para la IMAT.

d) Precipitación media anual (**PMA**):

- Ecuación: **PMA (mm)** = 2631.17699717305 - 51.3232293430502 x Frecuencia (v/mm²)
- Predicciones:

Observación	PMA (mm)	Pred PMA (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	1311.900	850.261	252.175
Manaus	2275.400	2144.120	245.130
Porthovelho	2355.500	1934.208	205.511
Chamela	798.400	952.907	231.116
Tuxtlas	2071.000	1955.763	209.140
Tehuacán	408.200	726.264	279.576
Campeche	1377.000	2033.877	223.209
Cien		1797.688	154.278
Talfeberg		1917.989	139.847
Panotla		2172.450	75.413
Chajul		1866.461	146.823

Tabla 17. Valores de las predicciones para la PMA.

e) Precipitación del mes más seco (**PMMS**):

- Ecuación: **PMMS (mm)** = -3.0308684785371 + 79.5396654176602 x Bandas apotraqueales
- Predicciones:

Observación	PMMS (mm)	Pred PMMS (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	5.420	-0.088	8.267
Manaus	56.600	38.330	8.899
Porthovelho	17.800	31.967	7.112
Chamela	0.610	8.502	6.090
Tuxtlas	25.200	14.309	5.191
Tehuacán	3.400	4.525	7.010
Campeche	17.300	28.785	6.346
Cien		4.207	6.196
Talfeberg		25.603	5.392
Panotla		-3.031	7.478
Chajul		14.229	5.111

Tabla 18. Valores de las predicciones para la PMMS.

f) Longitud de la temporada seca (**LTS**):

- Ecuación: **LTS (meses)** = $-10.7793230621464 + 6.60580848142546 \times \text{Agrupamiento}$
- Predicciones:

Observación	LTS (meses)	Pred LTS (meses)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	0.000	0.186	0.334
Manaus	0.000	0.107	0.339
Porthovelho	0.000	-0.250	0.367
Chamela	3.000	1.640	0.300
Tuxtlas	0.000	1.025	0.298
Tehuacán	6.000	6.171	0.753
Campeche	0.000	0.120	0.338
Cien		-0.956	0.434
Talfeberg		-0.554	0.394
Panotla		1.025	0.298
Chajul		1.692	0.301

Tabla 19. Valores de las predicciones para la LTS.

g) La evaporación media anual (**EMA**):

- Ecuación: **EMA (mm)** = $127.176474451235 + 270.506206306171 \times \text{Ancho radios multiseriados (c)}$
- Predicciones:

Observación	EMA (mm)	Pred EMA (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	1400.700	1390.440	171.480
Manaus	812.100	862.953	84.843
Porthovelho	793.000	765.571	97.254
Chamela	1322.150	919.760	82.435
Tuxtlas	1023.400	1149.690	109.797
Tehuacán	506.000	532.936	151.264
Campeche	619.650	855.650	85.435
Cien		852.674	84.273
Talfeberg		841.313	84.891
Panotla		758.808	91.760
Chajul		649.253	106.145

Tabla 20. Valores de las predicciones para la EMA.

h) Intervalo medio anual de evaporación (**IMAE**):

- Ecuación: **IMAE (mm)** = 225.485241186726 + 144.28415188371 x Agrupamiento + 277.666060316207 x Homogéneos - 1.42497431980094 x Pared fibra (μm)
- Predicciones:

Observación	IMAE (mm)	Pred IMAE (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	70.300	69.202	3.809
Manaus	60.500	60.339	4.144
Porthovelho	60.000	53.568	4.842
Chamela	185.540	179.130	6.896
Tuxtlas	80.240	88.322	5.741
Tehuacán	29.000	29.019	7.853
Campeche	138.000	144.001	7.028
Cien		98.302	8.741
Talfeberg		24.607	4.134
Panotla		259.223	16.878
Chajul		215.474	10.280

Tabla 21. Valores de las predicciones para la IMAE.

i) Evaporación máxima (**E_{max}**):

- Ecuación: **E max (mm)** = -39.9042398681919 + 32.4506847241046 x Ancho radios multiseriados (c) + 262.125918232422 x Homogéneos
- Predicciones:

Observación	E max (mm)	Pred E max (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	170.300	169.832	13.901
Manaus	102.000	100.787	8.780
Porthovelho	110.000	89.105	9.807
Chamela	202.690	186.239	12.297
Tuxtlas	126.970	139.903	9.436
Tehuacán	66.000	79.546	12.533
Campeche	166.000	178.548	12.208
Cien		154.338	7.401
Talfeberg		77.221	5.981
Panotla		254.219	13.433
Chajul		186.554	13.226

Tabla 22. Valores de las predicciones para la Emax.

j) Evaporación mínima (**E_{min}**);

- Ecuación $E \text{ min (mm)} = -13.3874288398727 + 0.784034959009957 \times \text{Extensiones uniseriadas en rm } (\mu\text{m})$
- Predicciones:

Observación	E min (mm)	Pred E min (mm)	Estd sobre la pred. (Media)
Ocuilán	100.000	112.419	19.132
Manaus	42.200	47.266	8.587
Porthovelho	50.000	52.934	8.297
Chamela	17.100	27.061	11.756
Tuxtla	110.000	67.650	9.117
Tehuacán	37.000	54.040	8.280
Campeche	28.000	22.931	12.665
Cien		42.483	8.341
Talfeberg		53.873	8.276
Panotla		-9.903	9.895
Chajul		26.935	8.601

Tabla 23. Valores de las predicciones para la E min.

6. Discusión y conclusiones.

6. 1. Los caracteres anatómicos y el clima.

Desde que se inició la utilización de datos numéricos de los caracteres anatómicos de la madera se ha observado que podían detectarse patrones cuantitativos (e. g., diámetro de los vasos, abundancia de vasos por mm^2 , tamaño de los radios, etc) y cualitativos (presencia de anillos de crecimiento, tipo de parénquima) que daban referencia al tipo de comunidad vegetal y en especial bajo que circunstancias climáticas (humedad y precipitación) las plantas arbóreas estudiadas se desarrollaron (Carlquist, 1975, Wieman 1988, Martínez-Cabrera, 2004). Estos caracteres en los climas cálido-húmedos (en las selvas tropicales) tienden a manifestarse como porosidad difusa y anillos indistinguibles; situación contraria ocurre en la comunidades de Tehuacán (matorral xerófilo) y Ocuilan (bosque mesófilo) donde se observa marcada diferencia entre la madera temprana y la tardía (anillos de crecimiento bien marcados), y es mucho más frecuente la porosidad anular y en algunos casos la semi-anular. Existen otros caracteres significativos a esta división. En las selvas tropicales (e. g., Chiapas, Campeche, Veracruz y las comunidades brasileñas) son muy frecuentes los vasos con un diámetro superior a los $120 \mu\text{m}$, presencia del parénquima paratraqueal vasicéntrico, además de apotraqueal difuso, y las fibras tienen pared mediana ($5-7 \mu\text{m}$). En las comunidades de Ocuilan y Tehuacán donde aunque la temperatura es relativamente alta (mayor a los 18°), la humedad es menor y existe una marcada temporada de sequía, por lo que aparecen más frecuentes los elementos de vaso con diámetros menor de $100 \mu\text{m}$; parénquima bandeado, fibras más gruesas y con pequeño lumen y radios multiseriados.

Las observaciones anteriores, realizadas a la hora de la extracción de los datos, tienen respaldo en los resultados de la correlación de parámetros climáticos con los caracteres anatómicos (e.g., Tabla 8, 9 y 10; Fenograma 58 y 59; y gráfica PCA (Fig. 63)). Entre las correlaciones encontradas se puede señalar que el agrupamiento de los elemento vasos está muy relacionado con la longitud de la temporada seca (**LTS**), la

frecuencia de vaso con la temperatura media anual (**TMA**) y la **PMA**, cuyos índices son de $r > 0.82$ (Tabla 11). El diámetro de los vasos tiene relación con la evaporación máxima (**E_{max}**), circunstancia que discutió Martínez-Cabrera (2004). El grosor de pared y la longitud de los vasos se encuentran relacionados con la evaporación mínima (**E_{min}**). El diámetro de las punteaduras está también estrechamente relacionado con el intervalo medio anual de temperatura (**IMAT**). El tipo de punteaduras se observa relacionado con la **TMA** y la **E_{min}**. El parénquima vasicéntrico está más relacionado con la **TMA** al igual que las bandas paratraqueales, aunque este último lo está también con la temperatura del mes mas frío (**TMMF**), la precipitación media anual (**PMA**), y el parámetro de precipitación del mes más seco (**PMMS**). Las extensiones uniseridas de los radios se relacionan con la evaporación mínima (**E_{min}**), mientras que la **TMA** se relaciona con el alto de los radios. La exclusividad de radios uniseriados se encuentra relacionada con **TMMF** y **PMA**, y los radios heterogéneos con la anual de evaporación (**IMAE**). La pared de las fibras esta estrechamente relacionado con los **LTS**. En general se puede decir que los valores obtenidos en los análisis de correlación, son valores aceptables y se encuentran entre los rangos propuestos por Wiemann (1998) y Martínez-Cabrera (2004). Este nuevo trabajo de correlación de caracteres anatómicos vs parámetros climáticos, confirman la estrecha relación existente entre estas variables y por lo tanto apoya la posibilidad de conocer los climas del pasado a través de estos estudios.

6.2. Homogeneidad vs heterogeneidad en los caracteres anatómicos de la madera de una comunidad vegetal.

El estudio de la relación de la anatomía/morfología con el clima/ambiente se ha desarrollado desde hace algún tiempo (e.g. Carquist, 1979; Creber y Chaloner, 1984; Francis, 1984; Parrish y Spicer, 1988; Wheeler y Baas, 1993; Ash y Creber, 1992; Woodcock e Ingas 1994; Wiemann et al., 1998 y 1999). En las últimas décadas se ha trabajado en demostrar que los seres vivos, en especial las plantas, muestran en su fenotipo diferentes caracteres adquiridos por adaptaciones a las condiciones bióticas y abióticas en las que se desarrollan (e. g. Carquist 1975, 1985 y 1988; Wolfe, 1979,

1985; Poole, 2000; Poole et al., 2003). Por tanto, la organización anatómica de una planta puede concebirse como el resultado de estrategias adaptativas para alcanzar “eficacia”, y solventar los requerimientos fisiológicos, aspectos que facilitan su supervivencia. El establecer cambios anatómicos en el interior de una planta o de la población facilita sobrevivir y permite el establecer patrones (o homogeneidad) de las estructuras morfo-anatómicas relacionadas con las condiciones ambientales (ejemplo: la madera vs clima), que son las que ahora se buscan y utilizan. Por ejemplo, examinando los datos presentados en las Tabla 8, 9 y 10, es posible determinar a grandes rasgos la comunidad vegetal representada en las muestras y sugerir las condiciones climáticas de la región en las que las plantas crecieron, más allá de sólo señalar si era húmeda vs seca o cálida vs templada o fría.

En el Fenograma de la Figura 60 las comunidades se asocian y separan en dos grupos (“a” y “b”), con base en el comportamiento general de los caracteres anatómicos de la madera, “moldeados” por las condiciones climáticas. También se observa que dentro del grupo “b”, existen diferencias que la mayoría de los neobotánicos encuentran al tipificar a una comunidad vegetal tropical dentro de una categoría particular

La división de dos grupos muy relacionados con las condiciones climáticas en las que se desarrollan sus localidades sugiere que en éstas se deben encontrar semejanzas en los patrones anatómicos de las plantas que los definan (Fig. 60). En el grupo “a” entre las características anatómicas que unen a Tehuacán y Ocuilan se encuentra que los promedios de agrupamiento entre los vasos es menor a 1.7, en cambio en Chamela es mayor de 1.8; también los elementos de vaso tienen largo mayor de 500 μm en Tehuacán, mientras que en Chamela tienen longitud menor de 300 μm (Tabla 6). Sin embargo, características importantes que distinguen a estas comunidades son el grosor de la pared de los elementos de vaso, en Tehuacán son mayores de 4.4 μm , en Ocuilan solo alcanzan 3.1 μm ; las placas de perforación son principalmente simples en Tehuacán a diferencia de Ocuilan donde existe un alto índice de placas de perforación escalariformes, y el parénquima vasicéntrico es abundante en Tehuacán y escaso en Ocuilan. Además, los radios son comúnmente bis-triseriados en

Tehuacán, y más gruesos en Ocuilan. Existen también caracteres que hacen semejantes. Entre estos está la frecuencia de vasos, en Ocuilan y Chamela es mayor a 30/mm, mientras que en Tehuacán es menor a 15/mm.; ambas comparten punteaduras con diámetro mayor a los 6.5 μm , mientras que en Tehuacán el diámetro es menor a 3.5 μm ; otro carácter importante para fortalecer esta división es que el parénquima apotraqueal en agregados está casi ausente en Ocuilan y Chamela y en Tehuacán es muy abundante (Tabla 6).

Las características anatómicas de las plantas no son los únicos parámetros que ayudan a delimitar al grupo "a" son importantes también las condiciones ambientales, a este respecto debería ser muy clara una diferencia basada principalmente en la cantidad de agua presente y la duración de la temporada seca, ya que Ocuilan es un bosque mesófilo y Chamela una selva baja, y Tehuacán se representa por una vegetación xérica. Esta relación no resulta tan clara como *a priori* se especula y las diferentes estrategias adaptativas reflejadas en el comportamiento de los caracteres anatómicos con el clima, serán analizadas más adelante.

