



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**INFERENCIA CLIMÁTICA A PARTIR DE MODELOS  
BASADOS EN CARACTERES ANATÓMICOS DE LA  
MADERA DE LA LOCALIDAD DE SAN JUAN  
ATZINGO, FORMACIÓN TEHUACÁN, PUEBLA,  
MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

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

**MARCO ANTONIO RUBALCAVA KNOTH**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ**

**2016**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno  
Rubalcava  
Knoth  
Marco Antonio  
5532614672  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
306306691
2. Datos del asesor  
Dr.  
Sergio Rafael Silvestre  
Cevallos  
Ferriz
3. Datos del Sinodal 1  
Dra.  
Guadalupe Judith  
Márquez  
Guzmán
4. Datos del Sinodal 2  
Dra.  
Julieta Alejandra  
Rosell  
García
5. Datos del Sinodal 3  
Dra.  
María del Socorro  
Lozano  
García
6. Datos del Sinodal 4  
Dra.  
Aurora  
Zlotnik  
Espinosa
7. Datos de la tesis.  
Inferencia climática a partir de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera de la localidad de San Juan Atzingo, Formación Tehuacán, Puebla, México.  
101p.  
2016.

El presente trabajo se realizó bajo la dirección del Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz en el Laboratorio de Paleobotánica del Departamento del Instituto de Geología gracias al apoyo económico otorgado con el proyecto de CONACYT 221129, PAPIIT IN 210416 y la Facultad de Ciencias en el Taller de “Sistemas Vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”.

## **DEDICATORIAS**

A mi madre y a mi padre, por apoyarme siempre y creer en mí, sin ustedes jamás hubiera llegado hasta aquí. Me han enseñado que las mejores cosas de la vida se obtienen con esfuerzo, muchas gracias.

A mi hermana, aunque no puedas hablar siento el cariño que me tienes, gracias.

A Paulina Camacho, por demostrarme que los verdaderos amigos existen. Eres y serás toda la vida mi segunda hermana, gracias por todo tu apoyo.

A mi mejor amigo de cuatro patas Teodoro.

## **AGRADECIMIENTOS**

Mi mayor agradecimiento es para el Doctor Sergio R. S. Cevallos Ferriz por permitirme conocer el mundo de la Paleobotánica y brindarme todo el apoyo para hacer el trabajo. Le doy las gracias por abrirme las puertas del laboratorio y por permitirme conocer gente y lugares que solo podía imaginar.

A las Dras. Julieta Alejandra Rosell, Aurora Zlotnik y Socorro Lozano por revisar mi tesis y ser parte de mi comité. Sus correcciones fueron muy valiosas.

Agradezco especialmente a Ixchel González por introducirme al mundo de la estadística.

A Hugo Israel Martínez Cabrera y a Juliana Méndez García por la valiosa orientación que me dieron.

A los docentes integrantes del taller “Sistemas Vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”.

Agradezco a Angélica Quintanar, Fabiola Estrada y Ana Hernández por soportarme y hacer del laboratorio un lugar agradable.

A mis compañeros del laboratorio de Paleobotánica: Alma, Enoch, Luis, Jerónimo, César, Mar, Gris, Aldo, Xochilt, Jorge.

A mis amigos Isabel Celis, Victor García y Francisco Salgueiro por estar siempre conmigo.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por la educación que he recibido y por ser mi segunda casa.

Agradezco al Instituto de Geología por el apoyo económico que se me otorgó.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN .....</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>2</b>
1.1 Determinación paleoclimática a través de caracteres anatómicos de la madera.....	6
1.1.1 El Oligoceno y el Mioceno en México .....	11
<b>2. JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>14</b>
<b>3. OBJETIVOS.....</b>	<b>14</b>
<b>4. HIPÓTESIS.....</b>	<b>15</b>
<b>5. MÉTODO .....</b>	<b>16</b>
5.1 Área de Estudio.....	16
5.2 Formación Tehuacán (Oligoceno tardío – Mioceno temprano).....	17
5.3 Estratigrafía de la localidad de SJA.....	19
5.4 Material Fósil .....	21
5.4.1 Colecta y Preparación .....	21
5.5 Matriz Básica de Datos.....	22
5.6 Inferencia climática.....	24
5.8 Análisis Estadístico.....	26
5.8.1 Análisis de correlación.....	27
5.8.2 Análisis de Componentes Principales (PCA) .....	27
5.8.3 Análisis de Agrupamiento .....	29
5.9 Índice Vulnerabilidad y Mesomorfía.....	30
<b>6. RESULTADOS .....</b>	<b>33</b>
6.1 Matriz Básica de datos .....	33
6.2 Inferencia Climática.....	37
6.3 Análisis de correlación.....	39
6.4 Análisis de componentes principales.....	41

6.5	Análisis de Agrupamiento.....	47
6.6	Índice Vulnerabilidad y Mesomorfía.....	50
<b>7.</b>	<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>56</b>
<b>8.</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>78</b>
<b>9.</b>	<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>80</b>
<b>10.</b>	<b>APENDICES .....</b>	<b>97</b>
	Apéndice 1. ....	97
	Apéndice 1.1.....	98
	Apéndice 2.. ....	99
	Apéndice 3. ....	100
	Apéndice 4. ....	101

**Lista de Figuras**

**Fig. 1** Escala del tiempo geológico que incluye las eras Mesozoica y Cenozoica con sus respectivas subdivisiones..... 11

**Fig. 2.** Situación geográfica y geológica de México durante el Oligoceno.....13

**Fig. 3** Situación geográfica y geológica de México durante el Mioceno.....14

**Fig. 4** Ubicación de la localidad de San Juan Atzingo.....17

**Fig. 5** Valle de Tehuacán y sus principales componentes geológicos incluyendo a la Formación Tehuacán que es el principal relleno de este valle.....19

**Fig. 6** Columna estratigráfica de la localidad de San Juan Atzingo, Formación Tehuacán, Puebla.....21

**Fig. 7** Gráfica del primer componente contra el segundo de las comunidades actuales y fósiles.....45

**Fig. 8** Gráfica del primer componente contra el tercer componente de las comunidades actuales y fósiles.....45

**Fig. 9** Gráfica del primer componente contra el segundo componente de las comunidades actuales y fósiles en la que se muestra la distribución espacial de los caracteres anatómicos de acuerdo a sus cargas.....46

**Fig. 10** Gráfica del primer componente contra el tercer componente de las comunidades actuales y fósiles en la que se muestra la distribución espacial de los caracteres anatómicos de acuerdo a sus cargas.....47

**Fig. 11** Fenograma de distancias a partir de la variante “complete” .....50

**Fig. 12** Fenograma de distancias a partir de la variante “average” .....50

**Fig. 13** Fenograma de distancias a partir de la variante “single” .....50

**Fig. 14** Gráfica de proyección a partir del PCA de las categorías ecológicas, comunidades actuales y localidades fósiles.....55

**Fig. 15** Fenograma de distancias entre las categorías ecológicas, comunidades y localidades fósiles.....56

**Fig. 16** Distribución general de la vegetación durante el Cretácico, Paleoceno y Eoceno en Norte América.....74

**Lista de Tablas**

**Tabla 1.** Caracteres anatómicos contemplados para construir la matriz básica de datos.....22

**Tabla 2.** Ecuaciones propuestas en el modelo de inferencia paleoclimática basada en caracteres anatómicos de la madera por Martínez-Cabrera y colaboradores (2008)..... 25

**Tabla 3.** Estimaciones climáticas para la localidad de San Juan Atzingo.....38

**Tabla 4.** Caracteres anatómicos que presentan valores de correlación significativos a  $p < 0.05$  con alguna de las variables climáticas contempladas por Martínez-Cabrera *et al.*, (2006) y Weimann *et al.*, (1989).....40

**Tabla 5.** Variables climáticas con un valor significativo de intercorrelación.....39

**Tabla 6.** Porcentajes de variación por componente y de variación acumulada.....41

**Tabla 7.** Distancia entre San Juan Atzingo y el resto de las localidades.....48

**Tabla 8.** Índices de vulnerabilidad y mesomorfía de los morfotipos y especies de San Juan Atzingo.....50

**Tabla 9.** Matriz básica de datos con 9 características de los elementos de vaso.....51

**Tabla 10.** Valores de correlación de las características de los elementos de vaso por componente.....53

## RESUMEN

Con el fin de reconstruir las condiciones climáticas que prevalecieron durante el Oligoceno-Mioceno en la localidad de San Juan Atzingo, perteneciente a la Formación Tehuacán, se utilizó el modelo de estimación paleoclimática basado en caracteres anatómicos de la madera propuesto por Martínez-Cabrera *et al.* (2008). Con base en el comportamiento de los elementos de vaso como respuesta al clima, fueron calculados los índices de mesomorfía y vulnerabilidad de cada uno de los morfotipos. Además, la anatomía de la paleoflora de San Juan Atzingo fue comparada con la anatomía de 6 comunidades actuales mexicanas, 3 comunidades actuales de Sudamérica y 3 paleofloras mexicanas. Los resultados sugieren que las condiciones bajo las que creció la paleoflora de San Juan Atzingo fueron en general húmedas y con elevadas temperaturas, condiciones muy parecidas bajo las que crecen las selvas altas actuales (García, 2004), sin embargo, este paleoclima parece encontrarse en un punto intermedio entre los climas Af (cálido con lluvias todo el año) y Am (cálido con lluvias en verano). Los resultados climáticos son apoyados por los índices de mesomorfía y vulnerabilidad que son muy parecidos a los de una selva alta. Además, las maderas de San Juan Atzingo muestran una alta eficiencia en el transporte de agua y una alta vulnerabilidad a embolismos por estrés hídrico, condición sugerida por la presencia de elementos de vaso anchos y solitarios. Sin embargo, los análisis estadísticos y la presencia de anillos de crecimiento en algunas maderas parecen indicar que la paleocomunidad de San Juan Atzingo tiene gran similitud a las selvas bajas caducifolias, siendo la condición caducifolia la característica que pudo compartir la paleocomunidad con este tipo de vegetación. Aunque la condición caducifolia relaciona a San Juan Atzingo con las selvas bajas, parece ser que esta característica no era determinada únicamente por los patrones de precipitación, sino que al parecer fue determinada por un conjunto de variables climáticas como la temperatura y la evaporación. Por la aparente contradicción entre el clima tropical húmedo y la presencia de elementos caducifolios, se propone que la paleocomunidad de San Juan Atzingo pudo ser una comunidad vegetal de transición: plantas muy eficientes en cuanto al transporte de agua, como las de las selvas altas pero con afinidades taxonómicas y adaptaciones fenológicas propias de las selvas bajas caducifolias.

## 1. INTRODUCCIÓN

La Tierra se puede entender como un sistema dinámico y complejo que está compuesto por cuatro componentes principales: atmósfera, litósfera, hidrósfera y biósfera. Estos componentes no se encuentran aislados, sino que interactúan y forman procesos complejos en los que hay flujos de energía y materia (Tarbuck *et al.*, 2005; Zúñiga-López *et al.*, 2010). Dentro de estos procesos el clima es uno de los procesos más importantes. El clima se puede definir como el valor promedio de las variables meteorológicas (precipitación, temperatura, evaporación, viento, etc.) en un periodo de tiempo de 30 años (Casas-Castillo y Alarcón-Jordán, 1999; Rossbach, 2014). Se trata de un sistema complejo formado por numerosos elementos que interactúan entre sí (precipitación, temperatura, radiación solar, humedad, vegetación, etc.) y que a su vez se rigen y se originan por la situación altitudinal, latitudinal, la topografía (situación de cordilleras, planicies, valles, mesetas, etc.) y por la influencia oceánica de una región determinada (Gavilán-García, 1994; Rzedowsky, 2006).

Dentro de los elementos que componen la dinámica climática de la Tierra la vegetación es uno de los más importantes. La relación clima-vegetación está caracterizada por ser un sistema en el que ambos elementos influyen uno sobre el otro; por un lado, la vegetación influye en el clima cambiando la composición de gases atmosféricos (O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>) y transformando las condiciones físicas del lugar. Esta influencia se atribuye a características como el albedo, la transpiración y la densidad de la vegetación. Por otro lado, el clima determinará el tipo de vegetación que crece en una región influyendo directamente en la morfología foliar y en el funcionamiento fisiológico de las plantas, así, cada tipo de vegetación tendrá ciertas características morfo-anatómicas adaptadas al tipo de clima donde se desarrolle (Foley *et al.*, 1998; Brovkin, 2002; Baldocchi *et al.*, 2008)

El estudio de la influencia del clima sobre las plantas ha permitido comprender a mayor detalle las interacciones que tienen los ecosistemas terrestres con el medio físico (flujos de energía atmósfera-vegetación, productividad de masas forestales). Esto ha sido fundamental en la construcción de modelos de cambio climático (Turner *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2013) y además numerosos estudios han reconocido que la morfología y anatomía de ciertos caracteres de las plantas, como la arquitectura foliar o el diámetro de los elementos

de vaso en la anatomía del xilema, mantienen una estrecha relación con las condiciones climáticas en las que las plantas se desarrollan (Chaloner y Creber, 1990; Wheeler y Baas, 1991; Woodcock e Ingas, 1994; Wolfe, 2001 Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008).

El estudio de esta relación permitió comprender que ciertas modificaciones morfofisiológicas de las plantas se generan como respuesta a las condiciones climáticas bajo las que crecen y ha hecho posible utilizar el registro fósil vegetal para construir modelos que permitan determinar las condiciones climáticas bajo las que vivieron esas plantas (Chaloner y Creber 1990; Huff *et al.* 2003).

Cuando se utilizan las plantas fósiles para hacer estimaciones paleoclimáticas existen dos procedimientos generales para realizar el estudio. La primera, llamada “Pariente vivo más cercano” se realiza a través de la determinación taxonómica de la planta fósil. Una vez ubicada taxonómicamente se extrapolan las tolerancias ecológicas de los taxones actuales emparentados asumiendo que las relaciones planta/clima no han cambiado significativamente a lo largo del tiempo. El principal problema de ésta metodología es la identificación taxonómica de las plantas fósiles; entre más antiguos son los fósiles, su identificación taxonómica será más difícil. Este problema se debe a que un gran número de géneros se encuentran actualmente extintos y al hecho de que las tolerancias ecológicas y distribución geográfica de muchos taxa tanto Cretácicos como Cenozoicos éran muy distintas a la actual, situación que muchas veces hace imposible la extrapolación de tolerancias ecológicas (Chaloner y Creber, 1990; Mosbrugger y Utescher, 1997; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014).

La segunda vía de determinación paleoclimática consiste en utilizar aquellas estructuras vegetales cuya expresión se encuentre fuertemente modelada por el clima. En los fósiles suelen preservarse esas estructuras y son un indicio directo de las condiciones climáticas que prevalecieron mientras las plantas vivían y, por tanto, este método es independiente de las afinidades taxonómicas del fósil, siendo este método el más utilizado en la actualidad por los investigadores (Chaloner y Creber, 1990).

De las estructuras vegetales cuya expresión se encuentra fuertemente modelada por el clima, la lámina foliar (arquitectura foliar) y el xilema secundario han sido las más

estudiadas y utilizadas para la determinación paleoclimática. Dentro de los estudios realizados con la lámina foliar, destaca el modelo “Climate Leaf Analysis Multivariate Program” (CLAMP) el cual fue desarrollado por Wolfe (1993; 2001) y permite estimar ciertas variables climáticas relacionadas directamente con la arquitectura foliar. Actualmente, es uno de los modelos basados en la fisionomía foliar más completos y robustos que existen. En el caso de los estudios realizados con el xilema secundario, también se han desarrollado modelos estadísticos con la capacidad de estimar ciertas variables climáticas, entre ellos destacan los propuestos por Weimann (1998) y por Martínez-Cabrera (2008), los cuales serán detallados con mayor profundidad más adelante.

A pesar de que la segunda vía de estimación paleoclimática es la más utilizada por los investigadores, uno de los principales problemas que surgen al utilizar esta vía de estimación paleoclimática es que los datos proporcionados por las angiospermas para este tipo de interpretaciones se tornan más confusos conforme se va retrocediendo en el tiempo geológico. Esto se debe a que en plantas del Cretácico y un poco posteriores, la incidencia de caracteres plesiomórficos es muy alta y a que las condiciones climáticas generales eran homogéneas sin una estacionalidad bien marcada. Por ello, las características morfo-anatómicas de las plantas Cretácicas parecen indicar que estas tenían una ecología muy distinta a la de las plantas actuales, sugiriendo que las relaciones planta-clima no han sido las mismas a lo largo del tiempo y que éstas plantas tenían un funcionamiento muy distinto al que presentan las actuales. Para poder minimizar el problema planteado anteriormente, se ha sugerido que este tipo de estudios se pueden aplicar a paleocomunidades posteriores al Paleoceno, siendo el Eoceno el momento en el que las características morfo-anatómicas de plantas son más parecidas a las actuales y las interpretaciones climáticas pueden ser más detalladas y confiables (Wheeler y Bass, 1991; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014).

Sin importar la vía de estimación paleoclimática que se utilice, estos estudios han dejado claro que a lo largo de la historia de la Tierra los procesos climáticos y geológicos han dado forma a la riqueza y distribución de la vegetación en el planeta. México no ha estado exento de esto y por ello es importante entender cómo estos procesos han influenciado el origen y establecimiento de las comunidades que caracterizan a la vegetación que hoy crece en México (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012; Flores Rocha, 2014). Conocer el

origen de la vegetación mexicana es de suma importancia ya que el país es considerado una de las regiones florísticas más ricas del planeta albergando cerca del 10% de la flora mundial con aproximadamente 23,424 especies de plantas vasculares, de las cuales 21 841 especies corresponden a plantas con flor. Es importante resaltar que la gran diversidad vegetal de México compone casi todos los tipos de vegetación presentes en planeta (Villaseñor y Ortiz, 2014; Villaseñor, 2004).

Actualmente, la enorme diversidad florística de México es explicada por la compleja topografía del territorio, la enorme diversidad climática, la amplia variación altitudinal y por la situación geográfica en la que se encuentra el país. Estas características hacen de México una región particular en la que interactúan elementos florísticos de dos bioregiones: la región Neártica (América del Norte) y la región Neotropical (América del Sur). Por ello, se considera a México como escenario importante en la evolución y desarrollo de floras; se propone que el desarrollo de la biodiversidad actual se inicia hace ca. 132 millones de años y el momento de mayor diversificación se sitúa sobre todo durante el Cenozoico (Rzedowski J., 1991; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

## 1.1 Determinación paleoclimática a través de caracteres anatómicos de la madera

Desde principios del siglo XX ya se discutía la existencia de una relación entre las características anatómicas del xilema secundario y el clima (precipitación, temperatura y iluminación) pero se desconocía como se originaban y establecían estas relaciones (Cannon, 1905; Starr, 1912; Chermeson, 1910).

Fue hasta finales del siglo XX que numerosas investigaciones comenzaron a probar la existencia de una relación directa entre el xilema secundario y el clima. Uno de los investigadores más destacados en el estudio de esta relación es Sherwin Carlquist. Él ha aportado numerosa y valiosa información para entender cómo el clima es un importante modelador de la expresión y evolución del xilema secundario. Uno de los primeros trabajos que publicó sobre este tema fue en 1966 donde correlacionó los caracteres anatómicos de 328 especies diferentes con las condiciones climáticas del medio en el que se desarrollan. A partir de este análisis de correlación encontró la existencia de una estrecha relación entre la disponibilidad de agua con la proporción de engrosamientos en espiral, la frecuencia y longitud de los vasos, la proporción de radios multiseriados y la proporción de radios homogéneos y estratificados. Además, encontró diferencias anatómicas entre plantas que crecen en climas insulares y las que crecen en climas continentales (menor presencia de vasos por grupo y la predominancia de células erectas en los radios) (Carlquist, 1996).

En los años setenta, Carlquist publicó el libro "Ecological strategies of xylem evolution" en el cual resume sus observaciones sobre la influencia que tiene el clima sobre la morfología y expresión de algunos caracteres anatómicos de la madera y cómo los organismos han desarrollado estrategias y adaptaciones como respuesta a las condiciones climáticas a las que se enfrentan (Carlquist, 1975).

En 1977 realizó un estudio en el que analizó la relación que existe entre los caracteres anatómicos de distintas especies de Australia Occidental y las variables ambientales en las que se desarrollan. Los valores arrojados por el estudio fueron suficientemente significativos para concluir que la anatomía del xilema secundario presenta una relación directa con las características ambientales de las zonas en las que se desarrollan (de características mésicas vs xéricas) (Carlquist, 1977). Más tarde en 1980, publicó un trabajo en el que

resumió los avances que se tenían hasta ese momento en cuanto a la interpretación ecológica que se les da a los diferentes tipos de anillos de crecimiento. Además, discutió la importancia que tiene el elemento de vaso como estructura adaptativa, la posibilidad de la interpretación ecológica del xilema primario y los avances en la microscopía electrónica de maderas (Carlquist, 1980).

A partir de la década de los ochenta aparecieron trabajos con importantes aportaciones al entendimiento de las relaciones que guarda la madera con el ambiente. Entre esos trabajos destaca el realizado por Zimmerman en 1983, en el cual se concluye que los caracteres anatómicos de la madera de cada especie responden a su necesidad para conducir el agua de manera eficiente y segura.

En 1987 Baas y Schweingruber compararon las características anatómicas de 505 especies pertenecientes a las principales zonas macroclimáticas de Europa (boreal, templado, mediterráneo y tropical) con las variables ambientales de estas zonas. Al obtener las gráficas de proporción encontraron que algunas características anatómicas aumentaban o decrecían con respecto al gradiente macroclimático de Europa. Por ejemplo, la proporción de especies con placas de perforación escalariforme disminuye considerablemente si se va de la zona boreal a la mediterránea, y la aparición de vasos solitarios disminuye gradualmente desde la zona boreal a la mediterránea hasta alcanzar valores mínimos en la tropical.

Al entender la relación que existe entre el clima y algunas características anatómicas del xilema secundario, se pensó que los restos fósiles de las plantas también podían dar indicios de cómo eran las condiciones climáticas en las que crecieron. Explorando esta posibilidad, Chaloner y Creber en 1990 mencionan que muchos caracteres presentes en los fósiles pueden ser en mayor o menor medida indicadores de los climas en los que crecieron. En cuanto a las maderas fósiles, resalta que el estudio de sus características anatómicas podría ser útil para la interpretación ecológica de los anillos de crecimiento, para estimar la productividad de los bosques fósiles (siempre y cuando se encuentren *in situ*) y para la reconstrucción paleoclimática.

Explorando el potencial que tienen las maderas para la reconstrucción paleoclimática, Woodcock e Ingas (1994) encontraron que muchas de las características anatómicas de la madera (anillos de crecimiento, arreglo tangencial de los vasos, radios homocelulares, tamaño de vasos, frecuencia de parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente) se encuentran más relacionadas con la temperatura que con otras variables ambientales. Ellos concluyeron que estas características anatómicas, al mostrar una respuesta lineal con la temperatura o a la precipitación en toda la gama de climas, son prometedoras para la reconstrucción de climas basándose en maderas fósiles (Woodcock y Ingas, 1994).

En 1991, Wheeler y Baas analizaron la incidencia de caracteres anatómicos en las maderas de dicotiledóneas desde el Cretácico hasta el Cenozoico. Con base en los resultados estadísticos encontraron que a lo largo del tiempo, la correlación de los caracteres anatómicos de la madera con variables climáticas no han sido constantes; entre más antiguas sean las maderas de las dicotiledóneas, la información climática que proporcionan sus caracteres anatómicos se irá tornando menos precisa. Así, la idea de utilizar la anatomía de la madera como indicador climático para el Cretácico no es aplicable, cuestión aceptada ampliamente por los investigadores de este campo. Proponen que la situación anterior se debe principalmente a que en ese periodo la predominancia de caracteres ancestrales en las dicotiledóneas era muy alta, además de que éstas eran comúnmente de hábitos arbustivos y las condiciones climáticas eran tropicales, por lo que no existía una estacionalidad marcada. En cambio, el principio de correlación climática puede ser aplicado a maderas pertenecientes al Eoceno y edades posteriores (**Fig. 1**). Según Wheeler y Baas (1991), esto se debe a que las características del xilema ligadas a las condiciones climáticas son más parecidas a las actuales y por lo tanto la inferencia climática a partir de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera resulta ser más confiable a partir de este periodo. Aunque, como ya se mencionó, este problema podría referirse más bien a que las plantas antes del Eoceno respondieron de forma diferente a las condiciones climáticas.

Posteriormente, con la certeza de que las maderas fósiles son buenos indicadores climáticos, Weimann y col., en 1998 proponen el primer modelo estadístico que permitió predecir un grupo variables climáticas tales como la temperatura media anual, el intervalo medio anual de temperatura, la longitud de la temporada seca, la precipitación media anual,

temperatura del mes más frío y la precipitación del mes más seco. Este modelo fue construido a partir del análisis de correlación de 50 caracteres anatómicos de la madera con las seis variables climáticas mencionadas anteriormente, aquellos caracteres que tuvieran una carga de correlación alta con las variables climáticas fueron utilizadas posteriormente en un análisis de regresión el cual arrojó una serie de ecuaciones capaces de arrojar un valor predictivo para cada una de las variables climáticas contempladas en el estudio.

Basándose en las ecuaciones propuestas por Weimann y colaboradores (1998), Poole y colaboradores (2000) realizaron la inferencia climática para el rango del Cretácico tardío al Eoceno medio (**Fig. 1**) de la península Antártica a partir de 600 maderas fósiles de coníferas y angiospermas. Los resultados que se obtuvieron para el Campaniano (Cretácico), apoyan las conclusiones de Wheeler y Baas (1991) de que las características anatómicas de las dicotiledóneas cretácicas no son buenas para inferir las condiciones climáticas por “presentar características ancestrales”.

Siguiendo la metodología de Weimann, Martínez-Cabrera y col., en 2008 propusieron un nuevo modelo basado en caracteres anatómicos de la madera. Este nuevo modelo incluyó una serie de ecuaciones predictivas para 7 variables climáticas (temperatura media anual, intervalo medio anual de temperatura, longitud de la temporada seca, evaporación media anual, intervalo medio anual de evaporación, evaporación máxima y evaporación mínima). Al incluir un mayor número de datos, las ecuaciones de este modelo presentan un rango de error menor, por lo que representan un gran paso para la construcción de un modelo robusto para interpretar las condiciones paleoclimáticas de forma más completa y confiable. Posteriormente, Castañeda-Posadas (2007) hizo un esfuerzo por generar un nuevo modelo, sin embargo, los resultados arrojados por éste son anómalos ya que no concuerdan con el tipo de vegetación y clima sugeridos para localidades cercanas y de edades semejantes (Hernández-Villalva, 2012; Domínguez de la Torre, 2013).

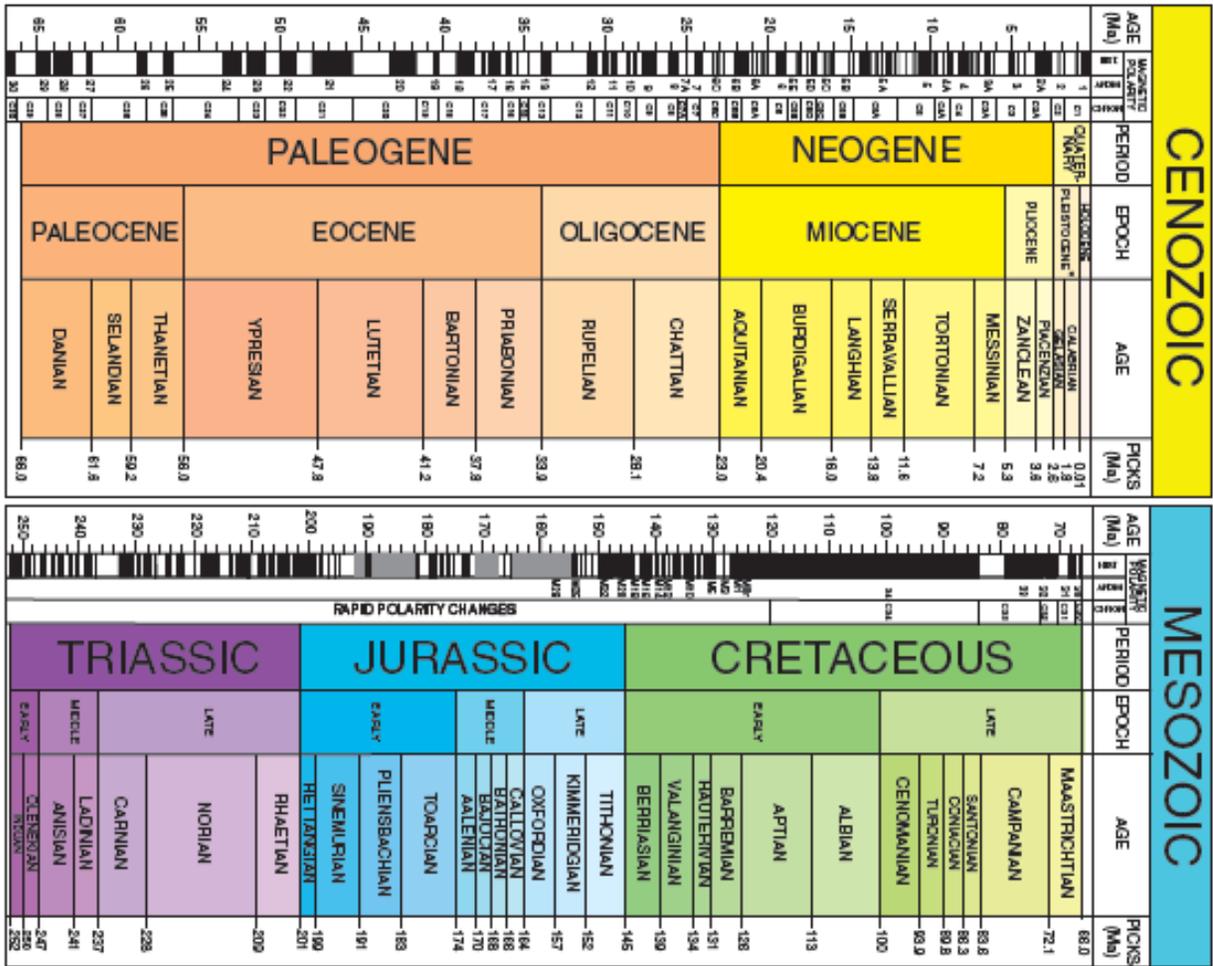


Fig. 1. Escala del tiempo geológico que incluye las eras Mesozoica y Cenozoica con sus respectivas subdivisiones. (Tomado y modificado de Walker *et al.*, 2012).

