

00377



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

# **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Instituto de Geología

**Caracteres anatómicos de la madera como  
indicadores paleoambientales: el caso de la  
flora de la Formación El Cien (Oligoceno-  
Mioceno), Baja California Sur.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

PRESENTA:

**HUGO ISRAEL MARTÍNEZ CABRERA**

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

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2004



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.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MEXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.  
NOMBRE: Hugo Israel Martínez Cabrera  
FECHA: 10-06-2004  
FIRMA: Israel Martínez

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de marzo de 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) **Martínez Cabrera Hugo Israel**, con número de cuenta 90242814, con la tesis titulada: **"Caracteres anatómicos de la madera como marcadores paleoambientales: el caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur"**, bajo la dirección del(a) **Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz**.

Presidente:	Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz
Vocal:	Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez
Secretario:	Dr. Mark Earl Olson
Suplente:	Dr. Javier Caballero Nieto
Suplente:	Dra. María Engracia Hernández Cerda

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de mayo de 2004.

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A Gabriela

## AGRADECIMIENTOS

Al comité tutorial y revisores de la tesis por sus valiosas observaciones y guía: Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, Dr. Guillermo Ángeles Álvarez, Dr. Javier Caballero Nieto, Dr. Mark Olson y Dra. María Engracia Hernández Cerda.

A Josefina Barajas Morales (MEXU) por el préstamo de material preparado de Los Tuxtlas, Chamela y Ocuilán.

Agradezco a Imogen Poole su generosidad y enriquecedoras charlas. A Bep Mennega y Jifke Koek-Noorman sus comentarios con respecto a la identificación de las maderas fósiles. A Dew Makhan por su ayuda en el manejo de la colección y en la preparación del material actual. El acceso a la colección del Herbario Nacional de Holanda, Universidad de Utrecht enriqueció de manera notable los resultados aquí presentados. Dank u wel!

A Enoch por las largas y tediosas horas que le te tomó la preparación de los ejemplares fósiles.

A todos esos simpáticos personajes que hormigean por laboratorio de Paleobotánica: Emilio, Sergio, Carlos, Hugo, José Luis, Balam, Ciro, Julieta, Yanci, Yesenia, Tonatuh, Ana y Laura. Gracias amigos por hacer de mi estancia en el laboratorio una de las experiencias más campechanas de mi vida. Sergio gracias por tu apoyo y dirección.

A todos mis benefactores y acreedores porque me han permitido concluir la tesis ¡por fin!: Fundación Cabrera Morales (Sergio, Graciela, Rodrigo y Virginia).

A Gabriela ¡por tu contagiosa alegría! Al xocoyote (Rodrigo) por tu ejemplo de fuerza. A Sergio Cabrera por tu hospitalidad. A mi madre, padre y abuela por su apoyo.

A todos mis amigos Pedro, Fernando, Carlos, Oscar, Francisco, El Chacal, Juan, Humberto, Luis y Eduardo.

Este trabajo fue asistido por los proyectos DGEP, programa PAPIIT (IN-208500 e IN-201103) y por la beca de manutención CONACYT (Nº de registro 167130). Debo agradecer también al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Dr. Gustavo Tolson Jones por el apoyo prestado para la realización de una estancia en el Herbario Nacional de Holanda.

Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: el caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur.

"Hace tiempo estaba indeciso, pero ahora ya no estoy tan seguro"  
Boscoe Pertwee

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
OBJETIVO.....	2
MATERIAL Y MÉTODO GENERALES.....	2
Preparación del material e identificación.....	3
La Formación El Cien.....	4
Capítulo I. Determinación Taxonómica y Descripciones	
Material identificado.....	5
<i>Tetragastroxylon magniporus</i> .....	5
<i>Phyllanthoxylon mennegae</i> .....	11
<i>Antidesmoxylon phyllanthoide</i> .....	12
<i>Andiroxylon cinnamomeus</i> .....	18
<i>Ruprechtioxylon multiseptatus</i> .....	21
Material no determinado.....	25
Capítulo II. Correlación entre los caracteres anatómicos y las variables ambientales.	
INTRODUCCIÓN.....	35
MATERIAL Y MÉTODO.....	36
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	38
Caracteres mejor correlacionados con las variables de temperatura.....	38
Caracteres mejor correlacionados con las variables de la precipitación y evaporación.....	43
Capítulo III. Determinación de las condiciones ambientales de la Formación El Cien.	
INTRODUCCIÓN.....	47
ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS Y ORDENACIÓN.....	49
MATERIAL Y MÉTODO.....	49
Análisis a: comparación de las características traqueales entre comunidades y categorías ecológicas.....	51
Análisis b: comparación de todas las características en las comunidades mésicas.....	52
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	53
Análisis a.....	53
Análisis b.....	65
ANÁLISIS DE REGRESIÓN.....	72
MATERIAL Y MÉTODO.....	72
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	73
DISCUSIÓN GENERAL.....	77
CONCLUSIONES.....	83
BIBLIOGRAFÍA.....	83
APÉNDICE 1.....	88
APÉNDICE 2.....	91



## RESUMEN

Se analizan las características anatómicas de las maderas de la Formación El Cien BCS y de varias comunidades actuales con el objeto de determinar las condiciones ambientales generales bajo las cuales prosperaron las plantas de la formación. Para ello se emplearon diferentes grupos de análisis. El análisis de correlación reconoce una asociación más estrecha de los caracteres con la temperatura; sin embargo, los caracteres traqueales como diámetro, frecuencia y agrupamiento de los vasos se relacionan más íntimamente con la evaporación que con la temperatura o humedad. La expresión de muchos caracteres depende de más de una variable climatológica. Los análisis de componentes principales y conglomerados reconocen al conjunto fósil de El Cien como altamente mesomórfico y vulnerable, y su arquitectura hidráulica puede ser equiparable a la de las plantas de la selva alta perennifolia o selva baja subperennifolia o caducifolia. Caracteres como diámetro, frecuencia y agrupamiento de los vasos sugieren parecido con las primeras, mientras que la proporción de porosidad anular-semianular las acerca a las segundas. Las ecuaciones de regresión obtenidas sugieren que la paleoflora prosperó bajo condiciones más cercanas a las de las selvas altas (i.e. baja evaporación potencial, alta temperatura y disponibilidad de agua). El ambiente de depósito del Miembro Cerro Colorado indica ambiente lagunar con breves temporadas secas que pudieron haber posibilitado el establecimiento de taxones cuyos parientes vivos prosperan en el presente en zonas más bien húmedas (*Tapirira*, *Tetragastris*, *Copaifera*), junto con otros taxones que ahora se presentan en selvas bajas caducifolias (*Ruprechtia*, *Phyllanthus*) y selva baja subperennifolia (*Andira*). Esta característica del ambiente de depósito también pudo condicionar que las maderas de El Cien tengan vasos con mayor lumen que el de las selvas altas actuales y al mismo tiempo una importante proporción de maderas con porosidad anular-semianular y con abundantes tílides. Producto de la historia común entre Baja California y la costa occidental del continente, se encontró gran similitud a nivel de familia y de género con la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco; no obstante la fisonomía del conjunto fósil es bastante más mesomórfica.

## ABSTRACT

In order to establish the general environmental conditions under which the plants of the El Cien Formation grew, the anatomical features of several extant communities as well as those of the El Cien paleocommunity were statistically analyzed. The correlation analysis suggests a closer association of the characters with the temperature; nevertheless, tracheal characters like diameter, frequency and grouping of vessels are closely related with evaporation rather than to temperature or precipitation. The expression of various wood characters depends on more than one climatological variable. The nested pattern obtained from the principal component and cluster analyses recognize that the phylogeny of fossil assemblage of El Cien was highly mesomorphic and vulnerable. Its hydraulic architecture can be comparable to that of the tropical rain forest or tropical sub deciduous-deciduous forest. Characters like vessel diameter, frequency and grouping suggest proximity with the first one, whereas the proportions of ring-semiring porosity bring the El Cien paleoflora closer to the second ones. Models obtained from the regression analysis suggest that the paleoflora prospered under conditions closer to those of the tropical rain forest (i.e. low potential evaporation, high temperature and water availability). As is indicated by the facies analysis of the Cerro Colorado Member, the lagunar environment with short dry seasons could have facilitated the establishment of taxa whose living relatives prosper in the present in rather humid zones (*Tapirira*, *Tetragastris*, *Copaifera*), together with other taxa that grow in tropical deciduous forest (*Ruprechtia*, *Phyllanthus*) and tropical subdeciduous forest (*Andira*). This attribute of the depositional environment of the El Cien Formation also could have made possible that the wood assemblage have had vessels with larger lumen than those of a tropical rain forest and, at the same time, an important proportion of woods with ring-semiring porosity and with abundant tyloses. As a product of the common history of Baja California and the western coast of the Mexico, high floristic similarity at family and genus level between El Cien and Chamela has been found.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Por varias décadas la Formación El Cien ha sido estudiada desde diferentes ángulos. Además de los trabajos que han conducido a un mejor entendimiento de la compleja historia geológica de Baja California en general, y de la formación en particular (Darton, 1921; Heim, 1922; Beal, 1948; Mina, 1957; Ojeda, 1959; Hausback, 1984; Applegate, 1986; Kim y Barron, 1986; Alatorre, 1988; Gidde, 1992; Schwennicke, 1994; Fischer *et al.*, 1995), se ha estudiado, en menor medida, la composición taxonómica de algunos grupos, que como fósiles, se han colectado en la misma (Applegate, 1986; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994, Carreño, 1992; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga 1996). Contrariamente a lo que se esperaría por la elevada diversidad vegetal contenida en los sedimentos de la Formación El Cien, el trabajo paleobotánico en ésta ha sido exiguo, limitándose a la identificación de tres maderas de las familias Leguminosae (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994), una Anacardiaceae (Martínez Cabrera, 2002; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004), dos Moraceae (Martínez Cabrera, 2002), y a una infrutescencia relacionada con las Arales (Estrada Ruiz, 2004).

Es por demás conocida la existencia del vínculo adaptativo que existe entre la expresión de determinados estados de carácter del xilema secundario y las condiciones ambientales bajo las cuales prosperan las plantas (Cartquist, 1966, 1875, 1985, 1988; Baas, 1973; Baas, et al., 1983; Woodcock, 1994; Woodcock e Ignas, 1994, entre muchos otros). Uno de los objetivos del presente trabajo es la identificación de los factores climáticos que guían la variación de caracteres anatómicos particulares en floras actuales, para, posteriormente, generar hipótesis paleoambientales basadas en la fisonomía general de conjuntos diversos de madera fósil. En este sentido, la alta diversidad del ensamble fósil de El Cien, con por lo menos 23 tipos reconocidos, permite tener una buena representación de los rasgos sus fisonómicos, y por lo tanto, basándose en el vínculo adaptativo antes mencionado, ensayar sobre las probables condiciones bajo las cuales crecieron las plantas de la formación.

La tesis se divide en dos partes. La primera incluye la identificación taxonómica de algunas de las maderas de la formación, así como la descripción de todo el conjunto fósil (capítulo 1). En la segunda (capítulos 2 y 3), mediante el análisis de las características anatómicas del conjunto de maderas, se establecen las posibles condiciones ambientales en las que prosperó la paleocomunidad. Esto se logró contrastando las proporciones de las características en comunidades actuales contra las observadas en los fósiles. En los análisis estadísticos se emplearon diferentes conjuntos de datos dependiendo de las características disponibles. En cada apartado se incluyen las particularidades de los análisis. Al final se discute la información ambiental generada por los métodos dependientes e independientes de la identidad taxonómica.

## OBJETIVO

- Determinación de las condiciones ambientales generales sobre las cuales prosperó la paleoflora de la Formación El Cien.

## MATERIAL Y MÉTODO GENERAL

Las comunidades y categorías ecológicas comparadas en este estudio se dividen en dos. Aquellas cuyas características anatómicas fueron registradas directamente sobre los ejemplares de xiloteca (Apéndice 1 y Tabla 7) y

descritas por Carlquist y Hoekmann (1985) para la flora del sur de California. Los análisis estadísticos realizados fueron los siguientes:

- 1.- El análisis de correlación se empleó para conocer el patrón de variación de los caracteres en relación con las variables del clima (Tabla 6). Incluyó las comunidades en las que los parámetros climáticos se conocían (5 comunidades, 199 especies).
- 2.- Con los análisis de conglomerados y PCA se compararon las características de las comunidades actuales y las de la fósil con el objeto de obtener patrones de asociación que arrojaran evidencia acerca de las condiciones ambientales. Para esto se ocuparon dos conjuntos de datos diferentes, en todos la paleoflora fue incluida. A) Todas las comunidades y categorías ecológicas y 9 características de los elementos traqueales (Tabla 10). B) Siete comunidades y sólo aquellas características que se correlacionaron significativamente con alguna variable ambiental (Tabla 6 y 7).
- 3.- El análisis de regresión se empleó para obtener ecuaciones de predicción de las variables ambientales usando a los caracteres de la madera como covariables. Las ecuaciones se emplearon para inferir las condiciones del conjunto fósil. Se incluyeron las 5 comunidades que también se usaron en el análisis de correlación (Tabla 6).