El grupo "b", formado por las comunidades de Los Tuxtlas, Ciudad del Carmen, Manaus y Portovelho, agrupa sitios caracterizados por selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias. Las semejanzas anatómicas de las especies analizadas sugieren que bajo ciertas condiciones climáticas es posible tener homogeneidad en cuanto a las proporciones de las estructuras analizadas. Otro aspecto que hay que resaltar, es que aunque a grandes rasgos el comportamiento de los caracteres anatómicos parezca similar (Fig. 60), en el detalle o en ciertas características existe heterogeneidad, disimilitud que es un reflejo de variaciones en las condiciones tropicales. Una explicación a esta forma de agrupación es que las comunidades tienen poblaciones distintas (aunque en las selvas se encuentren los mismos géneros, las especies son distintas) y que las comunidades vegetales actuales son la última etapa de evolución biológico-geológica de las regiones. Por ejemplo, en el fenograma Manaus y Porthovelo aparecen con una dicotomía cercana al $r=1.0$, es decir que están estrechamente correlacionadas, sugiriendo no solo que tienen semejanza en

el comportamiento de su estructura anatómica debido a los parámetros climáticos a los que se someten, sino que posiblemente comparten historia geobiológica. En contraste Ciudad del Carmen y Los Tuxtlas, aunque se encuentran en la misma región (México y de la vertiente del Golfo), no tienen esa estrecha relación, y su rama de bifurcación es más larga, lo que puede significar que ambas vegetaciones no tienen un mismo componente biológico y tal vez no tengan la misma historia geobiológica. Esta situación puede explicarse parcialmente al entender que a veces los patrones anatómicos generales resultado de la selección de caracteres por las condiciones climáticas, no son del 100 % correlacionables. Esto se debe a que cada taxa tiene una historia evolutiva distinta y particular, y que por circunstancias paleobiológicas llegaron a establecerse en una comunidad (Wheeler y Baas, 1993).

6.3 Tehuacán y las comunidades selváticas.

En el caso de Tehuacán hay que hacer un paréntesis, ya que las condiciones de la flora no reflejan el 100% de las condiciones climáticas, sino del suelo y de la historia biogeográfica del área (Fig. 60). Este fenómeno debe tratarse por separado. El Valle de Tehuacán es considerado uno de los lugares más secos de la región del sur del estado de Puebla, y la vegetación que se concentra en ese lugar llega a ser única, por lo que a finales de los 90's se originó la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Es relativamente sencillo describir a esta tipo de vegetación donde en primer instancia resalta el matorral xerófilo, con dominancia de grandes cactus columnares, varios agaves, leguminosas, (*Pithecellobium* y dominancia de *Acacia*), burseras, y algunas yuccas (Abundis Bonilla et al., 2005). Pero cuando se trata de describir a Tehuacán utilizando sólo a un grupo de plantas, en este caso todas las arbóreas, es muy difícil tratar de ubicar a Tehuacán dentro de este contexto xerofítico. En la región se considera que existen cerca de 300 especies arbóreas, de las cuales se carece de información taxonómica detallada (Abundis Bonilla et al., 2005). Al hacer la descripción anatómica de la madera y la comparación con la anatomía de las plantas de otros lugares o comunidades vegetales, se encuentran resultados sorprendentes (Fig. 60),

donde la vegetación arbórea parece sugerir la presencia de una comunidad tropical, o más específicamente cálido-húmeda.

El fenograma de la Figura 60 refleja la estrecha relación existente entre Tehuacán, Ocuilan y Chamela, sugiriendo similitud anatómica entre las tres comunidades de esas regiones. Tal vez Ocuilan y Chamela no sean un problema para poderlas relacionar, pero la unión entre éstas con Tehuacán es más complicada y debería tener una explicación adaptativa posiblemente relacionada con la historia biogeológica, ya que a partir de conceptos basados en plantas actuales la explicación de su asociación es difícil de sustentar.

La afinidad de Ocuilan-Chamela con Tehuacán puede tener dos explicaciones. La primera hipótesis para explicar estos resultados es que los grupos que se encuentran establecidos en Ocuilan y Chamela (sobre todo en esta última) y los grupos arbóreos presentes en el matorral xerófilo de Tehuacán (hasta ahora descritos) son muy parecidos, compartiendo hasta un 60 % de los grupos de especies arbóreas. Seguramente con esta condición se encuentra explicación si se hace un análisis biogeográfico histórico. Presuntamente, en tiempos geológicos pasados (antes de toda la época glacial y aridificación de esta región), existían condiciones muy distintas a las actuales en la región occidente de México en donde las condiciones climáticas permitieron el establecimiento de grandes extensiones de selva baja parecida a la de Chamela (idea reforzada con el conocimiento de los géneros encontrados en la Formación El Cien del Oligoceno-Mioceno, de Baja California Sur (Martínez-Cabrera 2004)). Los cambios climáticos globales posteriores y la evolución geológica de la región (Centeno-García, com. pers., 2006; Medina com pers, 2007) aislaron o dividieron a esta comunidad y una parte continua con las condiciones óptimas para conservar una selva y otras partes se modificaron para formar mesófilos y/o matorral xerófilo con especies o grupos de especies derivados de aquellos de la selva. Estas ideas fueron sugeridas anteriormente por Trejo Vázquez (1999) para dar una explicación de la gran variación en la composición de especies de las selvas bajas caducifolias de México (González-Medrano y Chiang, 1988).

El problema de ambas hipótesis radica en explicar la causa y los mecanismos por lo cuales la comunidad de Tehuacán mantiene a los “paleogrupos” establecidos en esa región, comportándose como si estuvieran bajo las condiciones encontradas en una selva. En el Valle de Tehuacán las estaciones del año son muy contrastadas pero esto es debido a que se es una zona árida generada por su localización geográfica de sombra pluviométrica al estar distribuida detrás del sistema montañoso de la Sierra Madre Oriental en la que la precipitación es de escasa a mínima y además presenta una temporada de sequía considerable, la temperatura es extremosa aunque anatómicamente las especies de árboles estudiados se esperaba de esta región es propia de especies de filiación xérica, pero el estudio de su madera sorpresivamente sugiere que la comunidad arbórea crece bajo condiciones tropicales. Tehuacán se encuentra en un valle con suelo originado por procesos de karst interactuando con arcillas. El suministro de agua freática del Valle de Tehuacán no proviene de las lluvias de la región, posiblemente llega de la parte sur por escorrentía subterránea. El Valle de Tehuacán se encuentra delimitado por una gran falla, llamada la Falla de Oaxaca, la cual tiene magnitud considerable y funciona como gran barrera orográfica para el paso de la humedad del Pacífico al Centro del país (Trejo, 1999). Se considera que esta falla coincide con la región de recarga del agua, que después es transportada o dirigida a las zonas más bajas, al valle. A través de este sistema el valle tiene gran abundancia de agua en sus mantos freáticos y ríos, los cuales se ha estipulado no se encuentran a gran profundidad, y por lo tanto el agua está disponible para la vegetación arbórea. Esta hipótesis, representa una explicación alternativa al por qué las plantas arbóreas del Valle de Tehuacán pueden seguir comportándose como si estuvieran bajo las condiciones encontradas en una selva baja. Estas obtienen el agua del subsuelo, y es relativamente menos importante el agua que llega pluvial por la temporada de lluvias. Esta hipótesis, puede ser la explicación del porqué la comunidad de Tehuacán tiene un parecido taxonómico y una fisonomía similar a la comunidad de una selva baja Chamela o el bosque mesófilo de Ocuilán (Trejo 1999, Centeno García 2006, Hernández-Cerda com. pers., 2007).

Aunque la relación de los árboles de Tehuacán con las selva de Chamela parece más fácil de explicar, se puede decir que la afinidad de Ocuilan (bosque mesófilo) y Tehuacán (matorral xerófilo) se sustenta también en una historia biogeográfica similar. Algunos autores (e. g. Jaramillo y González, 1983; Trejo, 1999) explican a la vegetación del Valle de Tehuacán –Cuicatlán como una mezcla entre un matorral xerófilo “con humedad” y una selva mediana. Entonces, el patrón anatómico de la madera de Tehuacán puede responder a las condiciones de humedad y las diferencias serían influenciadas por la temperatura que puede llegar a ser contrastante.

Esta situación peculiar de la relación clima/planta en el Valle de Tehuacán hace necesario extremar cuidados en los estudios climático-anatómicos pues pueden falsear los datos y hipótesis severamente.

6.4. Comportamiento de las localidades fosilíferas vs comunidades actuales.

En el fenograma de la Figura 61 se observa claramente la separación de dos grupos con base en la relación existente entre la precipitación y evaporación. El primer grupo “a” se compone de dos subgrupos, el “c” está compuesto por Los Tuxtlas y Ocuilan, esta unión está dada posiblemente por la gran humedad que caracteriza ambas regiones; El “d” está formado por las comunidades brasileñas y la de Surinam, donde las condiciones de precipitación y humedad también semejantes, pero mayores a las de “c”, y se encuentran en el Hemisferio Sur.

El Segundo Grupo “b” se observa dividido en 2 subgrupos. En el subgrupo “e” El Cien y Chamela continúan agrupándose; de acuerdo con Martínez-Cabrera (2004), con anterioridad había encontrado la semejanza taxonómica que existe entre estas localidades. Estas dos comunidades se unen a una tercera, Tehuacán, lo que aparte de reflejar la semejanza taxonómica que comparten las tres localidades, da sustento a la interpretación geobiológica del porqué de esta semejanza en el comportamiento discutida páginas atrás. Además, reafirma que los patrones anatómicos de la madera son resultado del requerimiento de las plantas; es decir, que aunque no comparten

habitats, presentan semejanzas ecofisiológicas y anatómicas. El subgrupo “f” formado por Campeche, Panotla y Chajul, sugiere mayor relación entre Chajul y Panotla, esto debido tal vez por las condiciones climáticas presentes en el tiempo que se establecieron (Mioceno); y su unión con Campeche sugiere que tal vez ese sea el escenario climático (cálido húmedo) que dominaban en aquellos tiempos, con algunas parámetros un poco distintos, de ahí su separación del resto de los grupos.

Este fenograma (Fig. 61) muestra dos aspectos importantes. El primero es que separa a los dos grandes grupos posiblemente por la humedad, “a” aparentemente tiene más humedad que “b”. En segunda instancia “b” agrupa por un lado comunidades de la vertiente del Pacífico, sugiriendo su similitud o origen biogeográfico en común, y por otro lado reconoce comunidades distribuidas en la vertiente del Golfo de México.

Comparando las Figuras 60 y 61 se observan diferencias muy claras. El grupo de Chamela, Tehuacán y Ocuilan (Fig. 60) se disgrega al incorporar a las localidades fosilíferas (Fig. 61). En la Figura 61, Ocuilan se une con los Tuxtles, que desde un punto de vista climático se entiende porque ambas localidades presentan abundante precipitación durante todo el año. Esta situación valida nuevamente la importancia del entendimiento de la historia geobiológica de plantas y comunidades.

Sin embargo, también hay situaciones muy similares, entre ambos fenogramas. Por ejemplo, las comunidades brasileñas son separadas de las comunidades del Pacífico (Chamela y Tehuacán), lo que puede reflejar la gran diferencia existente entre ellas.

La relación de las localidades fósiles con localidades actuales es mejor explicada en la Figura 62. En ésta el primer grupo, “a”, incluye a la mayoría de los conjuntos distinguidos por Carlquist y Hoekman (1985) para California y se encuentra formado por dos subgrupos. El primero, “c”, está formado por la vegetación Riparia, la Moist y la Desert wash; el segundo, “d”, agrupa por un lado al Chaparral y el Coastal sage, y por otro a la Alpina, Desert scrub y Halófitas. Todas estas comunidades se caracterizan por

desarrollarse bajo gran estrés hídrico, la mayoría tiene temporadas de sequía mayores a 8 meses, niveles de precipitación no mayores de 2000 mm y altas temperaturas.

El segundo grupo “b”, se compone también de dos subgrupos. Por un lado están las suculentas, “e”, y por el otro, “f”, todas las comunidades selváticas (tropical), en el que también se incluyen Ocuilan, Tehuacán y Chamela y el Woodland de Carquist y Hoekman (1985). En “f” se distinguen 3 ramas. La primera incluye a la vegetación de woodland con humedad considerable y elevada temperatura. La segunda agrupa a las selvas tropicales como Manaus, Talfeberg, Portho-Velho, Campeche y Los Tuxtlas, además de las comunidades fosilíferas, y la tercer rama agrupa a Chamela, Ocuilan y Tehuacán que desde el análisis de las comunidades mexicanas y brasileñas no se separan, seguramente por la historia geobiológica a la que se aludió anteriormente.

La forma en que se agrupan las comunidades en este fenograma (Fig. 62) apoya especialmente la afirmación que la anatomía de las plantas puede utilizarse para demostrar variaciones de los ambientes representados por estas. Aceptando lo anterior es posible extrapolar las condiciones en las que crecieron las localidades fosilíferas estudiadas. En el caso de Panotla y Chajul se infiere que se relacionan con comunidades de selvas altas, donde las condiciones de alta temperatura y humedad, y ausencia de periodos de sequía son típicas.

El análisis de PCA, aunque exploratorio, muestra varios puntos de importancia sobre la relación de los caracteres anatómicos con las variables climáticas y la relación existente entre las comunidades. En primer instancia hay que resaltar que se tiene un índice mayor a 89 % de la variación explicada con los tres primeros componentes (Tabla 22), lo cual sugiere que la relación existente entre las comunidades vegetales obedece al comportamiento estructural de la madera, y a su vez refleja el comportamiento de los patrones establecidos por las características ambientales a las que son sometidos.

En segundo término se observa que el peso de carga de cada carácter en el primer componente, es suficientemente bueno como para sustentar predicciones del clima (con base en la anatomía de la madera). Hay que resaltar que el carácter número de barras de la placa de perforación escalariforme, es un elemento que aunque tiene poco peso en el primer componente, presenta un valor muy alto en el segundo componente, circunstancia también encontrada por Martínez-Cabrera (2005). Estos resultados apoyan la relación intrínseca que existe entre las diferentes comunidades y los patrones anatómicos de su madera, determinados por las condiciones climáticas.