### 1.1.1 El Oligoceno y el Mioceno en México

Para poder entender las condiciones climáticas que prevalecieron en la localidad de San Juan Atzingo, es necesario situar a la Formación Tehuacán en el contexto geológico y geográfico del Oligoceno tardío y Mioceno medio, épocas en las que se depositaron los estratos de esta formación.

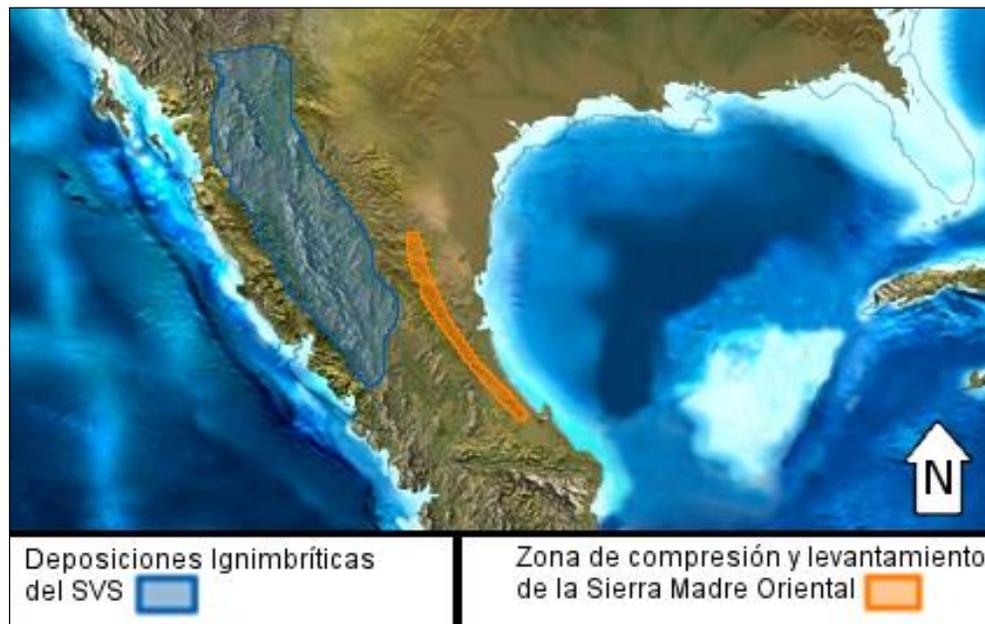
#### ***El Oligoceno***

El Oligoceno de México (33.9 – 23 m.a) (**Fig. 1 y 2**) está caracterizado por presentar una intensa actividad volcánica que inició en el Cretácico, continuó durante el Paleógeno y terminó en el Mioceno medio. Esta actividad volcánica se desarrolló paralela a la costa del Pacífico en lo que hoy son los estados de Sonora, Chihuahua, Durango, Nayarit, Colima, Jalisco y Guerrero, formando gran parte de la Sierra Madre Occidental (SMO) (Ferrari *et al.*, 2005).

Durante esta época ocurrió el primero de dos pulsos ignimbríticos que dieron origen a la estructura volcánica más importante de esta sierra; el Supergrupo Volcánico Superior (SVS) que tiene un ancho promedio de 250 km, un largo aproximado de 1 200 km y un volumen de ~300 000 m<sup>3</sup> (Ferrari *et al.*, 2005). Actualmente, se relaciona esta intensa pero corta actividad volcánica con dos periodos de enfriamiento global; durante el Oligoceno temprano (glaciación Oi-1) y uno más corto durante el Mioceno temprano (glaciación Mi-1) (Cahter *et al.*, 2003).

Casi a la par que se formaba la SMO, durante el Eoceno-Oligoceno ocurrió la máxima deformación compresiva y el máximo levantamiento de la Sierra Madre Oriental (Eguiluz de Antuñano *et al.*, 2000). Este acontecimiento tuvo importantes repercusiones en el clima continental mexicano y por tanto, en la distribución de la vegetación ya que este evento acentuó el efecto de continentalidad en la porción norte del país (Coahuila, y Nuevo León) y dio comienzo a la expansión de zonas con regímenes de lluvia estacionales que continuó hasta llegar al centro-sur del país.

El proceso de desecación para la región centro-sur del país fue progresivo y se debió principalmente a tres procesos: el primero y más importante fue el levantamiento de la sierra madre Oriental, el segundo, al cambio espacial del arco volcánico que dio origen a la SMO y posteriormente a la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) (Gómez-Tuena *et al.*, 2007; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012) y el tercero, a la actividad magmática de la Sierra Madre del Sur que para el Oligoceno tardío desplazó su eje hacia el oriente del actual Estado de Oaxaca (Morán-Zenteno *et al.*, 2000). Estos procesos geológicos impidieron la entrada de masas de aire húmedas al norte de la FVTM y Sierra Madre del Sur, y a zonas ubicadas al occidente de la Sierra Madre Oriental. Prueba de ello son las localidades fósiles pertenecientes al Oligoceno en las que se han encontrado paleofloras que recuerdan a selvas bajas o chaparrales (localidad de los Ahuehuetes y Coayuca, ambos en el estado de Puebla). Las características de estas paleofloras incluyen: hojas pequeñas, mayor frecuencia de hojas pinnadas y la presencia marcada de anillos de crecimiento en maderas fósiles (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

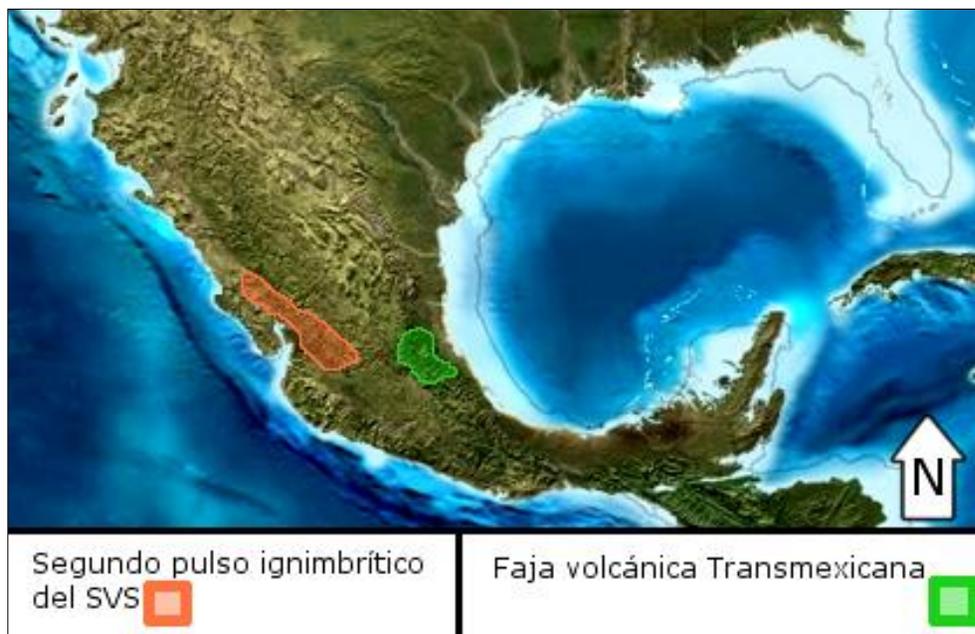


**Fig. 2.** Situación geográfica y geológica de México durante el Oligoceno. (Imagen tomada y modificada de Blakey).

## El Mioceno

El Mioceno en México (23-5.3 m.a) (**Fig. 1 y 3**), está caracterizado por la formación de la porción suroeste del Supergrupo Volcánico superior (perteneciente a la SMO) (**Fig. 3**) el cual está relacionado con la caída de la temperatura global (glaciación Mi-1) (Cahter *et al.*, 2003; Ferrari *et al.*, 2005).

Otro evento geológico de gran importancia que ocurrió entre el Mioceno medio y el Mioceno tardío fue el comienzo de la actividad volcánica que dio origen a la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM). Este complejo volcánico se formó por la rotación en sentido antihorario del arco volcánico que dio origen a la SMO (**Fig. 3**). La actividad volcánica de la FVTM inició en el centro de México y durante el Mioceno la actividad volcánica se extendió desde el Pacífico hasta el Golfo de México (Gómez-Tuena *et al.*, 2007; Ferrari *et al.*, 2000). La formación y progresivo levantamiento de la FVTM provocó que México se dividiera en dos grandes zonas: al norte la presencia de zonas con características climáticas cálidas subhúmedas y al sur, el desarrollo de zonas tropicales húmedas favorecidas por la descarga de humedad proveniente del Golfo de México (Domínguez de la Torre, 2006; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).



**Fig. 3.** Situación geográfica y geológica de México durante el Mioceno. (Imagen tomada y modificada de Blakey).

## 2. JUSTIFICACIÓN

El uso de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera como herramientas para entender climas pasados es de suma importancia para ayudar a interpretar con mayor precisión el entorno ecológico bajo el que crecieron las plantas fósiles. Por ello, el presente trabajo pretende aportar nueva información al conocimiento de las condiciones climáticas que prevalecieron durante el Oligoceno-Mioceno en el centro de México, específicamente en la localidad de San Juan Atzingo, perteneciente a la Formación Tehuacán, Puebla. Este trabajo se suma al resto de localidades oligocénicas y miocénicas mexicanas a las que se les ha asignado un paleoclima por medio de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera. Además, a través de la inferencia climática y a la interpretación del entorno ecológico bajo el que vivieron esas plantas, se pretende contribuir al entendimiento del origen y evolución de la vegetación mexicana ligada a los cambios climáticos que han acontecido en la compleja y larga historia geológica del país.

## 3. OBJETIVOS

- Inferir las condiciones climáticas que existieron durante el Oligoceno en la localidad de San Juan Atzingo perteneciente a la Formación Tehuacán, Puebla, a partir de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera.
- A partir de la comparación anatómica de la paleoflora de San Juan Atzingo (SJA) con otras paleofloras y comunidades actuales, inferir de forma general algunos aspectos fenológicos de esta paleocomunidad,
- Conocer las relaciones de similitud anatómica que guarda **SJA** con el resto de las comunidades actuales y paleofloras.

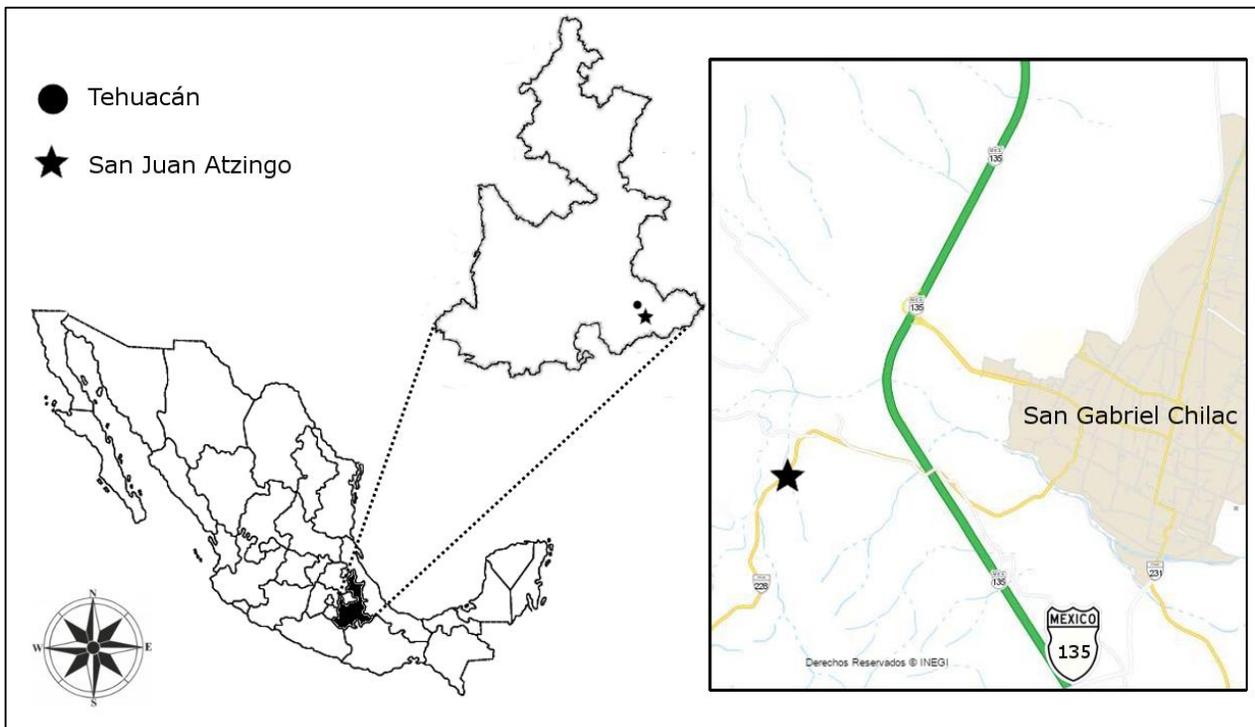
#### 4. HIPÓTESIS

Los registros paleontológicos indican que en la región central de México, durante el Oligoceno tardío Mioceno medio, se desarrollaron algunos tipos de vegetación similares a selvas bajas o chaparrales (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Sin embargo, la anatomía de las maderas de la paleoflora de San Juan Atzingo, perteneciente a la Formación Tehuacán, Puebla sugieren que se desarrolló un clima tropical húmedo, parecido a las condiciones climáticas que prevalecen en las selvas medianas y altas de México actual (Sainz Reséndiz, 2011), por lo que se espera encontrar un clima parecido al que se presentan en estas selvas.

## 5. MÉTODO

### 5.1 Área de Estudio

El material fósil con el que se realizó el presente trabajo fue recolectado en la localidad de San Juan Atzingo (**SJA**), en la base de la Formación Tehuacán (Dávalos *et al.*, 2007, Sainz Reséndiz, 2011). Se encuentra en el municipio de San Gabriel Chilac, en el valle de Tehuacán, estado de Puebla, colinda con los municipios de Tehuacán, San José Miahuatlán, Altepexi y Zapotitlán Salinas (INAFED) (**Fig.4**) y alcanza una altitud de 1301 m.s.n.m, en las coordenadas geográficas  $18^{\circ} 19.2' N$  y  $97^{\circ} 22.75' W$ , al norte del poblado de San Juan Atzingo, en la ribera del río Zapotitlán (Sainz Reséndiz, 2011).

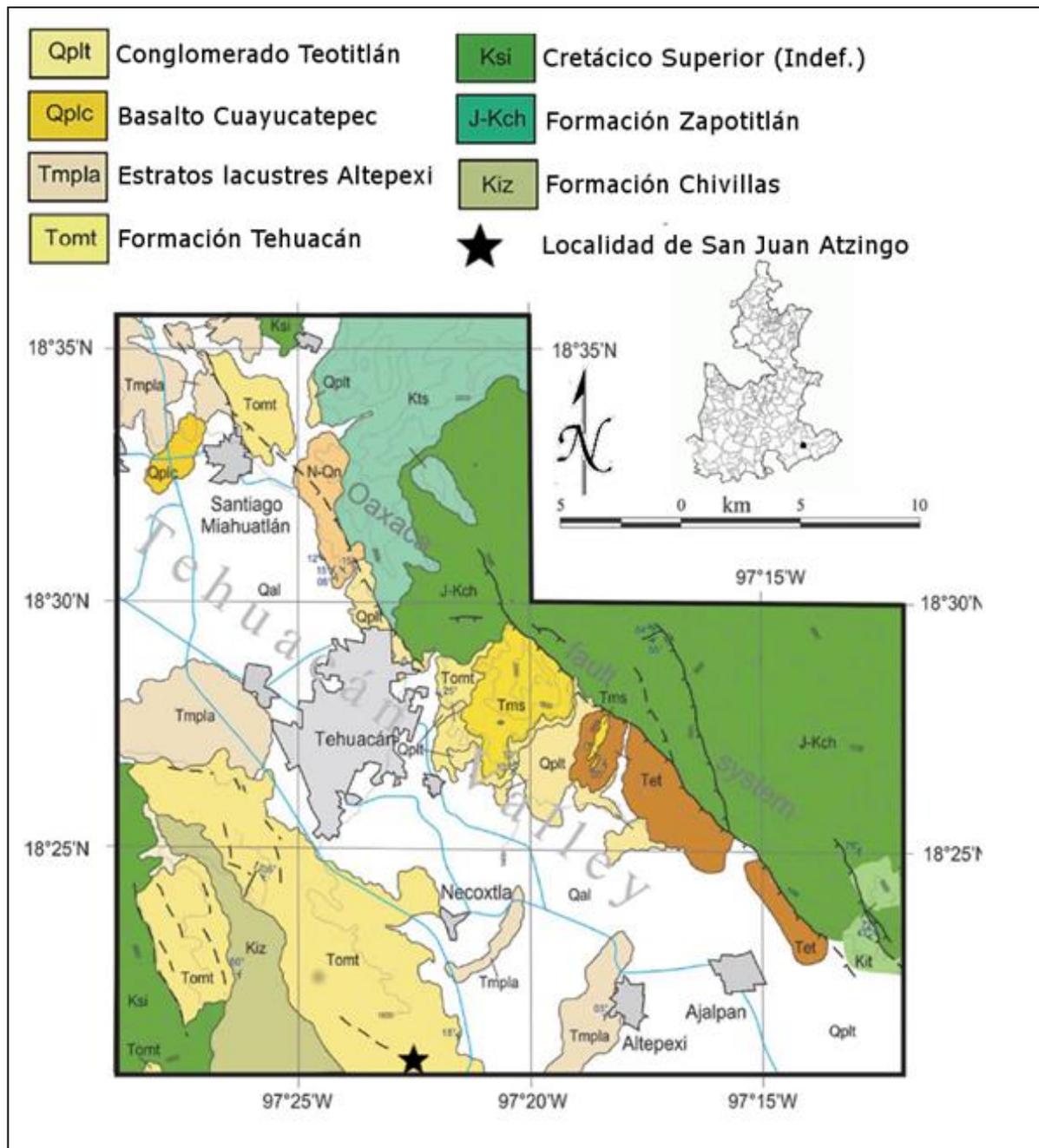


**Fig. 4.** Ubicación de la localidad de San Juan Atzingo, cerca del poblado de San Gabriel Chilac. Mapa tomado y modificado del Mapa Digital de México en Línea, INEGI.

## 5.2 Formación Tehuacán (Oligoceno tardío – Mioceno medio)

En 1906, Aguilera describió una secuencia de limolita y arenisca la cual identificó como la Formación Tehuacán, que posteriormente fue asignada al periodo Terciario (Cenozoico) (Calderón-García, 1956; Hernández-Estévez, 1980). En trabajos más recientes, por medio de fechamiento isotópico la edad de la Formación Tehuacán se ha estimado entre los  $27.1 \pm 0.7$  millones de años (K-Ar) para la base de la formación (Oligoceno tardío) y los  $15.6 \pm 0.4$  millones de años (K-Ar) para la parte superior (Mioceno medio) (Nieto-Samaniego *et al.*, 2006; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014).

Esta formación pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur y es el principal relleno de Valle de Tehuacán (**Fig. 5**). El valle, es una cuenca endorreica originada por el movimiento de la falla de Oaxaca (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014; Avellaneda *et al.*, 1987) y corresponde a una secuencia sedimentaria lacustre con intercalaciones de horizontes volcánicos con un espesor que varía de los 700 a 800 m de espesor. Hacia la base, la formación se encuentra formada por rocas calcáreas, areniscas y limolitas. Hacia la cima predominan las lodolitas y yesos, apareciendo entre ellas capas volcánicas de tobas. De acuerdo a los datos litológicos, se interpreta al ambiente como una secuencia continental con facies lacustres que se depositaron en cuencas endorreicas asociadas a la actividad de la falla de Oaxaca. Los lagos que originaron estas facies tenían un tirante de agua variante que se encontraba sujeto a inundaciones y sequías (Dávalos-Álvarez, *et al.*, 2006).

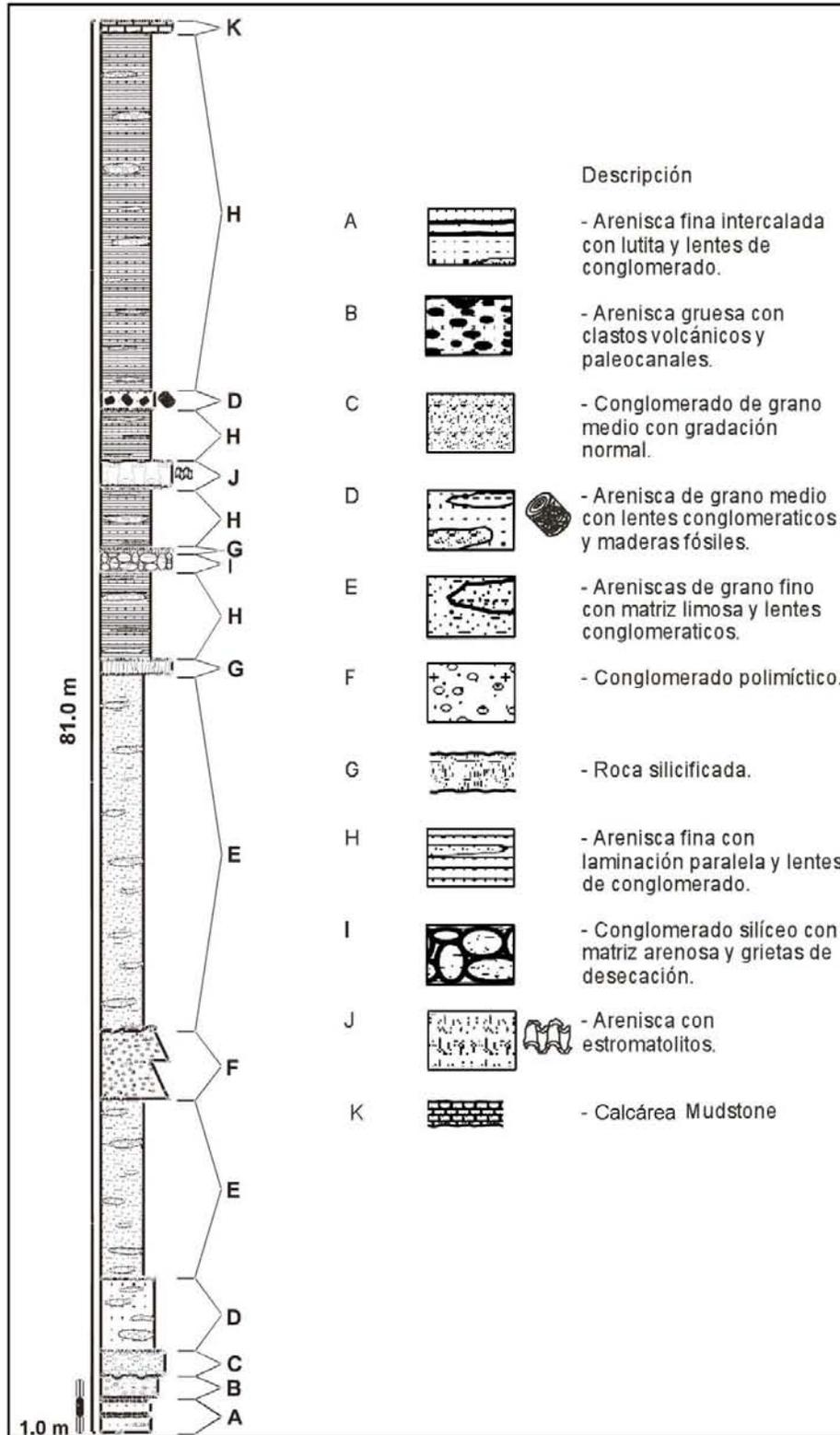


**Fig.5.** Valle de Tehuacán y sus principales componentes geológicos incluyendo a la Formación Tehuacán que es el principal relleno de este valle. (Tomado y modificado de Ramírez-Arriaga et al., 2014).

### 5.3 Estratigrafía de la localidad de SJA

La columna estratigráfica de la localidad (**Fig. 6**) (Sainz-Reséndiz, 2011) comienza con un grupo de areniscas de grano fino de aproximadamente 1.30 m de espesor seguidas por un estrato de areniscas de grano grueso con presencia de clastos volcánicos y paleocanales con 1m de espesor. Los siguientes estratos corresponden a un conglomerado medio, areniscas de grano fino y medio y un conglomerado polimíctico masivo compuesto por clastos volcánicos mal clasificados de 3.5 m de espesor.

La secuencia continúa con un paquete de areniscas de 20 m de espesor con matriz arcillosa, un estrato de roca silicificada con presencia de grietas de desecación, una arenisca de color blanquecino, un conglomerado de 1.20 m de espesor con clastos de sílice bien redondeados, y un estrato silicificado con grietas de desecación. Sobre estos estratos se encuentra una arenisca fina de laminación delgada con lentes de conglomerado, un estrato que en su base está formado por areniscas gruesas y el resto por estromatolitos de 1.5 m de espesor. Estos estratos son sobreyacidos por una arenisca fina y una arenisca media que es donde se encuentran las maderas fósiles usadas en este estudio. Hacia la cima continúa otro estrato con espesor aproximado de 21m de arenisca fina con intercalación de lentes de conglomerado. Finalmente, en la cima de la columna aparecen rocas calcáreas de tipo mudstone (lodo calcáreo) con un espesor de 0.7m.



**Fig.6.** Columna estratigráfica de la localidad de San Juan Atzingo, Formación Tehuacán, Puebla. (Tomado de Sainz-Reséndiz, 2011).

## 5.4 Material Fósil

### 5.4.1 Colecta y Preparación

El material fósil con el que se realizó el presente trabajo fue colectado en el año 2011 y llevado al laboratorio de paleobotánica en el Instituto de Geología, UNAM para ser clasificado, procesado, estudiado y almacenado.

Para poder realizar el estudio anatómico de la madera fósil fue necesario elaborar láminas delgadas. Estas láminas fueron elaboradas por el técnico del laboratorio de paleobotánica Enoch Ortiz Montejó, quien utilizó la técnica estándar de laminación delgada de la cual obtuvo de 10 a 15 laminillas con un grosor aproximado de 30  $\mu\text{m}$  en los planos transversal, tangencial y radial para cada muestra.

La técnica estándar de laminación delgada consiste en:

- Reconocer los planos transversal, tangencial y radial en las maderas fósiles.
- Cortar 5 muestras de cada plano con ayuda de una cortadora de disco con filo de diamante.
- Fijar los cortes con resina epóxica en un portaobjetos de vidrio evitando en medida de lo posible que queden atrapadas burbujas dentro de la resina.
- Devastar la cara sin portaobjetos con un esmeril de disco móvil y polvos abrasivos de distintos calibres (120, 240, 320, 400, 600 y 1000) hasta alcanzar un espesor aproximado de 30 $\mu\text{m}$ .
- Cubrir la cara devastada con un cubreobjetos usando pegamento termoplástico para permitir la observación de la muestra en un microscopio óptico. Es importante tener cuidado que no queden burbujas dentro del pegamento para permitir una adecuada observación al microscopio.

Del material colectado en campo (89 muestras), se reconocieron 29 morfotipos diferentes (con un número variable de laminillas cada uno), de estos morfotipos reconocidos 8 fueron trabajados por Sainz-Reséndiz en 2011.

### 5.5 Matriz Básica de Datos

Se construyó una matriz básica de datos que incluyó los valores promedio (media) y de proporción de 42 caracteres anatómicos (**Tabla 1**) de distintas comunidades vegetales actuales y fósiles (Weimann *et al.*, 1998; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008).

Para que la anatomía de una paleoflora o de una comunidad actual se encuentre bien representada dentro de una matriz de datos, Weimann *et al.* (1998; 1999) sugiere que los datos deben estar representados por los valores promedio (media) y de proporción de por lo menos 23 morfotipos diferentes (para paleofloras) o especies diferentes (para comunidades).

Una parte de la matriz básica de datos fue construida a partir de los datos compilados de otros trabajos paleoclimáticos que cumplieron con el mínimo de 23 morfotipos o especies según el caso (Weimann *et al.*, 1998; Castañeda-Posadas 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008). Específicamente, de Martínez-Cabrera *et al.* (2008) se compilaron los datos de cinco comunidades actuales (Chamela, Mesófilo, Tuxtla, Manaus y Potovelho) y una fósil (El Cien), de Weimann *et al.* (1998) se compilaron los datos de una comunidad actual (Tafelberg) y por último de Castañeda (2007) se compilaron los datos de tres comunidades actuales (Ocuilan, Chamela y Tehuacán) y dos fósiles (Panotla y Chajul). Estos datos incluyen 9 comunidades americanas actuales (Chamela, Ocuilan, Manaus, Tafelberg, Tehuacán, Mesófilo, Tuxtla, Porto Velho y Campeche) y 3 fósiles (Panotla, Chajul y El Cien).

Los datos anatómicos que fueron compilados corresponden a valores promedio (media) y de proporción calculados a partir de las características anatómicas de por lo menos 23 especies (para las comunidades actuales) o 23 morfotipos (para las paleocomunidades). El número de especies y morfotipos medidos

**Tabla 1.** Caracteres anatómicos contemplados para construir la matriz básica de datos.

Agrupamiento
Frecuencia (V/mm <sup>2</sup> )
Diámetro de vasos (µm)
Pared de vaso (µm)
Longitud elemento de vaso (µm)
Placa de perforación simple
Placa de perforación escalariforme
Diámetro punteaduras v-v (µm)
Punteaduras v-v alternas
Punteaduras v-v opuestas
Punteaduras v-v escalariformes
Apotraqueal difuso
Apotraqueal en agregados
Bandas apotraqueales
Paratraqueal escaso
Vasicéntrico
Confluente
Aliforme
Bandas paratraqueales
Marginal
Bandas concéntricas
Frecuencia de radios (r/mm)
Alto radios multiseriados (µm)
Ancho radios multiseriados (c.)
Ancho radios multiseriados (µm)
Extensiones uniseriadas en rm (c.)
Extensiones uniseriadas en rm (µm)
Alto radios uniseriados (c.)
Alto radios uniseriados (µm)
Radios exclusivamente uniseriados
Radios uniseriados
Radios heterocelulares
Radios homocelulares
Fibrotraqueidas
Libriiformes
Fibras septadas
Septos por fibra
Pared fibra (µm)
Diámetro lumen fibras
Anillos de crecimiento

varía de acuerdo al autor. Para las comunidades actuales y la fósil que Martínez-Cabrera *et al* (2008) midió, el número de especies y morfotipos contemplados fueron los siguientes: Chamela (62 especies), Los Tuxtlas (56 especies), Ocuilan (31 especies), Manaus (25 especies), Porto Velho (25 especies) y El Cien (25 morfotipos). El número de especies y morfotipos medidos por Castañeda (2007) para las comunidades actuales y la fósil fue el siguiente: Campeche (30 especies), Tehuacán (43 especies), Chajul (25 morfotipos) y Panotla (24 morfotipos). Por último, Weiman *et al* (1998), midieron 25 especies para Tafelberg.