**Preparación del material e identificación.-** Se prepararon aproximadamente 50 diferentes especies que sirvieron como base en la comparación de las características anatómicas a nivel comunidad. Se cortaron cubos de aproximadamente 2 cm por lado., que después fueron calentados por 2-4 horas en un horno de microondas convencional. Posteriormente, con un micrótopo de deslizamiento, se realizaron cortes de 20-30  $\mu\text{m}$  de grosor de los planos transversal, radial y tangencial. Los cortes así obtenidos se tiñeron con una solución de safranina O al 1%, para después ser deshidratados con soluciones de alcohol a diferentes concentraciones hasta llegar a alcohol absoluto. Posteriormente se aclararon con sustituto de xilol y montaron en bálsamo de Canadá. No se obtuvo material disociado. La mayor parte del material se encontraba ya preparado.

Las descripciones aquí contenidas del material fósil, son el resultado de la observación de aproximadamente 80 ejemplares de madera. Para realizar la observación de las características anatómicas, se realizaron cortes de las secciones transversal, tangencial y radial con la técnica de lámina delgada. Las maderas están preservadas como permineralizaciones de sílice. Las características cuantitativas son el resultado de por lo menos 25 mediciones. La terminología empleada sigue, en términos generales, los lineamientos sugeridos por el comité de la IAWA (1989). Dado que el objetivo principal del trabajo es determinar los parámetros ambientales generales en la que prosperó la paleoflora, con métodos independientes a la posición taxonómica, los ejemplares que representan especies diferentes, son tratados como morfotipos. Únicamente las especies identificadas y relacionadas con taxones actuales fueron nombradas y sólo como un ejercicio pues la nominación es válida exclusivamente cuando han sido publicadas formalmente (CINB, 1988).

El material actual que sirvió para comparar con el fósil, así como el usado para los análisis ecológicos, está alojado en La Xiloteca Nacional del Instituto de Biología de la UNAM y en la rama del Nationaal Herbarium Nederland ubicada en la Universidad de Utrecht (Apéndice 1). Los especímenes fósiles se localizan en La Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM.

ubicada en la Universidad de Utrecht (Apéndice 1). Los especímenes fósiles se localizan en La Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM.

La identificación de los ejemplares se llevó a cabo mediante exhaustiva revisión bibliográfica (e.g., Metcalfe y Chalk, 1950; Détiene y Jacquet, 1983; Ilic, 1991) y, sólo después de ser ubicado el parecido a nivel familia, se comparó directamente con material de xiloteca.

**La Formación El Cien.-** Se expone aproximadamente a 100 km. al noroeste de La Paz, Baja California Sur (Fig.1). La Formación El Cien, inicialmente referida como la extensión sur de la Formación Monterrey (Darton, 1921; Heim, 1922), es una secuencia sedimentaria depositada durante el Oligoceno tardío-Mioceno temprano. El límite inferior está marcado, en discordancia, por la Formación Tepetate, y sobre ella yacen areniscas y sedimentos volcánicos que generalmente son referidos a la Formación Comondú (Applegate, 1986; Fischer *et al.*, 1995).

Applegate (1986), quien propone a la Formación El Cien como nueva secuencia estratigráfica, divide la Formación en tres miembros: Cerro Tierra Blanca, San Hilario y Cerro Colorado. Sin embargo, el consenso general es considerar a los dos miembros basales como una sola unidad, ya sea como una formación (la Formación Monterrey de Darton, 1921; Heim, 1922; Beal, 1948; Mina, 1957; Ojeda, 1959 y Alatorre, 1988; o la Formación San Gregorio de Hausback, 1984; y Kim y Barron, 1986), o bien como un solo miembro de la Formación El Cien (el miembro San Juan de Fischer *et al.*, 1995).

La secuencia de rocas del miembro San Juan *sensu* Fischer *et al.* (1995) corresponde a múltiples ciclos sedimentarios de transgresiones y regresiones que terminaron hacia el límite Oligoceno-Mioceno. Litológicamente está caracterizado por conglomerados, limolitas laminadas parcialmente tobáceas, con sílice y diatomitas o lodolitas fosfóricas, fosforita granular, areniscas y tobas.

Las maderas estudiadas en la presente tesis se recolectaron cerca de Rancho Matanzas y Cañada El Canelo (Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994). El miembro Cerro Colorado aflora extensamente en esta zona (Applegate, 1986), por lo que la madera puede ser referida a éste.

Los sedimentos están compuestos principalmente por areniscas de grano fino a grueso, coquina y material tobáceo (Applegate, 1986; Fischer *et al.*, 1995); éstos representan una secuencia progradacional de ambientes marinos a no marinos (Gidde, 1992). El cambio de ambiente de depósito (de lagunar a terrestre) es evidente cuando se considera que hacia la base del miembro existen estructuras primarias e icnofósiles, mientras que en la cima se tienen moldes de raíces y caliche fósil. El cambio en el ambiente de depósito no es producto de la tectónica local, representando, en su lugar, el aumento global en el nivel del mar que caracterizó al límite Oligoceno-Mioceno (Haq *et al.*, 1987).

No existen dataciones radiométricas del miembro Cerro Colorado, sin embargo, la parte superior del miembro San Juan (o San Hilario) indica una edad de  $25.5 \pm .4$  m.a.a.p (Hausback, 1984), mientras que la parte inferior de la Formación Comondú tiene  $21 \pm .4$  m.a.a.p (Hausback, 1984). Se puede concluir que los sedimentos del miembro Cerro Colorado se depositaron entre los 25 y 22 m.a.a.p (Mioceno temprano; Fischer *et al.*, 1995).

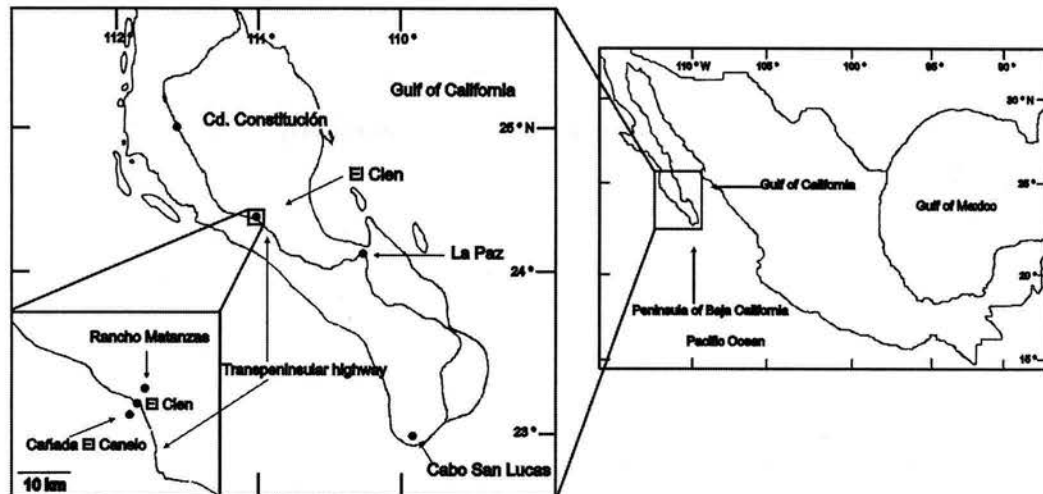


Fig. 1. Ubicación de las localidades fosilíferas.

## Capítulo I

### Determinación Taxonómica y Descripciones

De entre los 22 tipos de madera, se ha reconocido la afinidad de 6 de ellos (Lámina 1). Tres son leguminosas (lámina 1, Figs. A, E y F; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1985), dos Moráceas (lámina 1, Figs. B y D; Martínez Cabrera, 2002) y una Anacardiaceae (lámina 1, Fig. C; Martínez Cabrera y Cevallos Ferriz, 2004). En esta sección se presentan las descripciones anatómicas y, cuando resultó factible, las posibles afinidades de algunos morfotipos.

#### Material identificado

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Rosidae

Orden: Sapindales

Familia: Burseraceae

Género: *Tetragastroxylon* gen. nov. Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz gen. nov.

Especie: *Tetragastroxylon magniporus* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz gen. et sp. nov. Lámina 2, Figs. A-C.

Etimología: El nombre genérico deriva de la similitud anatómica entre el fósil y el género *Tetragastris*. El epíteto específico se relaciona con el gran lumen de los vasos de los ejemplares.

Holotipo: LPB 259-267.

Material adicional: LPB 1183-1192

Edad: Mioceno temprano.

Diagnosis: Vasos solitarios y en radiales múltiples de 2-4; placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovals a poligonales, con apertura lenticular; punteaduras radio-vaso con bordes reducidos a simples, ligera o marcadamente elongadas horizontalmente; fibras septadas, 1-3 septos por fibra; parénquima axial ausente; radios

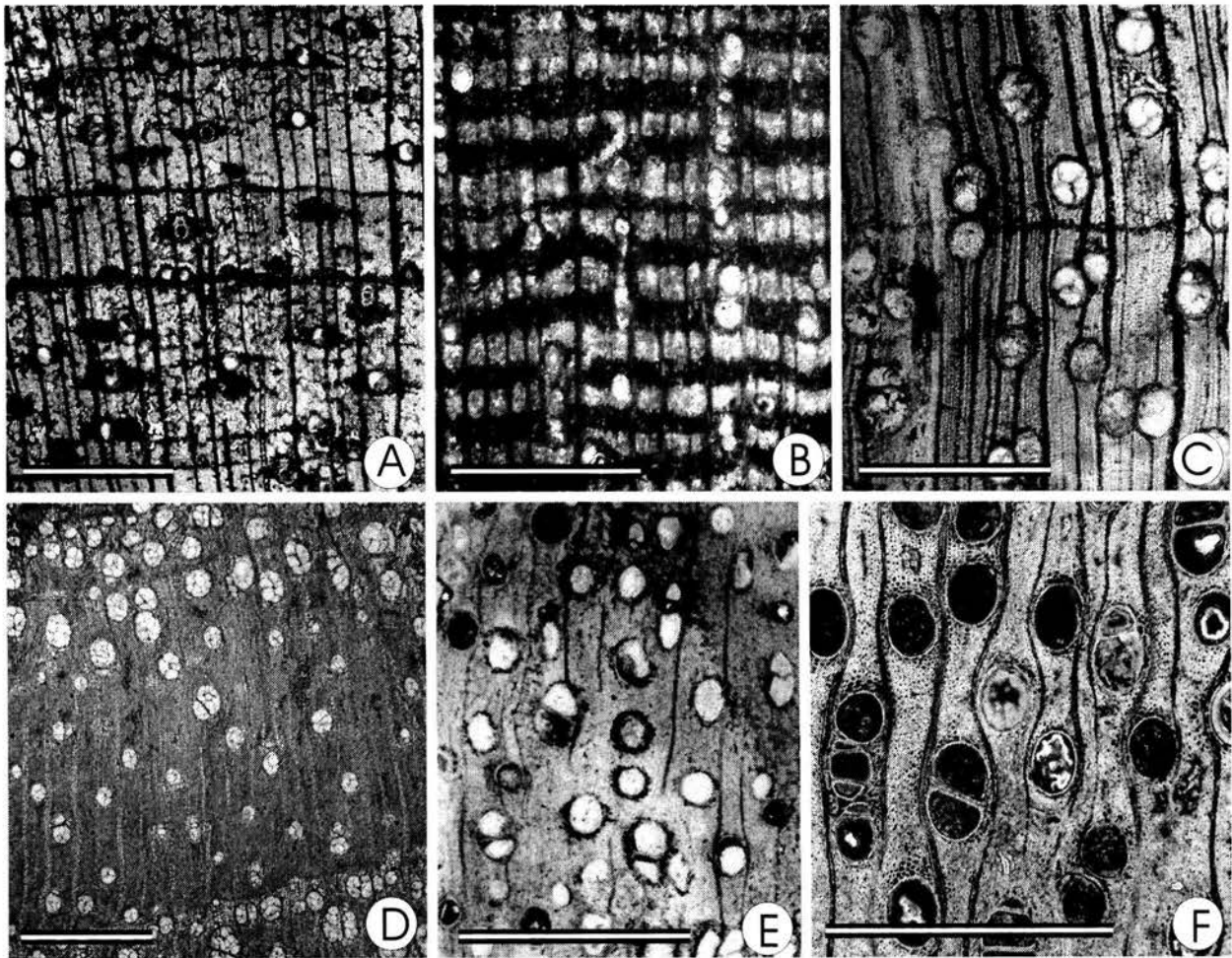


Lámina 1. A-F. Corte transversal de las maderas previamente identificadas. A= *Copaiferoxylon matanzensis*. B= *Ficus bajacaliforniense*. C= *Tapirira peninsularis*. D= *Maclura martinezii*. E= *Mimosoxylon tenax*. F= *Bajacalifornioxylon cienense*. Barra= 1mm en todas las figuras.