En tercera instancia, en el diagrama de PCA (Fig. 63) se separan tres grupos, muy bien delimitados por sus patrones anatómicos y su respuesta al clima. Por ejemplo, el primer grupo “a”, se compone de todas las comunidades selváticas (Tafelberg, Manaus, Portho-Velo, Los Tuxtlas, Campeche, El Cien, Chamela, Panotla, y Tehuacán -comunidad de la cual ya se explicó porque presenta un comportamiento tropical-), el segundo grupo “c” por Woodland y el tercer grupo “b” por el resto de las comunidades. Esta separación es originada por el comportamiento de las estructuras anatómicas, por ejemplo, el grosor de la pared, el diámetro y la abundancia de los elementos de vaso marcan la pauta a esta disociación de las comunidades y forman parte del primer componente. Así, el grupo “a” se caracteriza por presentar comunidades con elementos de vaso grandes, de pared de aprox 4-5 μm y poca abundancia de vasos por mm^2 ; contrariamente en el grupo “b” los vasos son pequeños (menores de 100 μm en promedio), abundantes y pared gruesa ($> 6 \mu\text{m}$), y el caso del tercer grupo, “c” está cerca de estos rangos y aún más presenta una gran abundancia de barras en las placas de perforación.

Un punto resaltante de la gráfica de PCA (Fig. 63), es el comportamiento del grupo “a” donde se observa una clara separación en dos subgrupos, el **A'**, (compuesta por las comunidades brasileñas, asiáticas y una mexicana (Los Tuxtlas)) y **A''** (compuesto por las localidades fosilíferas y reciente de México). Este comportamiento se puede deber a las diferentes historias biogeográficas y a las variables en las

características climáticas presentadas en cada uno los diferencias escenarios, resultado de su posición en el planeta.

Por lo tanto, el comportamiento de las comunidades bajo el fenograma de la Figura 62 y la gráfica de la Figura 63, muestran la estrecha relación existente entre las comunidades vegetales, resultado del comportamiento anatómico de la madera con las condiciones climáticas en las que se desarrollan.

6.6. Condiciones climáticas durante el Mioceno para Panotla, Tlaxcala, y Chajul, Chiapas.

A priori los caracteres anatómicos presentes en los fósiles de ambas localidades, como son anillos de crecimiento poco distinguibles, porosidad difusa, placas de perforación simples (en la mayoría de especies), diámetro promedio de los elementos de vaso mayor de 130 μm , tamaño de las punteaduras intervasculares de 7 μm en promedio, largo de los elementos de vasos de 290 μm en promedio, y gran cantidad de parénquima paratraqueal vasicéntrico y difuso, sugieren que en estas regiones durante el Mioceno las condiciones climáticas se caracterizaban por su alta humedad y temperatura, además de que no existía una marcada temporada de sequía. Los análisis señalados en las páginas anteriores dan soporte a esta interpretación, pero los resultados hasta aquí son cualitativos y se deben generar resultados cuantitativos, que faciliten y afinen comparaciones.

Los análisis estadísticos de correlación, y PCA de ambas localidades, las ubican dentro de las comunidades tropicales, en especial en el grupo de las selvas altas, como es el caso de Campeche, Manaus, Porto-Velho, y Los Tuxtla (Fig.62). Además, los análisis de regresión (Tablas, 19-29) sugieren entre otras características la precipitación mayor a los 2000 mm y temperatura de 22 °C, condiciones abióticas que contrastan con las actuales en el caso de Panotla, pero similares en el caso de Chajul (Tabla 24).

	Temp (°C)		Error +/- (°C)	Pp (mm)		Error +/- (mm)
	Actual	Predicción		Actual	Predicción	
Panotla	24.3	31.100	0.603	165	2172.450	75.413
Chajul	25	26.830	0.533	2750	1866.461	146.823

Tabla 24. Resultados de los análisis de regresión mostrando los valores hipotéticos de las condiciones climáticas (Temperatura y precipitación) de las zonas fosilíferas en estudio.

Cabe señalar que los datos obtenidos por el análisis numérico de regresión lineal múltiple (Tablas 19-29), son muy confiables (pues los índices de error son para la temperatura menor al 1° y en precipitación menor de los 200 mm) si se comparan las predicciones para las comunidades vegetales actuales contra sus datos basados en mediciones directas, se observa que no existen grandes diferencias. Esta congruencia entre predicciones y datos medidos directamente robustece los resultados paleoclimáticos de cada región estudiada (Tablas 19-29), lo que hace posible al conjuntarlos reconstruir los climas del pasado cuantitativamente dejando a un lado la incertidumbre de saber que tan cálido o tan frío era el ambiente.

Las maderas de Panotla, Tlaxcala, sugieren que prevalecían condiciones de climas cálido húmedos en el centro de México durante el Mioceno. Esto respalda la idea que las condiciones abióticas como la orografía, hidrografía, etc., además de las condiciones climáticas eran distintas a las actuales. El caso de Chajul, Chiapas es distinto, ya que se observa que aunque existen variaciones

Característica	Presente	Mioceno
Clima	Cálido húmedo	Calido-Húmedo
Temperatura (°C)	25°C	26.8 +/- .53
Precipitación (mm)	2.800	1866 +/- 146
Tipo de vegetación	Selva alta perennifolia	Selva alta perennifolia
Altitud	400 a 900 msnm	0-50msnm
Temporada de sequía	Ausente	Ausente
Origen de los suelos	Sedimentario (calizas y/o cenizas)	Sedimentario (calizas y/o cenizas).

Tabla 25. Condiciones climáticas de Chajul, Chiapas, en el Presente y en el Mioceno de acuerdo al análisis numérico.

en la temperatura y precipitación, el ambiente en el que se desarrollaron no tuvo que ser estrictamente distinto al actual (Tabla 25 y 26).

Característica	Presente	Mioceno (Análisis de Regresión)	Mioceno (Pariente vivo mas cercano)
Clima	Templado subhúmedo con lluvias en verano	Calido-húmedo	Cálido húmedo.
Temperatura	24.3°C	31 +/- 0.6°C	aprox. 25° C
Precipitación	165 mm	2172 +/- 75	Aprox. < 2000mm
Tipo de Vegetación	Matorral xerófilo y bosque pino- encino en las partes altas.	Posible Selva	Selva alta perennifolia (dominada por <i>Terminalia</i>)
Altitud	2200 a 2300msnm	-----	900 msnm
Temporada de Sequía	De seis meses	Ausente	Ausente
Origen de los suelos	Ígneo (cenizas)	-----	Ígneo, cenizas

Tabla 26. Características climáticas de Panotla, Tlaxcala, en el Presente y en el Mioceno de acuerdo a los análisis numéricos, y a la metodología del pariente vivo más cercano.

6.6.1 Condiciones de Panotla, Tlaxcala, que indiquen cambios en los escenarios biológicos y geológicos.

Panotla actualmente tiene clima templado subhúmedo con lluvias en verano, caracterizado por precipitación mínima de 6.3 mm y máxima de 165.0 mm y temperatura máxima de 24.3 °C, además de vegetación compuesta por una comunidad de pino blanco (*Pinus pseudostrobus*), encinos (*Quercus spp.*) y cedro blanco (*Cupressus benthamii*). En las partes medias de los cerros de este municipio existe abundante vegetación secundaria de tipo matorral (Rzedowski, 1988). Esta vegetación regional es resultado de los eventos biogeográficos a los que ha estado sujeta la zona dentro del continente; por ejemplo la altitud que varía de 2200 a 2300 msnm (provocada por la Faja Volcánica Transmexicana), y se encuentra en la parte trasera de la sombra orográfica proyectada por Sierra Madre Oriental.

En el pasado, alrededor de 12 millones de años antes del presente, las condiciones climáticas no eran las mismas. Las evidencias encontradas en las estructuras anatómicas de las maderas como son los anillos de crecimiento poco distinguibles, la porosidad difusa, las placas de perforación simples (en todas las

especies), el diámetro promedio de los elementos de vaso de 130 μm , el tamaño de las punteaduras intervasculares de 7 μm en promedio, el largo de los elementos de vasos de 295 μm en promedio, y la gran cantidad de parénquima paratraqueal vasicéntrico y difuso, sugieren que el ambiente donde las condiciones climáticas de estos sitios estudiados se caracterizaban por tener alta humedad y temperatura. Los resultados obtenidos en los análisis numéricos como los fenogramas y los PCA, muestran que las plantas de las localidades fosilíferas tienen gran parecido a una comunidad vegetal como la de Campeche, donde dominan condiciones cálido-húmedas y vegetación de tipo selva alta perennifolia. Las proyecciones climáticas (Tabla 24), y las afinidades taxonómicas (e. g. *Terminalia*, *Cedrela*, cf. *Hypodaphnis*, *Pithecelobium*, *Pterocarpus*, *Dalbergia*, *Taxus* y *Podocarpus*) sugeridas por los fósiles complementan y dan sustento a la idea de que existió una selva alta en Panotla hace 12 millones de años antes del presente. La metodología del pariente vivo más cercano también sugiere condiciones cálido-húmedas; y por último la información que se encuentra en las rocas que componen los diferentes estratos en Panotla, Tlaxcala, sugiere cambios en las condiciones del escenario geológico, paralelo a los cambios en los tipos de vegetación. Aunque se procuró en este trabajo evitar la taxonomía, los géneros arriba citados se mencionan en Castañeda-Posadas (2004) y en este trabajo, por lo que enseguida se menciona su importancia climático-ambiental.

Al tomar en consideración las respuestas eco-fisiológicas propias de los géneros antes mencionados, aunados a las condiciones climáticas en donde las plantas convergen (metodología del pariente vivo más cercano) se puede plantear que en Panotla, Tlaxcala hace aproximadamente 12 millones de años prosperó una comunidad sobre suelos de origen volcánico, en especial ceniza (estos suelos dada sus características de drenaje y nutrientes son “óptimos” para el sostén y mantenimiento de los grupos antes mencionados), a alturas menores a los 900 msnm (altura máxima limitante para el desarrollo de géneros como *Terminalia*, pero de los 400 a los 900 msnm convergen las demás especies), con humedad alta de aproximadamente 2000 mm (precipitación necesaria para *Terminalia*, *Cedrela*, *Pterocarpus* e *Hypodaphnis*), temperatura elevada entre 20° y 25° y además constante (condiciones necesarias para

el desarrollo de *Cedrela*, *Terminalia*, *Hypodaphnis*, *Podocarpus* y *Taxus*). En resumen la paleocomunidad presenta la mayoría de las características que definen a una selva alta o mediana perennifolia.

Los cambios en la vegetación, si se compara la del Mioceno con la actual, hacen suponer que existieron grandes cambios geomorfológicos, fisiográficos y biológicos, durante los últimos 12 m.a., en la región de Panotla, Tlaxcala, y con ella la porción central de México. Uno de los principales cambios se relaciona con la altitud en la región. Panotla actualmente está a 2200 msnm, y los fósiles sugieren una altitud máxima de 900 msnm, por tanto debió existir un cambio mínimo de 1300 msnm en los últimos 12 m.a. que coincide con la orogenia de la Sierra Madre Oriental. Este cambio produjo grandes modificaciones en las condiciones abióticas como el clima, topografía, hidrografía, etc., que al final son las que principalmente seleccionan a los elementos que forman una comunidad vegetal, facilitando que ésta se establezca, distribuya o todo lo contrario, se extinga de la región, para dar paso al establecimiento de otros organismos capaces de desarrollarse ahí.

Las evidencias paleobiológicas y geológicas sustentan estos cambios en la orografía de la región. Por el lado de las geológicas se tienen los cambios en la topografía, sugeridos por un sistema de fallas normales, que corren de este-oeste (este sistema de fallas es llamada la gran falla de Tlaxcala) que además se encuentran escalonadas y que actualmente siguen activas (Palomo-García com. per. 2007). También hay registros de depósitos sedimentarios que no son totalmente horizontales, reflejando gran actividad tectónica, como por ejemplo la discordancia angular que acompaña la depositación de la mayoría de los paleosuelos. Estos son el reflejo de las paleo topografías. Otro tipo de evidencias incluye un sistema de pequeñas paleofallas a las que se asocian varios cuerpos de agua (lagos y ríos) con orientación noroeste sureste con fósiles de plantas y animales . Por último, importante evidencia de la actividad tectónica es el registro de grandes paleolagos que fueron estrangulados y desecados por la actividad volcánica tan activa de la región.

Los datos paleobiológicos sugieren que en la región existió un gran sistema de cuencas, con gran abundancia de carófitas, ostrácodos, peces y diatomeas. Estos fueron estranguladas y desecadas debido a la gran actividad volcánica de la región. El registro palinológico postmiocénico reafirma la idea de estos cambios. Por ejemplo, Guenther y Bunde (1973), realizaron varios estudios en sedimentos del Holoceno y Pleistoceno en la región de los lagos de Acuitlapilco, Oriental y Tlalocua (cerca de La Malinche). De acuerdo con ellos a principios del Pleistoceno se desarrolló un bosque templado compuesto principalmente por *Pinus* y *Quercus*, el cual sugiere temperaturas templadas a frías y a una altitud mayor de 1700 msnm; en este bosque con el paso del tiempo los encinos disminuyeron y la dominancia de *Pinus* llegó a su límite, límite que es bien marcado a finales del Pleistoceno. Para principios del Holoceno la presencia de otras coníferas como *Abies*, *Picea* y *Juniperus* sugieren zonas más elevadas o condiciones más frías. El factor de enfriamiento se atribuye actualmente al cambio climático global de la última glaciación. Al continuar los cambios climáticos globales estos bosques fueron exterminados, posiblemente ligados a la actividad volcánica de la región, que promovió el establecimiento de comunidades con gran cantidad de herbáceas y pocos elementos arbóreos, hasta llegar a los matorrales xerófilos, relegando a los bosques de pino y encino a algunas zonas altas (Rzedowski, 1978).