Los datos climáticos de las comunidades actuales fueron compilados de distintas fuentes. Martínez-Cabrera *et al* (2008) compiló los datos climáticos del Extractor Rápido de Información Climatológica (ERIC) (INTA, 200), de estaciones climatológicas locales y para las comunidades Sudamericanas se obtuvieron a partir del Instituto Nacional de Meteorología de Brasil. Castañeda (2007) obtuvo los datos climáticos de la Comisión Nacional del Agua, de García (1981) y de Abundis *et al* (1981).

A la matriz básica de datos compilados se le añadieron los nuevos datos de la localidad de **SJA**. Para poder incluir los datos de esta localidad a la matriz, se midieron los 42 caracteres anatómicos (**Tabla 1**) de 20 morfotipos diferentes. Los datos anatómicos de cada morfotipo (**Tabla 1**) se capturaron según el resultado de la media (para caracteres cuantitativos), o por proporción (para caracteres cualitativos) (Carlquist *et al.*, 1985; Carlquist, 1985; Weimann *et al.*, 1998; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008). Ya que la matriz requiere como mínimo 23 morfotipos (Weimann *et al.*, 1998; 1999) y solo se midieron 20, se incluyeron las mediciones hechas por Sainz-Resendiz (2011) que incluyeron 3 especies identificadas (*Dia sainzae*, *Prioria mariensis* y *Cordia laureana*) y 5 morfotipos descritos.

La matriz básica de datos fue construida con la finalidad de conocer las relaciones anatómicas que presenta la paleoflora de San Juan Atzingo con las comunidades actuales y fósiles a través de distintos análisis estadísticos. Además, la matriz básica de datos es importante para realizar la inferencia climática ya que las ecuaciones propuestas por el modelo requieren algunos de los 42 caracteres anatómicos incluidos en esta matriz.

## 5.6 Inferencia climática

Para inferir las condiciones climáticas de **SJA** durante el Oligoceno-Mioceno se utilizó el modelo de inferencia climática propuesto por Martínez Cabrera *et al.* (2008).

Las variables climáticas que predice este modelo son: TMA (temperatura media anual), IMAT (intervalo medio anual de temperatura), LTS (longitud de la temporada seca), EMA (evaporación media anual), IMEA (intervalo medio anual de evaporación), E máx (Evaporación máxima), E min (Evaporación mínima).

Las ecuaciones utilizadas en este trabajo están basadas en el estudio hecho por Martínez-Cabrera *et al* (2008) y se obtuvieron de la siguiente manera:

- Se correlacionaron las características anatómicas promedio de 5 comunidades actuales con las algunas variables climáticas bajo las que estas crecen: TMA (temperatura media anual), TMMF (temperatura del mes más frío), IMAT (intervalo medio anual de temperatura), PMA (precipitación media anual), PMMS (precipitación del mes más seco), LTS (longitud de la temporada seca), EMA (evaporación media anual), IMEA (intervalo medio anual de evaporación), E máx (Evaporación máxima) y E min (Evaporación mínima), mismas que fueron utilizadas en este trabajo. Siguiendo los parámetros de Weimann *et al* (2008), los valores promedio de cada comunidad actual fueron calculados a partir del promedio de las características anatómicas de por lo menos 25 especies para cada comunidad; Chamela (62 spp.), Los Tuxtlas (56 spp), Ocuilan (31 spp), Manaus (25 spp) y Porto Velho (25 spp).
- Una vez conocidas las variables con coeficientes de correlación significativos con alguna variable climática, estas fueron utilizadas como variables regresoras en un análisis de regresión lineal. El método utilizado para hacer la regresión fue el de regresión “stepwise”. Este consiste en la introducción progresiva de variables regresoras una a una, comenzando por la mejor correlacionada con la variable dependiente (las variables climáticas). Una vez que han sido añadidas cierto número de variables, se buscan de nuevo a aquellas que no deben permanecer dentro del modelo. La permanencia o eliminación de variables dependerá de si

son o no útiles en conjunto con las demás variables contempladas en el modelo. Finalmente, el modelo estará completo cuando ninguna variable regresora entre o salga de este.

Martínez-Cabrera *et al* (2008) obtuvo ecuaciones significativas para las variables TMA (temperatura media anual), IMAT (intervalo medio anual de temperatura), LTS (longitud de la temporada seca), EMA (evaporación media anual), IMEA (intervalo medio anual de evaporación), E máx (Evaporación máxima) y E min (Evaporación mínima). Las ecuaciones completas, junto con sus coeficientes de determinación ( $r^2$ ), los coeficientes de determinación ajustada (Aj.  $r^2$ ), las probabilidades (p) y los errores estándar pueden verse en el **(Ver Tabla 2)**.

**Tabla 2.** Ecuaciones propuestas en el modelo de inferencia paleoclimática basada en caracteres anatómicos de la madera por Martínez-Cabrera y colaboradores (2008) con los valores de P, de los coeficientes de determinación, coeficientes de determinación ajustados y errores estándar.

Variable Climática	ECUACIÓN	p	$r^2$	Aj. $r^2$	Err. Est.
TMA	27-.42(diámetro de punteaduras) +2.94(bandas apotraqueales) - 33.88(punteaduras escalariformes)	.0034	.999	.999	.144
	29.9-32.85(punteaduras escalariformes) -.75(diámetro de punteaduras)	.0003	.998	.996	.55
	23.53-31.33(punteaduras escalariformes) +6.11(bandas apotraqueales)	.0002	.997	.995	.36
IMAT	2.026+.907(diámetro punteaduras) +1.37 (bandas paratraqueales) -.867 (pared fibras)	.0004	1	.999	.0123
	2.91+.889(diámetro de punteaduras)-1.01(pared de fibras)	.0012	.998	.997	.60
LTS	-1.743-.0729(diámetro punteaduras)-.052(lumen fibra) +10.49(homocelular)	.0002	1	1	.002
	-1.94-0.13(lumen de fibras) +10.32(homocelular)	.00001	.99	.99	.009
EMA	-1473.5+1228(agrupamiento)+(vasos/mm <sup>2</sup> )	.019	.996	.993	53.47
IMEA	-134.4+121.86(agrupamiento)	.028	.92	.9	4.9
E max	144.467+2.58(vasos/mm <sup>2</sup> ) -.25(altura radios uniseriados células)	.012	.99	.98	6.02
E min	15.849+2.54(vasos/mm <sup>2</sup> )	.032	.98	.98	4.6

## 5.8 Análisis Estadístico

Se ha demostrado que comunidades vegetales que crecen bajo climas semejantes presentan rangos de similitud entre los caracteres relacionados con el clima (frecuencia de vasos, agrupamiento, diámetro de vasos etc.) (Carlquist *et al.*, 1985; Baas *et al.*, 1987). Es decir, bajo condiciones climáticas semejantes, la expresión y funcionamiento de ciertos elementos celulares será parecida. Por ello, si se contrastan los caracteres anatómicos de distintas comunidades vegetales actuales con comunidades fósiles es posible conocer las afinidades anatómicas que mantienen dichas comunidades y a partir de ello extrapolar las características climáticas de las comunidades actuales para sugerir las características climáticas de la comunidad fósil (características xéricas, méxicas, etc.) (Chaloner y Creber, 1990; Wheeler y Baas, 1991; Woodcock e Ingas, 1994; Weimann *et al.*, 1998; Poole *et al.*, 2000; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008).

Con el fin de sustentar y contrastar la inferencia climática de **SJA**, se sometieron las características representadas en la matriz básica de datos a distintos análisis estadísticos para poder reconocer las afinidades que mantiene la comunidad de estudio con el resto de las comunidades. El análisis permitirá deducir bajo qué condiciones crecieron las plantas de San Juan Atzingo (condiciones xéricas o méxicas) y contrastar éstos resultados con la inferencia climática realizada para esta localidad.

El programa estadístico utilizado para realizar dichos análisis fue R (R core project, 3.2.4 for Windows) que fue elegido por ser un software de distribución libre y por ser un sistema integrado de herramientas para el análisis de datos. Los paquetes estadísticos utilizados fueron ade4, FactoMineR y picante. En las siguientes secciones se mencionarán los análisis estadísticos que se aplicaron en este trabajo.

### **5.8.1 Análisis de correlación**

El análisis de correlación tiene como objetivo medir el grado de asociación que existe entre dos variables dependientes una de la otra. Este estadístico está definido por el coeficiente de correlación, el cual es representado en una escala que varía entre el -1 y el +1. Si el coeficiente de correlación es igual a + 1 quiere decir que existe una relación perfecta y directa entre dos variables, en cambio, si el valor del coeficiente es igual a -1, indicaría que existe una relación perfecta pero inversa entre las variables estudiadas. En el caso de que el valor del coeficiente de correlación sea igual o cercano a 0, significaría que no existe correlación entre las variables y que estas son independientes entre sí (Achelis, 2004; Pedroza y Dicovskyi, 2007).

Este análisis se realizó para eliminar en lo posible los caracteres con bajo o nulo grado de asociación con las variables climatológicas para que en los siguientes análisis, no causaran un sesgo al no tener alguna relación con las variables climatológicas.

Para éste análisis se utilizaron todos datos que contiene la matriz básica de datos, incluyendo los datos climáticos de las comunidades actuales.

### **5.8.2 Análisis de Componentes Principales (PCA)**

El PCA, es una herramienta estadística multivariada de simplificación que es utilizada cuando se tiene un gran número de variables con un alto grado de correlación y permite la reducción de variables sin pérdida de información importante. Esta reducción se ve reflejada en la síntesis lineal de las variables en pocos componentes. Entonces, cada componente sería un conjunto sintético de variables correlacionadas en donde el primer componente explicará la mayor cantidad de varianza del conjunto de datos y los subsiguientes componentes representarán en orden decreciente el resto de la varianza. Por tal razón, al conocer el aporte de cada componente se puede decidir el número de componentes a utilizar, estos representarán un porcentaje cercano al 100% de la varianza del conjunto de datos (Zapotitla, 2011; Di Franco (2013).

Además de formar componentes que representen las diferentes dimensiones de la variación de forma independiente, este análisis elimina la redundancia y permite al investigador comprender e interpretar de forma más fidedigna el comportamiento de las variables estudiadas. Otra ventaja de este análisis es que examina el agrupamiento de las unidades de estudio en un espacio multidimensional, permitiendo realizar clasificaciones y diferenciaciones espaciales de los elementos utilizados (Cebrián, 1995).

Para realizar éste análisis se utilizó la matriz básica de datos que previamente se depuró de caracteres sin relación con alguna variable climática. Es importante mencionar que en el análisis se incluyeron los datos climáticos de las comunidades actuales y las características anatómicas de las maderas. Para éste análisis se utilizó el paquete `ade4` y `FactoMineR` del programa R (R core project, 3.2.4 for Windows).

Si bien éste análisis ya fue realizado por Martínez-Cabrera *et al.* (2008), el principal objetivo de realizar el mismo análisis es observar en un plano gráfico y numérico como se asocia la paleoflora de **SJA** con el resto de comunidades tanto actuales como fósiles. Al incluir en este análisis comunidades actuales con variables climáticas ya conocidas, la asociación de **SJA** con alguna de ellas permitirá hacer una comparación entre las variables climáticas inferidas por el modelo estadístico de Martínez-Cabrera *et al.* (2008) y las variables climáticas de las comunidades actuales asociadas con esta paleoflora fósil. La comparación reforzará la inferencia climática hecha con el modelo estadístico o en su defecto, entrará en conflicto con ella.

A pesar de que las comunidades fósiles no cuentan con datos climáticos, son de suma importancia dentro del análisis ya que se podrá observar si la paleoflora de San Juan Atzingo tiene asociación anatómica con alguna de ellas.

### 5.8.3 Análisis de Agrupamiento

Para este análisis, las comunidades actuales y fósiles fueron tomadas como Unidades Básicas de Caracterización (UBC). Estas son definidas como la unidad básica del objeto que será descrito y posteriormente caracterizado. El criterio utilizado para la selección de dicha unidad se debe a que el estudio pretende observar el agrupamiento de las comunidades por sus diferencias y similitudes anatómicas y no por los taxones vegetales que conforman a cada comunidad, tal como sucede en las OTU (Unidad Taxonómica Operativa) que son utilizadas generalmente para estudios de caracterización de taxones biológicos (Sokal *et al.*, 1963; González-Andrés, 2001; Núñez-Colín *et al.*, 2011).

El análisis de conglomerados es una técnica estadística multivariante que sirve para agrupar una serie de unidades de análisis en un número determinado de grupos homogéneos. Estos grupos son formados a partir del índice de similitud o disimilitud que hay entre “*n*” características evaluadas para cada unidad de análisis (OTU o UBC). De esta manera las unidades de análisis pertenecientes a un grupo serán más parecidas entre ellas pero diferentes al resto de los grupos (Rodríguez-Jaume *et al.*, 2001; Pedroza *et al.*, 2007; Núñez-Colín *et al.*, 2011). Para éste análisis se utilizó el método Hierarchical Clustering del programa R (R core project, 3.2.4 for Windows).

Al ser una técnica en la que existen distintas formas de agrupamiento, existen distintos métodos para realizar el análisis clúster. En este trabajo se eligió utilizar la medida más básica de disimilitud o distancia llamada euclidiana (distancia taxonómica media) la cual es fácil de interpretar: entre más pequeño sea el valor de distancia, la disimilitud entre las unidades de análisis será menor (se parecerán más entre sí) y por el contrario, entre más grande sea el valor de distancia, la disimilitud entre las unidades de análisis será mayor (tendrán un menor parecido entre sí). Esta distancia fue aplicada en el análisis de conglomerados jerárquico aglomerativo del cual se utilizaron tres variantes: Simple Linkage (Vecino más próximo), Complete Linkage (Vecino más lejano) y Average Linkage (método de la media) con la finalidad de observar el comportamiento que toman las comunidades al someterse a tres formas distintas de agrupación.

Las tres variantes del análisis de conglomerados jerárquico aglomerativo consisten en (Fernández, 2011; Núñez-Colín *et al.*, 2011)

- Simple Linkage: éste método considera que la distancia entre dos conglomerados es la menor de las distancias existentes entre los individuos de ambos conglomerados, es decir, agrupa a individuos que tienen menor distancia entre todas las distancias máximas posibles.
- Complete Linkage: éste método estima que la distancia entre dos conglomerados es la mayor de las distancias existentes entre los individuos de ambos conglomerados. Al comienzo, este método formará los primeros conglomerados que estén separados por la distancia más reducida para después agruparlos ascendentemente por la distancia máxima entre los individuos de estos primeros grupos.
- Average Linkage: en éste método, la distancia entre dos clusters será el promedio de las distancias entre todos los pares de individuos, perteneciendo cada uno de los individuos de dichos pares a un clúster diferente.

## 5.9 Índice Vulnerabilidad y Mesomorfía

Con el fin de conocer la resistencia al estrés hídrico y el grado de mesomorfía del xilema secundario de la paleoflora de **SJA**, se calcularon los índices de vulnerabilidad y mesomorfía propuestos por Carlquist en 1977. El cálculo se hizo para los 20 morfotipos identificados en este trabajo y los trabajados por Sainz-Reséndiz en 2011 (3 especies identificadas y 5 morfotipos descritos).

El índice de vulnerabilidad calcula la susceptibilidad de los elementos de vaso a sufrir un embolismo. Así, una madera será más vulnerable cuando el diámetro de los elementos de vasos sea mayor y su frecuencia menor, en cambio, será menos vulnerable si la frecuencia de los elementos de vaso es mayor y el diámetro de los vasos menor. Según Carlquist, el índice de vulnerabilidad se calcula dividiendo el diámetro de los vasos entre el número de vasos por mm<sup>2</sup>. Si el índice de vulnerabilidad es menor a 1, la planta tendrá mayor capacidad

para soportar el estrés hídrico, en cambio, si es mayor a 1, la planta será más vulnerable a sufrir embolismo por estrés hídrico (Carlquist, 1977; Martínez-Cabrera, 2004; Brea *et al.*, 2013).

El índice de mesomorfía es producto de la multiplicación del índice de vulnerabilidad con la longitud de los elementos de vaso. Carlquist (1977) considera un xilema mesomórfico si el valor de mesomorfía obtenido es superior a 200, en cambio, si se encuentra por debajo de 75, el xilema es xerófito. Este índice es un indicador de disponibilidad de agua que tienen las plantas, por lo tanto, si la madera es mesomórfica, está adaptada a una disponibilidad constante de agua y si es xerófito, está adaptada a una baja disponibilidad de agua (Carlquist 1977; Brea *et al.*, 2013).

Una vez conocidos los índices de vulnerabilidad y mesomorfía de la paleoflora de San Juan Atzingo, adicionalmente se realizó un análisis de componentes principales y otro de conglomerados con los paquetes ade4, FactoMine y método Hierarchical Clustering del programa R (R core project, 3.2.4 for Windows), con el fin de tener un panorama general de que comunidades y categorías ecológicas tienen similitud con las capacidades conductoras de los elementos de vaso de la localidad de San Juan Atzingo.

Para ello se construyó una matriz básica de datos (**ver en resultados secc. 6.6**) en la que se compilaron los datos de diez categorías ecológicas del Sur de California estudiadas por Carlquist y Hoekman (1985) (Riparia, Moist, Chaparral, Coastal sage, Alpina, Desert scrub, Desert wash, Suculentas, Halófitas y Wood land), cinco comunidades actuales (Chamela, Los Tuxtlas, Porto Velho, Manaus y Mesófilo) y una fósil (El Cien) estudiadas por Martínez-Cabrera *et al* (2008), una comunidad actual (Tafelberg) estudiada por Weimann *et al* (1989) y por último dos comunidades actuales (Tehuacán y Campeche) y dos fósiles (Panotla y Chajul) estudiadas por Castañeda (2007). Para cada categoría ecológica, comunidad actual y localidad fósil, se incluyeron 9 características anatómicas que presentan los elementos de vaso (vasos por milímetro cuadrado, diámetro de los vasos en  $\mu\text{m}$ , longitud de los elementos de vaso en  $\mu\text{m}$ , agrupamiento, promedio de barras por placa de perforación, proporción de traqueidas, proporción de engrosamientos en espiral, porosidad y el índice de mesomorfía) (Carlquist, 1977). Los valores que se muestran en la tabla

corresponden a los valores promedio que resultaron de la medición de distintas especies (para las comunidades y categorías) o morfotipos (para las comunidades fósiles).

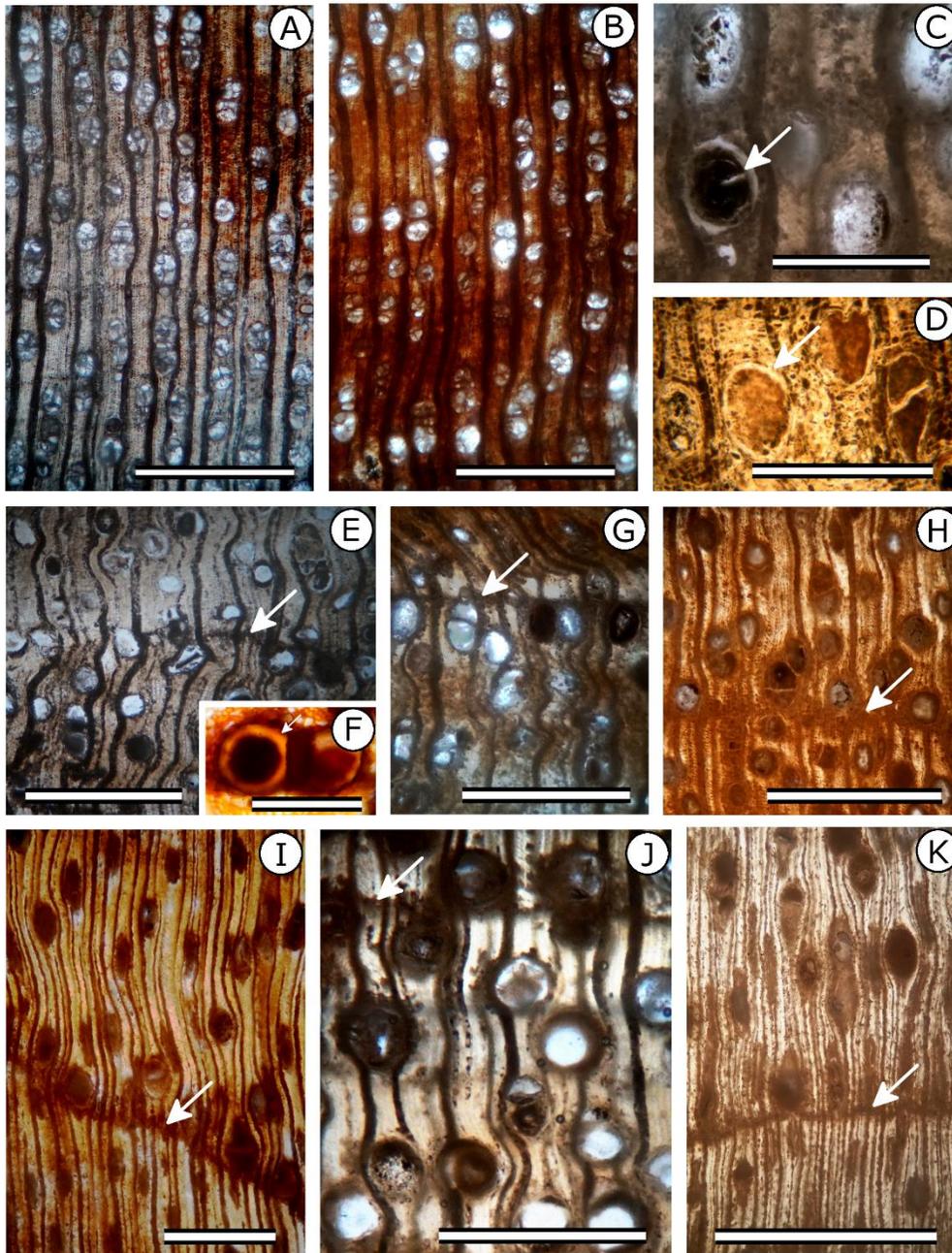
Para poder incluir la paleoflora de **SJA** a la matriz de datos, se midieron las 9 características anatómicas de los elementos de vaso de los 20 morfotipos ya utilizados anteriormente y adicionalmente se incluyeron las características anatómicas de los 5 morfotipos descritos y 3 identificados por Sainz-Reséndiz (2011).

## 6. RESULTADOS

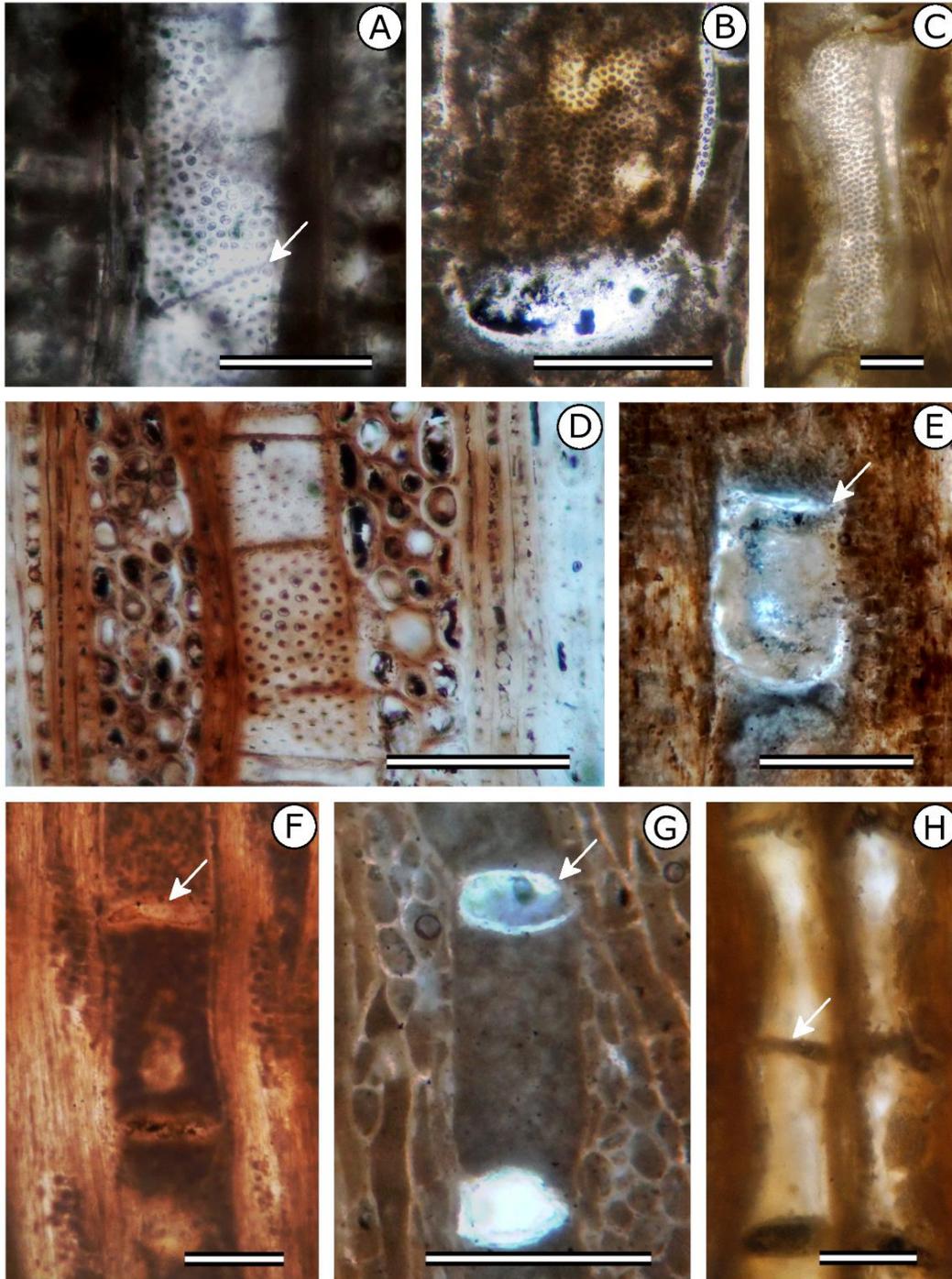
### 6.1 Matriz Básica de datos

Después de compilar los datos anatómicos y climáticos de las 9 comunidades actuales (Chamela, Ocuilán, Manaus, Tafelberg, Tehuacán, Mesófilo, Tuxtlas, Porto Velho y Campeche), los datos anatómicos de 3 localidades fósiles (Panotla, Chajul y El Cien) (Weimann *et al.*, 1989; Castañeda-Posadas 2007; Martínez-Cabrera, 2014) y de haber añadido los nuevos datos de la localidad de **SJA**, se obtuvo la matriz básica de datos (**Apéndice 1 y 1.1**) que fue la base de los análisis y cálculos posteriores con excepción de los análisis de capacidad conductora.

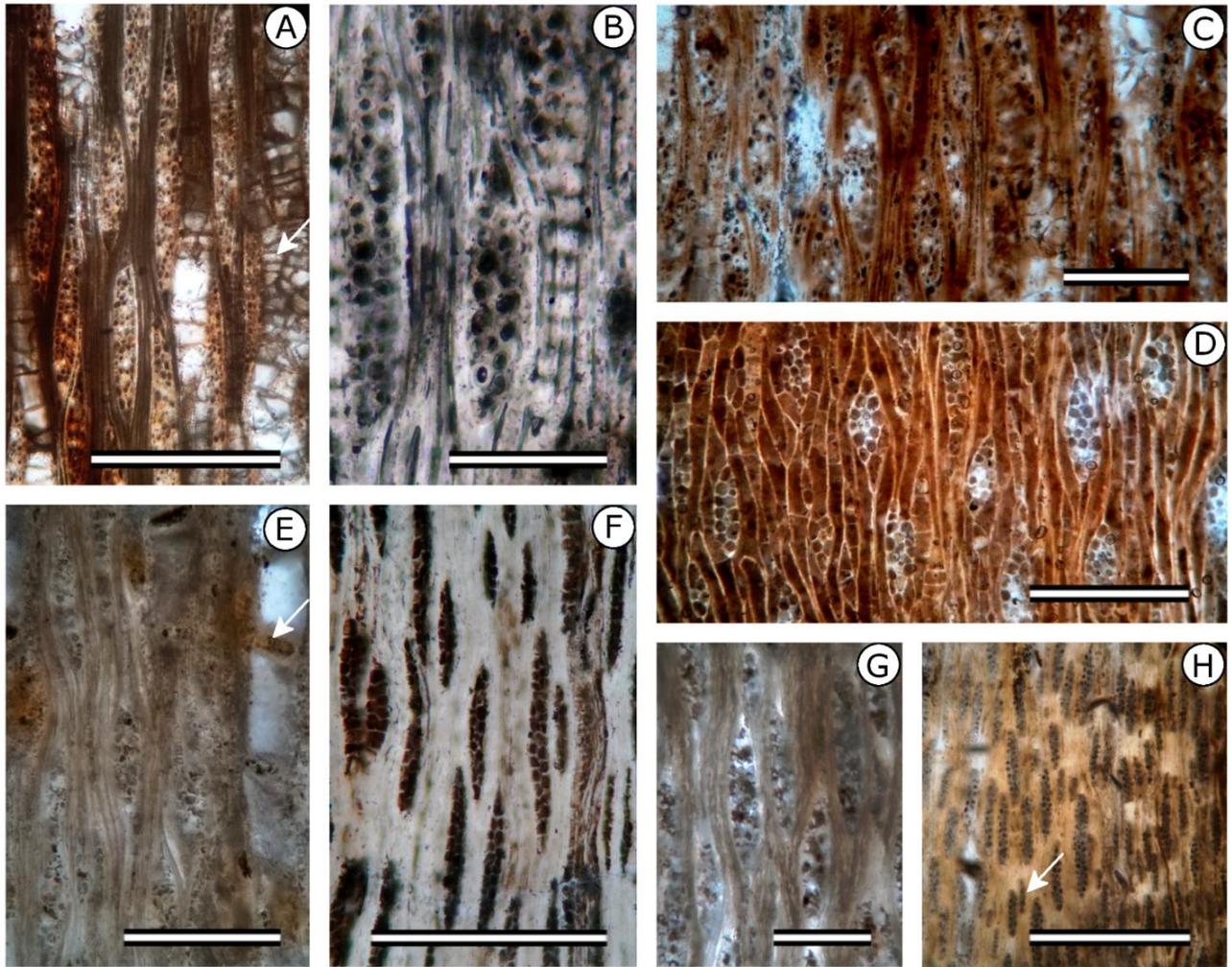
En las **Láminas 1, 2 y 3** se pueden observar láminas en los cortes transversal, radial y tangencial que ejemplifican la variación anatómica de los morfotipos pertenecientes a la localidad de **SJA**.