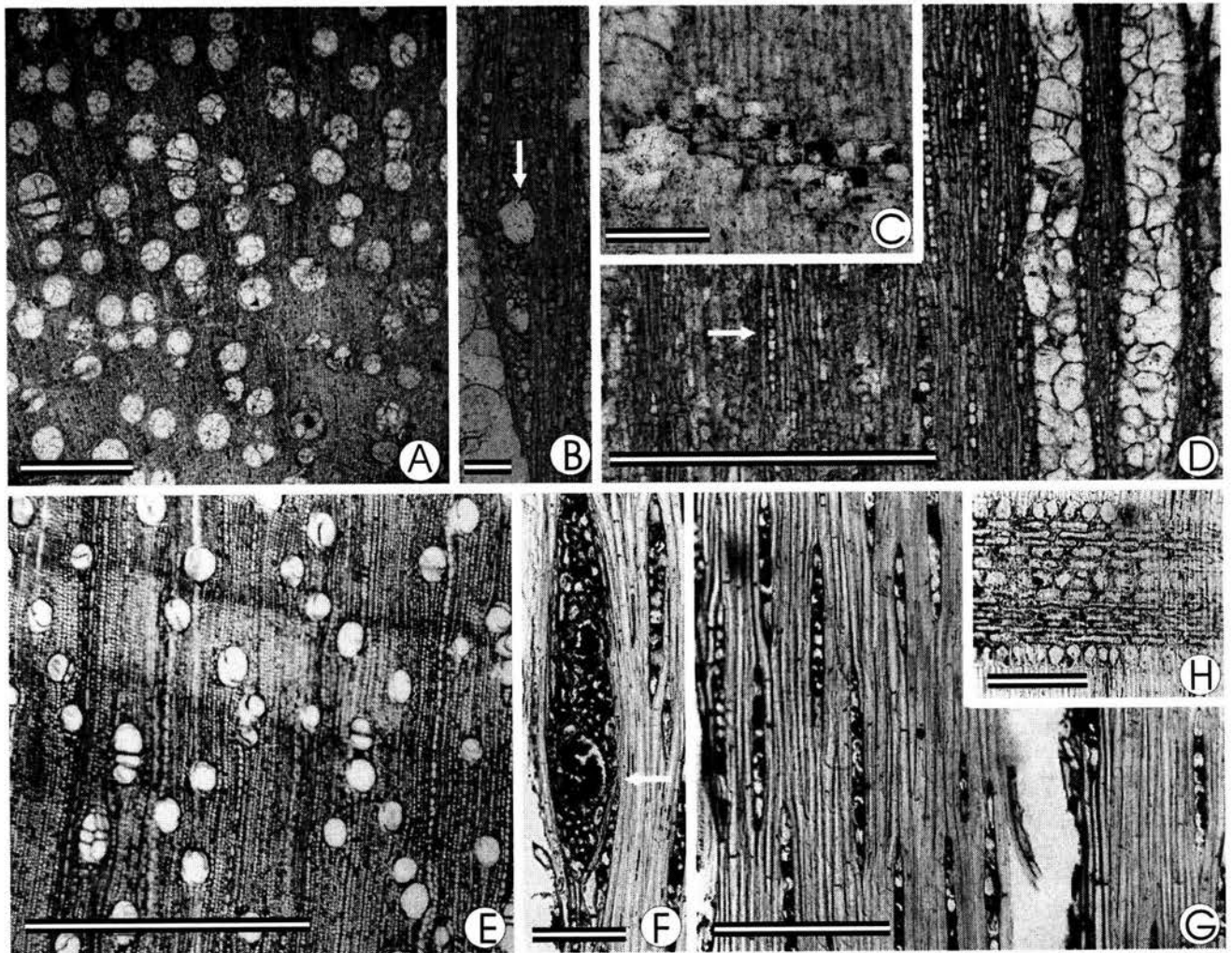


Lámina 2. Figs. A-D. *Tetragastroxylon magniporus*. Figs. E-H. *Tetragastris altissima* (Uw 658) Figs. A y E= corte transversal. A= vasos principalmente solitarios, parénquima ausente. E= parénquima paratraqueal escaso. Figs. B, D, F y G= corte tangencial. B y F= las flechas señalan los canales radiales en los radios multiseriados. D y G= radios uniseriados (indicado por la flecha en D) y fibras septadas. Figs C y H= corte radial. En ambas figuras se muestran las células procumbentes y cuadradas en los radios heterocelulares. Barras= Figs. A, E y D= 1mm. Figs. B y F= 100 $\mu$ m. Figs. C, G y H= 150  $\mu$ m.

uniseriados, algunos multiseriados, heterocelulares; uno o dos canales radiales en radios multiseriados; algunas drusas y contenidos esféricos en los radios.

**Descripción:**

Anillos de crecimiento no distinguibles.

Porosidad difusa. Vasos básicamente solitarios, se presentan también múltiples radiales de 2-4, en proporción de 1.37 vasos (Lam 2, Fig. A); los elementos de vaso son redondos, con diámetro tangencial de 140-327  $\mu\text{m}$  ( $X=225.58$ ,  $s=45.18$ ) y longitud de 250-640  $\mu\text{m}$  ( $X=366.07$ ,  $s=70.35$ ); las paredes tienen grosor de 5-13  $\mu\text{m}$  ( $X=8.56$ ,  $s=1.94$ ); (5) 7-16 ( $X=9.52$ ,  $s=2.65$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación exclusivamente simple y con inclinación de 30-40°; punteaduras intervasculares alternas, ovales a poligonales, con aperturas lenticulares y diámetro de 4-8  $\mu\text{m}$  ( $X=5.85$ ,  $s=1.1$ ); las punteaduras radio-vaso tienen bordes reducidos o simples, son ligera o marcadamente elongadas en sentido horizontal. Tilides de pared delgada.

Las fibras son septadas, con 1-4 septos por fibra; diámetro de 5-18  $\mu\text{m}$  ( $X=12.26$ ,  $s=3.58$ ); pared de 1-4  $\mu\text{m}$  ( $X=2.04$ ,  $s=1.1$ ) de grosor; punteaduras no observadas.

Parénquima axial ausente (Lam. 2, Fig A).

Radios básicamente uniseriados, los radios multiseriados son en extremo escasos, menos del 1% (Lam. 2, Fig. D). Los radios son heterocelulares, 5-11 por mm. Los pocos radios multiseriados están compuestos por células procumbentes en el cuerpo y por erectas y/o cuadradas en las porciones uniseriadas, las erectas se presentan en baja proporción; tienen 2-4 células de ancho, la mayoría de estos contienen uno o dos canales radiales (Lam. 2, Fig. B), con diámetro de 50-95  $\mu\text{m}$  ( $X=60.83$ ,  $s=17.15$ ). Los radios uniseriados están compuestos por células procumbentes y cuadradas (Lam. 2, Figs. C y D); tienen 6-14 células de alto ( $X=8.32$ ,  $s=2.1$ ).

Se observan algunas drusas y contenidos esféricos semejantes a gotas de aceite en las células del parénquima radial.

**Comparación con material actual.-** La combinación de fibras septadas, parénquima ausente en el caso del fósil (o muy pobremente desarrollado), radios heterogéneos tipo III Kribs y canales radiales relacionan de manera muy clara al fósil con las familias Anacardiaceae y Burseraceae. El parecido anatómico entre estas dos familias es notable, de hecho las hipótesis filogenéticas basadas en caracteres moleculares (*rbcl*) o morfológico-anatómicos reconocen la ancestría común de estas dos familias (Terrazas 1994).

El elevado porcentaje de radios uniseriados en combinación con los canales radiales, fibras septadas y parénquima escaso, son las características más importantes en la comparación del fósil con las especies actuales. En la Tabla 1 se presenta la relación de estas características en algunos géneros de Anacardiaceae y Burseraceae.

La presencia de radios exclusivamente uniseriados, o muy próximos a la totalidad, es bastante común en muchas especies de Burseraceae. La mayoría de las especies de *Dacryodes*, *Protium* y *Tetragastris* revisadas presentan radios (casi) exclusivamente uniseriados (Tabla 1). En *Tetragastris* la proporción de radios uniseriados no se observó variación consistente entre las diferentes especies, en su lugar la misma especie puede presentar diferentes proporciones de radios uniseriados: su proporción parece originarse en cambios en el desarrollo más que en diferenciación filética.



Tabla 1. Relación de la presencia de tres de las características importantes para la identificación del fósil en algunas especies de Anacardiaceae y Burseraceae.

Familia	Especie	Canal radial	Radiois uniseriados	Fibras septadas
Anacardiaceae	<i>Astronium</i> (2 spp)	+	+(-)	+
	<i>Anacardium</i> (2 spp)	-	+(-)	-
	<i>Buchanania latifolia</i>	-	-	-
	<i>Choerospondias axillaris</i>	-	-	+(-)
	<i>Cotinus coggygia</i>	-	-	-
	<i>Cyrtocarpa velutinifolia</i>	+	-	+
	<i>Dracontomeloum dao</i>	-	-	- (+)
	<i>Gluta rhengas</i>	+	+(-)	-
	<i>Lannea welwitschii</i>	+	-	-
	<i>Loxopterygium sagottii</i>	+	- (+)	+
	<i>Mangifera indica</i>	-	-	-
	<i>Pistacia chinensis</i>	+	-	-
	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	-	-	-
	<i>Rhus typhina</i>	-	-	-
	<i>Sclerocarya birrea</i>	-	-	-
	<i>Spondias</i> (2 spp)	+	-	-
	<i>Thrsodium guianense</i>	+	- (+)	-
Burseraceae	<i>Aucoumea klaineana</i>	-	-	+
	<i>Canarium Shweinfurtii</i>	-	-	+
	<i>Commiphora</i> (2 spp)	+	-	+
	<i>Dacryodes</i> 3 spp	-	-	+
	<i>Hemicrepidospermum rhoifolium</i>	-	+(-)	+
	<i>Protium</i> 12 spp	+(-)	+(-)	+
	<i>Tetragastris</i> 3 spp	+	+(-)	+
	<i>Trattinickia</i> 2 spp	-	-	+

+ = presente; - = ausente; () = condición menos común.

El estatus del órgano es importante en este sentido. En las Burseráceas, y particularmente en *Bursera*, se han documentado cambios ontogenéticos importantes en la histología de los radios: en estadios tempranos los radios son uniseriados, y conforme la planta crece, la división de las iniciales radiales los convierten en multiseriados (Barghoorn, 1941).

Los radios uniseriados son también dominantes en algunas Anacardiaceae como *Anacardium*, *Mangifera*, *Swintonia* (Terrazas, 1994), *Gluta*, *Astronium* y *Loxopterygium*. Sin embargo, a diferencia del fósil, en *Anacardium* el parénquima es vasicéntrico, *Gluta* presenta bandas apotraqueales y en *Swintonia*, además, las fibras no tienen septos (Terrazas, 1994). *Camposperma* tiene placas escalariiformes. Algunos especímenes *Loxopterygium* (e.g., *L. sagottii* Hook. f. Uw 4239) y *Astronium* poseen radios uniseriados en proporciones altas, sin embargo, la condición común es la presencia de radios heterogéneos tipo IIB (Terrazas, 1994). Nuevamente la variación puede deberse a cambios ontogenéticos. Aún considerando estos especímenes con radios predominantemente uniseriados, la proporción de estos en el fósil es mucho mayor. Por otra parte, en el fósil los radios son más frecuentes y los radios uniseriados son más altos. En general en las Burseraceae el parénquima axial se expresa de manera mucho menos abundante que en las anacardiáceas, limitándose, en no pocos casos, a algunos cordones paratraqueales difícilmente localizables. Dentro de Burseraceae muchas de las especies de *Protium* y *Tetragastris* están muy cerca de presentar radios exclusivamente uniseriados (Tabla 1 y 2) y por lo mismo son más semejantes al material fósil.

Tabla 2. Comparación de las características anatómicas de *Tetragastroxylon magniporus*, *Tetragastris* y *Protium*.

Carácter	<i>Tetragastroxylon magniporus</i>	<i>Tetragastris altissima</i> Uw 658	<i>Tetragastris panamensis</i> Uw 11062	<i>Protium alstonii</i> Uw 1845	<i>Protium polybotryum</i> Uw 4589
Porosidad	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
Anillos de crecimiento	No distinguibles	Limitado por 2-3 fibras aplanas de madera tardía.	Débilmente limitados por fibras de madera tardía	No distinguibles	No distinguibles
Frecuencia v/mm <sup>2</sup>	9.5 (7-16)	15.9 (14-19)	12.3 (4-20)	12.1 (7-15)	14 (11-18)
Diámetro (μm)	225 (140-327)	79 (56-103)	98 (61-124)	98 (67-122)	105 (72-139)
Agupamientos	1.37 (77% solitarios)	1.28 (80% solitarios)	1.32 (85% solitarios)	1.18 (89% solitarios)	1.53 (77% solitarios)
Pared (μm)	8.6 (5-13)	4.2 (2.9-7)	3.5 (2.9-6)	2.8 (2.3-3.4)	3.2 (2.3-5.8)
Punteaduras intervasculares (μm)	5.8 (4-8)	6.3 (4.3-8.7)	5.8 (3-8.7)	16.4 (5.5-8.7)	7 (5.8-8.7)
Fibras	1-3 septos por fibra	3-4 septos por fibra	3-4 septos por fibra	2-4 septos por fibra	3-5 septos por fibra
Radios					
Composición de los radios	Uniseriados, multiseriados < a 1%. Radios uniseriados compuestos por células procumbentes, cuadradas, algunas erectas.	La mayoría uniseriados, radios multiseriados 18%. Radios uniseriados compuestos por células procumbentes cuadradas y erectas	La mayoría uniseriados, multiseriados < a 20%. Radios uniseriados compuestos por células procumbentes cuadradas y erectas	La mayoría uniseriados, multiseriados < a 10% compuestos por células procumbentes, erectas, dominan las cuadradas.	La mayoría uniseriados, multiseriados < a 10% compuestos por células procumbentes, erectas, dominan las cuadradas.
Frecuencia	7/mm (5-11)	6.4/mm (4-9)	7.9/mm (6-11)	5.2/mm (3-4-8)	5.8/mm (4-8)
Alto	4-14 células 308μm (145-555μm)	4-11 células 179μm (70-324μm)	4-17 células 229μm (94-427μm)	3-23 células 275μm (89-446μm)	3-18 células 242μm (66-381μm)
Canales radiales	Uno, ocasionalmente dos por radio. 60 μm (50-95μm)	Uno, ocasionalmente dos por radio. 28μm (23-32μm)	Uno, ocasionalmente dos por radio. 52.6 μm (28-66μm)	Uno por radio. 89.3 μm (70-94μm)	Uno por radio. 42.3 μm (38-47μm)
Punteaduras radio-vaso, parénquima	Bordes reducidos a simples, redondas a ovales, horizontalmente elongadas	Bordes reducidos a simples, redondas a ovales, horizontalmente elongadas	Bordes reducidos a simples, redondas, horizontalmente elongadas	Bordes reducidos a simples, redondas, horizontalmente elongadas, algunas irregulares	Bordes reducidos a simples, redondas, horizontalmente elongadas, algunas irregulares
Parénquima axial	ausente	Escaso paratraqueal	Escaso paratraqueal	Escaso paratraqueal y apotraqueal difuso	Escaso paratraqueal

( )= rango

Con lo que respecta a las características conductoras el fósil presenta un área de conducción bastante más elevada que cualesquiera de sus parientes actuales (Tabla 2). El diámetro promedio de los vasos es, en el mejor de los casos, dos veces mayor y la frecuencia promedio de los mismos es apenas menor que en las especies observadas. Las paredes de los vasos son más gruesas. Los radios en el fósil tienen una frecuencia bastante cercana a la que presentan las especies de *Tetragastris*, además, al igual que esta, presenta ocasionalmente dos canales por radio.