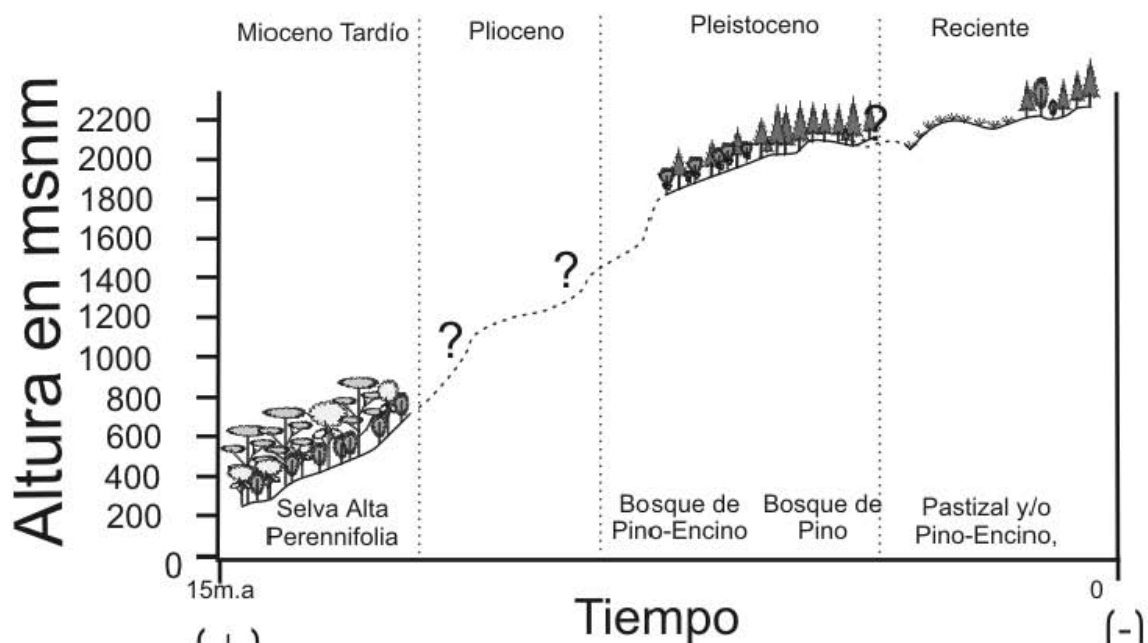


Fig. 64. Resumen del cambio en la topografía y consecuentemente cambio de las comunidades vegetales, según el registro paleobotánico y palinológico de la región de Panotla, Tlaxcala.

6.6.2 Condiciones de Chajul, Chiapas, que indican cambios en los escenarios biológicos y geológicos.

En la región de Chajul posiblemente los cambios en el escenario no fueron tan marcados como los de Panotla. Actualmente en la región el clima es cálido-húmedo, con temperatura media anual 25 °C., precipitación de 2,800 mm (Centro Nacional de Investigaciones Agrarias, 1982), altura de 400 msnm aunque en algunos lugares llega a los 900 msnm y el tipo de comunidad vegetal que prospera en el área es una Selva Alta Perennifolia (Rzedowski, 1978 y Miranda, 1963). Estas condiciones climáticas no son muy diferentes a las que sugieren los análisis numéricos y el comportamiento de la anatomía de las maderas fósiles de la región. Sin embargo, los fósiles asociados a los estratos donde se encuentran las maderas fósiles si sugieren cambios al comparar al registro fósil con la vegetación actual. En los estratos con madera es común encontrar conchas de gasterópodos, que se desarrollan en lagunas costeras, y algunos bivalvos, por lo que la geología sugiere que el ambiente de depósito corresponde con una laguna costera.

El estudio de plantas fósiles en Chiapas, aparentemente no sugiere grandes cambios en la vegetación a través del tiempo. La mayoría de los trabajos palinológicos realizados en la región (e. g., Graham, 1999a y c; Berry, 1936; Palacios y Rzedowski, 1993, etc) plantean que para el Mioceno en la región existían condiciones tropicales (calido húmedas) donde prosperaban grandes extensiones de manglar, y selva alta perennifolia. Solo existe un trabajo (Palacios y Rzedowski, 1993) donde se menciona que existieron elementos arbóreos templados procedentes de otras regiones del mundo, principalmente asiáticas. Sin embargo, por ser estas plantas exóticas a América, varios autores (Graham, 1999c y Martínez-Hernandez, 1992) han hecho algunas recomendaciones sobre ese trabajo, sobre todo, sugieren que hay que recategorizar o volver a identificar los granos de polen encontrados.

El posible escenario de la región de Chajul, Chiapas, para el Mioceno se reconstruye como una laguna costera bordeada por grandes manglares, y tierra más adentro se encontraban grandes extensiones de selvas altas perennifolias (Graham,

1999c, Castañeda-Posadas, 2004.). Este escenario formaba parte de una gran planicie costera que se encontraba en la parte más sureña de la semipenínsula mexicana (Fig. 65). Posiblemente con el nacimiento de la Sierra Madre del Sur que se extiende hasta el macizo de Chiapas los elementos templados que se encuentran en discusión pudieron encontrar un sitio para establecerse.

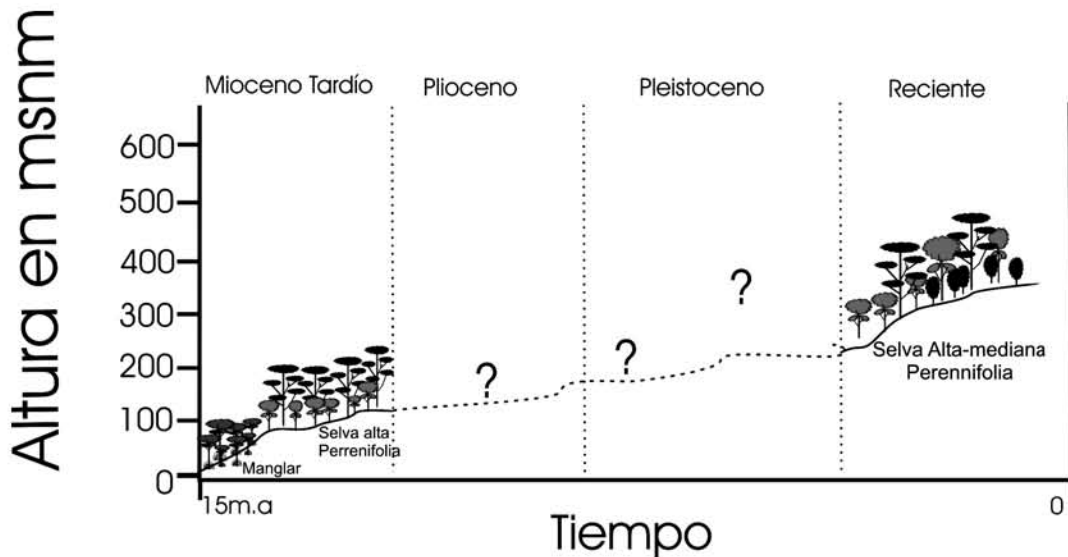


Fig. 65. Resumen del cambio en la topografía y consecuentemente cambio de las comunidades vegetales, según el registro paleobotánico y palinológico de la región de Chapul, Chiapas.

Por lo tanto, las evidencias paleobotánicas sugieren que las comunidades vegetales de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas, se desarrollaron bajo condiciones similares en las que hoy prospera una selva tropical. Se puede hipotetizar a esta comunidad, dentro de una vegetación donde posiblemente existía clima cálido, con temperatura entre 25° y 30° C, su ubicación geográfica entre los 30° latitud norte y sur, precipitación anual mayor de 2000 mm y un mes de sequía poco drástica (60 mm de precipitación mínimo). Al mismo tiempo los suelos deberían ser bien drenados, de un origen ígneo o derivados de algún evento volcánico (cenizas volcánicas), aunque también pueden estar constituidos por sedimentos de calizas, margas y lutitas (Rzedowski, 1978; Pennington-Sarukhán, 1968, 1998), y todo ubicarse a una altitud menor de los 900 msnm.

6.7. Modelaje de la vegetación vs clima para Mioceno de México.

Es común encontrar en la bibliografía la frase: “una comunidad vegetal es el reflejo de las condiciones bióticas y abióticas que interactúan” y si se desglosa esta frase se obtiene que las plantas (o comunidad vegetal) presentes en una región responden a la interacción de diferentes parámetros, principalmente los climáticos. Por tanto, la reconstrucción del modelo climático para México que se presenta a continuación se basa en la recopilación de información que contiene diferentes datos que reflejan las condiciones climáticas de esos tiempos; además de las observaciones de este estudio y casos similares.

Como primer indicador de las condiciones en esos tiempos, están los valores climáticos resultado de los análisis estadísticos realizados en este trabajo para Panotla, Tlaxcala (Temp.= 30°C), y para Chajul, Chiapas (Temp.= 26.5°C), y los datos sugeridos para El Cien, Baja California Sur (Temp.= 25°). Estos valores de tres regiones distintas del país, aunque separadas por varios kilómetros, son ventanas de información de la semipenínsula que fue México durante la mayor parte del Cenozoico.

Un segundo indicador de esas condiciones climáticas, se encuentra en los listados paleoflorísticos resultado de los análisis palinológicos registrados en localidades del Mioceno para México, y entre ellos se encuentran los de Presa Malpaso (Chiapas-Veracruz), Ixtapa (Chiapas; Martínez-Hernández, 1992), Simojovel (Chiapas; Graham, 1999b), Tehuantepec, Oaxaca (Berry, 1936), la región de El Cien (Baja California; Martínez-Cabrera, 2002, 2006; Apéndice 1). Entre ellos se encuentra un panorama de los tipos de vegetación que se desarrollaban en aquellos tiempos y con base en los principios paleontológicos sobre los requerimientos eco-fisiológicos es posible utilizar algunos taxa para extrapolar los parámetros climáticos (Apéndice Anexo 1; Fig. 66).

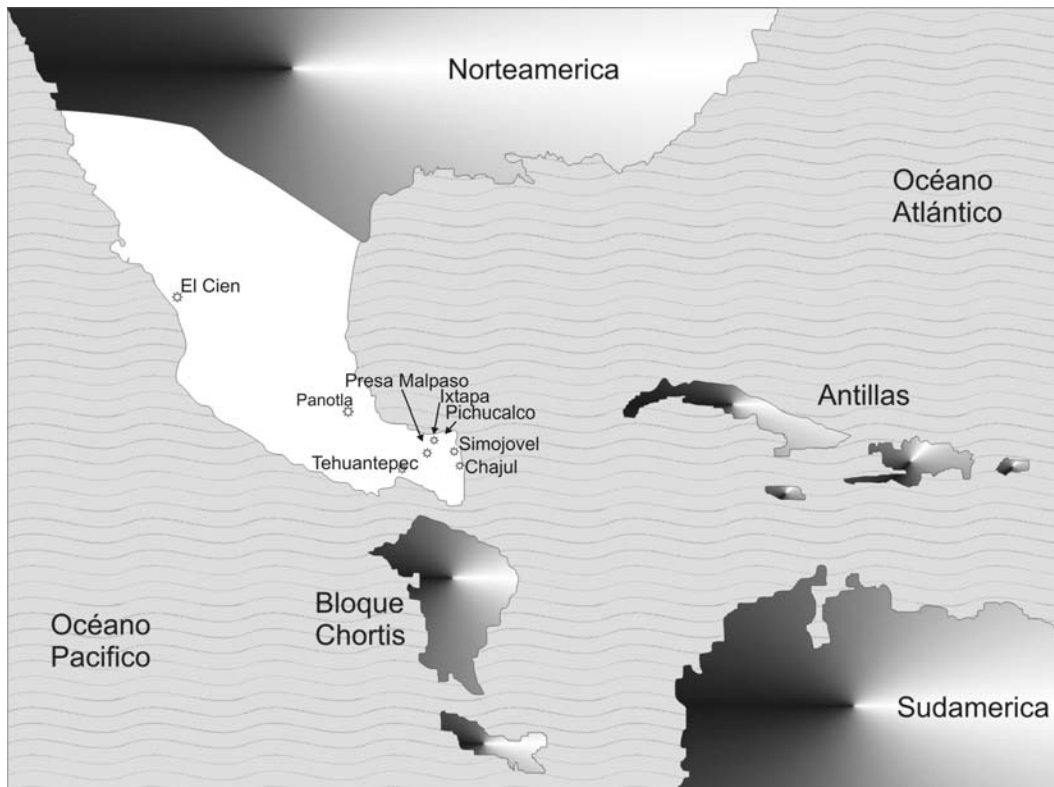


Fig. 66. Principales localidades mexicanas de plantas para el Mioceno medio.

Un tercer indicador que se tomará en cuenta para determinar las posibles condiciones climáticas de México durante el Mioceno, es el establecer el escenario geológico donde se desarrollaron las plantas fósiles y los eventos a los cuales estaban sujetos en esos tiempos (Tabla 27 y Fig. 67).

Proceso Geológico.	Consecuencia abiótica	Consecuencia biótica
Nacimiento del FVT	-Cambios en la altitud. -Barreras biológicas. Gradientes altitudinales, temperatura y pp. - Suelos de origen Volcánico.	- Nuevas oportunidades basadas en: selección, radiación, fragmentación, proceso vicariantes.
Elevación de la SMOR	- Retiro de los mares. -Ampliaciones de zonas positivas. -Barreras biológicas. Nuevos corredores. -Suelos sedimentarios.	Selección por diferencias en humedad, temperatura, altitud.
Elevación de SMO	Tenia una mayor altura, termino de su gran actividad volcánica explosiva.	Condiciones topográficas abruptas, condiciones templadas a grandes alturas, gran barrera orografía. Dependiendo de la emisión de gases, mayor o

		menor Temperatura
Istmo de Panamá, abierto.	Termina conexión entre dos mares, unión de dos continentes. cambios en el clima global	Cambio de biotas, cambios climáticos, cambios en la temperatura de los mares. Establecimiento de puentes y corredores para la dispersión.
Emersión de la Península de Yucatán.	Más área continental, protección al Golfo de México, retirada de las líneas de costa.	Mas área de distribución de los organismos. Suelos carbonatados.
Separación de la Península de Yucatán	Línea de costa cercana, cambios climáticos regionales.	Separación de la biota, organismos cerca de la costa ahora alejados.
Transgresión/regresión	Cambio de escenarios físicos. Cambios en las áreas expuestas para albergar vida vegetal.	Cambio de organismos a nivel del mar, a zonas de mar a dentro y de zona continental (Distribuciones y extinciones de organismos locales)
Elevación del macizo central	Cambios en el Relieve, más zona terrestre expuesta, nuevos hábitat.	Nuevos hábitat que colonizar, cambio en las estrategias alimenticias. Gradientes de muchos parámetros. Barreras para vientos, lluvias, etc.
Golfo de California/ Península de Baja California.	Separación de dos masas continentales, un nuevo mar.	Vicarianza de poblaciones, cambio en las condiciones climáticas, y en los hábitat.
Cuencas y Valles	Elevación y hundimiento de regiones.	Cambios climáticos globales, cambios hidrológicos, separación de poblaciones, cambio en los hábitos de migración.
Glaciaciones /deterioro ambiental	Cambios climáticos globales	Adaptaciones a los climas más fríos, restricciones a los habitats, nacimiento de nuevos habitats.