**Lámina 1. Corte Transversal.** Fig. A= Morfo. 2. Fig. B= Morfo. 5. Fig. C= Morfo. 64. Fig. D= Morfo. 12. Fig. E y F= Morfo. 18. Fig. G= Morfo. 56. Fig. H= Morfo. 65. Fig. I = Morfo. 47. Fig. J =Morfo. 55. Fig. K=Morfo. 8. A= porosidad difusa; vasos solitarios y en agregados (2 y 3). Barra 1mm. B= porosidad difusa; vasos solitarios y en agregados de 2. Barra 1mm. C= elemento de vaso solitario con pared gruesa (flecha▶). Barra 500µm. D= elemento de vaso solitario con pared gruesa (flecha▶). Barra 500µm. E= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 1mm. F= elementos de vaso en agregados con pared muy gruesa (flecha▶). Barra 125µm. G= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 500µm. H= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 1mm. I= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 1mm. J= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 1mm. K= porosidad difusa con bandas de parénquima (flecha▶). Barra 1mm.



**Lámina 2. Cortes Radial (RL) y Tangencial (TG).** Fig. A= Morfo. 2. (RL). Fig. B= Morfo. 13. (RL). Fig. C= Morfo. 33. (RL). Fig. D= Morfo. 5. (TG). Fig. E= Morfo. 47. (RL). F= Morfo. 55. (RL). Fig. G= Morfo. 87. (TG) Fig. H= Morfo. 56. (RL). A= elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha▶); punteaduras intervasculares alternas. Barra 100µm. B= elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Barra 100µm. C= elemento de vas con punteaduras intervasculares alternas. Barra 100µm. D= elemento de vaso con punteaduras intervasculares alternas. Barra 100µm. E= elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha▶). Barra 200µm. F= elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha▶). Barra 200µm. G= elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha▶). Barra 200µm. H= elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha▶). Barra 200µm.



**Lámina 3.** Fig. A= Morfo. 2. Fig. B= Morfo. 4. Fig. C= Morfo. 5. Fig. D= Morfo. 87. Fig. E= Morfo. 64. F= Morfo. 13. Fig. G= Morfo. 55. Fig. H= Morfo. 58. A= radios multiseriados; elemento de vaso con tálides (flecha ▶). Barra 500µm. B= radios biseriados. Barra 200µm. C= radios multiseriados. Barra 200µm. D= radios multiseriados. Barra 500µm. E= radios multiseriados; elemento de vaso con placa de perforación simple (flecha ▶). Barra 200µm. F= radios biseriados. Barra 500µm. G= radios multiseriados. Barra 250µm. H= radios multiseriados; radios uniseriados (flecha ▶). Barra 250µm.

## 6.2 Inferencia Climática

Las variables climáticas obtenidas a través de las ecuaciones del modelo estadístico propuesto por Martínez-Cabrera y colaboradores (2004) aparecen en la **Tabla 3**. Se incluyeron todas las ecuaciones propuestas, por lo que en la tabla pueden aparecer más de una estimación para cada variable.

La Temperatura Media Anual estimada para la Localidad de **SJA** oscila entre los 25.2 y los 24.6°C, con un promedio de 24.9°C. La TMA sugiere que prevaleció un clima cálido con una oscilación de temperatura anual entre los 4.6 y los 5.5°C, a partir de esta variación se puede inferir que la temperatura a lo largo del año nunca estuvo por debajo de los 18°C. En comparación con climas actuales, esta variación se acerca más a la que existe en selvas bajas, medianas y altas de México pero no a la existente en selvas altas de Sudamérica en las que la variación de temperatura anual es mucho más restringida. Cabe mencionar que la estimación de temperatura para San Juan Atzingo es muy parecida a la estimada para la localidad de El Cien, Baja California Sur, México.

A partir de los datos obtenidos de TMA y IMT, se calcularon los valores máximos y mínimos de temperatura que pudieron presentarse en la localidad: 19.8°C Temp Min y 30°C Temp Max. Estos valores sugieren de nueva cuenta que el clima de la localidad fue cálido ya que la temperatura mínima no se encuentra por debajo de los 18°C.

Con respecto a la longitud de la temporada seca, según las estimaciones, la LTS en San Juan Atzingo fue de un mes a un mes y medio, un periodo relativamente corto pero mayor al registrado en las selvas altas en las que prácticamente no existe la temporada seca y muy inferior a las selvas medianas y las selvas bajas, las cuales tienen una LST entre 5 y 8 meses respectivamente. Esta estimación indicaría que en la localidad existía una estacionalidad no muy marcada y por tanto la disponibilidad de agua a lo largo del año pudo ser constante.

Tomando en cuenta los valores estimados de la evaporación media anual y el intervalo medio anual de evaporación, se sugiere que en San Juan Atzingo la humedad llegó a ser alta durante casi todo el año; esta característica hace que el patrón de evaporación sea parecido a los patrones que presentan las selvas altas actuales.

En resumen, los parámetros estimados sugieren que la localidad de San Juan Atzingo presentó un clima cálido húmedo con altas temperaturas durante todo el año. Este tipo de clima según Enriqueta García (2004) puede corresponder a los tipos *Af* o *Am*. Estas características climáticas son parecidas a las que se presentan actualmente en selvas altas y las selvas medianas (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowsky, 2006).

**Tabla 3.** Estimaciones climáticas para la localidad de San Juan Atzingo.

Variable	Estimación	Error Estándar	p	r <sup>2</sup>	Aj. r <sup>2</sup>
Temperatura media anual (TMA)	± 24.9 °C	0.14	0.0034	0.999	0.999
	± 25.2 °C	0.55	0.0003	0.998	0.996
	± 24.6 °C	0.36	0.0002	0.997	0.995
Intervalo Medio Anual de Temperatura (IMAT)	± 5.5 °C	0.012	0.0004	1	0.999
	± 4.6 °C	0.6	0.0012	0.998	0.997
Longitud de la Temporada Seca (LTS)	± 1 mes	0.002	0.0002	1	1
	± 1.6 meses	0.009	0.00001	0.99	0.99
Evaporación Media Anual (EMA)	± 936.7 mm	53.47	0.019	0.996	0.993
Intervalo Medio Anual de Evaporación (IMAE)	± 78.4 mm	4.9	0.028	0.92	0.9
Evaporación máxima (E <sub>max</sub> )	± 169.9 mm	6.02	0.012	0.99	0.98
Evaporación mínima (E <sub>min</sub> )	± 42.51 mm	4.6	0.032	0.98	0.98

### 6.3 Análisis de correlación

De los 42 caracteres anatómicos contemplados, 29 de ellos presentaron valores significativos de correlación ( $p < 0.05$ ) con algunas de las variables climáticas contempladas (**Tabla 4**). Los caracteres anatómicos se encuentran relacionados principalmente con: TMA (con 14 caracteres relacionados), Emin (14), EMA (7), TMMF (6), LTS (4) IMAT (3) y IMAE (2).

A su vez, algunas variables ambientales presentan algún grado de interrelación (**Tabla 5**). Es importante resaltar que en algunas de las variables interrelacionadas, los caracteres que se correlacionan con ellas son en su mayoría los mismos.

TMA y E min presentan una intercorrelación inversa significativa de  $-0.77$  ( $p < 0.05$ ), en éste caso son 9 caracteres anatómicos los que se correlacionan con ambas variables climáticas (pared de vaso, placa de perforación simple, placa de perforación escalariforme, punteaduras v-v alternas, punteaduras v-v opuestas, punteaduras v-v escalariformes, extensiones uniseriadas en rm (número de células y  $\mu\text{m}$ ) y diámetro del lumen de las fibras). A su vez, TMA tiene una intercorrelación de 0.82 con TMMF pero en éste caso solo 3 caracteres anatómicos son los que se correlacionan con ambas variables climáticas (frecuencia ( $\text{v}/\text{mm}^2$ ), bandas apotraqueales y radios exclusivamente uniseriados).

PMA (precipitación media anual) y PMMS (precipitación del mes más seco) tienen un alto índice de intercorrelación (0.92 a  $p < 0.05$ ) pero no hay caracteres anatómicos que se relacionen con ambas variables. Lo mismo sucede para Emax que a pesar de tener valores de correlación significativos con EMA (0.74) y con IMAE (0.79) no hay caracteres anatómicos que se relacionen con las tres variables. Este comportamiento podría deberse a que estos parámetros climáticos no influyen de forma significativa sobre los caracteres anatómicos. Si ésta información se extrapola al caso de esta paleocomunidad, se puede decir que no fueron factores climáticos determinantes sobre los caracteres anatómicos

**Tabla 5.** Variables climáticas con un valor significativo de intercorrelación.

Variables climáticas interrelacionadas	Interrelación a $p < 0.05$
TMA, TMMF	0.82
TMA, Emin	-0.77
PMA, PMMS	0.92
EMA, Emax	0.74
IMAE, Emax	0.79

**Tabla 4.** Caracteres anatómicos que presentan valores de correlación significativos (**en gris**) a  $p < 0.05$  con alguna de las variables climáticas contempladas por Martínez-Cabrera *et al.*, (2006) y Weimann *et al.*, (1989).

Caracter	TMA	TMMF	IMAT	PMA	PMMS	LTS	EMA	IMAE	E <sub>max</sub>	E <sub>min</sub>
Agrupamiento	-0.32	-0.70	0.41	-0.40	-0.21	<b>0.95</b>	-0.41	-0.25	-0.50	-0.31
Frecuencia (v/mm <sup>2</sup> )	<b>-0.82</b>	<b>-0.75</b>	0.38	-0.67	-0.68	0.57	0.46	-0.04	0.23	0.39
Diámetro de vasos (µm)	<b>0.71</b>	0.31	0.18	0.38	0.47	-0.13	<b>-0.74</b>	0.15	-0.26	-0.63
Pared de vaso (µm)	<b>0.76</b>	0.31	0.02	-0.22	-0.05	0.33	-0.66	0.48	-0.09	<b>-0.92</b>
Longitud elemento de vaso (µm)	-0.58	-0.11	-0.25	0.18	0.05	-0.59	0.58	-0.47	0.13	<b>0.95</b>
Placa de perforación simple	<b>0.78</b>	0.36	0.01	0.15	0.27	0.36	<b>-0.70</b>	0.30	-0.33	<b>-0.97</b>
Placa de perforación escalariforme	<b>-0.74</b>	-0.29	-0.09	-0.11	-0.27	-0.42	0.69	-0.33	0.30	<b>0.98</b>
Diámetro punteaduras v-v (µm)	-0.43	-0.51	<b>0.90</b>	-0.14	-0.16	0.01	0.33	0.35	0.56	0.24
Punteaduras v-v alternas	<b>0.83</b>	0.43	-0.13	0.13	0.28	0.33	<b>-0.71</b>	0.27	-0.36	<b>-0.97</b>
Punteaduras v-v opuestas	<b>-0.77</b>	-0.35	-0.06	-0.17	-0.34	-0.36	0.66	-0.34	0.29	<b>0.98</b>
Punteaduras v-v escalariformes	<b>-0.79</b>	-0.37	0.11	-0.08	-0.25	-0.38	<b>0.73</b>	-0.25	0.39	<b>0.97</b>
Apotraqueal en agregados	0.22	0.39	<b>-0.75</b>	0.03	0.09	-0.53	-0.16	-0.36	-0.23	0.26
Bandas apotraqueales	<b>0.87</b>	<b>0.76</b>	-0.61	0.35	0.40	-0.38	-0.58	0.02	-0.32	-0.50
Paratraqueal escaso	-0.63	-0.36	-0.34	-0.32	-0.35	-0.19	0.23	-0.62	-0.14	<b>0.81</b>
Vasicéntrico	<b>0.84</b>	0.54	0.02	0.21	0.20	-0.27	-0.54	0.46	0.07	-0.65
Alto radios multiseriados (µm)	-0.54	-0.10	-0.06	0.29	0.22	-0.63	0.60	-0.35	0.21	<b>0.89</b>
Ancho radios multiseriados (c.)	-0.50	-0.04	0.16	0.23	0.08	-0.61	<b>0.86</b>	0.07	0.62	<b>0.79</b>
Ancho radios multiseriados (µm)	-0.27	0.19	0.06	0.30	0.19	<b>-0.73</b>	<b>0.82</b>	0.21	0.68	0.65
Extensiones uniseriadas en rm (c.)	<b>-0.83</b>	-0.45	0.14	0.13	0.07	-0.25	0.62	-0.47	0.10	<b>0.91</b>
Extensiones uniseriadas en rm (µm)	<b>-0.85</b>	-0.45	0.06	0.05	-0.08	-0.29	0.62	-0.50	0.11	<b>0.97</b>
Radios exclusivamente uniseriados	<b>0.78</b>	<b>0.89</b>	<b>-0.80</b>	0.29	0.21	-0.41	-0.19	0.15	-0.08	-0.37
Radios uniseriados	0.24	0.66	-0.30	0.48	0.30	<b>-0.94</b>	0.56	0.31	0.58	0.35
Radios heterocelulares	-0.40	-0.11	-0.46	0.38	0.35	-0.10	0.11	<b>-0.83</b>	-0.57	0.52
Radios homocelulares	0.40	0.11	0.43	-0.42	-0.36	0.24	-0.07	<b>0.87</b>	0.56	-0.60
Libriiformes	0.56	<b>0.71</b>	-0.56	0.54	0.52	-0.10	0.01	0.10	-0.18	-0.42
Pared fibra (µm)	-0.35	<b>-0.74</b>	0.28	-0.44	-0.27	<b>0.88</b>	-0.55	-0.47	-0.65	-0.20
Diámetro lumen fibras	<b>-0.82</b>	-0.53	0.51	0.04	-0.05	-0.09	<b>0.74</b>	-0.09	0.40	<b>0.73</b>
Estratificación	0.42	-0.03	0.50	-0.35	-0.27	0.50	-0.38	0.66	0.20	<b>-0.78</b>
Engrosamientos en vasos	-0.58	<b>-0.76</b>	0.50	-0.55	-0.56	0.17	-0.13	-0.25	0.01	0.41

## 6.4 Análisis de componentes principales

El análisis muestra que el 78.07% de la variación total se acumula en los tres primeros componentes (**Tabla 6**), por ello se tomaron en cuenta y analizaron estos primeros tres componentes.

En el primer componente, el cual representa el 46.72% de la variación observada (**Tabla 6**), se forman 3 grupos principales: localidades tropicales secas, selvas altas y bosque mesófilo (**Figs. 7 y 8**). La distribución de las localidades dentro de este componente parece corresponder en mayor medida a las variables de temperatura y la evaporación. Los caracteres que tienen valores altos de correlación con las variables climáticas TMA, EMA y Emin, son en su mayoría los mismos caracteres que tienen valores altos de correlación con este componente. Es decir, de los 15 caracteres que tienen valores altos de correlación con este componente (**Apéndice 2**) (**Figs. 9 y 10**), TMA, comparte 11 caracteres altamente relacionados con esta variable, EMA, comparte 6 caracteres y finalmente, Emin, comparte 12 caracteres.

**Tabla. 6** Porcentajes de variación por componente (%VE) y de variación acumulada (%VA).

CP	%VE	%VA
1	46.72	46.72
2	17.58	64.31
3	13.75	78.07
4	8.66	86.73
5	5.22	91.96

El grupo de localidades con características tropicales secas aparece dentro del primer componente con valores negativos (**Figs. 7, y 8**) y es el grupo opuesto al de bosque mesófilo. Dentro del grupo de las localidades tropicales secas, **SJA** se encuentra cerca de Panotla, Chajul y (**Fig. 7, y 8**)

En este componente el grupo de las selvas altas aparece en la gráfica con valores positivos localizándose como grupo intermedio entre las localidades tropicales secas y el bosque mesófilo (**Fig. 7 y 8**).

Por último, el bosque mesófilo y Ocuilán forman un grupo muy alejado de los otros grupos, éste comportamiento puede deberse a las marcadas diferencias tanto climáticas como anatómicas que hay entre los bosques mesófilos y las localidades tropicales secas. En la figura **9 y 10** se puede observar que los bosques mesófilos se diferencian de las demás comunidades principalmente por las paredes de vaso (pvm), el diámetro de los vasos (dvm),

la estratificación (e) y la proporción de parénquima vasicéntrico (v). Una de las diferencias anatómicas más marcadas que hay entre los bosques mesófilos y el resto de las comunidades es el tamaño de los radios; en los bosques mesófilos los radios tienden a ser muy grandes (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2000), en este caso son las comunidades con los radios más gruesos de todas las comunidades. En cuanto al clima, la temperatura media anual de los bosques mesófilos es la más baja entre todas las comunidades estudiadas (**Ver Apéndice 1.1**).

El segundo componente representa el 17.48% (**Tabla 6**) de la variación y la distribución de las localidades parece estar relacionada también con la temperatura, principalmente con IMAT. De los 3 caracteres que tienen valores altos de correlación con este componente (**Apéndice 2**) (**Fig. 9**), dos de ellos también tienen una alta correlación con el IMAT. Por ello, este componente discrimina a las localidades de forma que sitúa en el extremo negativo de la gráfica a las selvas altas sudamericanas (con intervalos de temperatura muy cortos), y en el positivo a aquellas localidades con intervalos de temperatura mucho más amplio como Tehuacán y Chamela (**Fig. 7 y 9**).

Partiendo de que el segundo componente está relacionado principalmente con el IMAT, la posición de los bosques mesófilos dentro de este componente puede ser explicado porque el IMAT para estas dos comunidades es muy parecido al presentan el resto de las comunidades actuales con las que se agrupa (**Ver Apéndice 1.1**).

A pesar de ser una selva alta, la comunidad actual de los Tuxtlas se encuentra muy alejada de las otras selvas altas sudamericanas (**Fig. 7, 9**). Este comportamiento se debe, entre otras cosas a que algunos de los caracteres anatómicos de las plantas de esta localidad son muy distintos a los de las plantas de las selvas sudamericanas, incluyendo a aquellos caracteres que son discriminantes del segundo componente (diámetro de punteaduras v-v y radios exclusivamente uniseriados) (**Ver Apéndice 2**) (**Fig. 9**).

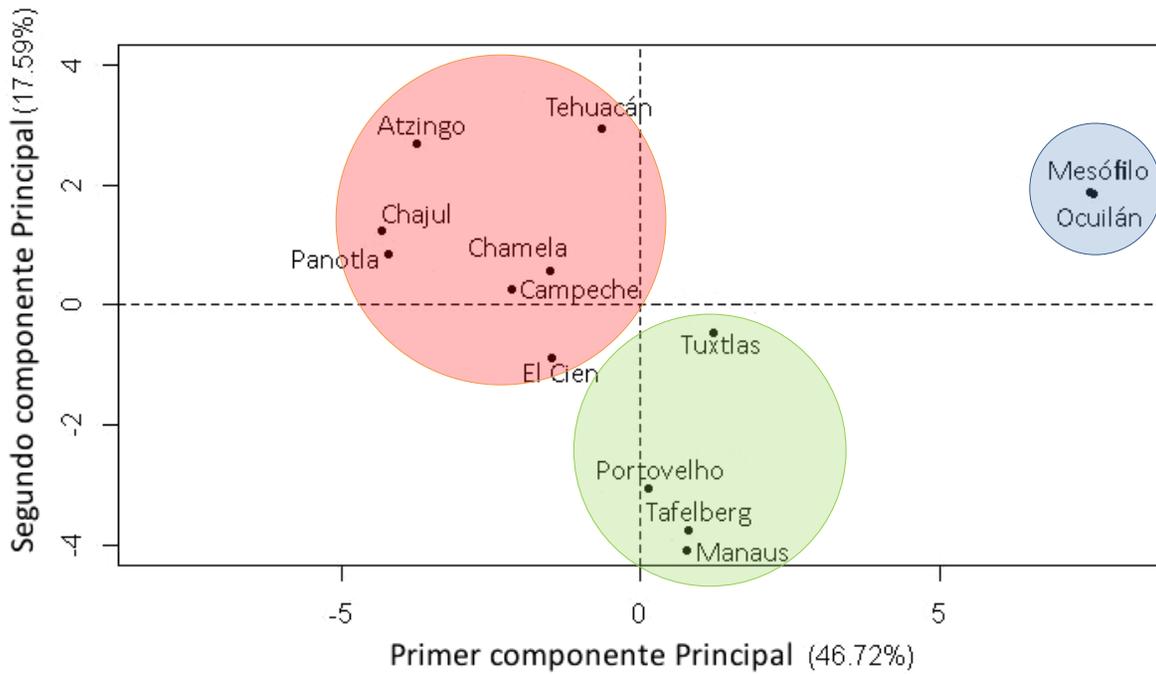
En el segundo componente, la posición de **SJA** es más cercana a la localidad de Chajul, a la comunidad actual de Tehuacán y a los bosques Mesófilos (**Fig. 7**).

El tercer componente explica el 13.75% (**Tabla 6**) de la variación y parece estar relacionado con la longitud de la temporada seca ya que los caracteres discriminantes de este componente (agrupamiento y pared de fibra [ $\mu\text{m}$ ]) también están fuertemente relacionados con esta variable climática ) (**Ver Apéndice 2**) (**Fig. 9**). A pesar de esto, la comunidad de Tehuacán tiene una posición anómala dentro de la gráfica y se coloca hacia la parte negativa del componente, muy lejana de las localidades tropicales secas (**Fig. 8 y 10**). Este comportamiento se debe a que algunas de las características anatómicas de Tehuacán tienen valores demasiado extremos si se comparan con el resto de las comunidades actuales y localidades fósiles. Las características extremas que presenta Tehuacán son paredes de fibra muy gruesas (133.82  $\mu\text{m}$ ) y un valor de agrupamiento muy superior al resto de las comunidades (2.56). Es importante resaltar que ambas características son a su vez los principales discriminantes para este componente (**Fig. 10**).

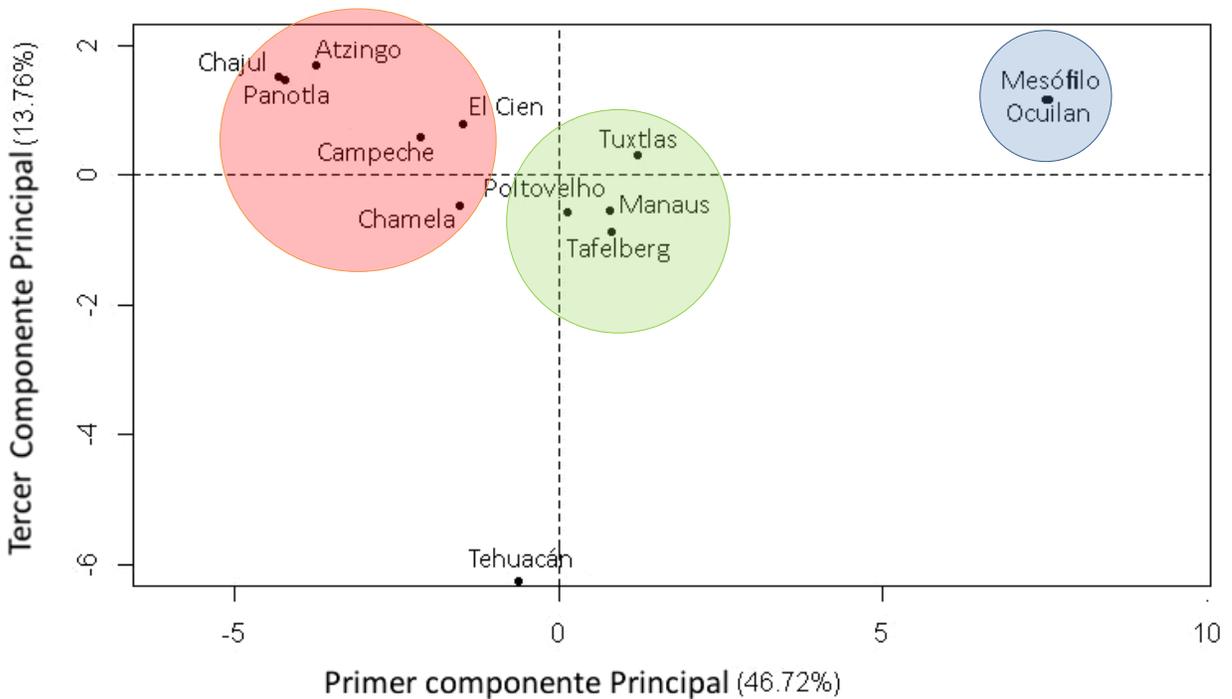
En este componente, la localidad de **SJA** se encuentra cercana a las localidades fósiles de Panotla, Chajul y El Cien.

Es importante mencionar que para el tercer y segundo componente el bosque mesófilo y Oculián son situadas de forma anómala. Este comportamiento puede ser explicado principalmente por sus características anatómicas extremas como el tamaño de los radios, la longitud de los elementos de vaso, la proporción de punteaduras v-v opuestas y escalariformes, engrosamiento de los vasos, el diámetro de los vasos y la longitud de las extensiones.

Por último, enfocándose en la localidad de **SJA**, los datos arrojados por este análisis muestran que la variación anatómica de la localidad presenta una tendencia a agruparse con comunidades actuales de características climáticas tropicales secas en las que además se desarrollan tipos de vegetación como la selva saja caducifolia, la selva mediana y el matorral xerófilo. Además, **SJA** muestra afinidad anatómica con localidades fósiles como El Cien, localidad miocénica a la cual se le ha inferido un clima parecido al que fue inferido por el modelo estadístico para **SJA**. Por ello, el PCA sugiere que la paleocomunidad de **SJA**, al tener afinidad anatómica con comunidades tropicales secas, pudo crecer bajo condiciones climáticas tropicales secas, contraponiéndose a la inferencia climática que sugiere un clima tropical húmedo.

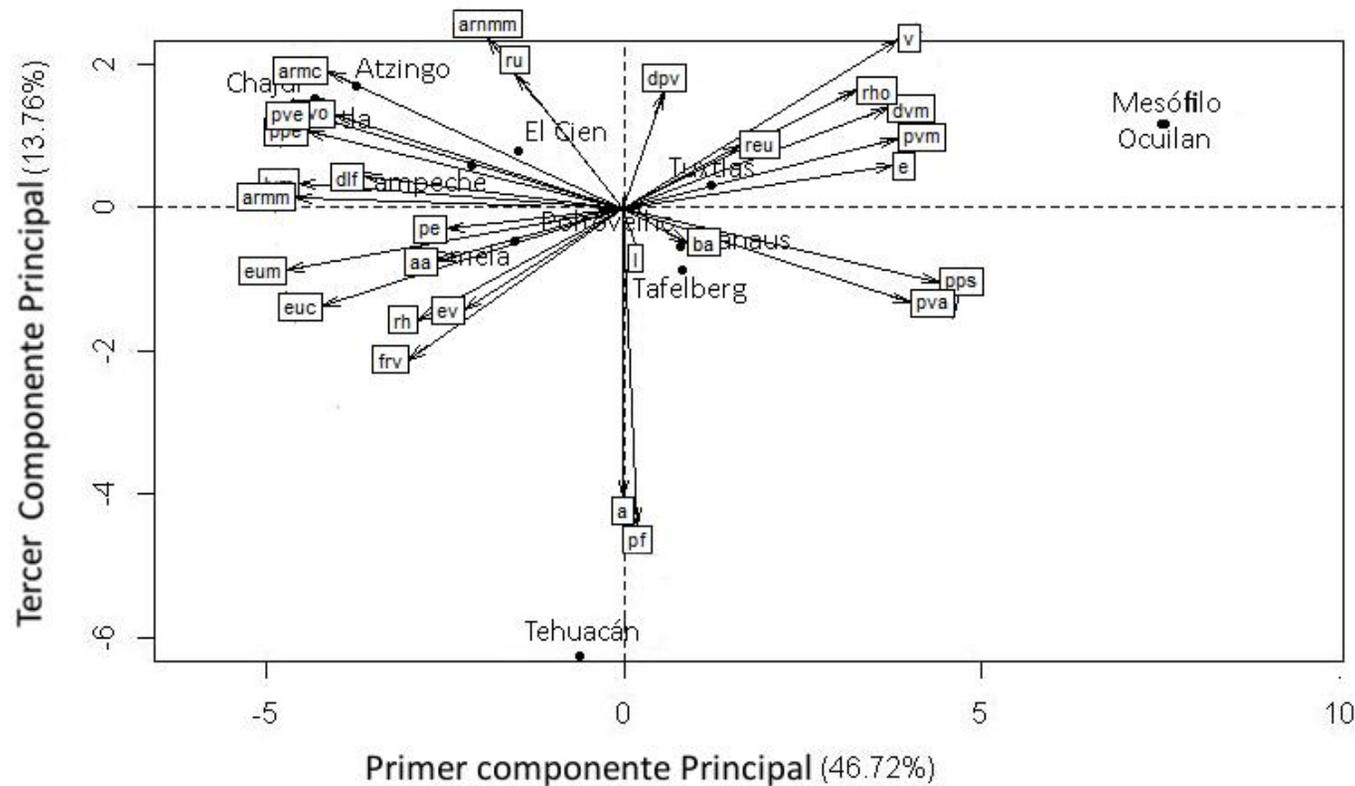


**Fig.7.** Gráfica del primer componente contra el segundo de las comunidades actuales y fósiles. El círculo rojo engloba a las comunidades con características climáticas secas. El círculo verde engloba a las selvas altas. El círculo azul engloba a los bosques mesófilos.



**Fig.8.** Gráfica del primer componente contra el tercer componente de las comunidades actuales y fósiles. El círculo rojo engloba a las comunidades con características climáticas secas. El círculo verde engloba a las selvas altas. El círculo azul engloba a los bosques mesófilos.