Por otro lado, el número de células de los radios uniseriados, aunque más parecido a *Tetragastris* concuerda perfectamente con el rango de *Protium*, sin embargo, a diferencia de ambos, en el fósil el tamaño de las células de los radios es mucho mayor y la proporción de células cuadradas es mayor. Esta condición es fácilmente observable si, por ejemplo, se compara la relación entre el número de células por radio y la altura en micrómetros del fósil y las dos especies de *Tetragastris* (Tabla 2), el cociente del fósil (22) es mayor que el de las especies actuales (9 y 11). Otra diferencia importante es la ausencia de parénquima axial. Las diferencias cualitativas y cuantitativas anteriormente mencionadas sugieren la presencia de un nuevo taxón, sin embargo cercano a *Tetragastris*.

Orden: Euphorbiales

Familia: Euphorbiaceae

Subfamilia: Phyllanthoideae

Tribu: Phyllantheae

Subtribu: Flueggeinae

Género: *Phyllanthoxylon*

Especie: *Phyllanthoxylon mennegae* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz sp. nov. Lámina 3, Figs. A-E.

Etimología: El epíteto específico reconoce el trabajo de A.M.W. Mennega en la anatomía de la subfamilia Phyllanthoideae.

Holotipo: LPB 227-258.

Material adicional: LPB 4120-4134; LPB 4203-4217; LPB 3573-3574; LPB 982-989, 991, 993-1000

Edad: Mioceno temprano.

Diagnóstico: Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-4 (5); placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas ovales a poligonales; punteaduras radio-vaso horizontalmente elongadas con patrón escalariiforme, ovales a irregulares; fibras septadas, 2-3 septos por fibra; parénquima axial ausente; radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares; células envainantes en los radios.

Descripción:

Anillos de crecimiento no distinguibles.

Porosidad difusa. Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-4 y hasta 5, en proporción de 1.8 vasos (Fig. A). Los elementos de vaso son ovales, tienen diámetro tangencial de 40-97.5  $\mu\text{m}$  ( $X=70.96$ ,  $s=16.31$ ) y longitud de 215-795  $\mu\text{m}$  ( $X=468.64$ ,  $s=119.68$ ); las paredes tienen 2-5  $\mu\text{m}$  ( $X=3.2$ ,  $S=0.88$ ) de grueso; 23-66 ( $X=45.95$ ,  $s=10.02$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simples, inclinación aproximada de 45°; punteaduras intervasculares alternas con abertura circular a elíptica ovales, 3-7  $\mu\text{m}$  ( $X=4.77$ ,  $s=1.07$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio, vaso-parénquima con bordes reducidos a simples, horizontalmente elongadas (Lam. 3, Figs. D y E). Tilides de pared delgada.

Las fibras son septadas, con 2-3 septos por fibra; diámetro de 6-24  $\mu\text{m}$  ( $X=13.59$ ,  $s=5.5$ ); las paredes tienen 1-8  $\mu\text{m}$  ( $X=4.07$ ,  $s=1.59$ ) de grueso.

Parénquima axial ausente (Lam. 3, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados (Figs. B y C). Los radios son heterocelulares (Lam. 3, Figs. B, C y E), 6-9 ( $X=7.53$ ,  $S=0.83$ ) por mm. Los radios multiseriados están formados, en el cuerpo, por células procumbentes, aunque la

mayoría son cuadradas y/o erectas (Lam. 3, Fig. E); las extensiones uniseriadas de los radios multiseriados están formadas por 1-6 ( $X=2.4$ ,  $S= 1.35$ ) hileras de células erectas; tienen 2-3, excepcionalmente 4, células de ancho (Lam. 3, Figs. B y C); 310-1450  $\mu\text{m}$  ( $X=755$ ,  $S= 316.49$ ) de alto. Se presentan algunas células envainantes. Los radios uniseriados están compuesto exclusivamente por células erectas; tienen 4-14 ( $X=6.5$ ,  $s=2.88$ ) células de alto.

Contenidos oscuros en los radios.

Tribu: Antidesmae, Hymenocardieae, Phyllanthae?

Género: *Antidesmoxylon*

Especie: *Antidesmoxylon phyllanthoide* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz. gen. et sp. nov. Lámina 4, Figs. A-C

Etimología: El nombre genérico y el epíteto específico hacen referencia al parecido que sostiene el fósil con los géneros *Antidesma* y *Phyllanthus*.

Holotipo: LPB 1044-1063

Material adicional: LPB 3585; LPB 1002-1004; LPB 1196-104; LPB 1174-1182.

Edad: Mioceno temprano

Diagnóstico: Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-3, esporádicamente mayores; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas ovales a poligonales; punteaduras radio-vaso horizontalmente elongadas con patrón escalariforme, ovales a irregulares; fibras septadas y no septadas, las primeras con 2-3 septos por fibra; parénquima axial ausente; radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares. Células envainantes en los radios.

Descripción:

Anillos de crecimiento no distinguibles.

Porosidad difusa. Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de 2-3, esporádicamente mayores, proporción 1.58 vasos (Lam. 4, Fig. A). Los elementos de vaso son redondos a ovales, sin embargo, dominan los ovalados, diámetro tangencial de 75-185  $\mu\text{m}$  ( $X=131$ ,  $s= 23.65$ ) y longitud de 410-830  $\mu\text{m}$  ( $X=626.8$ ,  $s=123.9$ ); las paredes tienen 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X=3.53$ ,  $s=1.14$ ) de grueso; 15-36 ( $X=24.44$ ,  $s=5.88$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; las placas de perforación son simples y con inclinación aproximada de 40°; punteaduras intervasculares alternas de ovales a poligonales, 10-13  $\mu\text{m}$  ( $X=11.47$ ,  $s=1.06$ ) de diámetro (punteaduras alternas; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima horizontalmente elongadas siguiendo un patrón escalariforme (Lam. 4, Fig. C). Tílides ausentes.

Fibras libriformes septadas y no septadas, las primeras con 2-3 septos por fibras; diámetro de 10-28  $\mu\text{m}$  ( $X=18.22$ ,  $s= 5.6$ ); las paredes tienen 1-6  $\mu\text{m}$  ( $X=2.03$ ,  $s=1.36$ ) de grueso.

Parénquima axial ausente (Lam. 4, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 4, Fig. B). Los radios son heterocelulares (Lam. 4, Figs. B y C), 5-11 ( $X=8.14$ ,  $s=1.65$ ) por mm. Los radios multiseriados está formado principalmente por células procumbentes en el cuerpo, sin embargo, también las hay cuadradas y erectas; las extensiones uniseriadas de los radios multiseriados están formadas por 1-8 ( $X=4.12$ ,  $s= 2.1$ ) hileras de células erectas; tienen 2-3 células de ancho; 600-3400  $\mu\text{m}$  ( $X=1586$ ,  $s= 624.37$ ) de altura. Radios uniseriados compuestos exclusivamente por células erectas; tienen 3-14 ( $X=7.5$ ,  $s=2.64$ ) células de alto. Células envainantes presentes (Lam. 4, Fig. B). En los radios multiseriados existen porciones biseriadas que alternan con uniseriadas del mismo ancho.

Idioblastos en las células de los radios, no se observan contenidos, pero son células de mayor diámetro.

**Comparación con material actual.-** En el material fósil pueden distinguirse fácilmente dos entidades anatómicas diferentes con clara afinidad filantoide. En *Antidesmoxylon phyllantoide* los radios uniseriados y multiseriados son más grandes, y las extensiones uniseriadas de los radios multiseriados son más largas que en *Phyllanthoxylon mennegae*. Además, en el primero las fibras son parcialmente septadas. Estas diferencias se observan de manera consistente, sin gradación apreciable, entre los diferentes especímenes que representan uno u otro tipo. Las diferencias anatómicas encontradas entre estos dos tipos (Tabla 3) son las suficientes como para sugerir la presencia de dos tipos distintos.

La combinación de características como el parénquima axial ausente (o paratraqueal escaso), fibras septadas y radios heterocelulares (heterogéneos Kribs tipo I) con grandes extensiones uniseriadas permite relacionar a la madera de *Phyllanthoxylon mennegae* y *Antidesmoxylon phyllantoide* con las familias Flacourtiaceae y Euphorbiaceae. Estas características se presentan de manera prácticamente universal en Flacourtiaceae (Miller, 1975), mientras que en Euphorbiaceae se restringe a ciertos grupos de la subfamilia Phyllanthoidae, de manera particular al grupo *Gloichidion* (Metcalf y Chalk, 1950; Mennega, 1987). Las placas de perforación simples, punteaduras intervasculares exclusivamente alternas, punteaduras radio-vaso grandes (ovales, irregulares y/o horizontalmente elongadas siguiendo un patrón escalariforme (lineares según Miller, 1975), junto con las características anteriormente mencionadas están presentes en algunos de los géneros de las diferentes tribus de Flacourtiaceae (*Ahermia* [Berberidopsidae], *Oncoba* y *Lindackeria* [Oncobeeae], *Pineda* [Banareae], *Poliothyrsis* e *Itoa* [Flacourtiaceae]) y Euphorbiaceae (Spondiantheae, *Antidesma*, Phyllantheae –sólo Flueggeinae-, Hymenocardieae y Bischofieae.)

Como ha sido señalado con anterioridad, la similitud anatómica entre estas dos familias es evidente, y es difícil en muchos casos discernir con elementos sólidos los caracteres que separan a determinados géneros en ambas familias, sobre todo entre algunos géneros del tipo *Gloichidion* como *Bischoffia*, *Phyllanthus* y *Antidesma* con *Caloncoba*, *Erythrospermum* y *Kiggelaria* de Flacourtiaceae (Metcalf y Chalk, 1950; Miller, 1975). Miller (1975), también sugiere la relación entre algunos géneros de Euphorbiaceae (*Acalypha*, *Aporocella*, *Gloichidion* e *Hymenocardia*) con géneros de las tribus Casearieae, Homalieae y parte de Flacourtiaceae.

En muchas Flacourtiaceae el tejido matriz está constituido por traqueidas, o bien por fibrotraqueidas y/o fibras libriformes, en la mayoría de las ocasiones septadas (Miller, 1975). Por otro lado, en las Phyllanthoides sólo se encuentran fibras libriformes. En este sentido, las Flacourtiaceae que muestran combinación de caracteres muy

parecida o igual a la que presentan *Phyllanthoxylon mennegae*, *Antidesmoxylon phyllanthoide* y las euphorbiáceas phyllanthoides pueden distinguirse por la presencia de fibro-traqueidas (e.g. *Oncoba*, *Pineda*, *Eleutherandra*, *Gynocardia*, etc, en Flacourtiaceae). De la misma manera, las Flacourtiaceae que presentan exclusivamente fibras libriformes, se distinguen de *Phyllanthoxylon mennegae*, *Antidesmoxylon phyllanthoide* y las Euphorbiaceae Phyllanthoides porque las punteaduras radio-vaso son tan pequeñas como las intervasculares (*Trimeria*, *Scolopia*, *Grossypiospermum*, *Ophiobotrys*, *Neoptychocarpus*). Por otra parte, la presencia de fibrotraqueidas en las euphorbiáceas filantoides se restringe a *Hyeronima* (Mennega com. pers. 2003). Por esta razón se ha decidido ubicar al fósil dentro de la Euphorbiaceae.

En la subfamilia Phyllanthoideae es posible distinguir por lo menos tres patrones anatómicos diferentes (Metcalfe y Chalk, 1950; Mennega, 1987). El tipo *Gloichidion* se diferencia del tipo *Aporusa* por presentar placas de perforación simples (en la mayoría de los géneros), fibras septadas de pared delgada y ausencia de parénquima axial o paratraqueal muy escaso (Mennega, 1987). El patrón anatómico de ambos fósiles es particularmente semejante a al tipo *Gloichidion* y a *Antidesma* (anatómicamente cercana al tipo *Gloichidion*, pero perteneciente al tipo *Aporusa*).