Tabla 27. Principales eventos geológicos que interactuaron durante el Mioceno en México.

La recopilación de información geológica de México para el Mioceno y los registros sobre parámetros abióticos, sugiere que hace aproximadamente 12 m.a., México tenía la configuración de una semipenínsula. En la parte central de esa semipaleopenínsula mexicana se encontraban grandes cuencas flanqueada por dos sierras, aunque muy distintas en altura, ancho y continuidad, con respecto a su situación actual. Por ejemplo, se considera que la Sierra Madre Occidental (SMOc) era más alta y que la Sierra Madre Oriental (SMOr), debido a su origen, aun se encontraba debajo de su altura actual. Además las paleocuencas se encontraban rodeadas por algunos volcanes que corresponden con el preámbulo de la Faja Volcánica Transmexicana. La

actividad volcánica llevaría a la separación y desecación de estas grandes paleocuenas. En la parte sureña de esta paleopenínsula existía una gran planicie donde las elevaciones no eran de gran consideración (excepto la región sur de Oaxaca donde se empezaba a formar la Sierra Madre del Sur), pero la zona de Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Campeche, Tabasco, Puebla, Tlaxcala, México DF, Querétaro se puede inferir como una gran planicie.

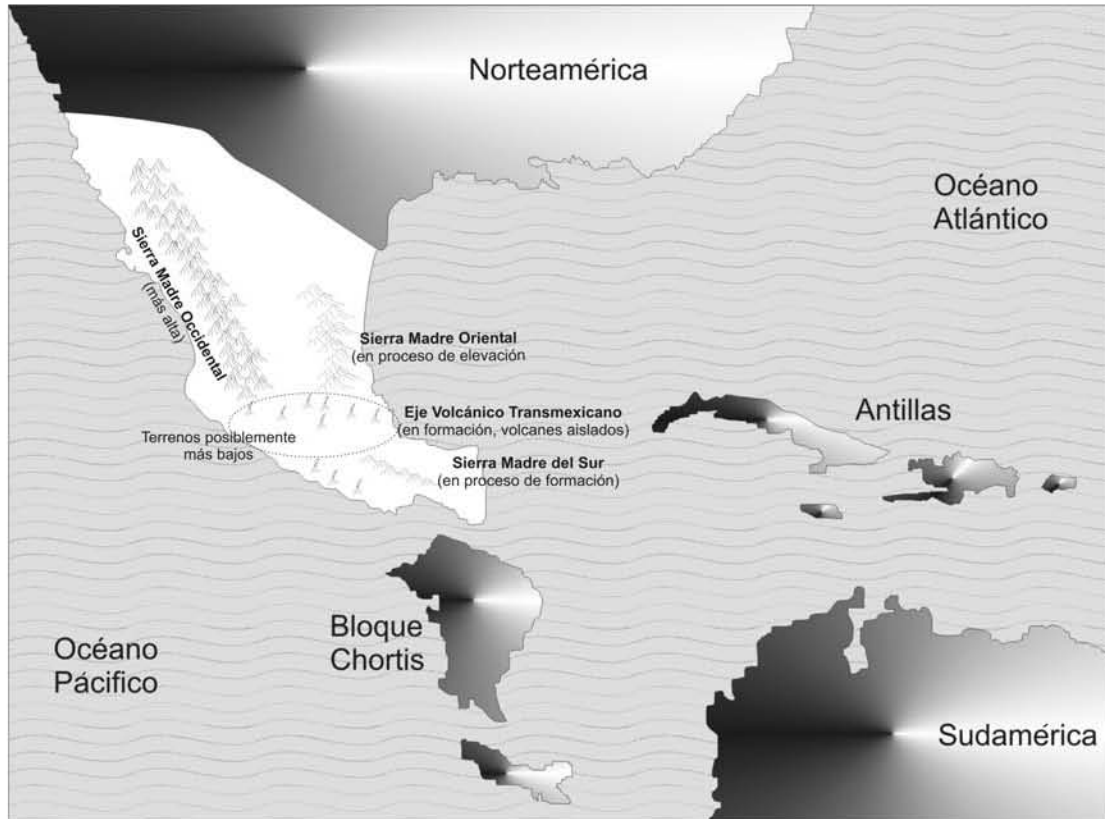


Figura 67. Posible escenario geológico de México durante el Mioceno medio, con los principales rasgos orográficos.

Los resultados obtenidos en este trabajo a través del estudio numérico de los caracteres de la anatomía de la madera tienen respaldo en los proxies arriba señalados. La diferencia entre ellos es que, mientras que los proxies nos, presentan los escenarios más probables a través de datos cualitativos, los nuevos resultados comienzan a formar una base de datos cuantitativos que dan una perspectiva distinta y posiblemente una idea más cercana sobre los problemas climático-ambientales del pasado. Así las altas temperaturas a lo largo de la línea de costa durante el Mioceno

son acompañadas por precipitación abundante lo que genera el establecimiento de las selvas altas tropicales que cada vez son mejor documentadas. Aunque los aspectos taxonómicos fueron dejados de lado en este trabajo, vale la pena mencionar que estas selvas no pueden ser comparadas taxonómicamente 1:1 con las actuales; basta mencionar que en Tlaxcala se ha sugerido con base en maderas la presencia de cf. *Hypodaphnis*, una planta africana que ya no crece en América en la actualidad, también, en el Plio-Pleistoceno de Veracruz con base en granos de polen se reportó la presencia de *Copaifera*, que se conoce también de madera del Mioceno de Baja California Sur y esta planta actualmente crece en el Este de Brasil y Oeste de África, finalmente en Chiapas la presencia de *Hymenaea* es interesante pues aunque sigue formando parte de la vegetación de este estado, ya no es un elemento importante en Simojovel de Allende o sus alrededores, en donde aparentemente fue dominante hace unos 20 ma como lo sugiere la abundancia de ámbar. Estas comparaciones con limitantes taxonómicas pueden extenderse a otras comunidades, los manglares por ejemplo, aunque presentes en las costas de México cuando menos desde el Eoceno, sufren un importante cambio en su composición en tiempos relativamente recientes, posiblemente inducidos por variaciones en la temperatura media anual ya que Graham (1998) sugiere que cuando menos ha existido una disminución de 2° en los últimos millones de años. Antes del cierre del Istmo de Panamá en los manglares era común encontrar a *Languncularia* como un componente importante, al cerrarse esta conexión entre océanos prácticamente desaparece y es *Rhizophora* la planta que domina estos ecosistemas.

Aparentemente también a partir de las selvas altas pueden diferenciarse otros tipos de selvas y bosques. Ya Martínez-Cabrera (2004) sugiere que la selva alta del NW de México representada en la Formación El Cien es precursora de la selva baja de la actual costa del Pacífico Mexicano y él discute con datos cuantitativos y taxonómicos aspectos de la fisiología de las plantas que formaron esas selvas, sugiriendo que aunque florísticamente El Cien (Mioceno) y Chamela (Reciente) eran semejantes las plantas del primero tenían una construcción anatómica más parecida a la selva alta de los Tuxtlas, Veracruz, y aún, que estaban capacitados para mover tanta agua como lo

hacen las actuales selvas amazónicas. Este ejemplo es un primer acercamiento para entender cómo los cambios en la fisiografía impulsados por procesos geológicos ocurridos en el país a través del tiempo ayudan y desencadenan patrones biológicos que generan diversidad. Los cambios acontecidos en Tlaxcala y documentados aquí cuantitativamente, señalan a la actividad volcánica como el principal responsable de los cambios y evolución de las comunidades. Sólo a través de estos estudios se puede postular un escenario, como el mencionado páginas atrás, en el que de una selva alta se llega a establecer en “la misma región geográfica” un pastizal con distintos bosques de coníferas en las parte altas. De hecho, es un sitio en el cual probablemente existió bosque en regiones cercanas, como puede ser Hidalgo en donde el grupo de Velasco de León (Arellano-Gil, 2005) comienza a documentarlos en rocas del Mioceno. Obtener datos cuantitativos (a partir de maderas u hojas) de estas regiones permitirá ir reconstruyendo escenarios en los que la vida ha estado presente y en los que ha desarrollado sus procesos para generar biodiversidad.

Claro que pueden buscarse otros tipos de vegetación y encontrarse, pero deben entenderse bajo un contexto geológico. Las coníferas son un ejemplo claro de aspectos controvertidos. Su presencia con base en granos de polen es reconocida prácticamente por todo México, sobre todo desde el Oligoceno, pero sus microfósiles son muy escasos. De hecho en el Cenozoico sólo se conoce las dos maderas de Tlaxcala (Castañeda-Posadas, 2004) y una de El Cien (Martínez-Cabrera com per. 2005), entonces hay que preguntarse ¿en dónde estaban estas especies en el pasado en México?. Posiblemente sus mayores poblaciones se encontraban en la Sierra Madre Occidental, algunas en la creciente Sierra Madre Oriental, o en los escasos volcanes de la naciente Faja Volcánica Transmexicana. Estos nuevos escenarios geológicos confieren características altitudinales mayores y por ende temperaturas menores, pero aun hay que demostrar esta propuesta.

Se podría seguir especulando, pero por ahora es mejor concluir diciendo que las perspectivas son muchas, que la obtención de datos cuantitativos seguramente ofrecerá mejor resolución a los problemas paleobiológicos y que en términos generales

la vegetación durante el Mioceno puede proponerse con una distribución tentativa de acuerdo a la Figura 68. Esta posible distribución está dada por la recopilación de varios datos (Graham, 1993, 1998, 1999^a, y b; Martínez-Hernández, 1993; Palacios-Rzedowski, 1992; Biagi, 1994; González-Medrano, 1996 y 1999; Becerra, 2003 y 2005; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Castañeda Posadas, 2004; Martínez-Cabrera, 2005). No obstante se espera que esta figura sea modificada sustancialmente en los próximos años, conforme se siga trabajando en el tema y se genere nueva información.

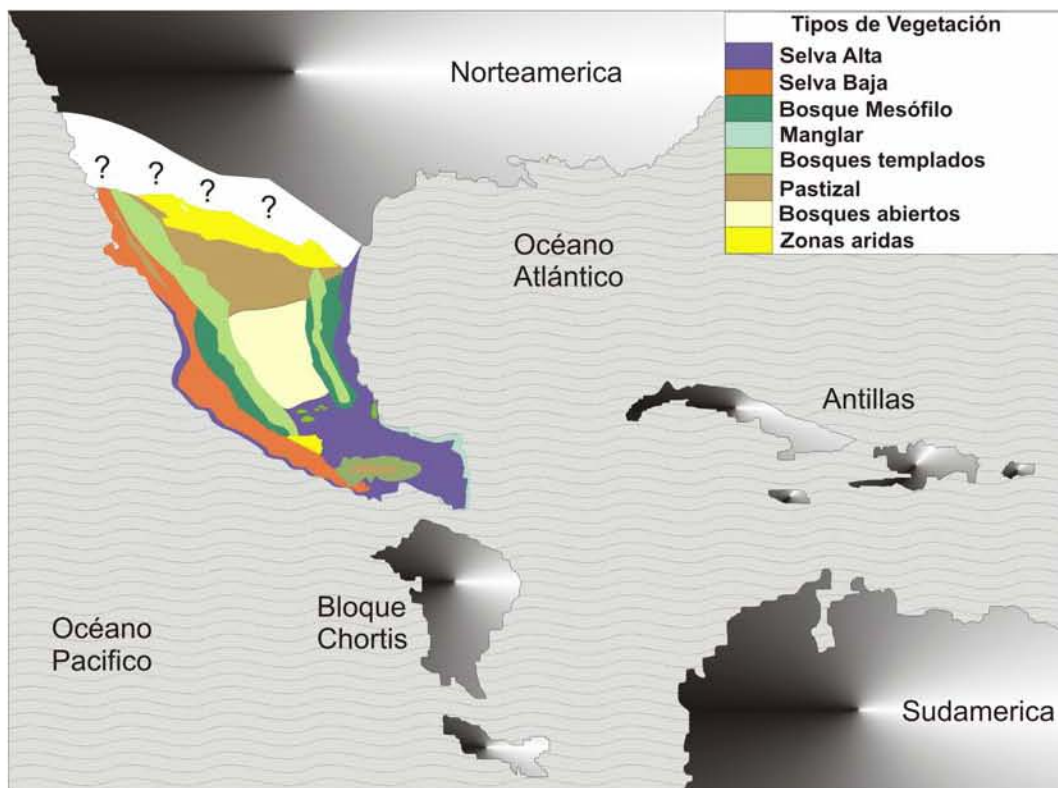


Fig 68. Representación gráfica de la posible distribución de la vegetación de México durante el Mioceno medio.

6.8. Perspectivas de este Trabajo

Alcanzar la visualización del pasado de México (de hace aprox. 12 ma.) por medio de sus fósiles y los análisis numéricos, permiten hacer proyecciones y reconstrucciones sobre la historia biogeográfica de una región. Esta reconstrucción es un reto, ya que une al escenario geológico, con los actores biológicos, proponiendo una

posible escenografía adecuada que puntale el cómo se encontraban y distribuían las comunidades vegetales de México durante tiempos pasados. Resultados como los presentados en este trabajo seguirán aumentando las contribuciones paleobotánicas enfocados a explicar la posible distribución de la vegetación en México durante el Mioceno, o algún otro tiempo geológico.