**Fig.10** Gráfica del primer componente contra el tercer componente de las comunidades actuales y fósiles en la que se muestra la distribución espacial de los caracteres anatómicos de acuerdo a sus cargas. **Ver simbología en recuadro de abajo.**

**a** (Agrupamiento), **frv** (Frecuencia (v/mm<sup>2</sup>)), **dvm** (Diámetro de vasos  $\mu\text{m}$ ), **pvm** (Pared de vaso  $\mu\text{m}$ ), **lvm** (Longitud elemento de vaso  $\mu\text{m}$ ), **pps** (Placa de perforación simple), **ppe** (Placa de perforación escalariforme), **dpv** (Diámetro de punteaduras v-v), **pva** (Punteaduras v-v alternas), **pvo** (Punteaduras v-v opuestas), **pve** (Punteaduras v-v escalariformes), **aa** (Apotraqueal en agregados), **ba** Bandas apotraqueales), **pe** (Paratraqueal escaso), **v** (Vasicéntrico), **arnmm** (Alto radios multiseriados  $\mu\text{m}$ ), **armc** (Ancho radios multiseriados c.), **arnmm** (Ancho radios multiseriados  $\mu\text{m}$ ), **euc** (Extensiones multiseriadas en rm. c.), **eum** (Extensiones multiseriadas en rm.  $\mu\text{m}$ ), **reu** (Radios exclusivamente uniseriados), **ru** (Radios uniseriados), **rh** (Radios heterocelulares), **rho** (Radios homocelulares), **l** (Libriiformes), **pf** (Pared de Fibra), **dfl** (Diámetro lumen fibras), **e** (estratificación), **ev** (Engrosamientos en vasos).

## 6.5 Análisis de Agrupamiento

El análisis muestra que, a través de su distancia euclidiana (**Apéndice 3**), las comunidades actuales y las localidades fósiles forman cuatro grupos: un grupo engloba a las selvas altas, otro al bosque mesófilo, un tercero a las comunidades tropicales secas y el último que incluye a las localidades fósiles de Panotla y Chajul. Estos grupos se forman cuando los valores de distancia que hay entre comunidades y localidades fósiles son bajos, lo que indica que existe una afinidad anatómica general entre las comunidades relacionadas.

Para el primer grupo las tres variantes del análisis (“average”, “complete” y “single”) muestran el mismo comportamiento; se puede observar que las comunidades de Tuxtlas y Manaus forman un clúster que está relacionado inmediatamente al clúster de Porto Velho y Tafelberg (**recuadro color verde en las Figs. 11, 12 y 13**). De esta forma se puede observar que la selva de los Tuxtlas, anatómicamente es más parecida a Manaus que a Tafelberg o Porto Velho.

El segundo grupo, formado por los bosques mesófilos, contiene a la comunidad Mesófilo y la comunidad de Ocuilán. Las características anatómicas de estas dos comunidades son tan similares que su distancia euclidiana es la más baja de todas (0.06) por lo que aparecen como un clúster en todas las variantes del análisis (**recuadro azul en las Figs. 11, 12 y 13**). Este comportamiento se da por la enorme diferencia que hay entre el índice de similitud de las comunidades que conforman a este clúster y el resto de los índices de similitud de las demás comunidades y localidades fósiles (**Apéndice 3**).

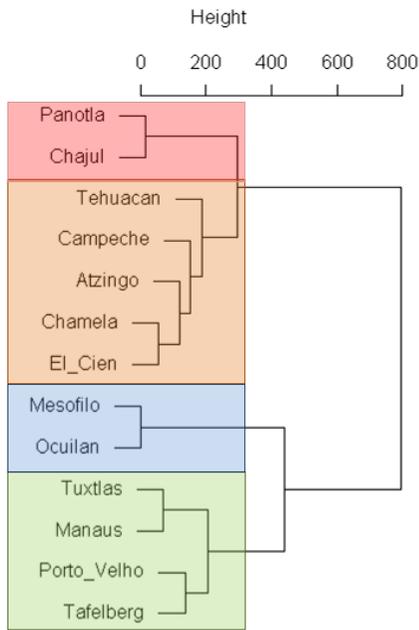
El tercer grupo está formado por comunidades que tienen características climáticas tropicales estacionales secas, tal es el caso de Tehuacán, Chamela, Campeche y la localidad fósil de El Cien (**recuadro naranja en las Figs. 11, 12 y 13**). Dentro de este grupo se encuentra incluida la localidad de **SJA**. En la **Tabla 7** se muestran los índices de similitud entre San Juan Atzingo y el resto de las comunidades actuales y localidades fósiles.

Los altos valores de distancia muestran que anatómicamente **SJA** tiene una similitud poco significativa (es menos parecida) con los bosques mesófilos y las selvas altas. En cambio, por los bajos valores de distancia, la localidad tiene mayor similitud con las comunidades tropicales secas, especialmente con Chamela, Campeche y El Cien (**Tabla 7**). Esta similitud también se puede observar en los dendogramas arrojados por las tres variantes del análisis (**Figs. 11, 12 y 13**). Aunque hay pequeñas variaciones en su posición, San Juan Atzingo siempre está directamente relacionada con las tres comunidades mencionadas anteriormente.

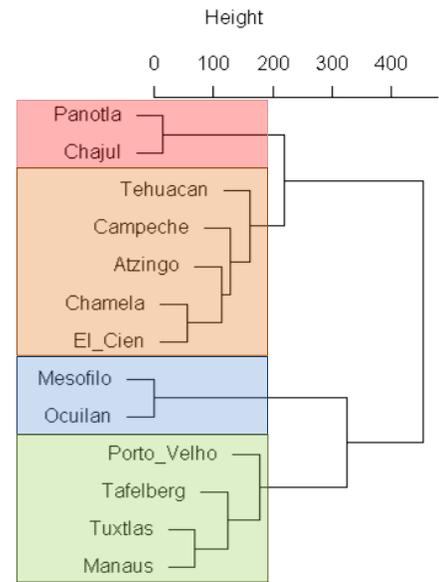
Por último, el cuarto grupo que está formado por las localidades fósiles de Panotla y Chajul parece tener similitud con el grupo de las comunidades tropicales secas, pero sin ser incluido dentro de este grupo (**recuadro rojo en las Figs. 11, 12 y 13**). Lo anterior indica que las plantas de estas comunidades estaban adaptadas a condiciones climáticas con cierto parecido a las condiciones climáticas bajo las que se desarrollan las comunidades tropicales secas actuales, pero al no encontrarse dentro del grupo, las condiciones climáticas pudieron ser mucho más acentuadas.

**Tabla 7.** Distancia entre San Juan Atzingo y el resto de las localidades.

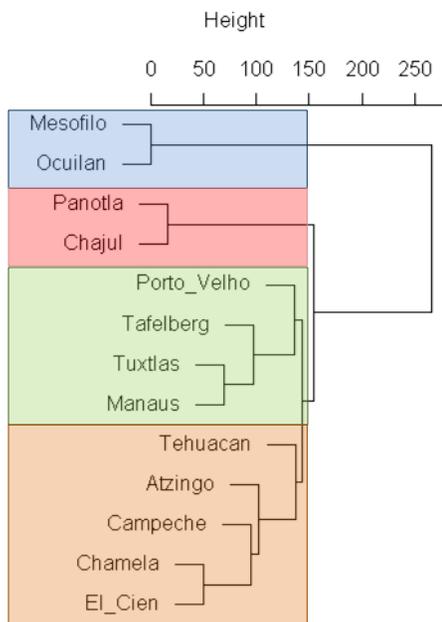
	<b>Atzingo</b>
Chamela	120.23
Campeche	366.361
<b>Chamela</b>	<b>120.23</b>
<b>Campeche</b>	<b>366.361</b>
Tehuacán	189.39
Porto Velho	238.96
Manaus	387.79
Porto Velho	647.68
Ocuilan	647.68
Mesófilo	847.88
Tafelberg	349.03
El Cien	106.46
Panotla	168.45
Chajul	154.12



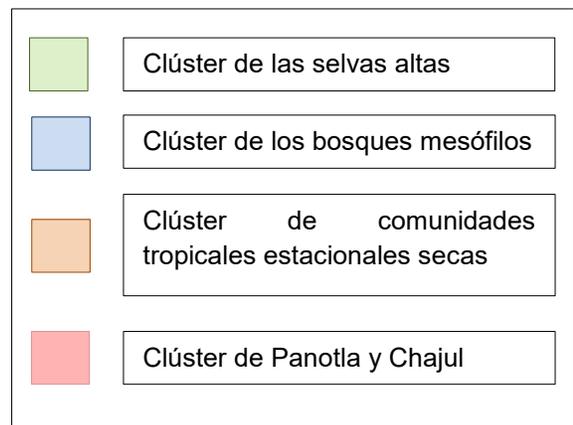
**Fig. 11** Fenograma de distancias a partir de la variante “complete”.



**Fig. 12** Fenograma de distancias a partir de la variante “average”.



**Fig. 13** Fenograma de distancias a partir de la variante “single”.



## 6.6 Índice Vulnerabilidad y Mesomorfía

### Índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía

Los índices de vulnerabilidad calculados para los morfotipos de la localidad de **SJA** muestran un rango de valores entre los 5.1 y 30.5. Tomando el criterio de Carlquist (1977), en esta localidad se presentan tanto especies capaces de soportar ciertos niveles de estrés hídrico como especies con capacidad limitada para soportarlo y sufrir cavitaciones. Además, por el criterio de Carlquist (1977) se puede observar que el número de maderas vulnerables a sufrir cavitación por estrés hídrico es mayor al de las maderas resistentes al estrés hídrico (**Tabla 8**). Es importante mencionar que el diámetro promedio de los vasos de **SJA** es muy grande (**Ver Apéndice 1 y Láminas 2 y 3**), superando por más de 20 micras al diámetro promedio de la comunidad de Campeche y en más de 50 micras a las Selvas. Esta característica sugiere, junto con los índices de vulnerabilidad, que las maderas de esta localidad tenían una gran eficiencia para conducir agua pero una vulnerabilidad considerable a sufrir embolismos.

Con respecto al índice de mesomorfía, todos los morfotipos y especies de la localidad presentan valores superiores a 200; entre los 613 y los 13 489. Bajo el criterio de Carlquist (1977), todas las maderas son de carácter mesomórfico, este aspecto coincide con la inferencia climática que hace referencia a un ambiente con alta disponibilidad de agua.

**Tabla 8.** Índices de vulnerabilidad y mesomorfía de los morfotipos y especies de San Juan Atzingo.

	IV	IM
<b>M.1</b>	24.7	7657.1
<b>M.2</b>	8.4	3143.3
<b>M.3</b>	9.8	3459.5
<b>M.4</b>	8.5	3007.9
<b>M.5</b>	5.9	2524.8
<b>M.6</b>	27.8	14314.3
<b>M.7</b>	30.5	11903.6
<b>M.8</b>	33.1	11388.7
<b>M.9</b>	11.0	3789.9
<b>M.10</b>	23.5	8009.4
<b>M.11</b>	22.3	6715.2
<b>M.12</b>	22.0	6640.9
<b>M.13</b>	19.1	6719.4
<b>M.14</b>	18.0	5851.6
<b>M.15</b>	16.9	5630.3
<b>M.16</b>	18.1	5701.4
<b>M.17</b>	15.5	5471.4
<b>M.18</b>	22.1	7144.4
<b>M.19</b>	28.4	6143.7
<b>M.20</b>	24.9	5385.1
<b>D. sainzae</b>	13.8	4610.8
<b>P. mariensis</b>	16.2	7524.5
<b>C. laureana</b>	11.5	1725.0
<b>Tipo 1</b>	19.3	10024.5
<b>Tipo 2</b>	5.1	613.9
<b>Tipo 3</b>	18.4	8450.5
<b>Tipo 4</b>	12.7	3591.5
<b>Tipo 5</b>	29.8	13489.4

## Matriz básica de datos

Después de compilar los datos anatómicos de los elementos de vaso de diez categorías ecológicas del Sur de California (Carlquist y Hoekman, 1985), 6 comunidades actuales y una fósil (Martínez-Cabrera *et al.*, 2008), una comunidad actual (Weimann *et al.*, 1989) y por último una comunidad actual y 3 fósiles (Castañeda, 2007), se obtuvo la matriz básica de datos (**Tabla 9**) que fue la base de los análisis y cálculos de los análisis de capacidad conductora.

**Tabla 9.** Matriz básica de datos con 9 características de los elementos de vaso. V/M (vasos por milímetro cuadrado, V/D (diámetro de los vasos en  $\mu\text{m}$ ), V/L (longitud de los elementos de vaso en  $\mu\text{m}$ ), V/G (agrupamiento), BAR (promedio de barras por placa de perforación), T (proporción de traqueidas), SE (proporción de engrosamientos en espiral), GR (porosidad), MESO (índice de mesomorfía).

	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	253
Moist	198	36.6	338	4.62	4.1	30	20	75	106
Chaparral	299	29.2	261	4.76	0.122	24.4	54.9	62.2	66.7
Coastal sage	212	34.5	188	7.55	0	6.06	42.45	62.2	80.7
Alpina	442	20.9	266	2.53	4.75	58.3	29.15	75	27.1
Desert scrub	361	25.9	190	2.62	0	40	44	80	20.9
Desert wash	148	42.2	185	3.61	0	11.8	26.45	70.6	139
Suculentas	44.6	57.5	245	1.84	10	0	0	66.7	368
Halófitas	158	29	100	2.6	0	0	12.5	50	25.8
Wood land	19.3	77.8	454	1.15	0	0	0	50	1950
Mesófilo	34.7	75.63	703.9	1.66	20.59	22.2	23.3	18.33	3511.6
Chamela	32.77	87.56	293	1.89	0	0.16	0	22.31	2810
Los Tuxtlas	13.16	120.8	484.25	1.79	0.53	0	0	6.67	13768
Tafelberg	13.89	90.88	577.4	1.55	0.24	0	8	4	6913.4
Porto Velho	13.58	104.57	477.54	1.56	0	0	4	0	8126.8
Manaus	9.49	107.54	540.1	1.65	1.2	0	0	6	12354.8
El Cien	16.24	126.67	313.63	1.49	0	0	0	18.18	5948
Campeche	11.638	143.691	345.758	1.65	0.012	0.292	0	0	4268.97
Tehuacán	37.116	101.674	340.395	2.566	0	0.8	0	0	932.46
Panotla	8.938	122.677	259.319	1.787	0	0.08	0	0	3361.13
Chajul	13	113.909	325	1.888	0	0.21	0	0	3766.53
Atzingo	10.5	171.342	344.965	1.74	0	0	0	19.9	6451.14

## PCA y Análisis Clúster

El primer componente del PCA presenta una tendencia a agrupar a las comunidades de acuerdo a cuatro características de los elementos de vaso; vasos por milímetro cuadrado (VM), porosidad (GR), mesomorfía (MESO) y diámetro de vasos (VD), características que presentan altos valores de correlación con el primer componente (**Tabla 10**). Hacia los valores negativos se encuentran aquellas comunidades con valores altos de mesomorfía y vasos muy anchos (**Fig. 14**). Conforme se avanza hacia los valores positivos se presentan localidades con índices de mesomorfía bajos, valores de porosidad altos y una menor frecuencia de vasos por milímetro cuadrado, es decir comienzan a aparecer comunidades xéricas (**Fig. 14**). Para el caso de **SJA**, el primer componente del PCA coloca a la localidad muy cercana a las selvas altas y también la coloca cerca de Campeche, Chajul, El Cien y Panotla.

En el caso del análisis clúster, se puede observar que la mayoría de las categorías ecológicas del Sur de California (a excepción de Wood Land) forman un grupo en que se incluye a la comunidad de Tehuacán (**recuadro naranja, Fig. 15**). El siguiente grupo está formado por localidades que aparentemente no tienen relación con respecto a su tipo de vegetación o clima; más bien esta agrupación parece responder a la similitud que guardan con respecto al índice de mesomorfía y a que sus atributos anatómicos se encuentran entre las comunidades extremas xerófitas y mesomórficas (**recuadro amarillo, Fig. 15**).

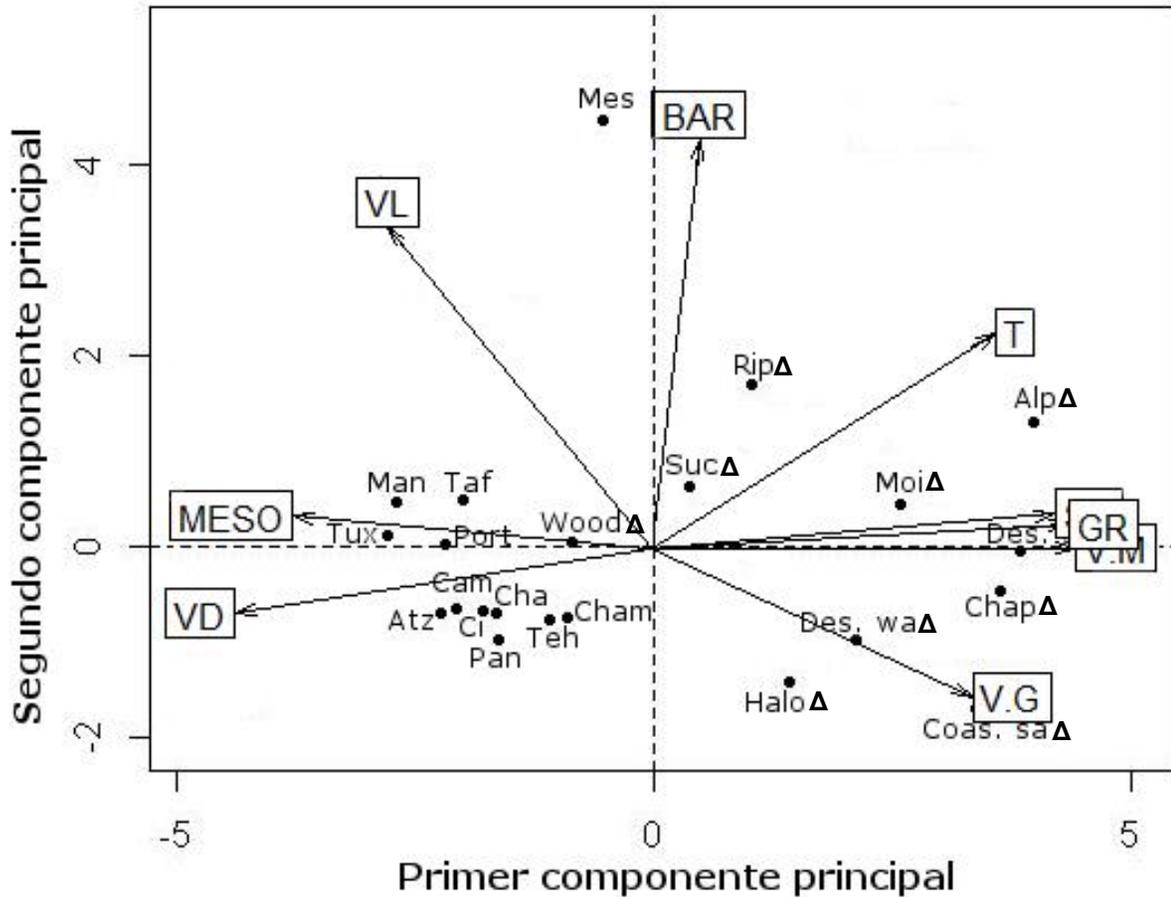
El último grupo está formado por las selvas altas (**recuadro verde, Fig. 15**). Este presenta una similitud muy baja con el resto de los grupos formados por el análisis. Además, dentro de este grupo se encuentran las localidades fósiles de El Cien y San Juan Atzingo, localidades que presentan índices de mesomorfía cercanos al de las selvas altas. En el caso de San Juan Atzingo, se puede observar que la localidad tiene gran similitud con la localidad fósil de El Cien y con la selva alta de Tafelberg (con una distancia de 506.12 y 523.93 respectivamente).

Por último, de acuerdo a la posición de **SJA** dentro de la gráfica, a su posición en el fenograma, a su alto índice promedio de mesomorfía (6451.14) que la coloca muy cercana

a las selvas altas (Tafelberg), pero también con afinidad a comunidades más secas (Campeche) y por las características de los elementos conductores, se puede decir que las maderas de San Juan Atzingo en su mayoría tenían baja resistencia al estrés hídrico y por tanto mayor susceptibilidad a la cavitación por falta de agua. Además, por su cercanía a las selvas altas y de acuerdo a la inferencia climática, la disponibilidad de agua pudo ser constante y abundante.

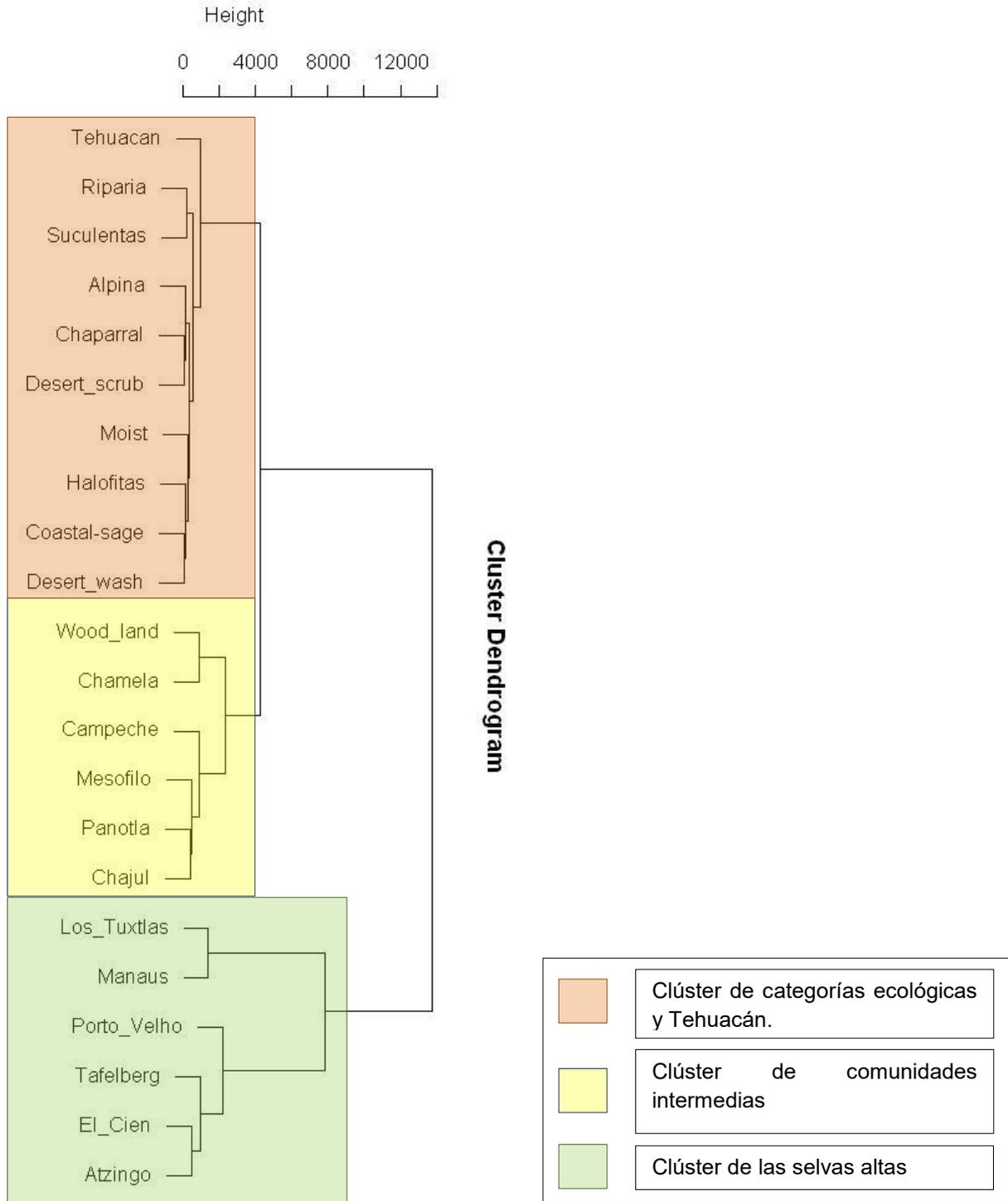
**Tabla 10.** Valores de correlación de las características de los elementos de vaso por componente.

<b>Caracter</b>	<b>Comp 1</b>	<b>Comp 2</b>
<b>V.M</b>	0.91	0.00
<b>VD</b>	-0.90	-0.14
<b>VL</b>	-0.57	0.69
<b>V.G</b>	0.69	-0.32
<b>BAR</b>	0.10	0.88
<b>T</b>	0.74	0.46
<b>SE</b>	0.87	0.07
<b>GR</b>	0.90	0.05
<b>MESO</b>	-0.77	0.069<



**Fig. 14.** Gráfica de proyección a partir del PCA de las categorías ecológicas ( $\Delta$ ), comunidades actuales y localidades fósiles. **Alp** (Alpina), **Moi** (Moist), **Chap** (Chaparral), **Des. sc** (Desert scrub), **Des. wa** (Desert wash), **Halo** (Halófitas), **Rip** (Riparia), **Suc** (Suculentas), **Wood** (Wood land), **Cham** (Chamela), **Teh** (Tehuacán), **Pan** (Panotla), **Cha** (Chajul), **Ci** (El Cien), **Cam** (Campeche), **Port** (Porto Velho), **Tux** (Los Tuxtlas), **Man** (Manaus), **Taf** (Tafelberg).

**V/M** (vasos por milímetro cuadrado), **V/D** (diámetro de los vasos en  $\mu\text{m}$ ), **V/L** (longitud de los elementos de vaso en  $\mu\text{m}$ ), **V/G** (agrupamiento), **BAR** (promedio de barras por placa de perforación), **T** (proporción de traqueidas), **SE** (proporción de engrosamientos en espiral), **GR** (porosidad), **MESO** (índice de mesomorfía).



**Fig. 15.** Fenograma de distancias entre las categorías ecológicas, comunidades y localidades fósiles.

## 7. DISCUSIÓN

El estudio de la relación que existe entre el clima y el xilema secundario ha permitido comprender que la expresión y plasticidad de ciertos caracteres anatómicos de la madera responden a las condiciones climáticas a las que se enfrenta la planta. Gracias a ello, ha sido posible construir modelos estadísticos con la capacidad de predecir ciertas variables del clima a partir de ciertas características morfo-anatómicas que presentan las comunidades vegetales fósiles, tal es el caso de la inferencia climática basada en la paleoflora de **SJA**. El análisis climático de esta localidad se suma al esfuerzo por conocer el origen y evolución de la vegetación de México a través del registro fósil.

### 7.1 Paleoclima de **SJA**.

Según la modificación al sistema de Köppen realizada por Enriqueta García (2004), el clima durante el Oligoceno-Mioceno en **SJA** perteneció al grupo climático cálido húmedo (A) ya que la temperatura media anual calculada es superior a los 22°C y la mínima, si se toma en cuenta el intervalo medio anual de temperatura, durante todo el año se encontraba por arriba de los 18°C (**Ver tabla 3**). Dentro del grupo cálido húmedo, clasificar con precisión la el paleoclima de la localidad de **SJA** resulta un poco más complicado. Esto se debe en mayor medida a que se desconocen los valores de precipitación, datos que resultan importantes al momento de clasificar el clima de una región. No obstante, a partir de los datos generados en este trabajo y el registro litológico es posible saber de forma general la cantidad de lluvia que caía en la región por lo que es posible aproximarse al tipo de clima (dentro del grupo A) que pudo tener la localidad fosilífera de **SJA**.

El modelo de inferencia climática predice que la longitud de la temporada seca fue aproximadamente de un mes, a partir de ésta información se puede deducir que el resto del año (11 meses) fue lluvioso. Esta información únicamente dice que durante casi todo el año hubo lluvias más no informa sobre la intensidad de éstas.

La evaporación es otro aspecto que sugiere la existencia de condiciones cálidas húmedas ya que los valores calculados para la evaporación anual y el intervalo de

evaporación tienen comparación con climas Af, Am y Aw (Rzedowsky, 2006; García, 2004). En estos tipos climáticos la evaporación suele estar determinada por factores como la temperatura y los patrones de precipitación a lo largo del año. El clima Af, en el cual no existe limitación de agua, la evaporación suele estar determinada por la saturación de humedad del aire, y la capacidad del viento para renovar el aire saturado de humedad. Es decir, si la velocidad del viento es baja y la humedad es alta, se saturará la superficie de evaporación y la evaporación cesará. Este fenómeno suele suceder en selvas altas donde la altura y la abundancia de la vegetación propician una baja velocidad del viento (Martínez-Cabrera, 2004).

Para los climas Am y Aw, la evaporación está condicionada principalmente por la disponibilidad de agua, ya que se trata de climas en los que existe una estacionalidad bien marcada. Bajo estas condiciones la evaporación tenderá a ser más alta en época de lluvias y disminuirá considerablemente en época de secas (Martínez-Cabrera, 2004). A pesar de ello, se tiene reportado que en ciertas regiones de México con climas Am la evaporación es baja durante la época de sequías debido a que la humedad atmosférica se mantiene muy elevada, causando un efecto parecido al de las zonas con climas Af (baja evaporación por la saturación de humedad), tal es el caso de Chamela y Campeche, zonas en las que la humedad ambiental se mantiene alta durante todo el año a pesar de que en Chamela y Campeche la longitud de la temporada seca es larga, la humedad ambiental se mantiene alta durante todo el año (Barradas y Fanjul, 1985; Maass *et al.*, 2002; Martínez-Cabrera, 2004; Rzedowsky, 2006).

Si se comparan las características de evaporación descritas anteriormente y los valores de evaporación de localidades actuales con **SJA (Apéndice 1.1 y 4)**, **SJA** tiene similitud con las selvas altas mexicanas y con regiones más secas como Campeche o Chamela. Al igual que **SJA**, en estas localidades los valores de evaporación no son extremos y se mantienen relativamente cercanos entre ellos, ésta característica puede relacionarse con condiciones de alta humedad a lo largo del año. Uno de los factores que pudo contribuir a mantener altos valores de humedad en **SJA**, fue la presencia de grandes lagos en la región (Dávalos-Álvarez, *et al.*, 2006) los cuales debieron tener un alto régimen de evaporación por las altas temperaturas estimadas en este trabajo.