Las tribus Spondiantheae, Bischofieae, Dicoelieae, Bridelieae, del grupo *Gloichidion*, pueden distinguirse fácilmente del resto de las tribus por que los radios multiseriados tienen más células de ancho, mientras que en Poranthereae y Uapaceae las fibras libriformes no presentan septos (Mennega, 1987). La subtribu Securinega de la tribu Phyllantheae tiene exclusivamente placas de perforación escalariforme, las punteaduras vaso-radio son similares a las intervasculares y el parénquima axial es abundante. En contraste, ambos tipos fósiles comparten con la subtribu Flueggeinae, la tribu Hymenocardieae y *Antidesma* la ausencia de parénquima axial (algunas veces muy escaso el Flueggeinae y *Antidesma*), fibras septadas (parcialmente en *Antidesma*), las punteaduras radio-vaso grandes y de ovals a horizontalmente elongadas, siguiendo en muchos casos un patrón escalariforme.

En *Phyllanthus*, *Margaritaria*, *Flueggea* (subtribu Flueggeinae) e *Hymenocardia* (tribu Hymenocardieae) puede observarse un claro solapamiento en prácticamente todas las características de la madera. La estructura del xilema de estos grupos es difícilmente distinguible una de otra, sobretudo si se considera a *Phyllanthus*. Este género observa una variación anatómica muy marcada entre sus diferentes especies y pueden ser alternativamente más parecidas a algunos miembros de Flueggeinae, *Hymenocardia* o *Antidesma* (tribu Antidesmeae). Esta última difiere de las demás por tener elementos de vaso más largos (Mennega, 1987), las fibras son parcialmente septadas y los radios biseriados predominan (Tabla 3). Los radios biseriados también dominan en *Margaritaria indica* (Dalzell) Airy Shaw (Uw 10905). *Hymenocardia wallichii* Tul. (Uw 14634), puede ser distinguida por tener por lo general hasta 4 septos por fibra. En este sentido, los fósiles parecen estar más cercanamente relacionados con la subtribu Flueggeinae, pues las fibras no tienen más de tres septos. *Antidesmoxylon phyllanthoide* se acerca a *Antidesma* debido a que las fibras sólo presentan septos eventualmente.

Las dimensiones de los radios uniseriados y multiseriados, así como las extensiones uniseriadas cortas presentes en *Phyllanthoxylon mennegae*, lo acercan a *Phyllanthus sellowianus* (Klotzsch) Müll. Arg. La cercanía con *P. sellowianus* es patente sobre todo si se consideran las inusualmente cortas dimensiones de los radios; en general en la tribu Flueggeinae la altura de los radios va de 1.5 a 4.5 mm (Mennega, 1987), mientras que en *P. sellowianus* apenas alcanzan las 0.6mm.

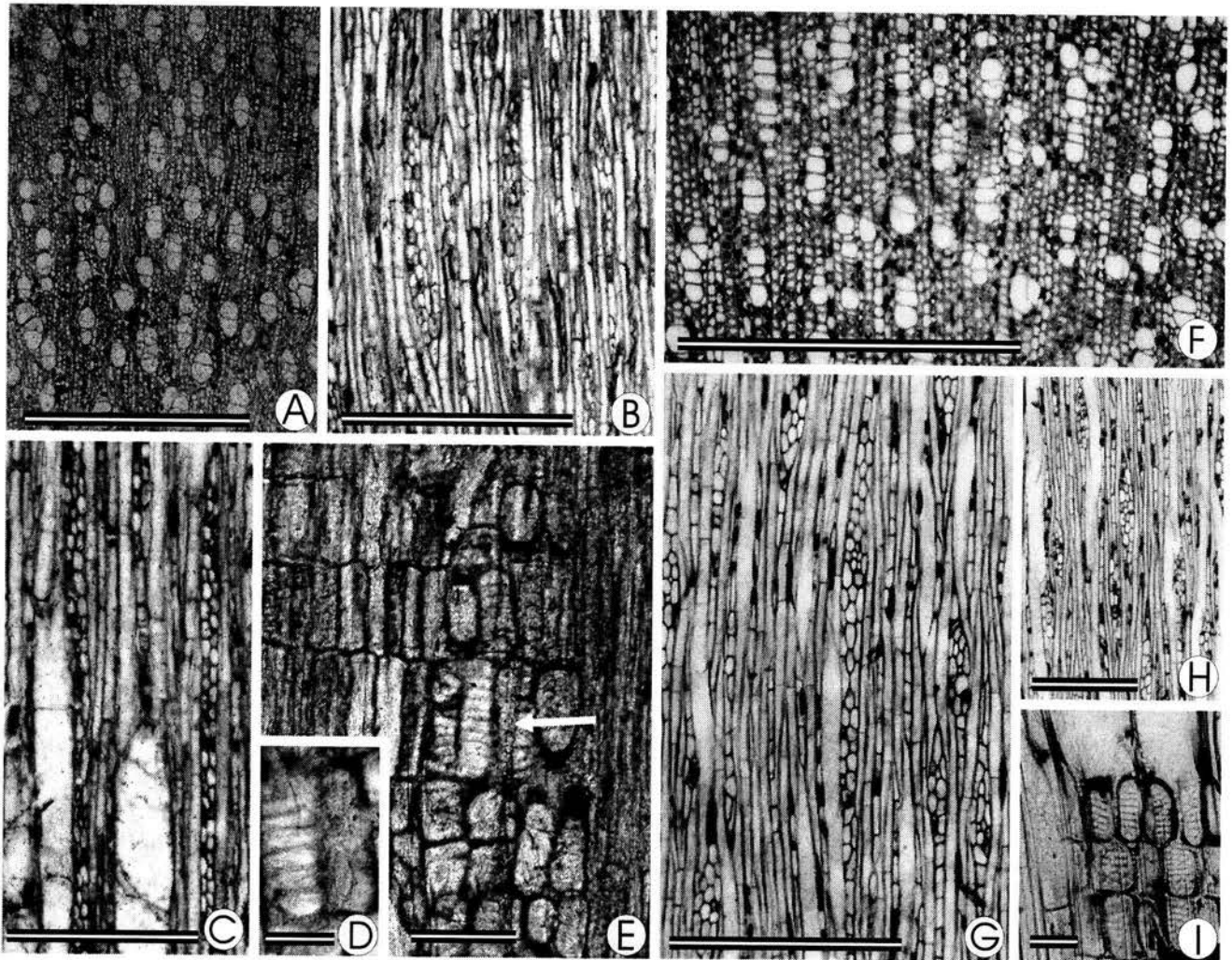


Lámina 3. Figs. A-E. *Phyllantoxylon mennegae* (LPB 234-258). Figs. F-I. *Phyllanthus sellowianus* (Uw 14074). Figs. A y F= corte transversal. En ambas parénquima ausente. Figs. B, C, G y H= corte tangencial. Radios heterocelulares y fibras septadas. Figs D, E e I= corte radial. Punteaduras radio-vaso escalariformes en células erectas. Barras= Figs. A y F= 1mm. Figs. B-H = 300  $\mu$ m. Figs. E e I= 50  $\mu$ m. Fig. D= 25  $\mu$ m.

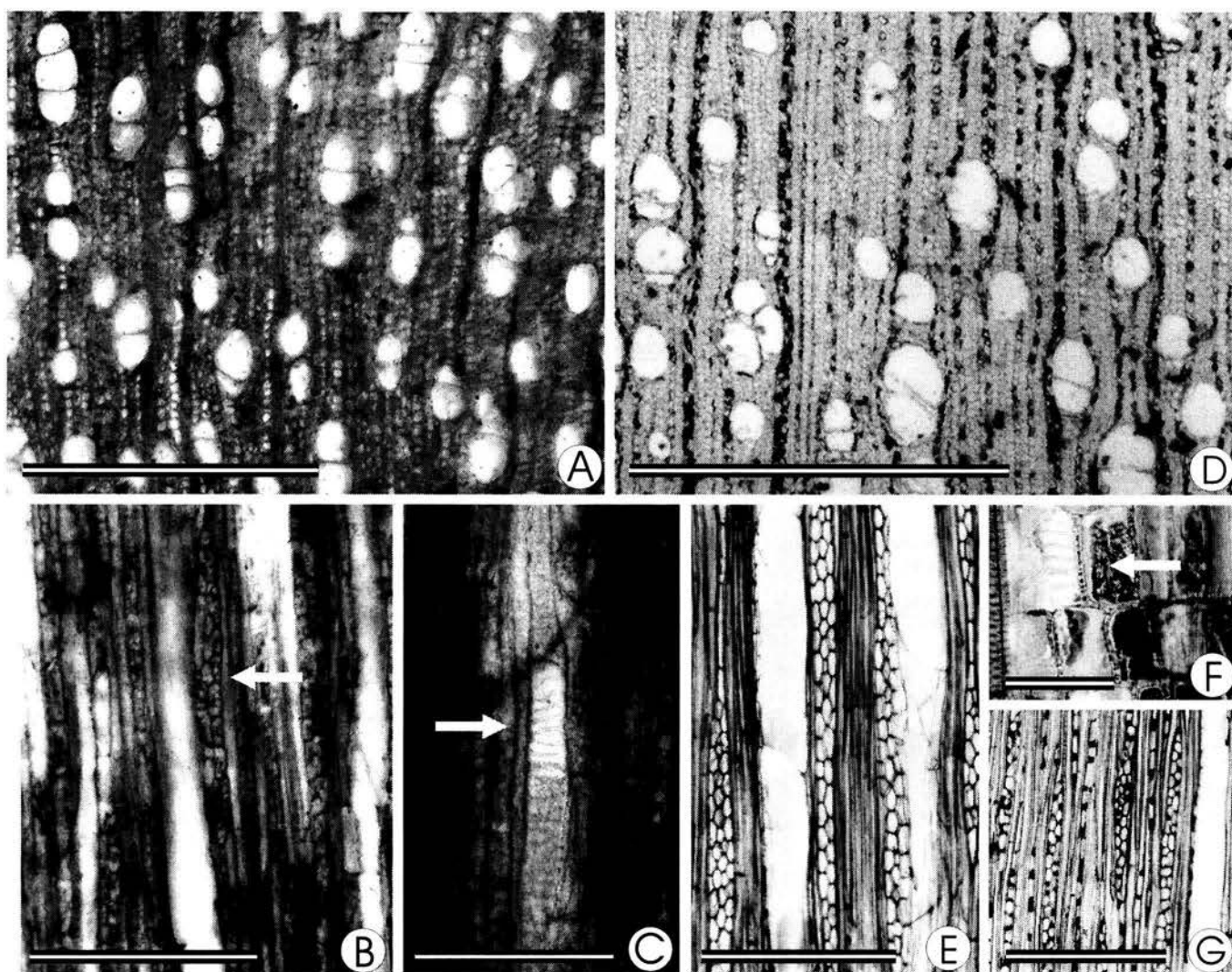


Lámina 4. Figs. A-C= *Antidesmoxylon phyllantoide*. D= *Fluggea flexuosa* (Uw 24716) E= *Phyllanthus juglandifolius* (Uw 31189). F= *Hymenocardia wallichii* (Uw 14634). G= *Antidesma pulvinatum* (Uw 31193). A y D= corte transversal. A= parénquima axial ausente. D= parénquima escaso paratraqueal. B, E y G= corte tangencial. En todos los casos se muestran los radios heterocelulares y fibras septadas. B= La flecha señala un radio heterocelular. C y F= corte tangencial. Punteaduras radio-vaso escalariformes en células erectas. C= la flecha indica las punteaduras radio-vaso en un radio uniseriado. Barra= Figs. A y D= 1mm. Figs. B y G= 500  $\mu$ m. Fig. C= 100  $\mu$ m. Fig. E= 300  $\mu$ m. Fig. F= 50  $\mu$ m.



Por otro lado, relacionar a *Antidesmoxylon phyllantoide* con algún género actual resulta más difícil. Éste comparte características con *Fuggea flexuosa* Müell. Arg., *Hymenocardia walichii*, *Margaritaria indica* y varias especies de *Antidesma* y *Phyllanthus* (Tabla 3). La presencia irregular de fibras septadas sugiere afinidad con *Antidesma*; sin embargo, ésta debe tomarse con cautela debido a que la preservación deficiente no siempre facilitó la calificación de las fibras como septadas o no septadas. Aunque el solapamiento anatómico entre este grupo de Euphorbiaceae mencionado con anterioridad, no es posible asegurar, a nivel género e incluso tribu, el parentesco de este fósil; sin embargo, este puede restringirse a la tribu Fluggeinae (parte), *Hymenocardia* y *Antidesma*.

Tabla 3. Características anatómicas de las Euphorbiaceae fósiles y algunos de sus relativos vivientes.