Todas estas ideas o hipótesis sobre las posibles comunidades vegetales presentes en el Mioceno de México repercuten en otras ideas o teorías que se habían establecido antes. Entre las principales está el establecimiento de la biodiversidad de México. Por ejemplo, Graham (1999) y Morley (2001) y Toledo (1977) manejan que los cambios climáticos severos ocurridos durante el Pleistoceno propiciaron el establecimiento de especies de climas fríos, mientras que las especies de climas tropicales se extinguieron en gran parte del territorio, por lo que su distribución se restringió a ciertas zonas en las que los cambios climáticos no fueron muy abruptos, estas áreas se denominan “refugios pleistocénicos”. El aislamiento que sufrieron las especies en estos refugios dio origen a nuevas especies, que extendieron su área de distribución cuando los glaciares se retiraron. Este proceso produjo, de acuerdo con algunos científicos, un incremento considerable en el número de especies, por lo que el grosor del número de las especies presentes en México son de origen relativamente reciente y de naturaleza endémica (Cordero y Morales, 1998). Esta hipótesis tal vez pueda ser aplicada para algunas familias de plantas cuyas radiaciones tuvieron lugar recientemente, pero existe evidencia en el registro fósil de que muchas familias se establecieron y diversificaron antes de las glaciaciones del Cuaternario, en el Mioceno y algunos grupos desde el Eoceno-Oligoceno (Calvillo-Canadel *et al.*, 2005; Cevallos-Ferriz, 2004. Martínez-Cabrera 2004, 2006; González Medrano, 1996; Morley, 2001).

Por otro lado, también contrasta con la hipótesis que se tiene sobre el establecimiento de las comunidades vegetales que hoy observamos en el territorio nacional, Por ejemplo, Graham (1979) y Rzedowski (1988) proponen que las comunidades que ocupan las áreas frías y templadas, además de los pastizales secos, son básicamente de origen septentrional, mientras que las selvas (húmedas a

deciduas) son de origen meso y sudamericano; y en el caso de la selva húmeda de expansión realmente muy reciente (posiblemente unos 15 a 20 mil años). Esta idea es contradictoria con todo el registro fósil de localidades como Chajul, Tlaxcala, El Cien, Presa Malpaso, La Quinta, Tehuantepec, etc.

Las evidencias fósiles sugieren que el establecimiento de estas comunidades vegetales (selvas tropicales, bosque mesófilos y pastizales) fue un tiempo precedente a la unión de las dos grandes masas continentales que conforman el continente Americano a través del Istmo de Panamá (América Central). Una tercera hipótesis que se manejó por muchos años decía que “la ubicación geográfica de México y su pronunciada orografía son responsables en gran medida de la riqueza biológica y diversidad de ambientes (Guzmán, 1990; Rzedowski 1988; Toledo 1988) dado que es una zona de transición entre dos grandes regiones biogeográficas “Neártica y Neotropical”. Calvillo-Canadell (2006) en sus últimos trabajos muestra como posiblemente la vegetación de México durante el Cenozoico es una extensión al sur de la flora Boreotropical y que muchos elementos de la flora Boreotropical se suman a la flora Neotropical para dar paso a la gran biodiversidad de México; esto sin negar la influencia de los elementos que llegaron del norte y del sur en distintos momentos (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2006).

Entonces, tener y generar más conocimiento sobre la vida pasada, sólo abre más ventanas de lo desconocido, que este proceso continuo de la vida en ella encierra, subrayando lo mucho por descubrir en el pasado para mejor entender el presente.

7. Bibliografía:

- **Ash, S.R., y Creber, G.T.** 1992. Palaeoclimatic interpretation of the wood structures of the trees in the Chinle Formation (Upper Triassic), Petrified Forest National Park, Arizona, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 96: 245-317.
- **Abundis Bonilla, L. A., Barajas-Morales, J y Tenorio Lezama, P.** 2004. Anatomía de maderas de México: árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacan, Puebla.. *Publicaciones especiales 19*. Instituto de Biología, UNAM. 97p.
- **Arnold, D.H., y Mauseth, J.D.** 1999. Effect of environmental factors on development of wood. *American Journal of Botany* 86 (3): 367-371.
- **Arellano-Gil, J., Velasco de León, P., Silva-Pineda, A., Salvador-Flores, R., y Beltrán Romero, F.** 2005. Origen y características geológicas del paleo-Lago de Amajac, Hidalgo. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. Vol. 22 (2): 199-211
- **Baas, P y Carlquist, S.** 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA*. 6 (4): 349-355.
- **Baas, P.** 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258
- **Baas, P. y Schweingruder, f. H.** 1987. Ecological trends in wood anatomy of trees shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bull. n.s.* 8: 245-274.
- **Bachman, R.** 2001. The Caribbean an plate and the question of its formation. www.fiu/orgs/caribgeol
- **Baker B.Fy Burrel, J.** 1997. The opening of the Drake passage. *Marine Geology*. 25: 15-34.
- **Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H-D y Wing, S. L.** 1992. *Terrestrial Ecosystems Through Time*. Chicago: University. Chicago Press. 558p.
- **Barajas Morales J., Ángeles Álvarez G. y Solís Sánchez P.** 1997. Anatomía de las maderas de México: Especies de una selva alta perennifolia 1. *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología*, UNAM. México 16. 128 p.
- **Barefoot A. C. y Hankins F. W.** 1982. *Identification of Modern and Tertiary Woods*. Clarendon Press. New York. 189 p.
- **Becerra, J. X.** 1937 Evolution of the Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolutions* 26: 300-319.
- **Becerra J.X.** 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences. USA* 102: 10919-10923.
- **Berry, E W.** miocene plants from southern Mexico. *Proceedings U. S. National Museum*, Vol. 62.
- **Bice, K.L., Scotese, C.R., Seidov, D., y Barron, E.J.** 2000. Quantifying the role of geographic change in Cenozoic ocean heat transport using uncoupled atmosphere and ocean models. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*. 161. 295-310.
- **Billups, K.** 2002. Late Miocene through early Pliocene deep water circulation and climate change viewed from the sub-Antarctic South Atlantic. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 185: 287-303

- **Cordero, C. y Morales, E.** 1998. *Panorama de la biodiversidad de México*. Conabio (manuscrito).
- **Carlquist S.** 1975. *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. University of California Press. 259 p.
- **Carlquist, S.** 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.
- **Carlquist, S.** 1985. Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11:37-68
- **Carlquist, S.** 1988. *Comparative Wood Anatomy*. Springer- Verlag. Berlin. 436 p.
- **Carlquist, S. Y D. A. Hoekman.** 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bull. n. s., Vol. 6* (4).
- **Calvillo-Canadell, L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S.** 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae From Mexico. *International journal of Plant Science*. 166 (4): 671-692.
- **Carrasco-Núñez G., Gómez-Tuena A., Lozano L.** 1997. Geologic Map of Cerro Grande Volcano and Surrounding Area, Central Mexico. *Geol Soc Am Map and chart series MCH081*. Geological Society of America, Boulder, CO 1 sheet, 1-10 p.
- **Castañeda-Posadas, C.** 2002. Maderas fósiles terciarias en Panotla, Tlaxcala. Libro de Ponencias, VIII Congreso Nacional de Paleontología. Guadalajara, Jalisco México.
- **Castañeda-Posadas, C.** 2004 a. Identificación de maderas Terciarias de Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 67 p.
- **Castañeda-Posadas, C.** 2004 b. Modelo de las condiciones climáticas en México durante el Mioceno. XVI. Congreso Mexicano de Botánica., Oax., Oax. México. Del 17 al 22 de Octubre.
- **Carter, R. M., Carter, L. y McCave I.N.** 1996. Current controlled sediment deposition from the shelf to the deep ocean: the Cenozoic evolution of circulation through the SW Pacific gateway. *Geology Rundsch.* 85: 438-451.
- **Castro Goeva R.** 1999. Historia eruptiva reciente del volcán La Malinche. Tesis de Maestría. Instituto de Geofísica, Posgrado de Geofísica, UNAM. México.
- **Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Barajas- Morales, J.** 1994. Fossil woods from the el Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *AIWA Journal*, Vol. 15 (3): 229-245.
- **Cevallos-Ferriz, R. S .R. y Ramirez, J. L.** 2004. Bosquejo de la Evolución Florística. En A.J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-World Willife Fund. México. 87-104pp.
- **Cevallos-Ferriz S. R S. Y Gonzalez-Torres, E. A.** 2005. Geological setting and phytodiversity in México. In: Vega F. J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellanos-Ballesteros, M., Cevallos-ferriz, S.R.S. y Quiroz-Barroso, S.A. *Studies on Mexican Paleontology*: 1-18. Springer. Netherlands.

- **Coates, A G., Collins, L. S., Aubry, M-P., Berggren, W, A.** 2004. The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *GSA Bulletin*. 116, (11-12) 1327-1344.
- **Chaloner, W.G y Creber G.T.** 1990. Do fossil plants give a climatic signal? –*Journal of Geological Society* 147: 343-350.
- **Creber, G. T., y Chaloner, W. G.** 1984. Influence of environmental factors in the wood structure of living and fossil tree. *Botanical Review* 50: 357-448.
- **Droxler, A.W.** 2003. Caribbean carbonate crash and the initiation of the modern global thermohaline ocean circulation.
- **Ferrari L., Conticelli S., Vaggelli G., Petrone Ch.M., Manetti P.** 2000. Late Miocene volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 161-185.
- **Francis, J.E.** 1984. The seasonal environment of the Purbeck (Upper Jurassic) fossil forest. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 48: 285-307.
- **García E.** 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México DF. 252p.
- **García-Palomo, A., Macias, J.L., Tolson G., Valdez G., Mora.,** 2002. Volcanic stratigraphy and geological evolution of the Apan region, east-central sector of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geofísica Internacional*, Vol 2 : 133-150.
- **Gómez-Tuena, A., Carrasco-Núñez, G.** 2000. Cerro Grande volcano: the evolution of a Miocene stratocone in the early TransMexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 249-280.
- **González Medrano, F.** 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Bol. Soc. Bot. México* 58: 129-136 p.
- **González Medrano, F.** 1998. La vegetación de México y su Historia.. *Ciencias* 52, *Facultad de Ciencias UNAM* 58-65 p.
- **González Medrano, F. y Chiang, F.** 1988. Diversidad florística y fitogeográfica de la zona árida del centro y sur de México. Simposio sobre la Diversidad Biológica de México. 20-21
- **Graham, A.** 1993. *History of the Vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)- Tertiary*. In: Flora of North America editorial committee. Flora of North America, North of México. Oxford University Press, New York, USA. 1: 57 – 70 p.
- **Graham, A.** 1998. Studies in Neotropical Paleobotany XI Late Tertiary vegetation and environment of southeastern Guatemala: Palynofloras from the Mio-Pliocene. Padre Miguel Group and the Pliocene Herrera Formation. *American Journal of Botany*. 85 (10): 1409-1425.
- **Graham, A.** 1999a. *Late Cretaceous and Cenozoic History of North America Vegetation*. Oxford University Press. New York.
- **Graham, A.** 1999b. *Studies in neotropical paleobotany. XIII. An aligo-Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico)*. *American Journal of Botany* 86(1) 17-31.
- **Graham, A.** 1999c. The tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *American Journal of Botany* 86(1): 32-38.
- **Gregory- Wodzicki, k.M.** 2002. A late Miocene subtropical-dry flora from the northern Altiplano, Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 180 331-348.

- **Greguss, P.** 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xyotomy*. Akadémiai Kiadó Budapest. Hungría. 350 p.
- **Guenther, E.W. & H. Bunde.** 1973. Investigaciones geológicas y paleontológicas en México durante los años de 1965 y 1969. Comunicaciones Proyecto Puebla-Tlaxcala, México. 7: 19-20.
- **Haliam, A.** 1994. *An outline of phanerozoic biogeography*. Oxford university press. 246
- **IAWA Committee.** 1989. List of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. n.s. 10 (3): 219-329.
- **INEGI. 1981.** *Síntesis geográfica de Tlaxcala*, SSP. México.14-16.
- **Janis, C. M.** 1993. Tertiary Mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. Annual review of ecology and systematics. 24: 467-500.
- **Jaramillo, L. V., y Gonzalez-Medrano, F.** 1983. Análisis de la vegetación arbórea de la provincia florística de Tehuacán- Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 45: 49-64.
- **Jacobs, Bonnie F., John D. Kingston, Louis L. Jacobs.** 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 86:590-643.
- **Kribs D. A.** 1959. *Commercial Foreign Woods on the American Market*. Dover Publications, Inc., New York.
- **Lindorf, H.** 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. IAWA 15(4):361-376.
- **Lohmann, G., Butzin, M., Micheels, A., Bickert, T., y Mosbrugger, V.** 2006. Effect of vegetation on the Late Miocene ocean circulations. *Climate of the Past Discussions*, 2 605-631.
- **Marshall, L. G., y Cifelli, R. L.** 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal Age Faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- **Martínez Cabrera, H. I.** 2002. Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno- Mioceno) Baja California Sur, México. Determinación Taxonómica (*Anacardiaceae* y *Moraceae*) y biogeografía Histórica de Moraceae. Tesis de Licenciatura. UNAM, Facultad de Ciencias, México.
- **Martínez Cabrera, H. I.** 2004. Caracteres anatómicos de la Madera como marcadores paleoambientales: el caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur. Tesis de Maestría. Postgrado en ciencias Biológicas, UNAM.
- **Martínez-Cabrera. H.I.** 2006. Maclura (Moreaceae) wood from the Miocene of Baja California Peninsula, México: Fossil and biogeographic history of its closer allies. *Review of Palaeobotany and Palynology* 140 (2006) 113-122.
- **Martínez- Hernandez, E.** 1992. Caracterización ambiental del terciario de la región de Ixtapa, Estado de Chiapas- un enfoque palinoestratigráfico.
- **Mehrotra R. C. Awasthi N. y Dutta S. K.** 1999. Study of fossil wood from the upper Tertiary sediments (Siwalik) of Arunachal Pradesh, India and its implication in palaeoecological and phytogeographical interpretations. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 107, issues 3-4, November. 223-247 p.