Con respecto a los lagos y a las fuentes que los mantenían, el registro litológico de **SJA** muestra que durante el Oligoceno tardío (base de la Formación Tehuacán) en el valle de Tehuacán los ambientes lluviosos con temporadas de inundaciones y la posible presencia de ríos permanentes fueron característicos de la región (Sainz-Reséndiz, 2011; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014). Esta información es importante ya que la ocurrencia periódica de inundaciones podría sugerir que la precipitación si bien fue relativamente constante, pudo existir cierta temporalidad en la región: un periodo de alta precipitación que propiciara dichas inundaciones y otro periodo en cual las precipitaciones pudieron ser de menor intensidad.

Si se toman en cuenta todas las características climáticas de **SJA** propuestas anteriormente (una temporada seca muy corta, altos valores de evaporación, precipitaciones durante casi todo el año con temporadas de mayor intensidad) y basándose en la modificación al sistema de Köppen para México (García; 2004), el clima Af (m) es el más cercano al que pudo tener la localidad de **SJA**. . Enriqueta García (2004), en su modificación al sistema de Köppen define al tipo climático transicional Af (m) como un clima cálido con lluvias todo el año pero con la característica de presentar valores de precipitación del mes más seco intermedios entre los climas estrictamente Af y Am.

El clima Af (m) se ajusta a las condiciones climáticas sugeridas para **SJA** ya que las condiciones paleoclimáticas de ésta localidad parecen tener características de ambos tipos de climas; condiciones de humedad y alta precipitación como el clima moderno Af, pero con una temporada muy corta de secas, parecido a algunos climas modernos Am y Aw (García, 2004; Miranda F. y Hernández X, 1963).

## **7.2 Los análisis estadísticos muestran que los elementos de vaso de la paleoflora de SJA son parecidos a los de comunidades tropicales húmedas.**

A pesar de que el clima no es un factor que determine el tamaño ni la densidad de los elementos de vaso (Olson *et al.*, 2013), en este trabajo se tomaron en cuenta otras características de los elementos de vaso (**Ver Tabla 10**) que pueden dar una idea de cómo eran las condiciones de disponibilidad de agua y humedad en el Oligoceno de **SJA**. Si se

toman en cuenta los análisis estadísticos que se realizaron únicamente con las características de los elementos de vaso, **SJA** tiene gran similitud con comunidades que se desarrollan bajo climas tropicales húmedos. Tanto en el PCA, como en el análisis de conglomerados (**fig. 14 y 15**), la paleoflora de **SJA** se encuentra dentro del grupo que incluye a las selvas altas, siendo más similar a las selvas altas de Portobelho, Tafelberg y a la paleoflora El Cien. La similitud que tienen los elementos de vaso de esta paleoflora con las selvas altas de Sudamérica sugiere que las condiciones de humedad y disponibilidad de agua fueron similares a las que se presentan en estas selvas y por tanto, probablemente también su fisiología.

Es importante resaltar que la paleoflora de **SJA** presenta un gran parecido a la paleoflora de El Cien, tanto en sus características anatómicas como en la inferencia climática. Esta última paleoflora, perteneciente al Mioceno de Baja California, se interpretó como una comunidad en la que los elementos de vaso estuvieron adaptados a transportar eficientemente grandes cantidades de agua pero con una gran vulnerabilidad al estrés hídrico, sugiriendo que esta paleoflora creció bajo un clima cálido húmedo. Sin embargo, también se reporta la posible presencia de elementos deciduos o que pudieron responder a la estacionalidad térmica, esta observación se basa en la presencia de morfotipos con anillos de crecimiento bien con porosidad anular (Martínez-Cabrera *et al.*, 2008).

Si se compara la mesomorfía y la proporción de la porosidad de la paleoflora de **SJA** con la de las comunidades actuales (**Tabla 10**), se observa que ocupa una posición intermedia entre la selva mediana de Campeche y la selva alta de Tafelberg. Por otro lado, la proporción de la porosidad de **SJA** es mucho mayor a la de las selvas altas, siendo más similar a la selva baja de Chamela. La condición intermedia de **SJA** sugiere que las plantas estuvieron sujetas a la variación estacional de alguna variable climática.

Finalmente, por las características de los elementos de vaso que presentan las maderas de **SJA**, parece ser que las plantas estuvieron adaptadas a transportar eficientemente grandes cantidades de agua, y por tanto se desarrollaron bajo condiciones de alta disponibilidad de agua y humedad, tal como sucede con las selvas altas y algunas selvas medianas de México (Rzendowsky, 2006). Sin embargo, al ser los elementos de vaso grandes la probabilidad de sufrir embolismos por estrés hídrico fue muy alta, característica

que se ve reflejada en los altos índices de vulnerabilidad (superiores a “1”) (Carlquist 1977) que presentan todos los morfotipos, siendo un fuerte indicador de que estas maderas tuvieron acceso constante al agua.

### **7.3 Ciertas características de los elementos de vaso no reflejan necesariamente el clima de SJA.**

Como ya se ha discutido, existe una relación estrecha entre el clima y el xilema secundario de las angiospermas. Uno de los principales rasgos anatómicos que tradicionalmente se han relacionado a condiciones con disponibilidad de agua es el gran tamaño de los elementos de vaso (Baas, 1973; Carlquist; 1977; Barajas-Morales, 1985). Sin embargo nuevos estudios apuntan a que no todas las características del xilema se encuentran estrechamente relacionadas con el clima; se ha observado que el diámetro y la densidad de los elementos de vaso tienen una relación más directa con la altura y el diámetro de la planta que con el clima o la región geográfica donde ésta viva (Olson y Rosell; 2012; Anfodillo *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2014). A la luz de estos trabajos sería importante reconsiderar si debe incluir el tamaño y densidad de los vasos en futuros modelos de inferencia climática o deberían usarse para construir modelos que permitan conocer la altura y diámetro de las plantas fósiles.

Aunque éstos los nuevos estudios sugieren que las condiciones climáticas no influyen directamente en el tamaño de los vasos, los trabajos hechos por Olson y col. (2013; 2014) pueden ayudar a que la interpretación de la paleocomunidad de **SJA** sea más completa. En dichos trabajos, se menciona que elementos de vaso grades (100-200  $\mu\text{m}$ ) generalmente están presentes en plantas con alturas entre los 10 y 50 metros. Aunque se desconoce de qué parte del tallo de la planta (base o ápice) vienen las muestras estudiadas, el tamaño promedio de los elementos de vaso de **SJA** es muy grande (171  $\mu\text{m}$ ) por lo que se puede inferir que la paleocomunidad de **SJA** estuvo compuesta por plantas con una altura que pudo variar entre los 20 y 50 metros de altura.

Otra característica que puede ser inferida es el diámetro que pudieron tener las plantas que vivieron en **SJA**. Olson y col. (2013; 2014), muestran que generalmente las plantas con elementos de vaso grandes (100-50  $\mu\text{m}$ ) tienen diámetros entre los 20 y 100 cm aproximadamente. Por el tamaño promedio de los vasos de **SJA** (171 $\mu\text{m}$ ), éstas plantas pudieron tener diámetros más allá de los 100 cm, siendo muy altas y muy anchas.

#### **7.4 SJA presenta una mezcla de elementos perennifolios y elementos que respondieron a algún tipo de estacionalidad y/o pudieron ser caducifolios.**

Al igual que El Cien, **SJA** presenta elementos tanto de zonas húmedas y lluviosas (perennifolios) como elementos que respondieron a algún tipo de variación ambiental (deciduos). Dichas observaciones están basadas en las características anatómicas que tienen las maderas identificadas y en el principio del “pariente vivo más cercano”. Este principio extrapola las tolerancias ecológicas de los taxones emparentados con el fósil, asumiendo que las relaciones planta/clima no ha cambiado significativamente a lo largo del tiempo (Chaloner y Creber, 1990; Mosbrugger y Utescher, 1997).

En el caso de las plantas que apoyan condiciones tropicales húmedas, el pariente vivo más cercano de *Prioria mariensis*, según Sainz-Reséndiz (2011), es *P. copaifera* que se distribuye desde Nicaragua hasta Colombia y en algunas islas del caribe (Jamaica), normalmente en regiones muy húmedas, con altas precipitaciones y muchas veces es el elemento arbóreo perennifolio dominante en las selvas altas inundables de Centroamérica (Kukachka, 1965; Jiménez y del Valle, 2011; Herrera y del Valle, 2011; Tropicos, 2015). También la presencia de elementos perennifolios queda evidenciada por la presencia de morfotipos sin anillos de crecimiento (**Lámina 1**).

La presencia en la localidad de *Cordia laureana* (Sainz-Reséndiz, 2011) no solo apoya la hipótesis de que **SJA** tuvo un clima tropical, sino que también sugiere la posible presencia de elementos caducifolios. Actualmente este género se distribuye en zonas tropicales y subtropicales de todo el mundo (Pantropical), sin embargo, el mayor número de especies se encuentran restringidas en las regiones secas del neotrópico y muchas de ellas son caducifolias. Se ha observado que algunas especies distribuidas en zonas tropicales

húmedas mantienen su condición caducifolia a pesar de que en estos lugares el agua no es una limitante, inclusive se tiene registro de especies caducifolias creciendo en selvas inundables (Boshier y Lamb, 1997; Miller, 2001; Schöngart *et al.*, 2002; Miller y Gottschling, 2007). Cabe destacar que esta madera presenta uno de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía más bajos de la paleoflora, estando incluso por debajo de la mesomorfía general de Chamela (**Tabla 10**). Este aspecto es muy interesante ya que si se compara la mesomorfía con otras especies del género, esta madera se encuentra en un punto intermedio entre la mesomorfía de especies caducifolias que crecen en selvas muy secas (*C. curassavica* IM=99) y la mesomorfía de especies perennifolias típicas de selvas altas (*C. thaisiana* IM= 3293) (Lindorf, 1994; Aranque *et al.*, 2009; Williams, 2013).

El registro fósil del género *Cordia* hasta el momento incluye tres especies: *Cordioxydon barthelii* del Paleógeno de Egipto (Süss, 1987), *Cordioxydon multiseriatum* del Mioceno de la India (Awasthi, 1984) y *Cordioxydon prototrichomona* del Paleoceno superior de Argentina (Brea y Zucol, 2006). Para las tres especies, se ha interpretado el ambiente en el que vivieron como tropical húmedo en el que se desarrollaron selvas altas (Awasthi, 1984; Brea y Zucol, 2006). Ahora bien, si se compara *C. laureana* con estas especies fósiles, esta es la única que presenta anillos de crecimiento y, comparada con *C. prototrichomona* presenta elementos de vaso cortos. Estas dos características sugieren que *C. laureana* respondió a un tipo de estacionalidad.

Al igual que *C. laureana*, *Dalbergia sainzae* posee características que sugieren que esta planta se desarrolló bajo condiciones tropicales sujetas a algún tipo de estacionalidad y/o que fueron caducifolias. Actualmente el género *Dalbergia* está compuesto por plantas de hábito arbóreo, arbustivo o trepador, pueden ser perennes o caducifolias y distribuyen en regiones tropicales y subtropicales de América, África y Asia (Tan-Shu, 2010). Sainz-Reséndiz (2011) reconoce que *D. sainzae* tiene dos posibles parientes vivos más cercanos:

- *Dalbergia decipularis* Rizzini & A. Mattos. Se trata de una especie caducifolia y se distribuye en el trópico seco de Brasil en los tipos de vegetación “mata de cipó” que corresponde a un tipo de selva semi-decidua y a la vegetación “caatinga”, un tipo de matorral xerófilo. Al igual que *Dalbergia sainzae* presenta anillos de

crecimiento distinguibles (de Carvalho, 1997; Brandes, 2007; Sainz-Reséndiz, 2011).

- *Dalbergia melanoxyton* Guill & Perrott. Es una especie caducifolia que se distribuye ampliamente en el África subsahariana y el subcontinente indio. Normalmente crece en selvas caducifolias, matorrales costeros y sabanas en las que los suelos son húmedos (Sacandé *et al.*, 2007). A pesar de que se trata de una especie caducifolia, solo crece en lugares con una disponibilidad de agua constante (Orwa *et al.*, 2009). A diferencia de *D. sainzae*, *D. melanoxyton* no presenta anillos de crecimiento.

Según la comparación hecha por Sainz-Reséndiz (2011), la especie fósil presenta una combinación de caracteres de ambas especies (anillos de crecimiento distinguibles, paredes de vaso delgadas (9  $\mu\text{m}$ ) y una densidad de vasos baja (12 vasos/ $\text{mm}^2$ )) mencionando que esta planta pudo desarrollarse bajo un clima tropical húmedo.

Si se considera que la mesomorfía se encuentra intermedia entre las maderas de la selva mediana de Campeche y la selva alta de Tafelberg y a que la vulnerabilidad de esta madera fósil es relativamente alta, se puede decir que se trata de una madera altamente mesomórfica. Este aspecto es muy importante ya que actualmente se ha visto que las plantas con características méxicas y que crecen en zonas tropicales estacionales, son caducifolias (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). Tomando en cuenta que la inferencia paleoclimática apunta a que **SJA** pudo tener condiciones estacionales y que la madera de *D. sainzae* es altamente mesomórfica, ésta madera fósil pudo ser caducifolia.

### **7.1 Los análisis estadísticos apoyan la posible presencia de elementos que respondieron a un tipo de estacionalidad y/o pudieron ser caducifolios.**

Junto con las especies identificadas, la presencia de elementos caducifolios y/o que respondieron a un tipo de estacionalidad marcada, queda evidenciada en los resultados que arrojaron los análisis de componentes principales y de conglomerados que incluyeron todos los caracteres anatómicos. Tanto en el PCA, como en el análisis de componentes principales, San Juan Atzingo se agrupa con comunidades de ambientes secos, siendo más

cercano dentro del primer componente a la selva baja de Chamela y a las paleofloras de Panotla y Chajul.

En el PCA se puede observar que una parte de los caracteres anatómicos se encuentran fuertemente relacionados con la temperatura, la evaporación y la longitud de la temporada seca, resultados parecidos a los que obtuvieron Martínez-Cabrera (2004) y Weimann (1998). Por otro lado, el análisis de conglomerados indica que en conjunto, los caracteres anatómicos de **SJA** tienen gran similitud con la paleoflora de El Cien y Selva Baja de Chamela, aparentemente entrando en conflicto con las características de los vasos, más parecidos a las selvas altas.

Otro aspecto que se puede inferir a partir de estos análisis es que las condiciones de temperatura y evaporación fueron más parecidas a las que prevalecen en Chamela. En esta región, los niveles de humedad se mantienen por arriba del 65% durante todo el año, siendo el mar el mayor aportador de humedad al ambiente, además, se ha registrado que en las noches la humedad alcanza el 100%. Con respecto a la temperatura, la oscilación a lo largo del año ocasiona que los veranos sean muy cálidos y los inviernos frescos (Camou, 2001; Maass *et al.*, 2002; Noguera *et al.*, 2002). Como se ha venido discutiendo, si se toma en cuenta el registro litológico, **SJA** al igual que Chamela tenía probablemente un aporte de humedad muy grande, en este caso por parte de los lagos que existieron en región, además, por la inferencia climática, esta zona pudo tener oscilaciones de temperatura anuales muy parecidas a Chamela, propiciando temporadas muy cálidas y temporadas frescas.

Por la comparación anterior y por la posición de **SJA** dentro del PCA y del análisis de conglomerados, se puede observar que las variables de temperatura y evaporación fueron muy parecidas a las que presentan las selvas bajas caducifolias, especialmente Chamela. Así, la probabilidad de que las variables “temperatura, evaporación” tuvieran una estacionalidad mucho más marcada que la precipitación es muy alta. Con respecto a la precipitación y a la longitud de la temporada seca, estos análisis también revelan que probablemente estas variables fueron muy parecidas a las que presentan las selvas altas actualmente. Las características climáticas contrastantes de **SJA** muestran que esta paleoflora poseía atributos que actualmente se encuentran en dos tipos de vegetación completamente distintos.

## 7.2 Algunas plantas de SJA pudieron ser caducifolias como estrategia de protección.

La condición caducifolia en plantas que actualmente crecen en selvas tropicales secas parece ser una característica que se debe a múltiples factores (Fanjul y Barradas, 1987; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Sin embargo, esta condición comúnmente se ha asociado como respuesta al cambio en las condiciones ambientales, en este caso como estrategia adaptativa para evitar la pérdida excesiva de agua por evaporación durante la estación seca, a la disponibilidad de agua, al cambio en el fotoperiodo o una combinación de las tres (Murphy y Lugo, 1986; Fanjul y Barradas, 1987; Condit, *et al.*, 2000; William *et al.*, 2008).

Ya que las plantas de **SJA** probablemente respondían a la amplia estacionalidad como alta temperatura y evaporación, la estacionalidad de estas variables climáticas debió presentar ciertos problemas fisiológicos a las plantas que crecieron en **SJA**. Los principales efectos que tienen las altas temperaturas sobre las plantas son la alteración de la fotosíntesis y la generación de un estrés oxidativo severo (Weis y Berry, 1988; Hasanuzzaman *et al.*, 2013). Además, cuando la evaporación es muy alta, el estrés es tan severo que la probabilidad de que el xilema sufra cavitaciones es muy alta, sin importar la disponibilidad de agua para la planta (Ayup *et al.*, 2012). Ambos efectos tienen consecuencias devastadoras para las plantas, por lo que la condición caducifolia de las plantas de **SJA** pudo ser una estrategia de protección ante estos efectos. Esta estrategia de protección pudo presentarse en **SJA** bajo dos posibles situaciones: la primera, como resultado de por la excesiva evaporación que pudo ocurrir durante la temporada de altas temperaturas, o bien, como protección de los altos regímenes de evaporación que pudieron presentarse durante la breve temporada seca. Esta adaptación debió de ser muy importante ya que como se ha observado, el xilema de estas plantas era muy susceptible a sufrir cavitaciones.

Un estudio hecho en la selva baja de Chamela que buscaba observar la relación que existe entre el xilema y la senescencia de las hojas mostró que las plantas con un xilema denso (vasos/mm<sup>2</sup>), con gran resistencia al cavitación y con paredes de vaso gruesas tienden a retener más tiempo sus hojas en la estación seca. En cambio, las plantas con un

xilema poco denso (vasos/mm<sup>2</sup>), con baja resistencia a la cavitación y con paredes de vaso delgadas tienden a desprender sus hojas al comienzo de la temporada seca (Méndez-Alonso *et al.*, 2012). Hay que recordar que la paleoflora de **SJA** presenta una densidad de vasos muy baja y que, con relación al grosor de los vasos, las paredes de estos son muy delgadas. Si se comparan las características de SJA con los resultados obtenidos en ese trabajo, las plantas de esta localidad se asemejan a aquellas de Chamela que tienen características méxicas y que desprenden sus hojas al comienzo de la temporada seca.

Esta comparación no se contrapone a la inferencia climática realizada ya que al igual que las plantas de Chamela, la paleocomunidad de **SJA** se enfrentó a condiciones adversas, siendo probablemente la temperatura la principal condición adversa a la que se enfrentaron éstas plantas.

### **7.3 La estacionalidad en la temperatura se encuentra relacionada con algunos caracteres anatómicos, especialmente los anillos de crecimiento.**

Continuando con el tema de la estacionalidad, se ha observado que la respuesta de algunos caracteres anatómicos de la madera como el largo de los elementos de vaso y la presencia de anillos de crecimiento en especies tropicales, se encuentra más relacionada con la estacionalidad de la temperatura y la evaporación media anual que con cualquier otra variable climática, en concordancia con los resultados de este trabajo (Weimann *et al.* 1998; Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000; Martínez-Cabrera, 2004; Castañeda-Posadas, 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2008).

Con respecto al largo de los elementos de vaso, se ha relacionado este carácter con la estacionalidad de la temperatura y la precipitación, además se sabe que tiene relación con la latitud a la que crecen las plantas y que reflejan la tendencia xérica o méxicas de una planta o comunidad. De esta forma los vasos tenderán a ser más largos en bajas latitudes y en lugares cálidos húmedos y serán más cortos en altas latitudes o bien en lugares cálidos con una marcada estacionalidad (Baas *et al.*, 1983; Martínez-Cabrera, 2008). El largo promedio de los elementos de vaso de San Juan Atzingo (344.96 µm) es muy parecido a Chamela, Tehuacán y Campeche, siendo tipos de vegetación con climas distintos, sin embargo, la

característica común en estas comunidades es la variación estacional de la temperatura, característica que también pudo compartir **SJA**.

Es importante destacar que en la paleoflora de **SJA** es común encontrar maderas con presencia de anillos de crecimiento (**Lámina 1**). La actividad cambial del xilema en diversas especies que crecen bajo condiciones tropicales parece que está más relacionada con la estacionalidad de la temperatura que con otra variable climática (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000). Se ha observado que algunas especies caducifolias que crecen en zonas tropicales lluviosas presentan características anatómicas propias de zonas secas, una de ellas es la presencia de anillos de crecimiento. La actividad cambial de estas plantas está directamente relacionada con la caída periódica de las hojas, siendo en algunas especies un patrón estacional propio de las hojas y no del clima en el que se desarrollan (Sobrado, 1993; Choat *et al.*, 2005; Choat *et al.*, 2007; Callado *et al.*, 2015). Este patrón sucede en algunas especies de géneros como *Bursera*, *Lonchocarpus* o *Cordia* que son características de ambientes secos pero que también se pueden presentar en ambientes mucho más húmedos (Pittier, 1917; Miller, 2001; Ramírez-Arriaga, 2005; Kew, 2015).

El comportamiento de los anillos de crecimiento expuesto en el párrafo anterior también se ha visto en comunidades vegetales fósiles; Pons y De Francheschi (2007) interpretaron la presencia de anillos de crecimiento y porosidad anular o semianular en maderas del Neógeno de la amazonia peruana como un tipo de vegetación caducifolia que creció bajo un clima tropical húmedo, sin embargo, este tuvo algún tipo de estacionalidad muy marcada, incluida una estación seca muy corta. Al igual que estas comunidades vegetales, las características anatómicas de la paleoflora de San Juan Atzingo sugieren que muchos de estos elementos respondieron principalmente a la variación estacional de la temperatura y la evaporación. Además, según Martínez-Cabrera (2004), por las características discutidas anteriormente, se puede decir con gran certeza que estos elementos pudieron ser caducifolios.

Profundizando en el tema de los anillos de crecimiento, es importante mencionar que los anillos de crecimiento que presentan algunas de las maderas de **SJA**, de acuerdo a la clasificación de Carlquist (1988), corresponden a maderas con porosidad difusa pero con bandas anuales de parénquima. Este tipo de anillos de crecimiento está presente en familias

como Fabaceae, la cual se encuentra representada en esta paleoflora con los géneros *Dalbergia* y *Prioria*. La interpretación ecológica de este tipo de anillos de crecimiento no es muy clara, sin embargo se ha explicado como un almacén estacional de almidón, el cual es utilizado por la planta para comenzar la época de crecimiento. De esta forma, los anillos de crecimiento en este caso marcarían el comienzo de la estación de crecimiento (Chowdhury, 1936; Chowdhury y Tandon, 1964; Carlquist, 1988). Si se extrapola esta información a la paleoflora de **SJA**, los anillos de crecimiento marcarían el comienzo de la estación de crecimiento, incluida la formación de hojas nuevas y el fin de la estación de altas temperaturas. Se ha observado un efecto similar en algunas especies caducifolias actuales, en las que las bandas de parénquima marcan el inicio de la estación de crecimiento (Marcati, *et al.*, 2006), sin embargo, estas bandas también indican el fin de la temporada seca, hecho que en la paleoflora de San Juan Atzingo probablemente no sucedió.

Ahora bien, tomando en cuenta que dentro de la paleoflora de **SJA** existieron plantas caducifolias y que estas generaban anillos de crecimiento, es posible que estos anillos de crecimiento, al igual que las plantas actuales, se formaran como respuesta a la senescencia de las hojas (Worbes, 1999).

#### **7.4 Por sus características, San Juan Atzingo fue una comunidad de tipo transicional.**

Por las características descritas en éste trabajo, durante el Oligoceno de San Juan Atzingo pudo crecer un tipo de selva tropical compuesta tanto por elementos perennifolios como por elementos caducifolios o semicaducifolios, todos adaptados a condiciones relativamente altas de agua. Además, por la presencia del género *Prioria* y por el registro litológico, se puede decir que la composición vegetal de esta comunidad variaba conforme se iba alejando de la orilla de los lagos: algo parecido a una selva alta inundable pudo crecer a las orillas de los lagos y en las partes lejanas a estos, pudo crecer una selva tropical de tipo transicional, combinando elementos caducifolios y perennifolios.

Si se compara la paleoflora de **SJA** con comunidades vegetales modernas, esta presenta características de las selvas altas perennifolias, de selvas caducifolias y de las selvas

medianas subcaducifolias. Con respecto a las selvas medianas, Rzedowsky (2004), las describe como a un tipo de vegetación que se encuentra “a medio camino” entre las selvas altas y las selvas bajas, siendo similar a las selvas altas en cuanto a su fisionomía y a las selvas bajas en cuanto a su fenología. A diferencia de las selvas bajas, las especies con hojas senescentes suelen ser caducifolias facultativas; pueden perder o no sus hojas dependiendo de las condiciones climáticas y los periodos de defoliación pueden ser muy cortos. **SJA** comparte con las selvas medianas la característica de encontrarse “a medio camino entre las selvas altas y bajas” por las características descritas en este trabajo.

Ya que **SJA** comparte características con los tres principales tipos de selvas tropicales que actualmente crecen en México, resulta muy difícil encajar esta paleocomunidad en alguna de las tres, por ello se propone que la paleocomunidad de **SJA** fue un tipo de vegetación único que ya no existe actualmente y que esta se encontraba “a medio camino entre los tres tipos principales de selvas tropicales actuales”. Por la razón anterior y a que no se le ha asignado un nombre específico a este tipo de paleocomunidades, al tipo de vegetación que creció en **SJA** durante el Oligoceno se le llamará “Selva Tropical Transitoria”.

### **7.5 La condición transitoria de SJA parece apoyar la idea de que las selvas bajas se originaron a partir de componentes provenientes de selvas altas.**

Utilizando los cambios espaciales y temporales del género *Bursera*, Becerra (2004) estima que las selvas bajas mexicanas tuvieron su origen en la vertiente del Pacífico y diversificación entre los 30 y 20 millones de años, coincidiendo con la formación de la Sierra Madre Occidental, el máximo levantamiento de la Sierra Madre Oriental y el inicio de formación de la Faja Volcánica Transmexicana (Eguiluz de Antuñano *et al.*, 2000; Ferrari *et al.*, 2000; Ferrari *et al.*, 2005). Estos tres eventos geológicos propiciaron condiciones estacionales secas al norte y centro del país, permitiendo el establecimiento de este tipo de vegetación.

De acuerdo a Becerra (2004), la divergencia del género *Bursera* en la depresión del Balsas, fue hace aproximadamente 27.5 m.a, esta edad resulta ser muy cercana a la edad de la paleoflora de **SJA** (27.1 m.a.), por lo que si se considera que el valle de Tehuacán se

encuentra muy cerca de la provincia de la depresión del Balsas y que la paleoflora de **SJA**, según este trabajo tuvo una fuerte presencia de elementos caducifolios, es posible que sea un registro del establecimiento de comunidades vegetales adaptadas a condiciones estacionales en la región central del país. De acuerdo al estudio palinológico de la parte superior de la Formación Tehuacán (Mioceno medio), Ramírez-Arriaga *et al.* (2014) reporta que en la región ya se encontraban elementos pertenecientes a la familia Burseraceae. Sin embargo, sería importante seguir el estudio e identificación las maderas de la paleoflora para averiguar si en el Oligoceno también crecieron elementos del género *Bursera*.

Aun sin la presencia del género *Bursera*, es posible decir que durante el Oligoceno, en **SJA** existió un clima de transición entre los tropicales lluviosos y los tropicales estacionales, contando con características propias de ambos tipos de climas, además, este clima permitió el desarrollo de un tipo de vegetación muy particular que se encontraba a “medio camino entre las selvas altas y las selvas bajas”, contando con características propias de ambos tipos de vegetación, siendo un tipo de clima y vegetación que actualmente ya no existen.

Sin embargo, de acuerdo a registro litológico y palinológico, parece ser que las condiciones climáticas que prevalecieron en el Oligoceno de **SJA** cambiaron drásticamente; de ser tropicales húmedas, cambiaron a tropicales secas en un lapso aproximado de 11 millones de años, tiempo relativamente corto a escala geológica. Estos cambios incluyen la disminución considerable de las tasas de sedimentación y la aparición de estructuras sedimentarias características de ambientes secos tales como grandes capas de evaporitas y la presencia de marcas de desecación. Además, el registro palinológico muestra que para el Mioceno medio ya existían en la zona taxones presentes en ecosistemas áridos o semiáridos tales como *Agave*, *Acacia*, Cactaceae y Burseraceae (Sainz-Reséndiz, 2011; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014). Este importante cambio muestra que durante el Oligoceno y el Mioceno las condiciones climáticas del norte y centro del país fueron tornándose más áridas.

En los siguientes apartados de esta discusión, se explicarán las condiciones climáticas generales que prevalecieron durante el Oligoceno de México, se detallará como es que esas condiciones se establecieron y como estas fueron modelando la vegetación a lo largo del tiempo. Todo lo anterior servirá para colocar a **SJA** en un contexto espacio-temporal más

amplio y se podrá observar si la información geológica y paleontológica de esa época apoya tanto la inferencia climática como la condición transitoria de la paleocomunidad de **SJA**.

### **7.12 En México, durante el Oligoceno las condiciones climáticas fueron estacionales.**

Si bien los estudios paleobotánicos del Oligoceno en México son pocos, estos apuntan a que en el norte y centro del país las condiciones climáticas predominantes fueron tropicales subhúmedas con algún grado de estacionalidad, siendo la vegetación muy parecida a las selvas bajas, chaparrales o las sabanas actuales (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012; Pérez-García *et al.*, 2012).

Las condiciones climáticas que prevalecieron durante el Oligoceno se ha explicado cómo el resultado de un largo proceso en el que los climas estacionales fueron sustituyendo lentamente a aquellos más estables y húmedos, este proceso se debió principalmente a los importantes cambios globales ocurridos a finales del Cretácico y a la intensa actividad geológica que caracterizó el Cenozoico de México. Cabe destacar que el origen de la condición caducifolia de las angiospermas se ha relacionado con los grandes cambios en las condiciones físicas y climáticas que acontecieron en estos periodos (Graham, 1999; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Siguiendo esta idea, la vegetación Cenozoica caducifolia pudo originarse a partir de comunidades vegetales tropicales Cretácicas que probablemente vivieron en climas más estables y húmedos (Rzedowski, 1991; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Pérez-García *et al.*, 2012).