Carácter	<i>Antidesma membranaceous</i> Uw 15897	<i>Antidesma montanum</i> Uw 31312	<i>Antidesma pulvinatus</i> Uw 31193	<i>Margaritaria indica</i> Uw 10905	<i>Hymenocardia walichii</i> Uw 14634	<i>Fluggea flexuosa</i> Uw 24716	<i>Phyllanthus juglandifolius</i> Uw 31189	<i>Phyllanthus grandifolius</i> Uw 875	<i>Phyllanthus sellowianus</i> Uw 14074	<i>Antidesmoxylon Phyllantoide</i>	<i>Phyllanthoxylon menegzae</i>
Diámetro vasos (µm)	56-94 (75)	28-51 (36)	47-94 (69)	61-136 (93)	32-51 (43)	94-136 (114)	61-141 (101)	70-117 (92)	34-85 (63)	75-185 (131)	40-97 (71)
Diámetro punteaduras intervasculares	6	6-9	6-12	6-15	6	3-4	6-9	6-12	6-8	6-13	5-9
Placas de perforación	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Altura radios multiseriados (µm)	729-4680 (2225)	648-2640 (1424)	480-2280 (1093)	468-2064 (968)	720-2280 (1471)	480-1920 (1187)	420-3240 (1466)	864-2760 (1720)	348-984 (634)	600-3400 (1586)	310-1450 (755)
Extensiones uniseriadas (µm)	72-1440 (530)	60-900 (356)	60-624 (304)	108-468 (252)	144-504 (341)	48-840 (345)	84-1080 (245)	180-1560 (482)	36-300 (165)	110-1100 (458)	35-580 (143)
Extensiones uniseriadas (# cel)	1-16 (5.9)	1-14 (6.8)	1-12 (5.4)	2-10 (5.3)	3-12 (6)	1-14 (5.9)	1-16 (4)	2-19 (6)	1-6 (3)	1-13 (5.4)	1-6 (2.4)
Alto radios uniseriados (µm)	132-1680 (871)	156-1080 (552)	216-792 (526)	132-480 (310)	180-1200 (598)	180-1080 (472)	180-1008 (485)	240-1200 (563)	252-1250 (384)	310-1300 (808)	190-700 (361)
Alto radios uniseriados (# cel)	2-18 (9)	2-19 (9.4)	2-17 (10)	3-11 (7)	6-22 (11)	2-19 (8)	3-20 (8)	3-15 (8.3)	4-10 (7.5)	3-14 (7.5)	4-14 (6.5)
Radios por mm <sup>2</sup>	7.6	14.5	12.5	13	14	11.8	6.3	5.6	10.1	8.1	7.5
Ancho radios (# cel)	2-3 (2)	2-3 (2)	2-3 (2)	2-3 (2)	2-4 (2-3)	2-4 (3)	2-4 (2-3)	2-4 (2-3)	2-4 (2-3)	2-3	2-4 (2-3)
Parénquima axial	ausente	ausente	escaso paratraqueal	ausente	ausente	escaso paratraqueal	ausente	escaso paratraqueal	ausente	ausente	ausente
Punteaduras radio-vaso	O, I, Eh, E	O, I, Eh, E	O, I, Eh, E	O, algunas ligeramente elongadas	O, I, Eh, E	O, I, Eh, Eo, E	O, I, Eh, Eo, E	O, I, Eh, E	O, I, Eh, E	O, I, Eh, E	O, I, Eh, E
Células envainantes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Grosor pared fibras	Delgada a gruesa	Delgada	Delgada	Delgada a gruesa	Delgada	Delgada	Delgada	Delgada	Delgada	Delgada	Delgada
Fibras	Parcialmente septadas	Parcialmente septadas 2-3 septos por fibra	Septadas, 3 septos por fibra	Septadas 2-3 septos por fibra	Septadas, 2-4 septos por fibra	Septadas, 2-4 septos por fibra	Septadas, 2 septos por fibra	Septadas, 2-3 septos por fibra	Septadas, 2-3 septos por fibra	Parcialmente septadas, 2-3 septos por fibra	Septadas 2-3 septos por fibra

O= ovals; I= irregulares; He= horizontalmente elongadas; Oe= oblicuas; E= escalariformes.

Orden: Fabales

Familia: Fabaceae

Género: *Andiroxylon* gen. nov. Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz

Especie: *Andiroxylon cinnamomeus* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz gen. et sp. nov. Lámina 5, Figs. A-F.

Etimología: El nombre genérico resalta el parecido anatómico del fósil con el género *Andira*. El epíteto específico *cinnamomeus* (= color canela) hace referencia al color de las muestras.

Holotipo: LPB 4115-4126.

Material adicional: LPB 4218-4227.

Edad: Mioceno temprano.

Diagnosis: Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de 2 (esporádicamente hasta 4); placa de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas, ovales a poligonales, ornamentadas; punteaduras vaso radio y vaso-parénquima, alternas con bordes poco reducidos; fibras no septadas; parénquima axial paratraqueal aliforme, confluyente, las alas forman bandas paratraqueales; cordones de parénquima de 3-6 células, principalmente 4; radios uniseriados (escasos) y multiseriados, heterocelulares; radios y parénquima axial irregularmente estratificados.

Descripción:

Anillos de crecimiento no distinguibles.

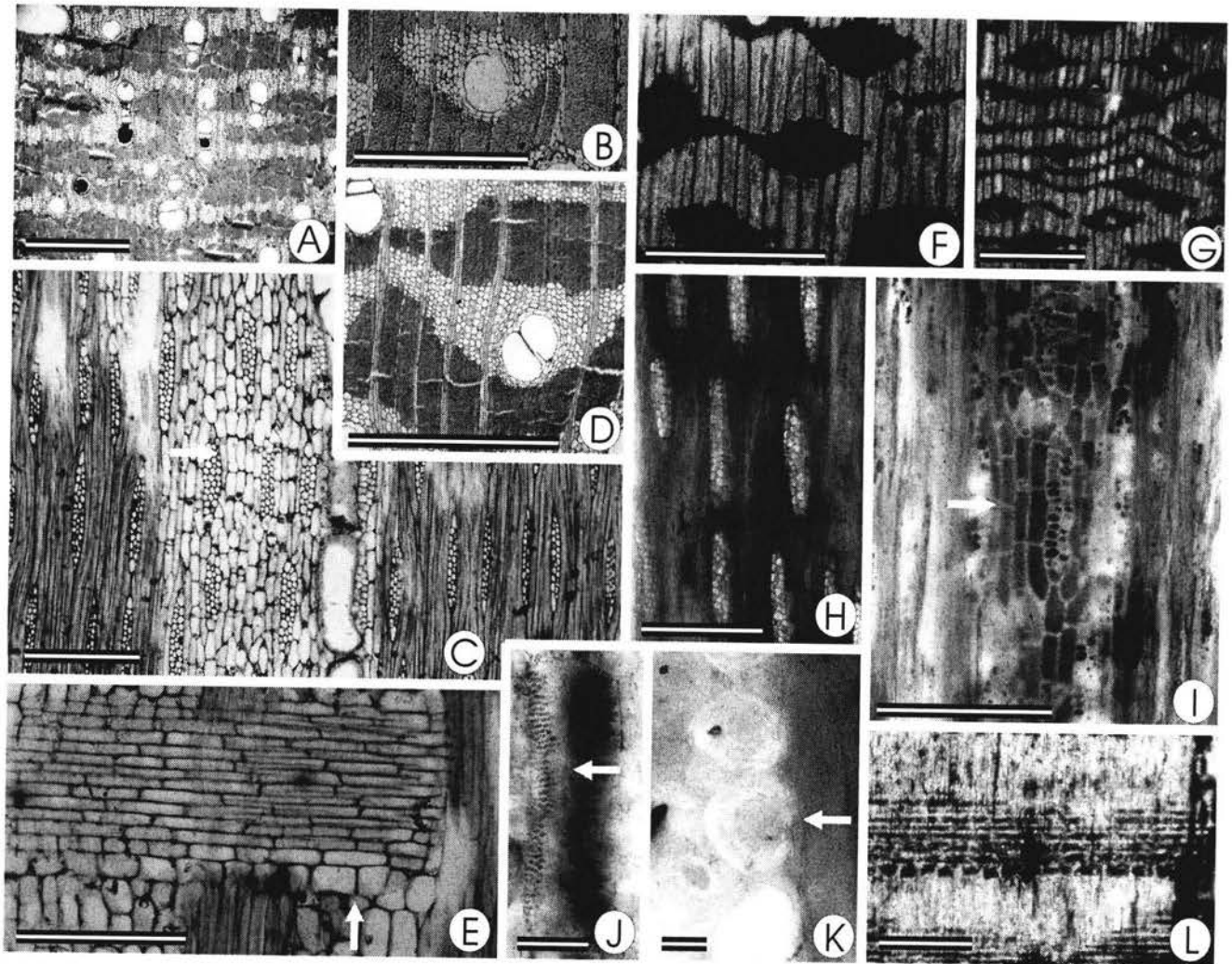
Porosidad difusa. Vasos principalmente solitarios, algunos múltiples radiales de 2, esporádicamente mayores (hasta 4), con proporción de 1.25 vasos (Lam. 5, Figs. F y G). Los elementos de vasos son de redondos a ovales, miden 120-225  $\mu\text{m}$  ( $X=157.96$ ,  $s=25.39$ ) de diámetro y 185-400  $\mu\text{m}$  ( $X=335$ ,  $s=47.81$ ) de longitud; las paredes tienen 4-12  $\mu\text{m}$  ( $X=7.34$ ,  $s=1.88$ ) de grueso; 0-6 ( $X=2.78$ ,  $s=1.31$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple y casi transversal; punteaduras intervasculares alternas ovales a poligonales, probablemente ornamentadas (Lam. 5, Fig. J), 5-8  $\mu\text{m}$  ( $X=6.17$ ,  $s=1.03$ ) de diámetro; punteaduras vaso radio y vaso-parénquima similares a las intervasculares, alternas y sin reducción evidente en los bordes. Tíldes de pared delgada presentes.

Fibras libriformes no septadas; 3-17  $\mu\text{m}$  ( $X=9.18$ ,  $s=3.1$ ) de diámetro; pared tiene 2-7  $\mu\text{m}$  ( $X=4$ ,  $s=1.25$ ) de grosor, muchas fibras de pared gruesa (Lam. 5, Fig. K).

Parénquima axial paratraqueal aliforme de alas cortas y largas, con frecuencia confluyente, y frecuentemente las alas forman bandas paratraqueales (Lam. 5, Figs. F y G). Cordones de parénquima de 3-6 células, principalmente 4 (Lam. 5, Fig. I). El parénquima axial está irregularmente estratificado (Lam. 5, Fig. I).

Radios uniseriados, extremadamente escasos, y multiseriados. Los radios son heterocelulares (Lam. 5, Fig. H y L), 6-10 ( $X=8.54$ ,  $s=1.21$ ) por  $\text{mm}$ . Los radios multiseriados están compuestos exclusivamente por células procumbentes en el cuerpo; las extensiones uniseriadas están compuestas por 0-3 ( $X=1.17$ ,  $s=0.58$ ) células débilmente procumbentes o cuadradas (Lam. 5, Fig. L); tienen 2-4 células de ancho, básicamente 2-3 (Lam. 5, Figs. H e I); 190-345  $\mu\text{m}$  ( $X=258.86$ ,  $s=43.94$ ) de alto. Los radios están irregularmente estratificados (Lam. 5, Fig. H).

**Comparación con material actual.**- Entre las características que relacionan la madera de *Andiroxylon cinnamomeus* con la de la familia Leguminosae están la estratificación (parcial) del parénquima axial y radial, parénquima axial



Lamina 5. A, C y E= *Andira surinamensis* (Uw 14476). B= *A. coriacea* (Uw 11500). D= *A. villosa* (Uw 1384). F-L= *Andiroxylon cinnamomeus* (LPB 4155-4126). A, B, D, F, G y K= corte transversal. A= parénquima axial bandeado. B= parénquima aliforme. D= parénquima confluyente. F= parénquima aliforme y confluyente. G= parénquima aliforme confluyente y bandeado. K= fibras de pared gruesa. C, H, I y J= corte tangencial. C= parénquima radial estratificado; la flecha señala los cordones estratificados de parénquima axial. H= radios estratificados. I = cordones de parénquima axial estratificado compuestos por 4 células (flecha). J= elemento de vaso con punteaduras alternas ornamentadas. E y L= corte radial. En ambas figuras las flechas señalan células cuadradas y débilmente procumbentes en el margen de los radios. Barra= Figs. A, B, D, F y G= 1mm. Fig. C= 500  $\mu$ m. Figs. E, H e I= 250  $\mu$ m. Fig. J= 100  $\mu$ m. Fig. K= 20  $\mu$ m. Fig. L= 130  $\mu$ m.

abundante, punteaduras intervascuales ornamentadas, punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima similares a las intervascuales y placa de perforación simple.

Aunque la estructura del xilema secundario de las leguminosas es en extremo variable (Metcalf y Chalk, 1950; Baretta-Kuipers, 1981), la presencia en diferentes proporciones de algunas características ha sido valiosa en el reconocimiento de las tendencias anatómicas a nivel de subfamilia. Baretta-Kuipers (1981) ha reconocido la importancia de la estructura y composición celular de los radios y parénquima axial en la taxonomía de la familia. De acuerdo con estas tendencias, la subfamilia Mimosoideae se distingue de las subfamilias Papilionoideae y Caesalpinioideae por tener radios más cortos y homocelulares, baja proporción de cordones de parénquima axial con más de 4 células, mayor proporción de fibras septadas y ausencia de estructura estratificada. Por otra parte, las Papilioideae difieren de las Caesalpinioideae por la mayor proporción de especies con elementos estratificados, menor proporción de especies con radios heterocelulares y radios más cortos (Baretta-Kuipers, 1981).