- **Mikolajewicz, U., Maier-Reimer, E., Crowley, T. J. Y Kim. K. J.** 1993. Effect of Drake and Panamanian gateways in the circulation of an ocean model. *Palaeogeography*, 8: 409-426.
- **Miranda, F.** 1962. La Vegetación de Chiapas, vols 1 y 2, ed del Gobierno de Chiapas, México.
- **Morley, R. J.** 2001. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. John Wiley & Sons, Inc. 378 p.
- **Mullins, H.T., Gardulski, A.F., Wise, S. W., Aplegate, J.** 1987. Middle Miocene oceanographic event in the eastern Gulf of Mexico. Implications for seismic stratigraphic succession and loop current gulf stream circulation. *Geological Society of America Bulletin* 98: 702-714.
- **Ohngemach, D., & Straka, H.** 1978. La historia de la vegetación de la región Puebla Tlaxcala durante el Cuaternario Tardío. *Comunicaciones Proyecto Puebla-Tlaxcala*, 15 : 189-205.
- **Palacios Chávez, R. y Rzedowski, J.** 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*. 24: 1-96.
- **Pascual, R. Ortiz-Jaureguizar, E.** 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal Human Evolution* 19: 23-60.
- **Perez García, E.A.** (En prensa). Flora y Vegetación del Trópico estacionalmente seco en México.
- **Pérez Olvera C., Carmona Valdovinos T. y Rogel Gómez M.** 1980. Estudio Anatómico de la Madera de 43 especies Tropicales. *Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Boletín Técnico* 63.
- **Pennington, T. D. y Sarukhán, J.** 1968. *Árboles Tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México.
- **Pennington, T. D. y Sarukhán, J.** 1999. *Árboles Tropicales de México*. UNAM & Fondo de Cultura Económica. México.
- **Pierre, D & Jacquet P.** 1983. Atlas D'identification des bois de L'amazonie et des régions voisines. Center Technique Forestier Tropical.
- **Poole, I.** 2000. Fossil angiosperm wood: its role in the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 361-381.
- **Poole, I., Mennega, A.M.W., y Cantrill, D.J.** 2003. Valdivian ecosystems in the Late Cretaceous and Early Tertiary of Antarctica: Further evidence from myrtaceous and eucryphiaceous fossil wood. *Review of Paleobotany and Palynology* 124 9-17.
- **Poole, I., Cantrill, D., Utescher, T.** 2005. A multi-proxy approach to determine Antarctic terrestrial palaeoclimate during the Late Cretaceous and Early Tertiary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 222 95-121 p.
- **Ramírez Rojas, O.** 1986. Estudio geológico preliminar para el proyecto de presa "Ayehualco Temezontla" Mpio. Panotla, Tlax. Tesis de Doctorado. Instituto de Geología. 98 p.
- **Retallack, G. I.** 2004. Late Miocene climate and life on land in Oregon within a context of Neogene global change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 214 97-123.

- **Rico, R., Martínez, I. Fernández, Ma. Del R., Aragón, J.**, 1993. Fluctuaciones en las asociaciones fosiles de diatomeas del paleolago Tlaxcala, Tlaxcala. *First international conference on climatic change in México Taxco, Gerrero México*. 5th-9th of July.
- **Rico, Roberto**. 1995. <http://www.igeofcu.unam.mx/pagumec/taxco/rrm2.htm>
- **Richter H. G. Y Dallwitz M. J.** 2000. *Commercial timber: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval*. In English, French, German, and Spanish. Version: 4th May 2000. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>
- **Rohlf, F. J.** 1997. NTSyS-pc: numerical taxonomy and analysis system version 2.01. Exert Software: Setauket, New York.
- **Ruiz-Martinez V.C., Osete M.L., Vegas R., Nuñez-Aguilar J.I., Urrutia-Fucugauchi J., Tarling D.H.** Palaeomagnetism of Late Miocene to Quaternary volcanics from the eastern segmento f the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 217-233.
- **Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa. México.
- **Sokal, R. R. y P. H. A. Sneath.** 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman and Company. San Francisco, California, E. U. A.
- **Starr, A. M.** 1912. Comparative anatomy of dune plants. *Bot. Gaz.* 54: 265-305.
- **Schweingruber F. H.** 1990. *Anatomy of European woods*. Paul Haupt Berne and Stuttgart Publishers. Suiza.
- **Stromberg, C. A.** 2004. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- **Tallis, J. H.** 1991. Plant community History. Chapman and Hall. 398p.
- **Trejo Vázquez, I.** 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geograficas. Boletín 39*, Instituto de Geografía, UNAM.
- **Tsuchi Ryuichi**, 2002. Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, Vol. 19, num. 3 p 260-270.
- **Villaclara, G y Miranda, J.** 1997. Effects of perturbations on diatom assemblages in Tlaxcala paleolake, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 846-851.
- **Villaclara, G. Rico Montiel, R. y Aragon Navarro, J. L.** 1993. Análisis de eventos aloctonos y paleólago de Tlaxcala, Tlax. México. *First international conference on climatic change in México Taxco, Gerrero México*. 5th-9th of July.
- **Von Erffa A., W. Hilger, Kl. Knoblich & R. Weyl.** 1976. Geología de la Cuenca alta de Puebla-Tlaxcala y sus contornos. *Comunicaciones Proyecto Puebla Tlaxcala* 13, 99-116
- **Wheeler, E y Baas, P.** 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin n.s.* 12: 275-332.
- **Wheeler, E.A.** 1986. Vessels per sqaere millimetre or vassel groups por square millimetrer? *IAWA Bull* 7 73-74.
- **Wheeler, E.A. y Baas P.,** 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Palaeobiology* 19. 487-498.
- **Wiemann, M.C., Wheeler, E., Manchester, S.R., y Portier K.M.** 1998. Dicotylenous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 139: 83-100.

- **Wiemann, M. C , Manchester, S. R., y Wheeler, E.A. 1999.** Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characteres. *Palaios*. 14: 459-474.
- **Went, T.** 1998 *Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico.* In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, a Lot y J. Fa (eds). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución.* Instituto de Biología, UNAM. 792 p.
- **Willen Omta, A. Dijkstra, H.A.** 2003. A physical mechanism for the Atlantic-Pacific flow reversal in the early Miocene. *Global and Planetary Change* 36 : 265-276.
- **Willis, K. J., y McElwain. J. C.** 2002. *The evolution of plants.* Oxford University Prees, Oxford. 378pp.
- **Wolfe, J. A.** 1971. Tertiary Climatic Fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 9 27-57 p.
- **Wolfe, J. A.1979.** Temperature parameters of humid forests of eastern Asia and their relation to forests of other areas of the Northern Hemisphere and Australasia: U.S. geological Survey Professional Paper 1106.
- **Wolfe, J. A.** 1985. Distribution of major vegetational types during the tertiary. *Geophys. Monogr.* 32: 357-375.
- **Wolfe, J. A. 1985.** Distribution of major vegetational types during the tertiary. In: *The carbon cycle and atmospheric CO₂: Natural variations Archean to present.* Geophysical Monograph. 32.
- **Woodcock, D. W. y C. M. Ignas.** 1994. Prevalence of wood characters in Eastern North America: What Characters are most promising for interpreting climates from fossil woods?. *American Journal of Botany* 81: 1243-1251.
- **Wright, J. D., Miller, K.G., y Fairbanks, r. G.** 1992. Miocene stable isotopes: Implications for deepwater circulation and climate. *Palaeoceanography*. 7: 357-389
- **Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., y Billups K.** 2001. Trends, rhytms, and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science*. 292 (5517): 686-693.
- **Zimmermann, M.H.** 1983. *Xylem structure and the ascent of sap.* Springer Verlag, Berlin. 125 p.

Paginas en Internet.

- <http://www.bbc.co.uk/beasts/changing/miocene/>
- <http://www.ucmp.berkeley.edu/tertiary/mio.html>
- <http://www.palaeos.com/Cenozoic/Miocene/Miocene.htm>
- http://palaeo-electronica.org/2005_1/molnar2/evidence.htm

8.- Apendices

Apéndice 1. Listados florísticos de diferentes localidades fosilíferas de México durante el Mioceno.

Familia	Género	Localidad								Ambiente
		La Quinta, Chis.	El Cien, BCS.	Pichucalco, Chis.	Ixtapa, Chis.	Presa Malpaso, Chis.	Tehuantepec, Oax.	Panotla, Tlax.	Chajul, Chis.	
Amaranthaceae			*	*						tropical-subtropical
	<i>Odontonema</i> -P			*						Neotropical
Aceraceae	<i>Acer</i> -P	*		*						cálido-templado-frío
Agavaceae	<i>Agave</i> -P			*						tropical, subtropical y templado
Anacardiaceae	<i>Anacardites</i> -H						*			tropical-subtropical
	<i>Tapirira</i> H/M	*	*							tropical
Annonaceae	<i>Annona</i> -H-P			*			*			tropical
	<i>Spondias</i>	*								tropical-subtropical
Apocynaceae-H	<i>Allamanda</i> -H						*			tropical-subtropical
	<i>Apocyniphyllum</i>						*			tropical-subtropical
	<i>Presestonia</i> -P			*						tropical-subtropical
	<i>Rauvolfia</i> -P			*						pantropical
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> -P	*		*	*	*				subtropical-templado
Araliaceae	<i>Dendropanax</i> -P			*						subtropical
	<i>Oreopanax</i> -P			*						subtropical
Arecaceae	<i>Astrocaryum</i> -P			*						
	<i>Chamaedorea</i> -P			*						tropical
	<i>Iriartea</i> -P			*						tropical
	<i>Nypa</i> -P			*						tropical
	<i>Socratea</i> -P			*						tropical
Asteraceae-P		*		*						
Betulaceae-P			*	*	*					templado a frío
	<i>Alnus</i> -P	*	*	*	*					cálido-húmedas-boreales
	<i>Corylus</i> -P	*		*						cálido a templado
	<i>Carpinus</i> -P	*		*						templados
Bignoniaceae	<i>Bignoides</i>						*			tropical - subtropical
	<i>Crescentia</i> -H/P			*			*			tropical y subtropical
	<i>Tabebuia</i> -P			*						tropical y subtropical
Bombacaceae	<i>Bombax</i> -p	*		*						tropical
	<i>Ceiba</i> -P			*						tropical y subtropical
	<i>Pistilopollenites</i>		*	*	*					tropical-subtropical
Boraginaceae	<i>Cordia</i> -P	*		*						templadas
	<i>Tournefortia</i> -P	*		*						tropical-subtropical
Bromeliaceae	<i>Bromelia</i> -P			*	*					tropical-subtropical

	<i>Catopsis</i> -P			*	*				tropical-subtropical
	<i>Tilandsia</i> -P			*					tropical-subtropical
Brunelliaceae	<i>Brunellia</i> -H/P			*		*			tropical-subtropical
Burseraceae	<i>Bursera</i> -H/P	*	*	*	*				tropical-semiaridos
	<i>Protium</i> -P			*					tropical - subtropical
Buxaceae	<i>Buxus</i> -P			*					templado a subtropical
Capparidaceae	<i>Cleome</i> -P			*					tropical-templado
Caprifoliaceae	<i>Lonicera</i> -P			*					tropical-templado
	<i>Viburnum</i> -H/P			*					tropical-templado
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i> -P			*					
Clethraceae	<i>Clethra</i> -P	*		*					templado - tropical
Combretaceae	<i>Combretum</i> -P	*		*					tropical
	<i>Terminalia</i> -M	*		*					tropical-subtropical
Connaraceae	<i>Connarus</i> -H						*		
Cornaceae	<i>Cornus</i> -P			*		*			tropical-templado
Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i> -P			*		*			
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> -P			*					tropical-templado
Ericaceae-P		*		*					tropical - subtropical
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i> -P	*		*					tropical-cálido-templadas
	<i>Acalypha</i>	*							subtropical
	<i>Bernardia</i>						*		
	<i>Codiaeum</i> -P			*					tropical a subtropical
	<i>Drypetes</i> -P					*			
	<i>Jatropha</i> -P			*					
	<i>Hura</i>	*							tropical
	<i>Hycronima</i>	*							
	<i>Mabea</i> -P			*					
Fagaceae	<i>Quercus</i> -P/H	*		*		*			subtropical- templadas
	<i>Castanea</i> -P	*		*					templado
	<i>Fagus</i> -P	*		*					templado a algunos subtropical
	<i>Nothofagus</i> -P			*					cálido a frío
Gramineae-P		*				*			cosmopolita
Grossulariaceae	<i>Phyllonoma</i> -P					*			tropical
Gunneraceae	<i>Gunnera</i> -P			*					tropical-subtropical
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar</i> -P	*		*	*	*	*		subtropical- templado
Hippocastanaceae	<i>Billia</i> -P			*					tropical, subtropical, holartica
Icacinaceae	<i>Calatola</i> -P			*					
	<i>Demostachys</i> -P			*					
Juglandaceae	<i>Alfaroa</i> -P	*		*		*			templados
	<i>Carya</i> -P			*					templados
	<i>Engelhardtia</i>					*			subtropical, temperatura cálida
	<i>Oreomunnea</i> -P	*							templado
	<i>Junglans</i> -P	*		*					subtropical, temperatura cálida
	<i>Platycarya</i> -P	*		*					templado
Lauraceae	<i>Geopartia</i> -H						*		
	<i>Mespilodaphne</i> -H						*		
	<i>Nectandra</i> -H						*		tropical-subtropical
	<i>Persea</i> -H/P			*					tropical