Considerando las ideas anteriores y por las características transitorias de la paleocomunidad de **SJA**, esta paleocomunidad podría tratarse de un tipo de vegetación que atestigua el proceso de cambio que sufrieron las selvas tropicales Cretácicas como respuesta al cambio en las condiciones climáticas.

### **7.13 El cambio de condiciones estables a condiciones estacionales ha quedado plasmado en el registro geológico y paleontológico.**

El proceso de cambio, tanto climático como de vegetación empezó a ser evidente a finales del Cretácico, periodo en el que se desarrollaron grandes selvas tropicales y paratropicales húmedas en Estados Unidos y el norte de México (**Ver Apéndice 4**). Las selvas paratropicales de la Formación Olmos y Formación Cerro del Pueblo, ambas en el actual estado de Coahuila presentaron plantas con hojas simples, márgenes enteros y talla grande (mesófilas), indicando que las condiciones climáticas fueron mucho más cálidas y estables que en la actualidad (Estrada-Ruíz *et al.*, 2011; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012; Ayala-Robledo, 2015; Guzmán-Vázquez, 2015).

La presencia de comunidades caducifolias en Norte América comenzó a ser evidente a partir de Paleoceno y el Eoceno (Graham, 1999). El Eoceno medio y superior es muy particular ya que el registro paleobotánico parece indicar que hubo un reemplazo de las selvas tropicales húmedas a selvas tropicales caducifolias con afinidad a las selvas caducifolias actuales de México y América Central. Este cambio se debió principalmente al descenso global de las temperaturas, ocasionando una reducción en la precipitación y el establecimiento de la estacionalidad (**Fig. 16**).

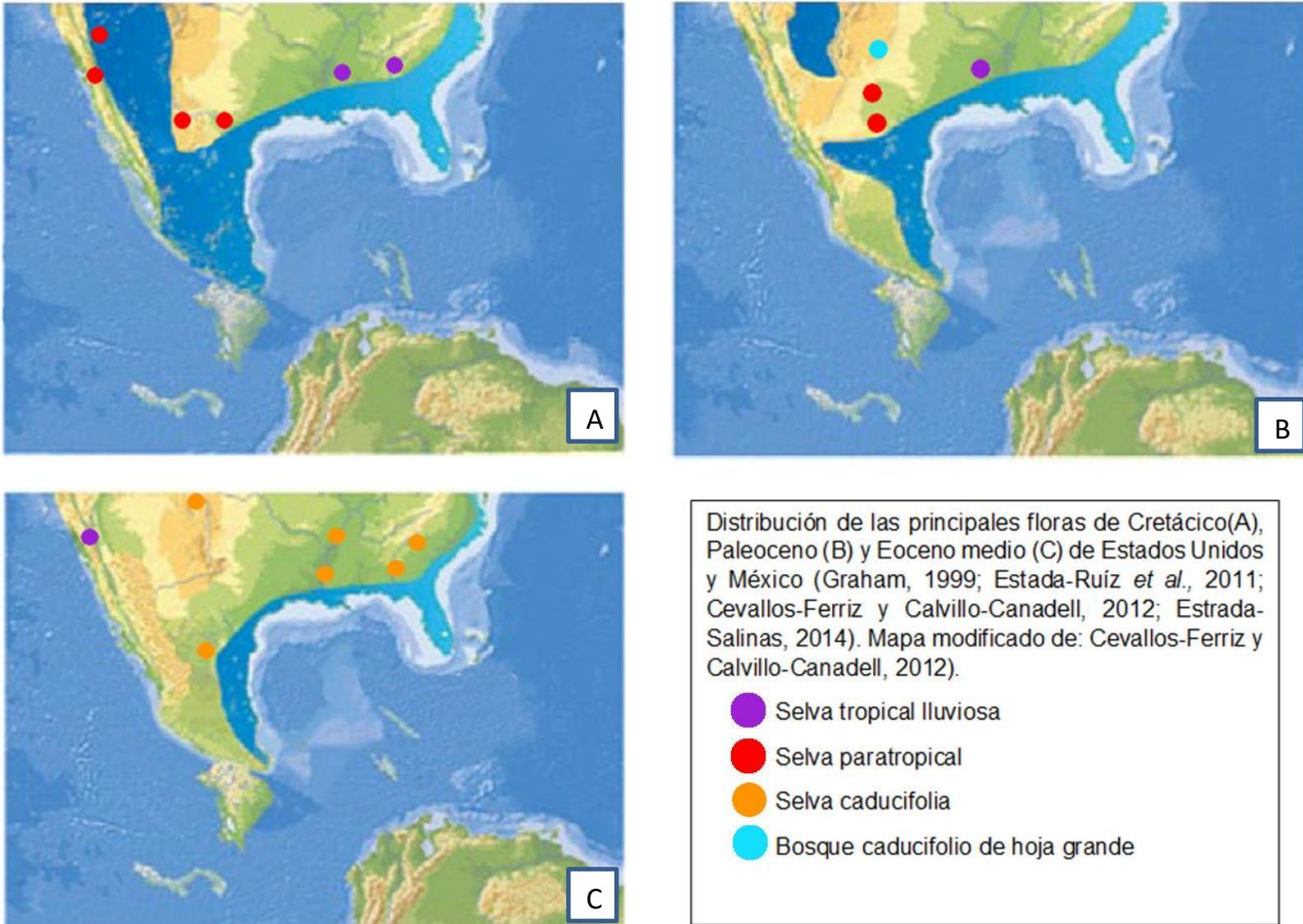
Uno de los eventos que pudo influenciar la composición y distribución de las floras mexicanas durante el Cenozoico fue el Máximo Termal del Paleoceno-Eoceno (MTPE). Este evento sucedió aproximadamente hace 55 m.a a finales del Paleoceno y principios del Eoceno y es una de las perturbaciones climáticas más abruptas de las que se tiene registro. Durante este evento, que duró entre 100 a 200 mil años, los biomas tropicales alcanzaron altas latitudes y comúnmente se relaciona esta expansión con una gran migración de especies vegetales y animales hacia Norteamérica (Röhl *et al.*, 2007; Domingo *et al.*, 2009; Jaramillo *et al.*, 2010).

En concordancia con el MTPE, el registro paleobotánico, palinológico y geológico de Estados Unidos y México indica que las condiciones climáticas durante estas épocas llegaron a ser muy cálidas siendo durante el Paleoceno y el Eoceno temprano muy comunes comunidades vegetales compuestas en gran parte por plantas tropicales. De esta forma, la

composición vegetal de Norte América durante el Paleoceno y el Eoceno inferior estuvo representada por bosques caducifolios de hoja ancha, selvas tropicales y selvas paratropicales que gracias a las condiciones prevalecientes se expandieron hacia el norte y el sur del continente americano. Esta gran expansión podría explicar por qué las paleofloras de Estados Unidos presentan cierta similitud con las comunidades vegetales de México y Centro América (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Graham, 1999).

Hasta el momento, la única paleoflora del Eoceno Medio de México que se ha estudiado detalladamente es la paleoflora de la Popa que pertenece a la Formación La Carroza (Nuevo León). Numerosos estudios han determinado que esta paleoflora representa en realidad dos comunidades vegetales que crecieron muy cercanas una de la otra, aun así se ha determinado que estas comunidades se desarrollaron bajo un clima tropical seco y que tuvieron un parecido a las selvas bajas o chaparrales actuales (Rodríguez, 2009; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012; Calvillo-Canadell *et al.*, 2013; Pérez-Maussán, 2013; González-Vanegas, 2014).

El periodo de transición entre el Eoceno y el Oligoceno está marcado por el gradual descenso de las temperaturas globales, lo que se ha relacionado con la disminución de la precipitación y por tanto el desarrollo de climas estacionales. Este cambio favoreció la expansión de comunidades vegetales de climas fríos hacia el sur de Estados Unidos y marcó la eliminación casi completa de especies tropicales en latitudes altas (Fredriksen, 1991; Graham, 1999). Ya que en el Eoceno acontecieron grandes cambios climáticos y ecológicos, se ha considerado como la época en la que comenzó la expansión, evolución y diferenciación del trópico seco a partir de floras tropicales provenientes del norte de América (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). Por esta razón es de esperar que durante el Oligoceno ya se desarrollaran tipos de vegetación relacionados con los tipos que crecen actualmente en el trópico seco de México.



**Fig. 16.** Distribución general de la vegetación durante el Cretácico, Paleoceno y Eoceno en Norte América.

#### **7.14 El Oligoceno de México está caracterizado por comunidades vegetales relacionadas con las selvas tropicales secas actuales.**

Junto con la flora de **SJA**, para el Oligoceno de México solamente han sido estudiadas las floras de la Formación Coatzingo (los Ahuehuetes), de la Formación Cuayuca, ambos en el estado de Puebla y de la Formación San Gregorio en el estado de Baja California.

La localidad de los Ahuehuetes (Oligoceno Inferior) es una de las floras mejor estudiadas en el país por la excepcional conservación y riqueza fosilífera (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1993; Garduño- Ramírez, 1996; Calvillo-Canadell, 2000; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000; Calvillo-Canadell, 2005; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2007; Cifuentes-Ruiz *et al.*, 2007; Estrada- Salinas, 2014). Gracias a los múltiples estudios que se han hecho en esta localidad, el clima se ha interpretado como tropical seco y la paleoflora como un tipo de vegetación que recuerda a una selva baja o un chaparral, sin embargo también se reporta la posible presencia de un bosque de galería creciendo en las orillas de cuerpos de agua permanentes (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012; Salinas-Estrada, 2014).

Otra de las paleofloras Oligocénicas mejor estudiadas es la perteneciente a la formación Cuayuca en estado de Puebla. Los estudios palinológicos y paleobotánicos sugieren que durante el Oligoceno inferior la región tuvo un clima estacional tropical seco y se desarrolló un tipo de vegetación parecido a las selvas bajas caducifolias. Prueba de ello es la fuerte presencia de anillos de crecimiento en maderas permineralizadas y la presencia de palinomorfos pertenecientes a plantas características de las selvas bajas caducifolias como *Bursera*, *Acacia* otras y plantas afines a la familia Leguminosae. Sin embargo, estos estudios también revelan que a grandes altitudes se pudieron desarrollar comunidades vegetales parecidas a los bosques templados actuales (Ramírez-Arriaga, 2008; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012).

Por último, estudios palinológicos realizados en la Formación San Gregorio, una antigua cuenca marina del Oligoceno tardío de BCS, sugieren una biomasa vegetal muy baja por lo que pudieron desarrollarse tipos de vegetación tales como pastizales, sabanas y

chaparrales, indicando que el clima probablemente fue seco (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996).

Considerando toda la información paleobotánica expuesta anteriormente, que las condiciones climáticas durante el Oligoceno comenzaron a ser de tipo estacional y que el Eoceno y Oligoceno fueron las épocas en las que probablemente se originó el trópico seco de México (Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2012), no resultaría extraño encontrar paleocomunidades que muestren características de tipo transicional, tal es el caso de **SJA**. Como ya se mencionó anteriormente, esta paleocomunidad probablemente atestigua el proceso de cambio que sufrieron las comunidades vegetales que vivieron en el Cretácico como respuesta a las condiciones climáticas cambiantes.

La presencia de la paleoflora de El Cien durante el Mioceno de Baja California, la cual es muy parecida a **SJA** demuestra que aun en el Mioceno existieron regiones con las condiciones climáticas aptas para el desarrollo de Selvas Tropicales Transitorias. Además, por su distancia en tiempo y espacio, es probable que este tipo de comunidades transitorias se encontraran distribuidas en otras zonas del país y que pudieron haber prosperado entre el Oligoceno y el Mioceno. Sin embargo, para poder observar la verdadera distribución espacial y temporal de este tipo de tipo de vegetación es necesario estudiar un mayor número de paleocomunidades pertenecientes a estas épocas.

### **7.15 Es necesario actualizar y mejorar los modelos de reconstrucción paleoclimática**

Los modelos de inferencia climática a partir de características morfológicas de las plantas han sido de gran ayuda para reconstruir ambientes pasados, por ello es necesario siempre modificar y mejorar estos modelos a la luz de los nuevos hallazgos que se tienen en materia de ecología y fisiología vegetal (Olson y Rosell, 2012; Royer *et al.*, 2012 Anfodillo *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2014)

En futuros trabajos de reconstrucción climática, específicamente los que se basan en caracteres anatómicos de la madera, es necesario reconsiderar si todos los caracteres que se utilizan tradicionalmente en éstos modelos se encuentran realmente influenciados por el

clima y no por otras variables, tal es el caso del tamaño de los elementos de vaso y su densidad que aunque tradicionalmente se pensaba que se encontraban influenciados por el hábitat y el clima, se ha visto que se encuentran más relacionados con la altura y diámetro de la planta (Olson *et al.*, 2014). De la misma forma, sería importante reconsiderar caracteres anatómicos de la madera que han sido considerados tradicionalmente poco importantes en éste tipo de estudios. Las nuevas técnicas estadísticas podrían dilucidar si en verdad estos caracteres son o no influenciados por el clima.

## 8. CONCLUSIONES

El estudio de la relación entre las plantas y el clima, específicamente la relación que existe entre el clima y la expresión de caracteres foliares y anatómicos de la madera ha sido muy importante en los últimos años para la paleobotánica ya que junto con la geología y la palinología ha permitido reconstruir de manera integral los ambientes bajo los que se han desarrollado las angiospermas a través del tiempo. Además, ha permitido el desarrollo de modelos estadísticos capaces de predecir una gran variedad de condiciones climáticas, entre estos modelos destacan el modelo basado en la arquitectura foliar CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) desarrollado por Wolfe (1990) y el modelo basado en caracteres anatómicos de la madera mejorado por Martínez-Cabrera *et al.*, en 2008. Si bien el uso de modelos basados en caracteres anatómicos de la madera ha sido poco usado, es una buena opción para la reconstrucción paleoclimática ya que, junto con las hojas, son los órganos vegetales más abundantes en el registro fósil.

El estudio paleoclimático de la paleocomunidad de **SJA**, realizado a partir de caracteres anatómicos de la madera se suma al esfuerzo por entender como la dinámica climática de la Tierra, ha contribuido al del origen, evolución y establecimiento de la vegetación actual de México. Además, con el resto de las interpretaciones realizadas para el Oligoceno del estado de Puebla se puede observar que la parte central del país estaba pasando por un proceso de transición climática y ecológica que ya venía desarrollándose desde el Cretácico. Además, este estudio demuestra que las condiciones climáticas, específicamente las del Valle de Tehuacán no fueron las mismas durante el Oligoceno-Mioceno que en la actualidad: el modelo de estimación paleoclimática muestra que la paleocomunidad de **SJA** creció bajo un clima de transición, el cual no puede ser asignado a cualquiera de los climas tropicales actuales, contando con características propias de dos tipos climáticos (Am y Af).

Además, los índices de vulnerabilidad, índices de mesomorfía, las características de los elementos de vaso y los análisis estadísticos, sugieren que la vegetación de San Juan Atzingo también tuvo características de transición, presentando características propias tanto de selvas bajas como de selvas altas.

Por último, el estudio de la paleocomunidad de **SJA**, junto con las paleocomunidades oligocénicas estudiadas hasta el momento, demuestran que durante el Oligoceno ya se encontraban establecidas en el norte y centro del país tipos de vegetación adaptadas a cierta estacionalidad. También, se puede observar que la región xerofítica de Puebla presentó condiciones de aridez y estacionalidad mucho menos acentuadas que en la actualidad permitiendo el desarrollo de comunidades vegetales de transición: con elementos tanto de selvas bajas, de chaparrales y de selvas altas. Resulta de interés observar que, a partir del Eoceno las paleocomunidades de México presentan una mezcla de elementos típicos de los trópicos húmedos y del trópico seco. Motivo por el cual, la paleocomunidad de **SJA**, por sus acentuadas características de transición entre el trópico húmedo y el trópico seco, podría ser un ejemplo del largo proceso de evolución, diferenciación y expansión de las selvas tropicales mexicanas.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

- Abundis-Bonilla, L. A., Barajas-Morales, J. y P. Tenorio-Lezama 2004. Anatomía de Maderas de México: árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla. Publicaciones especiales 19. Instituto de Biología. UNAM.
- Achelis, S, B. 2004. El Análisis Técnico de la A a la Z. Valor Editions. Barcelona, España. p: 149-150.
- Aguilar-Rogriguez, S., Barajas-Morales, J. y J. D. Tejero-Díez. 2000, Anatomía de Maderas de México: Especies de un Bosque Mesófilo de Montaña. Publicaciones Especiales del Insituto de Biología 17. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Aguilera, J. G. 1906. Excursión de Tehuacán a Zapotitlán y San Juan Raya, México. En: X Congreso Geológico Internacional, Libreto-Guía 7: México. International Geological Congress. 27 pp.
- Alves, S. E. y V. Angyalossy-Alfonso.2000. Ecological Trends in the Wood Anatomy of Some Brazilian Species. 1. Growth Rings and Vessels. IAWA Journal. 21(1): 3-30.
- Anfodillo, T., Petit, G. y A. Crivellaro. 2013. IAWA Journal. 34(4): 352-364.
- Aranque, O., Jaimez E. R., Azócar, C., Espinoza W. y W. Tezara. 2009. Relaciones entre Anatomía Foliar, Intercambio de Gases y Crecimiento en Juveniles de Cuatro Especies Forestales. INTERCIENCIA. 34(10): 725-729.
- Arguñigo, C. M. 2010. Aplicación del Sistema de Información Geográfica (SIG) en el modelamiento del río Ucayali. Identificación de los cambios y su influencia ambiental (Sector Pucallpa). Biblioteca Nacional del Perú. Perú.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez L. y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. 472-475.
- Avellaneda, C. R., Guerrero-Suastegui M., Hernández-Martínez, J. R. y A.E. Mariscurrena Guadarrama. 1987. Estudio geológico del área Tehuacán-Ixcaquixtla. Estado de Puebla, México: Instituto Politécnico Nacional, tesis de licenciatura, p. 67.
- Awasthi N. 1984. Studies on some carbonized woods from the Neyveli Lignite deposits India. Geophytology. 14: 82-95.

- Ayala-Robledo, G. 2015. Inferencia del clima y elevación de la formación Olmos, Coahuila, México, del cretácico tardío (Maastrichtiano) mediante la fisionomía de hojas fósiles y determinación de nuevo material. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 152 p.
- Ayup, M., Chen, Y., Li, W. y R. Su. Changes of xylen hydraulic efficiency and native embolism of *Tamarix ramosissima* Ledeb. Seedling under different drought stress conditions and after rewatering. South African Journal of Botany. 78 75-82.
- Baas, P. y F. H. Schweingruder. 1987. Ecological trends in the Wood anatomy of trees shrubs and climbers from Europe. IAWA. Bull n. s. 8: 245-274.
- Baas, P., Werker, E. y A. Fahn. 1983. Some Ecological Trends in Vessel Characters. IAWA Bull n.s. 4(2-3): 141-159
- Baldocchi, D., Kelliher, M. F., Black, A. y P. Jarvis. 2008. Climate and vegetation control on boreal zone energy exchange. Global Change Biology. 6:69-83.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood Structural Differences Between Trees of Two Tropical Forests in Mexico. IAWA Bulletin n, s. 6 (4): 355-364.
- Barradas, L. V. y L. Fanjul. 1985. Equilibrio Hídrico y Evapotranspiración en una Selva Baja Caducifolia de la costa de Jalisco, México. BIOTICA. 10 (2): 199-210.
- Bass, P. 1973. The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. Blumea. 21: 193-258.
- Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. PNAS. 102(31): 10919-10923.
- Bianchini, E., Pimenta, A. J. y M. A. dos Santo. 2001. Spatial and Temporal Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. Brazilian Archives of Biology and Technology. 44(3): 269-276.
- Blakey, R. 2011. Paleogeography and Geologic Evolution of North America. Northern Arizona University. Página en red: <https://www2.nau.edu/rcb7/nam.html>. Consulta: 3 de Enero 2015
- Boshier, D. H. y A. T Lamb. 1997. *Cordia alliodora*, Genética y Mejoramiento de Árboles. Tropical Forestry Papers. Oxford Forestry Institute. Oxford. 100 pp.

- Brandes N. F. A. 2007. Anatomia do Lenho e Dendrocronologia de Lianas da Família Leguminosae Ocorrentes na Mata Atlântica. Tesis de Maestría (Botánica). Escola Nacional de Botânica Tropical, do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasil. 94 pp.
- Brea, M. y F. A. Zucol. 2006. Leños fósiles de Boraginaceae de la Formación Peñas Coloradas (Paleoceno superior), Puerto Visser, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*. 43(1): 139-146.
- Brea, M., Zucol, F. A. y M. J. Franco. 2013. Paleoflora de la formación Paraná (Mioceno tardío), cuenca Chaco-Paranaense, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación especial, El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. 14:28:40.
- Brovkin, V. 2002. Climate-vegetation interaction. *Journal de Physique*. 12: 57-72.
- Bullock S. H y A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*. 22(1): 22-35.
- Calderón-García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla. En: XX Congreso Geológico Internacional, Libro Guía, Excursión A-11, Estratigrafía de Mesozoico y tectónica del sur del estado de Puebla; Presa de Valsequillo, Sifón de Huexotitlanapa y problemas hidrológicos de Puebla: México, D.F. Congreso Geológico Internacional, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, 9-27.
- Calvillo-Canadell, L. 2000. Determinación taxonómica de estructuras reproductivas y vegetativas de plantas fósiles de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Maestría (Ciencias). División de estudios de Posgrado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 64 pp.
- Calvillo-Canadell, L. 2005. Leguminosae del Eoceno y Oligoceno de México: Contribución al entendimiento histórico de su biodiversidad en el país. Tesis de Doctorado (Ciencias). Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 102 pp.
- Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. Reproductive structures of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Late Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) Formations, Mexico. *American Journal of Botany*. 94(10): 1658-1669.

- Calvillo-Canadell, L., Rodríguez-Reyes, O. J., Medina-Lemos, R. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2013. Eocene *Bursera* (Burseraceae) in La Carroza Formation, Mexico: a dry tropical flora member. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. (65) 3:631-643.
- Camou, G. A. 2001. Análisis de patrones microclimáticos en una selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 115 pp.
- Cannon, W. A. 1910. Water-conducting systems of some desert plants. *Botanical Gazette*, 39: 461-408.
- Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso*. 6: 25-44.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Univ. Calif. Press. Berkeley. USA.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64(7): 887-896.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy of the wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso*. 9: 499-553.
- 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. Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer-Verlag. Germany. 436 pp.
- Carlquist, S. y D. A. Hoekmann. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern California flora. *IAWA Bull.* 6 (4): 319-347.
- Casas-Castillo, Ma del C. y M. Alarcón-Jordán. 1999. *Meteorología y Clima*. Edicions UPC. Barcelona, España. pp: 117.
- Castañeda-Posadas, C. 2007. Modelo paleoclimático basado en caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas. Tesis M. en C. Biol. (Sistemática). Instituto de Geología UNAM. México, DF. 160 pp.
- Cather, S. M., Dunbar, N. W., McDowell, F. W., McIntosh, W. C. y C. William. 2003. Early Oligocene global cooling, volcanic iron fertilization, and the ignimbrite flare-up of

- southwestern North America. Geological Society of America Abstracts with Programs. 35:225.
- Cebrián, A. F. 1995. Clasificación funcional de las ciudades ecuatorianas según el análisis de componentes principales. Colección de Tesis Doctorales N° 22. Universidad de Castilla-La Mancha. España. 712 p.
  - Cevallos-Ferriz, S. R. S. y L. Calvillo-Canadell. 2012. La historia que cuentan las plantas. UNAM, Instituto de Geología: Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Gobierno del Estado de Chiapas, Secretaría del Medio Ambiente e Historia Natural, Universidad de Ciencia y Artes de Chiapas. México. 211 p.
  - Cevallos-Ferriz, S. R. S. y J. L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García-Mendoza, A. L., Ordoñez, D. Ma. J. y M. Briones-Salas (Eds). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza, World Wildlife Fund. México, D.F. México. Pp. 87-104.
  - Cevallos-Ferriz, S. R. S. y J. L. Ramírez. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. Ciencias (52): 46-57.
  - Cevallos-Ferriz, S. R. S., E. A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. Act. Bot. Mex. 100: 317-350.
  - Chaloner, G. T., y G. T. Creber. 1990. Do fossil plants give a climatic signal?. Journal of Geological Society 147: 343-350.
  - Chermезon, G. C. 1904. Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Annales des sciences naturelles. Bot. IX 12:117-313.
  - Choat, B., Ball C. B., Luly, G. J. y M. A. J. Holtum. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. Trees. 19:305-311.
  - Choat, B., Sack, L. y M. N. Holbrook. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine Cordia species growing in tropical forests with contrasting precipitation. New Phytologist. 175 (4): 686-698). Ann. Bot. 28(3): 445-450.
  - Chowdhury, A. K. 1936. Terminal and Initial Parenchyma Cells in the Wood of *Terminalia tomentosa* W. & A. New Phytologist. 35(4): 351-358.

- Chowdhury, A. K. y N. K. Tandon. 1964. A Fossil Wood of *Terminalia tomentosa* W. & A. from the Tertiary of Burma.
- Cifuentes-Ruiz, P., Vega, F. J., Cevallos-Ferriz, S. R. S., González-Soriano, E., Zaragoza-Caballero, S. y L. Garibayromero. 2007. Oligocene Scorpion and insects (Plecoptera and Coleoptera) from the Los Ahuehuetes Locality, Puebla, Mexico. *Ameghiniana*. 44(4): 673-679.
- Comisión Nacional del Agua, Servicio Meteorológico Nacional. 2010. Normales Climatológicas por estación. Página en red: [http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com\\_content&view=article&id=42&Itemid=75](http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75). Consulta: 18 de Octubre 2014
- Condit, R., Watts, K., Bohlman, S., Pérez, R., Foster, R. y S. P. Hubbell. 2000. Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of Vegetation Science*. 11: 649-658.
- Dávalos-Álvarez, O. G., Nieta-Samaniego, A. F., Alaniz-Álvarez, S. A., Martínez-Hernández, E. y E. Ramírez-Arriaga. 2007. Estratigrafía cenozoica de la región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la falla de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 24: 197-215.
- de Carvalho M. A. 1997. A synopsis of the genus *Dalbergia* (Fabaceae: Dalbergieae) in Brazil. *Brittonia*. 49 (1): 87-109.
- Denise, P. y D. De Franceschi. 2007. Neogene woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geosciences*. 82 (4): 343-354.
- Di Franco, M. 2013. Factor Analysis and Principal Component Analysis. *Metodologia delle scienze umane*. Vol. 23. FrancoAngeli Ed. Milan, Italia.
- Domingo, L., López-Martínez, N., Leng, M. J. y S. T. Grimes. 2009. Registro del Máximo Térmico del Límite Paleoceno-Eoceno en las Secciones de Claret y Tendrúy y su Relación con los Yacimientos de Mamíferos de Trep (Unidad Surpirenaica Central, Lérida). *Paleolusitania*. (1): 161-167.
- Domínguez de la Torre, A. 2013. Reconstrucción paleoclimáticas con base en la diversidad foliar del mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 78 pp.

- Eguiarte-Frums, L. E. y C. Jiménez-Sierra. 2000. Análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L009. México D. F.
- Eguiluz de Antuñano, S., Aranda, G. M. y R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 53:1-26.
- Estrada-Ruíz, E., Upchurch, G. R., Wolfe, J. A. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Comparative Morphology of Fossil and Extant Leaves of Nelumbonaceae, Including a New Genus from the Late Cretaceous of Western North America. *Systematic Botany*. 36(2): 337-351.
- Estrada-Salinas, F. 2014. Descripción de hojas fósiles de angiospermas de la localidad Oligocénica “Los Ahuehuetes”, Tepexi de Rodríguez, Puebla y su comparación con taxa actuales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 106pp.
- Fanjul, L. y V. L. Barradas. 1987. Diurnal and Seasonal Variation in the Water Relations of Some Deciduous and Evergreen Trees of a Deciduous Dry Forest of the Eastern Coast of Mexico. *Journal of Applied Ecology*. 24: 298-303.
- Fernández, de la F. 2011. Análisis de Conglomerados. Fac. Ciencias Económicas y Empresariales. Universidad Autónoma de Madrid. 55p.
- Ferrari, L., Conticelli, S., Vaggelli, G., Petrone, M. C. y P. Manetti. 2000. Late Miocene volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics*. 318: 161-185
- Ferrari, L., Valencia-Moreno, M. y S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. Volumen Conmemorativo del Centenario. *Temas Selectos de la Geología Mexicana*. 57:343-378
- Flores-Rocha, L. A. 2014. Maderas de Leguminosae en el neógeno de México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 95 pp.
- Foley, A. J., Levis, S., Prentice, C. I., Pollard, D. y I. S. Tompson. 1998. Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology*. 4: 561-579.

- Frederiksen, O. 1991. Pulses of Middle Eocene to Earliest Oligocene climatic Deterioration in Southern California and the Gulf Coast. *PALAIOS*. (6) 6: 564-571.
- Gandolfi, S., Joly, C. A. y L. H. F. Filho. 2009. "Gaps of Deciduousness": Cyclical Gaps in Tropical Forests. *Sci. Agric.* 66(2): 280-284.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios México. 71 pp.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 90 pp.
- Garduño-Ramírez. 1996. Análisis foliar de plantas del Terciario, Tepexi de Rodríguez, Puebla: *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae). Tesis de Licenciatura (Biología). FES Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 51 pp.
- Gavilán-García, R. 1994. Estudio de las relaciones entre la vegetación y el clima en el Sistema Central Español. Tesis de Doctorado. Facultad de Farmacia, Departamento de Biología Vegetal II. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 367 pp.
- Gobierno del Estado de Tamaulipas. 2008. Plan Municipal de Desarrollo 2008-2010. Altamira, Tamaulipas.
- Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, Ma. T. y L. Ferrari. 2007. Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geological Society of America Special Papers*. 422: 129-181
- González-Andrés, F. 2001. Caracterización morfológica. En González-Andrés, F. Y Villamil, J. M. (Eds). *Conservación y Caracterización de Recursos Filogenético*. Publicaciones Instituto Nacional de Educación Agrícola, Valladolid, España. 199-217.
- González-Vanegas, X. S. 2014. Reconstrucción Paleoclimática basada en la Fisionomía foliar de Impresiones Fósiles de Angiospermas Eocénicas de la Formación Carroza en la Popa, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura (Biología).