El patrón anatómico de *Andiroxylon cinnamomeus* es particularmente parecido al exhibido por las tribus Dalbergieae y Swartzieae de la subfamilia Papilionoideae. Con *Aldina*, *Cordyla* y *Mildbraediodendron excelsum* Harms (Muyati) de la tribu Swartzieae comparte las fibras de pared gruesa, prácticamente sin lumen, parénquima axial abundante, parénquima axial y radial regular o irregularmente estratificado, y altura, ancho y composición celular de los radios. Sin embargo, el número de células que forman los cordones de parénquima axial es diferente en el fósil y el grupo de géneros antes mencionados. Mientras que los cordones de parénquima axial están formados por 2-4 células en *Aldina* y *Cordyla* (Gasson, 1996; Angyalossy-Alfonso & Miller, 2002), por 3-5 células en *M. excelsum* (Gasson, 1996; 2-4 células según Angyalossy-Alfonso & Miller, 2002); en el fósil se presentan de 3-6 células (Tabla 4). *Andira*, *Hymenolobium*, *Vatairea* y *Vataireopsis* conforman un grupo cuya anatomía es atípica dentro de la tribu Dalbergieae. Debido a la virtual ausencia de radios uniseriados y a la falta de estructura estratificada estricta de todos los elementos axiales y radiales, este grupo es anatómicamente más cercano a la tribu Sophoreae (Baretta-Kuipers, 1981; Gasson, 1996). Baretta-Kuipers (1981) los relaciona directamente con *Ormosia*. El fósil de El Cien y *Andira* difieren de *Hymenolobium*, *Vatairea* y *Vataireopsis* en el rango de células por cordón de parénquima axial y por la ausencia de fibras septadas. La presencia de 3-6 células por cordón en *Andira* (comunmente cordones de 4 células; en *Andira villosa* Kleinhoonte se presentan hasta 7), contrasta con las 2-4 células presentes en *Hymenolobium*, *Vatairea* y *Vataireopsis*. Sin embargo, es necesario hacer notar que Reinders-Gouwentak (1955) menciona la presencia de cordones con 2-8 células en *Vatairea guinensis* (Aubl.) Benth. Aunque en el material estudiado sólo se observaron fibras septadas en *Vatairea guinensis*, Gasson (1999) señala que están presentes en los tres géneros.

Las especies de *Andira* observadas pueden subdividirse en dos grupos con base en las características de la madera. *A. coriacea* Pulle, *A. inermis* (Swartz) DC. y *A. villosa* son notablemente distintas de *A. retusa* (Poir.) Kunth y *A. surinamensis* (Bondt) Splitg. ex pulle en la talla de los radios multiseriados y en el límite superior del número de células por cordón de parénquima. En *A. coriacea*, los radios multiseriados son extremadamente altos y sólo se presenta una ligera tendencia a la estratificación en los radios más cortos; en *A. villose* y *A. surinamensis*, los radios con 5 células de ancho son en extremo comunes. De la misma manera, estas tres especies tienen cordones de parénquima con 3-6 células (3-7 en *A. villose*). Por otra parte, los radios en *A. retusa* y *A. surinamensis* no exceden las 20 células de alto y 4 de ancho, además, los cordones de parénquima axial son más cortos (Tabla 4). La

combinación de características anatómicas del fósil de El Cien es diferente a la observada en sus relativos actuales; sin embargo, el número de células en los cordones de parénquima axial es más cercana a *A. coriacea*, *A. inermis* y *A. villose*, mientras que el tamaño de las radios (alto y ancho) es más parecido a *A. retusa* y *A. surinamensis*. Aunque el fósil es en extremo parecido a *A. retusa*, con la que comparte el diámetro de los vasos, frecuencia y tamaño de los radios, y distribución del parénquima axial, la diferencia en la longitud de los cordones de parénquima sugiere la presencia de un nuevo taxón.

Tabla 4. Comparación de algunas características de *Andira* y *Andiroxylon cinnamomeus*

Carácter	<i>Andira coriacea</i> Uw 11500	<i>Andira inermis</i> Uw 7077	<i>Andira retusa</i> Uw 9129	<i>Andira surinamensis</i> Uw 57, 14476	<i>Andira villosa</i> Uw 1384	<i>Andiroxylon cinnamomeus</i>
<b>Vasos</b>						
Diámetro vasos (µm)	259	230	196	229	224	157
Vasos / mm <sup>2</sup>	1.7	2.7	1.8	1.8	2.1	2.8
<b>Radios</b>						
Radios por mm	4.3	5.5	8	5	4.9	8.5
Altura radios (µm)	615	334	293	367	394	259
Altura radios (# C)*	50	21	18	17	27	18
Ancho radios (# C)	2-4, 3-4	2-5, 3-4	2-4, 2-3	2-4, 2-3	2-5, 3-4	2-4, 2-3
Cordones (# C)	(3) 4-6	(3) 4-6 4	3-4 (5) 4	3-4 4	3-6 -(7) 4	(3) 4-6 4
<b>Parénquima axial</b>						
Aliforme	+++	-	+++	+	++	+++
Confluente	+	+++	+++	+++	+++	++
Bandeado	-	+++	+	+++	++	+

En negritas los valores generalmente presentes. \* = número máximo de células; [] = valores extremos; - = ausente; +, ++, +++ = abundancia.

Subclase: Caryophyllidae

Orden: Polygonales

Familia: Polygonaceae

Género: *Ruprechtioxylon* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz

Especie: *Ruprechtioxylon multiseptatus* Martínez Cabrera et Cevallos-Ferriz gen. et sp. nov. Lámina 6, Figs. A-F.

Etimología: El nombre genérico reconoce el parecido del fósil con *Ruprechtia*. El epíteto específico hace referencia a los múltiples septos presentes en las fibras.

Holotipo: LPB 4172-4188.

Material adicional: LPB 4316-4330.

Edad: Mioceno temprano

Diagnóstico: Anillos de crecimiento marcados por fibras de madera tardía; vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-3; punteaduras intervasculares alternas, de ovals a poligonales; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima opuestas a ligeramente elongadas en sentido horizontal, bordes de ligeramente reducidos a reducidos y de tamaño muy similar a las intervasculares; fibras septadas, 2-5 septos por fibra; parénquima axial paratraqueal escaso, abaxial y vasicéntrico; radios exclusivamente uniseriados, algunos localmente biseriados, homocelulares; fibras idioblásticas con cristales.

Descripción:

Anillos de crecimiento marcados por aproximadamente tres hileras de fibras aplanadas de madera tardía.

Porosidad difusa, en algunas regiones débilmente semianular. Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de 2-3, proporción 1.27 vasos (Lam. 6, Fig. A). Los elementos de vasos son de redondos, algunos ovals, con diámetro tangencial de 70-155  $\mu\text{m}$  ( $X=110.55$ ,  $s=20.77$ ) y longitud de 170-380  $\mu\text{m}$  ( $X=270.95$ ,  $S=61.1$ ); las paredes tienen 4-8  $\mu\text{m}$  ( $X=5.38$ ,  $s=1.06$ ) de grueso; placa de perforación simple con inclinación aproximada de 20; 4-11 ( $X=6.92$ ,  $s=2.35$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; punteaduras intervasculares alternas, de ovals a poligonales (Lam. 6, Fig. E), 3-5.5  $\mu\text{m}$  ( $X=4.32$ ,  $s=0.7$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima son opuestas, otras ligeramente elongadas en sentido horizontal, bordes de ligeramente reducidos a reducidos, el tamaño es muy similar a las intervasculares (Lam. 6, Fig. D). Tilides presentes.

Las fibras son septadas, 2-5 septos por fibra (Lam. 6, Figs. B y C); 2-13  $\mu\text{m}$  ( $X=7.72$ ,  $s=2.8$ ) de diámetro; las paredes tienen 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X=3.19$ ,  $s=0.87$ ) de grueso.

Parénquima axial paratraqueal escaso, con frecuencia abaxial, vasicéntrico (Lam. 6, Fig. A). 5-6 células por cordón de parénquima.

Radios exclusivamente uniseriados, algunos biseriados (Lam. 6, Figs. B y C). Los radios son homocelulares (Lam. 6, Fig. F), 9-14 ( $X=11.68$ ,  $s=1.52$ ) por  $\text{mm}$ . Los radios están compuestos exclusivamente por células procumbentes (Lam. 6, Fig. F); tienen 2-21 ( $X=10.68$ ,  $s=5.1$ ) células de alto. Grandes cadenas de cristales prismáticos encapsulados en fibras idioblásticas, un cristal por cámara (Lam. 6, Fig. B) Contenidos oscuros en los vasos.

**Comparación con material actual.**- Las polygonáceas son una familia con extraordinaria variación anatómica, y con excepción de *Coccoloba* y *Tripalis* son pocas las especies con hábito arbóreo (Carlquist, 2003). La diversidad de las formas de vida en Polygonaceae (lianas, arbustos, perennes con raíces leñosas, etc.) tiene paralelo con su también variable xilema secundario. Muchas especies poseen cambia sucesivos además de otras variantes cambiales (*Antigonum leptopus*, *Rheum*, *Rumex*; Carlquist, 2003).

Del material actual revisado, se pueden distinguir dos grupos anatómicos diferentes. Uno incluye a *Coccoloba*, *Tripalis* y *Ruprechtia*, y se caracteriza por la presencia de radios exclusivamente uniseriados y homogéneos, aunque algunas especies de los tres géneros tienen principalmente radios biseriados (e.g., *Coccoloba latifolia* Lam. [Uw 1037]), así como radios uniseriados compuestos por células cuadradas y erectas (e.g., *Coccoloba excelsa* Benth. [Uw 44343], *C. laurifolia* Jacq. [Uw 48432]). En *Tripalis* los radios multiseriados se presentan con mayor frecuencia. En el otro grupo, formado por *Rumex*, *Polygonum* y *Eriogonum*, los radios exceden con frecuencia las tres células de anchos, son bastante más altos, y son heterocelulares o paedomórficos. Carlquist (2003) menciona que algunas especies de *Rumex*, *Polygonum* y *Eriogonum* y otros géneros (*Antigonon*, *Brilderdykia*, *Caligonum*,

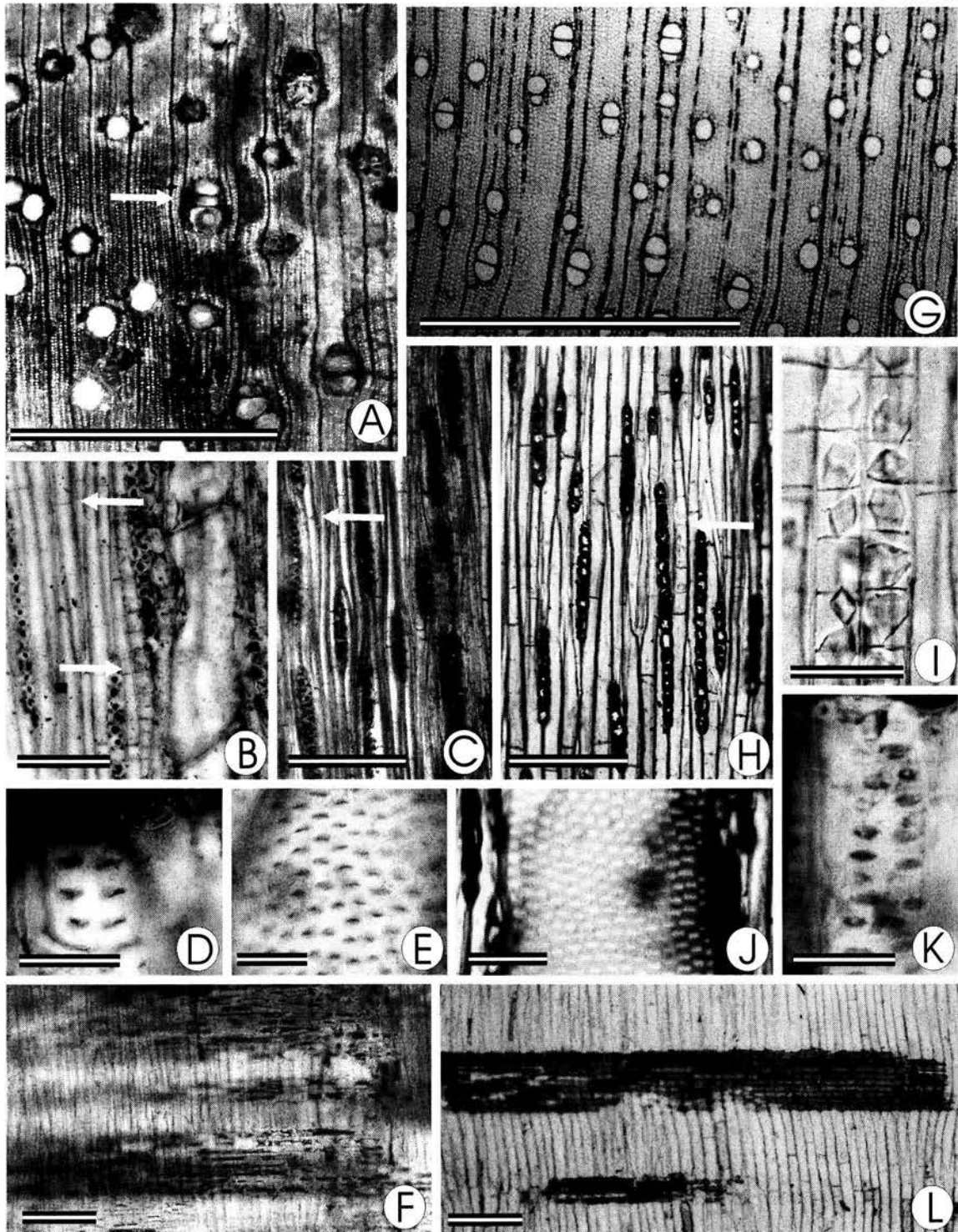


Lámina 6. A-F= *Ruprechtioxylon multiseptatus* (LPB 4172-4188). G e I= *Ruprechtia laxiflora* (Uw 13701). H, J y K= *R. bradiplejameisa* (Uw 1586). I= *R. ramniflora* (Uw 12332). A y G= corte transversal. A=La flecha en a señala el parénquima vasicéntrico y las fibras idioblásticas dispuestas alrededor de los vasos. G= parénquima paratraqueal. Figs. B, C, E, H, I y J= corte tangencial. B= las flechas indican las fibras septadas y con cristales abundantes (idioblásticas). C= fibras septadas (flecha) y radios uniseriados y localmente biseriados. H= señalada por la flecha una fibra idioblástica; radios uniseriados. I= cristales en fibras. E y J= punteaduras alternas. Figs. D, F, K y L= corte radial. D y K= punteaduras radio-vaso alargadas y con bordes reducidos. F y L= células exclusivamente procumbentes. Barra= Figs. A y G= 1mm. Figs. B, C y H= 100  $\mu$ m. Figs. D, E, y J= 15  $\mu$ m. Figs. F y L= 150  $\mu$ m. Fig. I= 30  $\mu$ m. Fig. K= 20  $\mu$ m.