Leguminosae	<i>Acacia</i> -P	*	*	*					subtropical-templado
	<i>Baikiaea</i> -P			*					
	<i>Bauhinia</i> -P			*					panropical
	<i>Cassia</i> -P			*					
	<i>Copaiferoxylon</i>		*						
	<i>Crudia</i>	*							tropical-subtropical
	<i>Dalea</i> -P			*					
	<i>Dioclea</i> -H					*			
	<i>Enterolobium</i> -P			*					
	<i>Hymenea</i> H/F	*							tropical
	<i>Inga</i> -H/P			*		*			tropical
	<i>Mimosa</i> -P/M		*	*					tropical-subtropical
	<i>Miroxylon</i> -P			*					
	<i>Pithecellobium</i> H-P						*		tropical-subtropical
	<i>Vicia</i> -P			*					templado - tropical
Liliaceae-P									tropical y holoartica
	<i>Smilacina</i> -P	*		*	*				
Loranthaceae	<i>Aetanthus</i> -P			*					
	<i>Arceuthobium</i> -P			*					
	<i>Psittacanthus</i> -P			*					
	<i>Struthanthus</i> -P			*					
Lythraceae	<i>Cuphea</i> -P			*					templado
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i> -P			*		*			tropical-subtropical a templado
	<i>Liriodendron</i> -P			*		*			
Malpighiaceae-P				*		*			
Malvaceae	<i>Hibiscus</i> -P			*					
	<i>Thepesia</i> -P	*							
	<i>Sida</i> -P			*					trópico - subtropico
Melastomataceae-H/P				*		*	*		subtropico a trópico
Meliaceae	<i>Cedrela</i> -H/P/M	*		*		*	*		tropical-subtropical
	<i>Guarea</i> -P	*		*					tropical
	<i>Swietenia</i> -P-F			*					tropical
	<i>Trichilia</i> -P			*					tropical
Moraceae	<i>Coussapoa</i> -H					*			tropical-subtropical
	<i>Ficus</i> -H/P	*	*			*			tropical
	<i>Maclura</i> -M		*						Tropical-subtropical-templado
Myricaceae	<i>Myrica</i> -H/P	*		*					subtropical
Myrsinaceae	<i>Herbedenia</i> -P			*		*			
	<i>Parathesis</i> -P			*		*			subtropical
Myrtaceae-H						*			tropical-subtropical
	<i>Calyptanthes</i> -P			*					tropical-subtropical
	<i>Eugenia/Myrcia</i> -P	*		*					tropical-Subtropical
Nyssaceae	<i>Nyssa</i> -P	*		*					subtropical - templadas
Ochnaceae	<i>Ouatea</i> -P			*					tropical-subtropical
Olacaceae-P				*					subtropical - tropical
Oleaceae	<i>Forestiera</i> -H								
	<i>Fraxinus</i> -H/P	*		*					Tropical-templadas
Onagraceae	<i>Fuchsia</i> -P		*	*					tropical

	<i>Oenothera</i> -P			*						
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> -P			*						tropical - subtropical
Platanaceae	<i>Platanus</i> -P	*	*	*						tropical
Pellicieraceae	<i>Pelliciera</i> -P	*			*	*				tropical
Piperaceae-P	<i>Piper</i> -P			*						tropical - subtropical
	<i>Peperomia</i> -P			*						
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> -P		*	*						tropical - subtropical
Polygalaceae	<i>Polygala</i> -P	*		*						tropical
Portulacaceae	<i>Lewisia</i> -P			*						
Primulaceae	<i>Dodecatheon</i> -P			*						tropical a subtropical
Ranunculaceae	<i>Ranunculus</i> -P			*						
Rhamnaceae	<i>Ceanothus</i> -H									
	<i>Columbrina</i> -H									
	<i>Condalia</i> -H									tropical a subtropical
	<i>Gouania</i> -H						*			
	<i>Karwinskia</i> -H									
	<i>Rhamnus</i> -H/P									templado a subtropical
Rhizophoraceae		*			*	*	*			
	<i>Cassipourea</i> -P			*						tropical
	<i>Rhizophora</i> -P	*		*	*					tropical
Rosaceae	<i>Cercocarpus</i> -H									
	<i>Chamaebatiaria</i> -H									
	<i>Crataegus</i> -P			*						templado
	<i>Holodiscus</i> -H									
	<i>Lyonothamnus</i>									
	<i>Moquillea</i> -H						*			
	<i>Photinia</i> -H									
	<i>Prunus</i> -H/P			*						
	<i>Rosa</i> -H/P			*						templado
	<i>Rubus</i> -P			*		*				9999999
Rubiaceae	<i>Alibertia</i> -P			*						tropical
	<i>Deppea</i> -P			*						tropical
	<i>Faramea</i> -P			*		*				tropical
	<i>Guettarda</i> -H			*			*			
	<i>Hoffmania</i> -P					*				
	<i>Psychotria</i> -P					*	*			
	<i>Randia</i>	*								tropical - subtropical
	<i>Rondeletia</i> -P/H					*	*			
Rutaceae	<i>Casimiroa</i> -P			*						tropical - subtropical
	<i>Fagara</i> -H						*			
	<i>Zanthoxylum</i> -P	*		*						
Sabiaceae	<i>Matayba</i> -P					*				tropical
	<i>Meliosma</i> -P			*		*				tropical
Salicaceae	<i>Populus</i> -H/P			*						tropical-boreal
	<i>Salix</i> -H/P			*						cálidas - templadas
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	*								subtropical
	<i>Paulina</i> -P			*						tropical - subtropical
	<i>Serjania</i> -P			*						tropical - subtropical

Sapotaceae	<i>Pouteria</i> -P			*					tropical - subtropical
Saxifragaceae	<i>Philadelphus</i> -H								
	<i>Phyllonoma</i> -P			*					
Simaroubaceae	<i>Simarouba</i> -H						*		
Smilacaceae	<i>Smilax</i> -P			*		*			tropical a templado
Solanaceae	<i>Solanum</i> -P			*					tropical a templado a frío
Sterculiaceae	<i>Ayenia</i> -P			*	*				tropical
	<i>Byttneria</i> -P			*					subtropical
	<i>Chiranthodendron</i> -P			*					
	<i>Kleinhovia</i> -P			*					
Styracaceae	<i>Styrax</i> -P			*		*			templado - tropical
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> -P			*		*			tropical - subtropical
Theaceae	<i>Ternstroemia</i> -P			*					tropical
Tiliaceae	<i>Tilia</i> -P	*		*					templada
Thymelaeaceae-P				*					temperaturas cálidas a templadas
Ulmaceae	<i>Celtis</i> -H/P	*		*					
	<i>Trema</i> -P			*					tropical - subtropical
	<i>Ulmus</i> -P	*		*					subtropical - templado
Urticaceae	<i>Urtica</i>	*							tropical - subtropical
Umbrelliferae-P				*					tropical
Verbenaceae	<i>Verbena</i> -P			*					tropical-subtropical
Vitaceae	<i>Cissus</i> -P			*					
	<i>Vitis</i> -P			*		*			templado a frío
Coniferae	<i>Picea</i>	*		*					templado-frío
	<i>Podocarpus</i>	*		*					tropical - subtropical
	<i>Palmae</i> -P/H	*	*			*	*		tropical - subtropical
	<i>Abies</i>			*					
	<i>Cedrus</i>			*					templado
	<i>Palmoxyton</i>		*						tropical

Apéndice 2. Tablas, de la recopilación de base de datos la Tabla A1 es de la madera tipo 1 de Chiapas,

Frecuencia mm	10	12	11	7	10	4	8	10	11	12	14	8	7	6	7	9	11	11	8	7	12	8	9	7	6
Diametro um	170	180	170	140	110	80	110	110	110	90	140	110	110	150	120	130	150	80	110	100	90	140	110	60	80
Pared de vaso	10	5	7.5	5	7.5	7.5	7.5	5	7.5	7.5	7.5	7.5	5	5	7.5	7.5	5	5	7.5	7.5	10	7.5	7.5	7.5	5
Long. vaso	270	230	200	310	300	280	180	260	300	250	270	300	130	250	240	210	200	270	280	230	290	310	300	210	260
Placa simple	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Placa escalariforme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diametro pun. v-v	6	5	6	5	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	7	6	6	7	7	6	6	6	7	
Punt. v-v alternas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Punt v-v opuestas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Punt. v-v escala	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apotraqueal difuso	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Apotr agregado	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Banda apotr.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Paratra. escaso	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vascisentrico	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Confluente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aliforme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bandas paratra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marginal	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bandas concentricas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Frecuencia radio	8	13	11	11	12	13	11	12	13	13	12	12	13	12	11	11	11	10	13	12	13	12	10	11	12
Alto rad mult um	275	245	245	170	225	220	225	220	300	255	225	175	230	160	160	170	220	225	190	210	255	220	225	170	220
Alt rad mult c	2	3	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	3	3	2	3
Anch rad mult um	30	50	25	25	35	27.5	50	50	25	30	32.5	25	27.5	47.5	35	27.5	37.5	47.5	35	35	27.5	25	45	27.5	37.5
Ext uni rm c	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Alt rad uni c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alt rad uni um	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rad unis excl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rad uniseriados	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rad hetero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Rad homo	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Fibrotra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Librif	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Fibr septadas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sep-fibr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pared fibra um	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	3	2	2	2	2	3	3	3	2	2	2	2	2	3	3
Diamt lumen um	5	5	5	5	6	6	5	5	6	5	6	5	7	5	6	5	5	6	5	4	5	6	5	5	5	5
Anillos crec.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla A2 es la tabla de datos de la localidades de Panotla Tlaxcala.

	Terminalia	Cedrela	Hypod.	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 6	Tipo 7	Tipo 8	Tipo 9	Tipo 10	Tipo 11	Tipo 12	Tipo 13	Tipo 14	Tipo 15	Tipo 16	Tipo 17	Tipo 18	Tipo 19	Tipo 20	Tipo 21	Promedio	
Elemento de vaso	Agrupamiento	1.2	1.58	1.8	1.056	1.084	1.74	1.42	1.57	1.15	1.25	1.245	1.34	1.154	2.014	1.456	1.24	1.14	1.46	1.154	1.54	1.24	1.58	1.25	1.87	1.397
	Frecuencia (V/mm ²)	17.467	7.29	6.267	5.04	8.25	16	18	7	28	7.1	6.54	7	9	8	9	6.01	8	5	5.5	12	6	13	12	12	9.978
	Diámetro (µm)	123.5	153.871	97.333	115.6	160	100	100	200	100	120	180	180	110	110	140	135	130	90	200	160	200	1.02	80	65	127.139
	Pared (µm)	2.933	7.097	8.583	9.02	5	2.5	5	4	6.063	5	6	5	7	7	6	6	5	3.5	7	6	12.5	6	6		6.009
	Longitud (µm)	293	231.935	436	305.6	264.167	300	220	390	278.824	330	240	194	230	420	340	245	180	210	150	180	220	210	200		263.849
	Placa de perforación simple	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0.958
	Placa de perforación escalariforme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0.083
	Diámetro punteaduras v-v (µm)	9.417	4.387	5.917	12.22	7.5	13		5	6.913	12.5	10	7	8	12.5	14	7	5	10	6	15	7.5	8	6	9.5	8.798
	Punteaduras v-v alternas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.000
	Punteaduras v-v opuestas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.042
	Punteaduras v-v escalariformes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Parénquima	Apotraqueal difuso	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0.833	
	Apotraqueal en agregados	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0.125	
	Bandas apotraqueales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0.083	
	Paratraqueal escaso	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0.583	
	Vasicéntrico	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0.833	
	Confluente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1	1	0	1	1	1	0	0	0.5	0	0	0	0	0.250	
	Aliforme	0	0	1	0	0.5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0.271	
	Bandas paratraqueales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.063	
	Marginal	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0.792	
	Bandas concéntricas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.000	
Radios	Frecuencia (r/mm)	9	6.452	9.567	10.867	10		16	9	19.909	12	12		12	7	8	12	23	11	7	16	19	0	27	0	11.672	
	Alto multiseriados (µm)	0	302.581	232.167	206.111	145	0	0	210	295	240	500	400	230	405	610	380	0	0	350	0	180		0	0	203.733	
	Ancho multiseriados (c)	0	2.645	2.267	2.24		0	0	2.6	2.08	2.5				2.65	2	3	0	0	2.8	0	3	0	0	0	1.389	
	Ancho multiseriados (µm)	0	60	25.883	18.421	16	0	40	22.5	0	37.5	25	40	30	70	120	35	0	0	50	0	35		0	0	27.187	
	Extensiones uniseriadas en rm (c)	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0	1	0	0		0	0	0	0		0	0.182	
	Extensiones uniseriadas en rm (µm)	0	26.613	0	0	0	0	0	0	0	0	0		34.4	0	12.3	0	0		0	0	0			0	0	3.491
	Alto uniseriados (c)	10.733	0	6.684	0.75	0	12	12	0	11.8	0	0	6	0	0	0	0	13	20	0	12	0		25	12	6.173	
	Alto uniseriados (µm)	502.53	0	126.429	82.5	0	180	280	0	175.294	0	0	400	0	0	0	0	280	380	0	560	0		450	310	162.033	
	Exclusivamente uniseriados	1	0	0	0	0	1	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		1	0	0	0	0	0	1	0.229
	Uniseriados	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0.625
	Heterogéneos	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0.375
	Homogéneos	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0.667
	Fibras	Fibrotraqueidas	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.167
Libriformes		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.958	
Septadas		1	0.5	1	1	0.5	0.5	1	1	1	1	0.5	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0.667	
Septos por fibra		2.733	0.5	2.167	2	2.32	2	2	2	2.5	2	2	2	0	4	2	0	1	0	4	2.5	2	0	3.5	0	1.801	
Pared (µm)		3.3	3.16	2.2	3.56	5	3	5	2.5	2.8	5	4	5	4	9	10	4.5	5	3	3	3.5	2	3	3.5	3	4.084	
Diámetro lumen (µm)		10.667	11.25	12.214	15.286	12	10	15	6	12.867	11	10	12.5	8	30	15	15	25	8.4	12.5	12	10	13	10		12.943	
Anillos crecimiento	1	1	1	0	1	1	1	0.5	1	0	1	1	0.5	1	0	0.5	0.5	1	0	1	0	0	0.5	1	0.646		

Estratificación	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	1	0	1	0.5	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0.371
Engroamientos en vasos	0		0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.109