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 52 pp.

- Graham, A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic History of North America Vegetation. Oxford University Press. New York. USA. 350 pp.
- Guzmán-Vázquez, I. 2015. Arquitectura foliar de improntas cretácicas de la Formación Olmos, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 75 p.
- Hacke, U. G. y S. J. Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 4(2) 97-115.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Mahabub A. Mb., Roychowdhury, R. y M. Fujita. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14: 9643-9684.
- Hernández-Estévez, S. 1980. Excursión geológica al borde noroeste de la paleopenínsula de Oaxaca (Sureste del Estado de Puebla), en V Congreso Geológico Nacional, Libro Guía: México, Sociedad Geológica Mexicana. 11 p.
- Hernández-Villalva, D. V. 2012. Inferencia del paleoclima de la formación miocénica en Ixtapa. Chiapas, utilizando la fisionomía foliar de los fósiles. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 84 pp.
- Herrera, A. D. y I. J. del Valle. 2011. Reconstrucción de los Niveles del Río Atrato con Anillos de Crecimiento de *Prioria copaifera*. *Dyna*. 78 (169): 121-130.
- Huff, P. Wilf. P. y J. E. Azumah. 2003. Digital Future for Paleoclimate Estimation from Fossil Leaves?. *Preliminary Results. PALAIOS*. 18: 266-274.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2016. Página en red: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/?v=bGF0OjE4LjMyMjg0LGxvbjotOTcuMzc2MjcsejoxMg==>.
- Instituto Nacional para el Federalismo y Desarrollo Municipal. 2010. Enciclopedia de los municipios y Delegaciones de México. Página en red: <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM21puebla/municipios/21124a.html>. Consulta: 4 de Noviembre 2014.

- INTA. 2000. ERIC. Extractor rápido de información climatológica. Instituto Nacional de Tecnología del Agua. México.
- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L. P., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M. J., de la Parra, F., Morón, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, G., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R., Parra, F., Alvarán, M., Osorno, J., Crowley, J. L., Valencia, V. y J. Vervoort. 2010. Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation. *Science*. 330: 957-961.
- Jiménez, G. J. A. y A. J. I. del Valle. 2011. Estudio del crecimiento de *Prioria copaifera* (Caesalpinaceae) mediante técnicas dendrocronológicas. *Revista de Biología Tropical*. 59 (4): 1813-1831.
- Kew. 2015. Legumes of the World. Resources and Databases. Página en red: <http://www.kew.org/science-conservation/research-data/resources/legumes-of-the-world/genus/lonchocarpus>. Consulta: 20 de Mayo 2015.
- Kukachka, B. F. 1965. CATIVO, *Prioria copaifera* Gris. U.S. Forest Service Research Note. U.S. Department of Agriculture. FPL-095.
- Lindorf, H. 1994. Eco-Anatomical Wood Features of Species From a Very Dry Tropical Forest. *IAWA Journal*. 15(4): 361-376.
- Maass, J. M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. y J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: Noguera, F. A, Vega Rivera, J. H., García, A. A. N. y Avendaño, Q. M. (Eds). *Historia Natural de Chamela*. 2da ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p: 225-539.
- Magallón-Puebla, S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1993. A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the Late Cenozoic Pie de Vaca Formation, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany*. 80: 1162-1167.
- Marcati, C. R., Angyalossy V. y F. R. Evert. Seasonal Variation in Wood Formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *IAWA Journal*. 27(2): 199-211.
- Martínez Cabrera, H. I. 2004. Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur. Tesis de Maestría (Sistemática). Posgrado en Ciencias

- Biológicas. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 91 pp.
- Martínez-Cabrera, H. I. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2008. Palaeoecology of the Miocene El Cien Formation (Mexico) determined from wood anatomical characters. *Review of Paleobotany and Palynology*. 150: 154-167.
  - Martínez-Cabrera, H. I., Cevallos-Ferriz S. R. S. y I. Poole. 2006. Fossil Woods from early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 138: 141-163.
  - Martínez-Cabrera, H., Ramírez-Garduño, L. J. y E. Estrada-Ruiz. 2014. Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 66: 41-52.
  - Martínez-Hernández, E. y E. Ramírez-Arriaga. 1996. Oligocene phosphorite sequence and the presence of low biomass vegetation from San Gregorio Fm., Baja California, Mexico. IX IPC Meeting. Houston, Texas, U.S.A. June 23-28. Abstracts: p.98.
  - Miller, J. S. 2001. New Boraginaceae from Tropical America 4: Three New Species of *Cordia* from South America. *Novon*. 11 (4): 421-428.
  - Miller, J. S. y M. Gottschling. 2007. Generic Classification in the Cordiaceae (Boraginales): Resurrection of the Genus *Varronia* P. Br. *Taxon*. 56 (1): 163-169.
  - Miranda, F. y X. E. Hernández. 1963. Los tipos de Vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-176.
  - Morán-Zenteno, D., Martiny, B., Tolson, G., Solís-Pichardo, G., Alba-Aldave, L., Hernández-Bernal, Ma del S., Macías-Romo, C., Martínez-Serrano, G. R., Schaaf, P. y G. Silva-Romo. 2000. Geocronología y características geoquímicas de las rocas magmáticas terciarias de la Sierra Madre del Sur. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 53: 27-58.
  - Mosbrugger V. y T. Utescher. 1997. The coexistence approach- a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 134: 61-86.
  - Murphy P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-68.

- Nieto-Samaniego, A. F., Alaniz-Álvarez, S.A., Silva-Romo G., Eguiza-Castro, M. H. y C. C. Mendoza-Rosales. 2006. Latest Cretaceous to Miocene deformation events in the eastern Sierra Madre del Sur, México, inferred from the geometry and age of major structures. *Geol Soc Am Bull.* 118:1868–1882.
- Noguera, F. A, Vega Rivera, J. H., García, A. A. N. y Q. M. Avendaño. *Historia Natural de Chamela.* 2da ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p: 7.
- Núñez-Colín, C. A. y D. Escobedo-López. 2011. Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía Mesoamericana.* 22: 415-427.
- O’Brien, J. J., Oberbauer S. F. y D. B. Clark. 2004. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell Environment.* 27: 551-567.
- Olson, M. E., Anfoldillo, T., Rosell, Petit, G., Crivellaro, A., Isnard, S., León-Gómez, C., Alvarado-Cárdenas, L. O. y M. Castorena. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters.* 17(8): 988-997.
- Olson, M. E., Rosell J. A., León, C., Zamora, S., Weeks, A., Alvarado-Cárdenas, L. O., Cacho, N. I. y J. Grant. 2013. Convergent Vessel Diameter-Stem Diameter Scaling across Five Clades of New and Old World Eudicots from Desert to Rain Forest. *International Journal of Plant Sciences.* 174(7): 1062-1068.
- Olson, M. O. y J. A. Rosell. 2012. Vessel Diameter-stem Diameter Scaling across Woody Angiosperms and the Ecological Causes of Xylem Vessel Variation. *New Phytologist.* 197: 1204-1213.
- Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R. y S. Anthony. 2009. *Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0.* World Agroforestry Centre, Kenya. Página en red: <http://www.feedipedia.org/node/1650>
- Palolin, P., Lucas, C., Piedade, F. M. T. y F. Wittmann. 2010. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany.* 105: 129-139.
- Pedroza, H. y L. Dicovskyi. 2007. *Sistema de análisis estadístico con SPSS.* Instituto interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA), Instituto Nicaragüense de Tecnología Agropecuaria (INTA). Managua. 152pp.

- Pérez-García, E., Meave, J. A. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and Vegetation of the Seasonally Dry Tropics in Mexico: Origin and Biogeographical Implications. *Acta Botanica Mexicana*. 100: 149-193.
- Pérez-Maussán, A. I. 2013. Descripción de Imporntas Foliares Eocénicas de la Formación La Carroza, "La Popa", Nuevo león, México, y su Comparación con Taxa Actuales. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 114 pp.
- Pitier, H. 1917. The Middle American Species of Lonchocarpus. *Contributions from the United States National Herbarium*. (20) 2: 37-93.
- Poole, I. 2000. Fossil angiosperm wood: its role in the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 134: 361-381.
- Ramírez, J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000. Leaves of Salicaceae (Salix and Populus) from Oligocene sediments near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. 161(3): 521-534.
- Ramírez-Arriaga, E. 2005. Reconstrucción paleoflorística de la Formación Cuayuca con base en análisis palinoestratigráfico e implicaciones paleogeográficas. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Geología. p 231.
- Ramírez-Arriaga, E., Martínez-Hernández, E., Flores-Olvera, H., Ochotorena, H. y M. B. Prámparo. 2008. Correlation of the Late Eocene-Early Oligocene Izúcar de Matamoros Evaporites (Cuayuca Formation) in Mexico Basen on Pasimony Analysis of Endemicity. *Palynology*. 32: 231-252.
- Ramírez-Arriaga, E., Prámparo, M. B., Nieto-Samaniego A. F., Martínez-Hernández, E., Valiente-Banuet, A., Macías-Romo, C. y O. G. Dávalos Álvarez. 2014. Palynological evidence for Middle Miocene vegetation in the Tehuacán Formation of Puebla, México. *Palynology*. 38: 1-27.
- Rodríguez-Jaume, M. J y R. Mora-Catalá. 2001. Análisis clúster o análisis de conglomerados. En: Rodríguez-Jaume, M. J y Mora-Catalá (Eds). *Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS*. Universidad de Alicante. Departamento de Sociología I. 145-155.
- Rodríguez, R. O. J. 2009. Material Foliar del Eoceno de la Formación Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de Maestría (Sistemática). Posgrado en Ciencias

- Biológicas. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 78 pp.
- Röhl, U., Westerhold, T., Bralower, T. J. y J. C. Zachos. 2007. On the duration of the Paleocene-Eocene thermal maximum (PETM). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. 8(12).
  - Rossenbach, L. 2014. El cambio climático y la Antropología: perspectivas culturales sobre un problema ambiental global. En: *Actas del XII Congreso de Antropología de la Federación de Asociaciones de Antropología del Estado Español, del 2 al 2 de Septiembre del 2014, Terragona, España*. p: 223.
  - Royer, D. L., Peppe, D. J., Wheeler, E. A. y Ü Niinemets. 2012. Roles of Climate and Functional Traits in Controlling Toothed vs. Untoothed Leaf Margins. *American Journal of Botany*. (99)5: 915-922.
  - Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot Mex*. 14:3–12.
  - Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Página en red: [http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Cont.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf). Consulta: 5 de Marzo 2015.
  - Rzepecki, A., Zeng, F. y F. M. Thomas. 2011. Xylem anatomy and hydraulic conductivity of three co-occurring desert phreatophytes. *Journal of Arid Environments*. 75 (4): 338-345.
  - Sacandé, M., Vautier, H., Sanon, M. y L. Schmidt. (2007). *Dalbergia melanoxydon* Guill. & Perr. Seed Leaflet. University of Copenhagen. (135).
  - Sainz-Reséndiz, B. A. 2011. Descripción e identificación de maderas del paleógeno de San Juan Atzingo, Puebla, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 58 pp.
  - Sarukán, J., Patricia, K., Carabias, J., Soberó, J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J., Halffter, G., González, R., March, I., Mohar, A., Anta, S. y J. de la Maza. 2009. *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de*

- sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Schöngart, J., Piedade, F. T. M., Ludwingshausen, S., Horna, V. y M. Worbes. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 581-597.
  - Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente. Bitácora Ambiental del Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial del Estado de Yucatán. Página en red: <http://www.bitacoraordenamiento.yucatan.gob.mx/>. Consulta: 1 de Mayo 2015.
  - Smith, B. V., David, H. C., Cardenas, B. M. y L. Z. Yang. 2013. Climate, river network, and vegetation cover relationships across a climate gradient and their potential for predicting effects of decadal-scale climate change. *Journal of Hydrology*. 488: 101-109.
  - Sobrado, M. A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia*. 96: 19-23.
  - Sokal, R. R. y P. H. A. Sneath. 1963. Principles of numerical taxonomy. Freeman and Company. San Francisco. USA. 359 pp.
  - Souza, M. F., Gandolfi, S. y R. R. Rodrigues. 2014. Deciduousness Influences the Understory Community in Semideciduous Tropical Forest. *BIOTROPICA*. 46(5): 512-515.
  - Starr, M. A. 1912. Comparative Anatomy of Dune Plants. *Botanical Gazette*. The University of Chicago Press. 54 (4): 265-305.
  - Süß, H. 1987. Zwei neue Kieselhölzer, *Cordioxydon barthelii* gen. nov., sp. nov., und *Euebenoxydon saharicum* gen. nov., sp. nov., aus der Südwestsahara, Ägypten. *Feddes Repertorium* 98: 521-536.
  - Tan-Shu, H. 2010. 54. DALBERGIA Linnaeusf., Suppl. Pl. 52, 316. 1782, nom. cons. En: Wu, Z. Y., P. H. Raven y D. Y. Hong (Eds.). Flora of China. Vol. 10 (Fabaceae). Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
  - Tarbuck, E. J. y Lutgens, F. K. y D. Tasa. 2005. Ciencias de la Tierra una introducción a la Geología física. Ed. Pearson Prentice Hall. España 736 p.
  - Torres, D. T. y A. A. Arrieta. 1999. Diagnóstico de la unidad de riego Puente Nacional, Veracruz, México. *Terra*. 17(4): 345-354.

- Tropicos. <http://www.tropicos.org/>. Consultada en Agosto del 2015.
- Turner, P. D., Cohen, B. W., Kennedy, E. R., Fassnacht, S. K. y M. J. Briggs. 1999. Relationships between Leaf Area Index and Landsat TM Spectral Vegetation Indices across Three Temperate Zones Sites. *Remote Sensing of Environment*. 70: 52-68.
- Velasco de León, P. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000. Leaves of *Cercocarpus mixteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Paleobotany and Palynology*. 111: 285-294.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75: 105-135.
- Villaseñor, J. L. y E. Ortíz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* 85: S134-S142.
- Walker, J.D., Geissman, J.W., Bowring, S.A., y L. E. Babcock. (Comps.). 2012. *Geologic Time Scale v. 4.0: Geological Society of America*. The Geological Society of America.
- Weis, E. y J. A. Berry. Plants and high temperature stress. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 42: 329-346.
- Wheeler, E. y P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous Wood and significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin n.s.*12: 275-318.
- Wiemann, M. C., Manchester, S. y E. A. Wheeler. 1999. Palaeotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters. *Palaios*. 14:459-474.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E. A., Manchester, S. R. y K. M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 139: 83-100.
- Williams, J. L. H. 2013. Ecoanatomía de la madera en un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana*. 57(2): 115-129.
- Williams, J. L., Bunyavejchewin, S. y J. P. Baker. 2008. Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia*, 155(3): 571-582.

- Wolfe, J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin. 2040: 1-71.
- Wolfe, J. A. 2001. Using leaves for paleoclimatic estimates. *Paleobios* 21:135.
- Woodcock, D. W. y C. M. Ingas. 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.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology*. 87: 391-403.
- Yáñez-Espinosa, L., Terrazas, T. y L. López-Mata. 2006. Integrated Analysis of Tropical Trees Growth: A Multivariate Approach. *Annals of Botany*. 98: 637-645.
- Zach, A., Schuldt B., Brix, S., Horna, V., Culmsee, H. y C. Leuschner. 2010. Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height tropical rain forest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 205 (8): 506-512.
- Zapotitla, R. J. 2011. Precursores de protones relativistas solares por análisis digital de señales utilizando transformada de wavelet y análisis de componentes principales. Tesis de Licenciatura (Ingeniero Geofísico). Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 97pp.
- Zimmerman, M. H. 1983. Xylem structure and ascent of the sap. Springer-Verlag. Berlin. 284.
- Zúñiga-López, I. y E. Crespo del Arco. 2010. *Meteorología y Climatología*. Universidad Nacional de Educación a Distancia. Madrid. 269 p.

## 10. APENDICES

**Apéndice 1.** Matriz básica de datos (Martínez-Cabrera *et al.*, 2008; Weimann *et al.*, 1989; Castañeda-Posadas 2007)

<i>Carácter</i>	CHAMELA	MESOFILO	TUXTLAS	MANAUS	PORTOVELHO	OCUILAN	TEHUACAN	CAMPECHE	TAFELBERG	PANOTLA	CHAJUL	CIEN	ATZINGO
Agrupamiento	1.88	1.66	1.787	1.648	1.564	1.66	2.566	1.65	1.548	1.397	1.714	1.487	1.746
Frec. (V/mm <sup>2</sup> )	32.7	34.7	13.16	9.49	13.58	34.7	37.116	11.638	13.89	9.977	9.578	16.24	10.5
Diámetro de vasos (µm)	87.56	75.63	120.85	107.55	104.57	75.63	101.674	143.691	90.88	127.1	133.039	126.67	171.342
Pared de vaso (µm)	5.42	3.139	3.997	4.99	4.46	3.139	5	6.077	4.477	6.001	6.534	5.524	9.716
Long. elemento de vaso (µm)	293	703.9	484.25	540.1	477.55	703.9	340.395	345.758	577.4	263.84	271.168	313.64	344.965
P. de perforación	1	0.629	0.96	0.92	0.96	0.629	0.977	1	0.96	0.96	1	1	1
P. de perforación E.	0	0.55	0.072	0.12	0.16	0.55	0.023	0	0.04	0.08	0	0	0
Diámetro punt. v-v (µm)	6.75	7.528	7.31	4.43	4.52	7.528	6.512	8.024	3.41	8.8	8.919	5.846	6.136
Punt. v-v alternas	1	0.704	0.945	1	0.96	0.704	0.977	1	1	1	1	1	0.892
Punt. v-v opuestas	0	0.259	0.018	0.04	0.08	0.259	0.023	0	0.04	0	0	0.091	0.107
Punt. v-v escalariformes	0	0.259	0.054	0	0.04	0.259	0	0	0	0	0	0.045	0
Apotraqueal Difuso	0.258	0.518	0.164	0.32	0.32	0.518	0.302	0.7	0.4	0.83	0.958	0.227	0.428
Apotraqueal en agregados	0.096	0.296	0.127	0.52	0.32	0.296	0.163	0.3	0.32	0.13	0.042	0.136	0
Bandas apotraqueales	0.145	0.037	0.218	0.52	0.44	0.037	0.095	0.4	0.36	0.12	0.125	0.091	0.178
Paratraqueal escaso	0.274	0.792	0.291	0.64	0.52	0.729	0.558	0.4	0.76	0.583	0.667	0.227	0.285
Vasicéntrico	0.242	0.096	0.254	0.24	0.32	0.096	0.14	0.5	0.24	0.833	0.833	0.636	0.857
Confluente	0.258	0.074	0.254	0.08	0.24	0.074	0.326	0.2	0.12	0.25	0.271	0.364	0.178
Aliforme	0.242	0.074	0.254	0.2	0.24	0.074	0.163	0	0.16	0.27	0.167	0.5	0.0714
Bandas paratraqueales	0.113	0.037	0.254	0.08	0.04	0.037	0.116	0.5	0.04	0.06	0.145	0.091	0.821
Marginal	0.354	0.118	0.2	0.16	0.24	0.118	0.233	0.6	0.2	0.79	0.875	0.273	0.142
B.concéntricas	0.032	0.037	0.072	0.08	0.04	0.037	0.047	0.2	0.04	0	0.021	0.045	0.785
Frec. de radios (r/mm)	8.61	7.61	7.209	7.59	8.84	7.61	8.814	5.36	8.33	12.228	12.926	9.044	6.247
Alto R.M (µm)	376.4	846.14	683.2	660.66	481.91	846.14	400	483.573	572.79	203.73	213.949	394.42	341.342
Ancho R.M (c.)	2.93	4.67	3.78	2.72	2.36	4.67	1.5	2.693	2.64	1.462	2.405	2.682	2.458
Ancho R.M(µm)	39.36	60.435	50.358	40.3	26.99	60.435	7	37.966	37.81	27.1871	32.242	36.199	56.352
Ext. uniseriadas en rm (c.)	1.588	2.837	2.361	2	1.66	2.837	2	1.486	1.83	0.182	0.083	1.99	0
Ext. uniseriadas en rm (µm)	51.59	160.46	103.36	77.36	84.59	160.46	86	46.322	85.78	3.491	1.109	71.26	0

**Apéndice 1.1.** Matriz básica de datos (continuación) (Martínez-Cabrera *et al.*, 2008; Weimann *et al.*, 1989; Castañeda-Posadas 2007)

Caracter	CHAMELA	MESOFILO	TUXTLAS	MANAUS	PORTOVELHO	OCUILAN	TEHUACAN	CAMPECHE	TAFELBERG	PANOTLA	CHAJUL	EL CIEN	ATZINGO
Alto Radios Uniseriados (c.)	4.21	5.857	7.48	6.286	5.3	5.857	5.4	9.593	6.42	6.172	14.999	6.934	2.097
Alto Radios Uniser. ( $\mu\text{m}$ )	107.1	251.41	207.57	281.036	245.57	251.41	270	371.309	296.16	162.032	183.555	204.99	74.357
Radios exclusivamente uni.	0.129	0.037	0.073	0.2	0.24	0.037	0	0.1	0.24	0.229	0.188	0.182	0
Radios Uniseriados	0.806	1	0.963	0.96	0.92	1	0	0.9	0.96	0.625	0.667	0.954	0.428
Radios Hete.	0.516	0.778	0.8	0.84	0.8	0.778	0.764	0.4	0.88	0.375	0.333	0.591	1
Radios Homo.	0.5	0.222	0.218	0.2	0.2	0.222	0.27	0.5	0.12	0.67	0.75	0.409	0.357
Fibrotraqueidas	0.048	0.407	0.054	0	0.12	0.407	0.279	0.4	0.08	0.167	0.292	0	0.0357
Libriiformes	0.984	0.666	0.981	1	1	0.666	0.698	0.6	1	0.958	1	1	0.107
Fibras septadas	0.145	0.222	0.345	0.08	0.28	0.222	0.167	0.4	0.24	0.666	0.708	0.454	0.178
Septos por fibra	0.331	0.741	0.763	0.16	0.6	0.741	0.125	0.903	0.58	1.8	1.788	1.16	0.908
Pared fibra ( $\mu\text{m}$ )	3.84	4.538	3.2	5.256	4.54	4.538	133.826	5.204	4.616	4.084	4.021	3.038	3.63
D.lumen fibras	15.7	25.75	21.83	8.818	8.45	25.75	15.174	10.59	8.61	12.942	12.387	9.012	9.314
Anillos de crecimiento	0.89	0.77	0.509	0.36	0.6	0.77	0.667	0.3	0.6	0.645	0.354	0.727	0.608
Estratificación	0.29	0	0.091	0	0.08	0	0.2	0.3	0.04	0.37	0.292	0.045	0.428
Engrosamientos en Vasos	0	0.259	0.018	0	0.08	0.259	0.286	0.3	0.08	0.108	0.048	0.045	0
TMA ( $^{\circ}\text{C}$ )	24.59	15.67	22.84	26.6	25.1	15.67	17.7	26.8	-	-	-	-	-
TMMF ( $^{\circ}\text{C}$ )	21.98	13.2	19.3	26	23.5	13.2	5.3	19.3	-	-	-	-	-
IMAT ( $^{\circ}\text{C}$ )	4.98	4.97	6.23	1.6	2.5	4.97	5.9	6.2	-	-	-	-	-
PMA (mm)	798.4	1311.9	4555.7	2275.4	2355.5	1311.9	408.2	1377	-	-	-	-	-
PMMS (mm)	0.61	5.42	95.74	56.6	17.8	5.42	3.4	17.3	-	-	-	-	-
LTS (meses)	3	0	0	0	0	0	6	0	-	-	-	-	-
EMA (mm)	1322.15	1400.7	1023.4	812.1	793	1400.7	506	619.65	-	-	-	-	-
IMAE (mm)	185.54	70.3	80.24	60.5	60	70.3	29	138	-	-	-	-	-
E max (mm)	202.69	170.3	126.97	102	110	170.3	66	166	-	-	-	-	-
E min (mm)	17.1	100	46.72	42.2	50	100	37	28	-	-	-	-	-

**Apéndice 2.** Caracteres con valores de correlación altos para los tres primeros componentes (Sombreados en gris).

Carácter	1	2	3
Agrupamiento	-0.002	0.46	<b>-0.82</b>
Frecuencia (v/mm <sup>2</sup> )	0.61	0.49	-0.43
Diámetro de vasos (µm)	<b>-0.76</b>	0.16	0.29
Pared de vaso (µm)	<b>-0.79</b>	0.26	0.20
Longitud elemento de vaso (µm)	<b>0.93</b>	-0.21	0.07
Placa de perforación simple	<b>-0.91</b>	-0.23	-0.21
Placa de perforación escalariforme	<b>0.90</b>	0.18	0.22
Diámetro punteaduras v-v (µm)	.0.12	<b>0.72</b>	0.33
Punteaduras v-v alternas	<b>-0.82</b>	-0.42	-0.26
Punteaduras v-v opuestas	<b>0.82</b>	0.26	0.27
Punteaduras v-v escalariformes	<b>0.89</b>	0.29	0.26
Apotraqueal en agregados	0.52	-0.64	-0.15
Bandas apotraqueales	-0.18	<b>-0.80</b>	-0.09
Paratraqueal escaso	0.50	-0.10	-0.05
Vasicéntrico	<b>-0.79</b>	0.18	0.48
Alto radios multiseriados (µm)	<b>0.94</b>	-0.16	0.03
Ancho radios multiseriados (c.)	<b>0.84</b>	0.09	0.39
Ancho radios multiseriados (µm)	0.54	0.11	0.69
Extensiones uniseriadas en rm (c.)	<b>0.86</b>	-0.18	-0.27
Extensiones uniseriadas en rm (µm)	<b>0.96</b>	-0.07	-0.17
Radios exclusivamente uniseriados	-0.33	<b>-0.76</b>	0.18
Radios uniseriados	0.46	-0.56	0.59
Radios heterocelulares	0.58	-0.30	-0.31
Radios homocelulares	-0.67	0.38	<b>0.34</b>
Libriiformes	-0.03	-0.61	-0.10
Pared fibra (µm)	-0.04	0.36	<b>-0.90</b>
Diámetro lumen fibras	<b>0.74</b>	0.50	0.09
Estratificación	<b>-0.77</b>	0.49	0.12
Engrosamientos en vasos	0.45	0.43	-0.28

**Apéndice 3.** Distancia Euclidiana entre las comunidades actuales y fósiles.

	<b>Chamela</b>	<b>Mesófilo</b>	<b>Tuxtlas</b>	<b>Manaus</b>	<b>Porto Velho</b>	<b>Ocuilán</b>	<b>Tehuacán</b>	<b>Campeche</b>	<b>Panotla</b>	<b>Chajul</b>	<b>El Cien</b>	<b>Tafelberg</b>
<b>Mesófilo</b>	634.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Tuxtlas</b>	367.47	284.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Manaus</b>	378.84	265.52	69.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Porto Velho</b>	217.13	438.6	204.73	190.05	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Ocuilán</b>	634.07	0.06	284.05	265.52	438.6	-	-	-	-	-	-	-
<b>Tehuacán</b>	148.84	597.58	348.04	355.5	207.97	597.58	-	-	-	-	-	-
<b>Campeche</b>	133.88	527.88	251.19	267.25	143.21	527.88	168.91	-	-	-	-	-
<b>Panotla</b>	187.68	797.2	537.7	539.59	360.83	797.2	264.25	295.4	-	-	-	-
<b>Chajul</b>	179.13	785.64	525.97	527.67	349.66	785.64	256.64	283.66	15.04	-	-	-
<b>El Cien</b>	54.72	606.74	337.55	350.2	187.84	606.74	141.51	99.64	208.77	198.55	-	-
<b>Tafelberg</b>	347.92	312.72	149.75	97.4	136.14	312.72	323.08	256.9	492.73	481.24	320.77	-
<b>Atzingo</b>	120.23	647.68	386.96	387.79	223.29	647.68	189.39	153.31	168.45	154.12	106.46	349.03

**Apéndice 4.** Tabla con los datos de TMA, EMA, Emax y Emin para distintas selvas presentes en América.

País	Estado/Departamento	Localidad	Tipo de Vegetación	TMA (°C)	EMA (mm)	Emax (mm)	E min (mm)
México	Veracruz	Puente Nacional <sup>1</sup>	Selva Baja	25.3	1534.3	141.6	-
México	Tamaulipas	Altamira <sup>2</sup>	Selva Baja	29	1391	132.4	102.5
Perú	Ucayali	Ucayali <sup>3</sup>	Selva Baja	25.5	676.6	72	47.2
México	Yucatán	Celestún <sup>4</sup>	Selva Baja	24.8	2017.1	235.55	129.8
México	Yucatán	Valladolid <sup>4</sup>	Selva Mediana Subcaducifolia	24.4	1807.7	199.4	117.08
México	Campeche	Cd. Del Carmen <sup>5</sup>	Selva Mediana Subcaducifolia	26.8	619.65	166	28
México	Chiapas	Palenque <sup>5</sup>	Selva Alta	26	1265.9	159.1	63.1
México	Chiapas	Altamirano <sup>6</sup>	Selva alta	19.5	1124.5	115.7	65.3
México	Tabasco	Macuspana <sup>6</sup>	Selva Alta	26.8	1216.6	144.7	62.5
México	Tabasco	Yu-Balcah <sup>6</sup>	Selva Alta	26.5	1086.	132.9	54.2
México	Veracruz	Los Tuxtlas <sup>7</sup>	Selva Alta	22.84	1023.4	102	42.2
Brasil	Amazonas	Manaus <sup>7</sup>	Selva Alta	26.6	812.1	110	50
Brasil	Rondonia	Porto Velho <sup>7</sup>	Selva Alta	25.1	793	170.3	100
México	Baja California	El Cien <sup>7</sup>	-	24	762.4	184.6	57
México	Puebla	Atzingo	-	24.9	936.7	169.9	42.5

<sup>1</sup>Torres y Arrieta (1999); CONAGUA. <sup>2</sup>G.D.T. <sup>3</sup>Arguñigo. <sup>4</sup>SEDUMA. <sup>5</sup>Castañeda-Posada, 2007. <sup>6</sup>CONAGUA. <sup>7</sup>Martínez-Cabrera *et al.* 2008.