*Muehlenbeckia* y *Symmeria*) tienen radios anchos, mientras que en la mayoría de las polygonáceas el promedio es cercano a dos células.

El material fósil es más cercano al primer grupo, y comparte con éste la presencia de fibras septadas (con más de un septo por fibra), parénquima axial paratraqueal escaso a vasicéntrico, radios homocelulares y exclusivamente uniseriados. Además, al igual que la familia, presenta punteaduras intervasculares ornamentadas. *Tripalis*, *Coccoloba*, *Ruprechtia* y el fósil, presentan fibras con cadenas de cristales encapsulados, que les dan la apariencia de ser multiseptadas, mezcladas con fibras septadas auténticas. Estas fibras idioblásticas (Carlquist, 2003), según el material disponible, tienden a ser algo más hipertróficas en *Coccoloba* que en *Tripalis*, *Ruprechtia* y *Ruprechtioxylon multiseptatus*. La distribución de éstas en algunas especies de *Tripalis* es interesante pues, por su distribución y abundancia, dan la impresión de ser bandas paratraqueales de parénquima axial. En *Ruprechtia*, en algunos casos, tienden a asociarse a los vasos, pero en la mayoría de las ocasiones se distribuyen al azar. En el fósil se observan más frecuentemente asociadas a los vasos.

Tabla 5. Cuadro comparativo de *Ruprechtia*, *Coccoloba*, *Tripalis* y *Ruprechtioxylon multiseptatus*.

Especie	Diámetro vasos (µm)	Frecuencia (V/mm)	Agrupamiento	Radios por mm	Alto radios uniseriados (µm)	Alto radios uniseriados (#células)
<i>Ruprechtia ramniflora</i> Uw 12332	121	7.87	1.78	10.14	152.5	10.38
<i>Ruprechtia bradiplejiameisa</i> Uw 1586	95.3	12.5	2.97	12.5	139.82	10.05
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Uw 13701	81.8	19.14	1.87	10.56	133.2	9.85
<i>Ruprechtia fusca</i>	68	26	3.3	14	124.6	8.42
<i>Coccoloba</i> spp.*	28-123	1.6-41	1.7-4.6	--	--	--
<i>Tripalis</i> spp*	68-109	7-10	1.6-2.4	--	--	--
<i>Tripalis surinamensis</i> Uw 50	120	4.2	1.5	8.4	--	--
<i>Ruprechtioxylon multiseptatus</i>	110.55	7	1.27	11.68	164	10.68

\*= datos tomados de Carlquist, 2003.

En caracteres cuantitativos como frecuencia y altura de los radios, y diámetro y frecuencia de los vasos, *Ruprechtioxylon multiseptatus* es muy similar a las diferentes especies de *Ruprechtia*, *Coccoloba* y *Tripalis* revisadas (Tabla 5). Sin embargo, en otros como el agrupamiento de los vasos el fósil difiere claramente de los géneros antes mencionados por el alto número de vasos solitarios. Con excepción de *Coccoloba rugosa*, todas las especies del género estudiadas por Carlquist (2003), exceden los 2 vasos por grupo (Tabla 5). De la misma manera, las diferentes especies de *Ruprechtia* tiene valores algo superiores al del fósil, sin embargo, la única especie de *Ruprechtia* registrada por Carlquist (2003) tiene grado de agrupamiento más cercano a *Ruprechtioxylon multiseptatus* (1.4). En *Tripalis* la mayor proporción de vasos solitarios se traduce en agrupamiento menor al que presentan los otros géneros y en este sentido más parecido al material fósil.



*Ruprechtioxylon multiseptatus* es más parecido a *Tripalis* y *Ruprechtia* que a *Coccoloba* en el número de células por cordón de parénquima axial y el número de septos por fibra. El primero tiene de 5-6 células por cordón mientras que *Tripalis*, *Ruprechtia*, *Coccoloba* tienen 6, 5 y 2-4 células respectivamente. En *Coccoloba* las fibras septadas no idioblásticas tienen 1-3 septos por fibra (*C. cruegeri* Lindau [Uw 4785], *C. laurifolia* [Uw 8432], *C. excelsa* [Uw 4343], *C. uvifera* (L.) [Uw 10169], *C. latifolia* [Uw 1037] y *C. mollis* Casar [Uw 109]), mientras que en *Ruprechtioxylon multiseptatus*, *Ruprechtia* y *Tripalis* tienen 2-5, 3-5 y 2-4 septos por fibra.

### Material no determinado

TIPO 1. Lámina 7, Figs. A-C.

Anillos de crecimiento no distinguibles.

Porosidad difusa. Vaso solitarios presentes, sin embargo no son dominantes, múltiples radiales de 2-7, principalmente 2-4, en proporción de 2.79 vasos (Lam. 7, Fig. A). Los vasos son marcadamente ovales con el eje mayor en sentido radial; 52-145  $\mu\text{m}$  ( $X=95.66$ ,  $s=23.36$ ) de diámetro tangencial; 410-870  $\mu\text{m}$  ( $X=645.77$ ,  $s=130.08$ ) de longitud; las paredes tienen 3-6  $\mu\text{m}$  ( $X=4.04$ ,  $s=0.79$ ) de grosor; 11-37 ( $x=24.56$ ,  $s=5.78$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple, con inclinación de  $45^\circ$ , se observan también algunas placas de perforación con dos aberturas; punteaduras intervasculares opuestas, principalmente alternas, de redondas a poligonales, 4-12  $\mu\text{m}$  ( $X=7.08$ ,  $s=2.01$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio, vaso-parénquima horizontalmente elongadas, siguen un patrón escalariiforme (Lam. 7, Fig. C); tñlides de pared delgada.

La mayoría de las fibras son no septadas, las septadas tienen 2-5 septos por fibra; 9-31  $\mu\text{m}$  ( $X=18.83$ ,  $s=5.98$ ) de diámetro; la pared tiene 3-9  $\mu\text{m}$  ( $X=5.45$ ,  $s=2.65$ ) de grosor; punteaduras no observadas.

Parénquima axial ausente (Lam. 7, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 7, Figs. B y C). Los radios son heterocelulares (Lam. 7, Figs. B y C), 4-8 ( $X=5.84$ ,  $s=1.24$ ) por  $\text{mm}$ . En corte tangencial, los radios multiseriados parecen estar formado por células procumbentes, sin embargo, se encuentran en elevada proporción células cuadradas y erectas; las extensiones uniseriadas están formadas por 1-6 ( $X=2.89$ ,  $s=1.48$ ) hileras de células erectas; tienen 3-6 células de ancho; 510-2680  $\mu\text{m}$  ( $X=1180$ ,  $s=508.2$ ) de alto; presenta células erectas en la periferia, que parecen ser células envainantes. Radios uniseriados están compuestos exclusivamente por células erectas; tienen 2-10 ( $X=4.8$ ,  $s=2.3$ ) células de alto.

Se observan abundantes contenidos oscuros en el parénquima radial. Drusas en las células de parénquima radial.

Se observan algunos elementos traqueales probablemente imperforados que pueden ser traqueidas vasicéntricas.

Engrosamientos en espiral en los vasos de madera tardía.

TIPO 2. Lámina 7, Figuras D-F.

Anillos de crecimiento conspicuos, marcados por porosidad anular y cambio en el diámetro de las fibras (Lam. 7, Fig. D).

Porosidad anular (Lam. 7, Fig. D). La mayoría de los vasos son solitarios, múltiples radiales de 2-6, eventualmente mayores, en proporción de 1.64 vasos (Lam. 7, Fig. D); los elementos de vaso son principalmente redondos, también

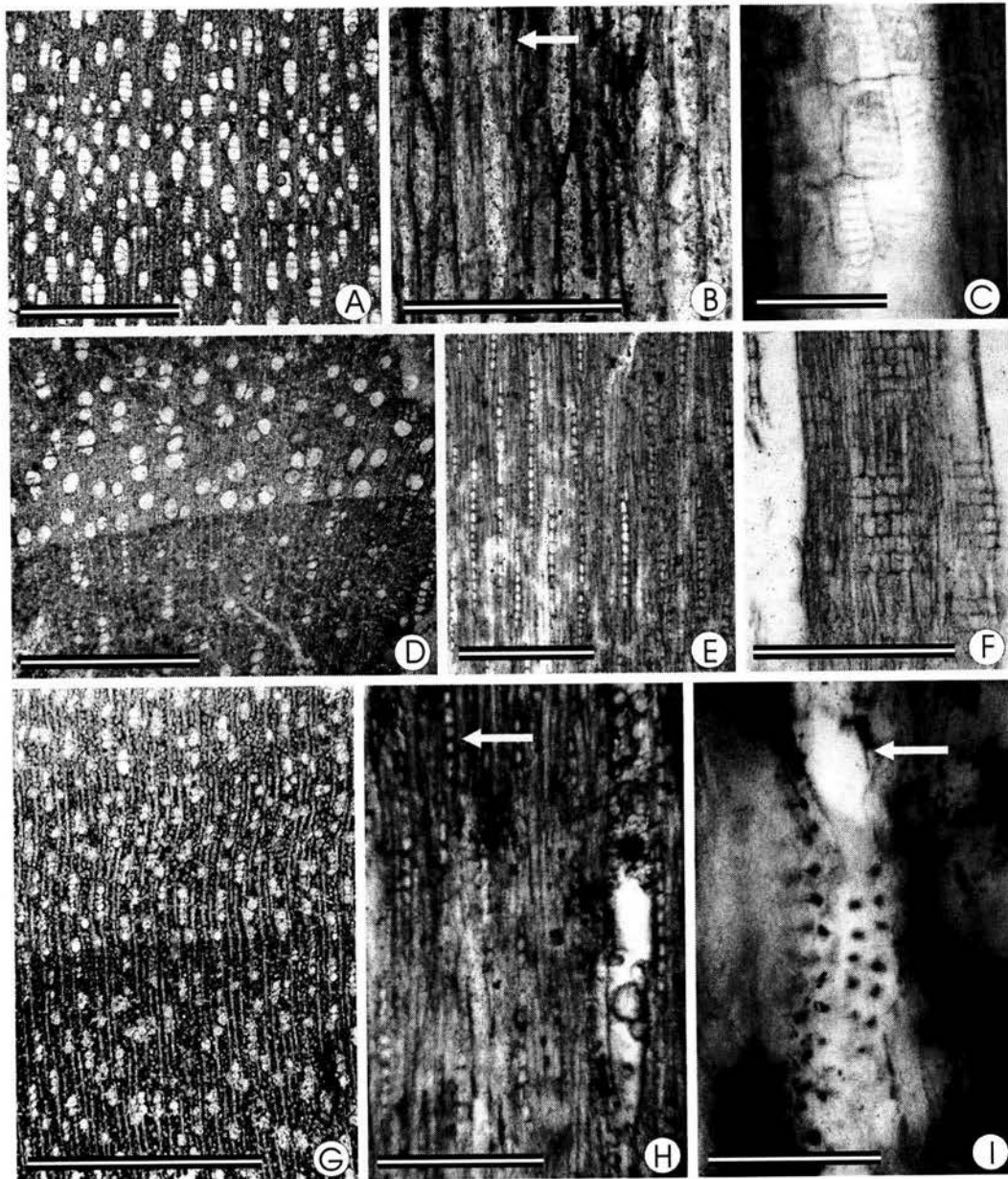


Lámina 7. Figs. A-C = tipo 1. Figs. D-F= tipo 2. Figs G-I = tipo 3. Figs. A, D y G= corte transversal. A= parénquima axial ausente, vasos principalmente agrupados. D= porosidad anular. G= vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de hasta 6 células. Figs. B, E, H e I= corte tangencial. B= radios heterocelulares de hasta 8 células de ancho, la flecha señala un radio uniseriado. E= radios heterocelulares exclusivamente uniseriados. H= radios homocelulares exclusivamente uniseriados. I= punteaduras alternas, la flecha señala una placa de perforación simple. Figs. C y F= corte radial. C= células erectas con punteaduras radio-vaso escalariformes. F= células cuadradas y erectas. Barra= Figs. A, B, D y G= 1mm. Figs. C y H= 100  $\mu$ m. Figs. E y F= 200  $\mu$ m. Fig. I= 50  $\mu$ m.

ovales con diámetro tangencial de 50-90  $\mu\text{m}$  ( $X=70, s=9$ ); 220-490  $\mu\text{m}$  ( $X=330.91, s=82.6$ ) longitud; las paredes tienen 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X=4.32, S=1.11$ ) de grosor; la placa de perforación es simple y con inclinación aproximada de  $30^\circ$ ; punteaduras intervasculares alternas, ovales con diámetro de 5-6  $\mu\text{m}$  ( $X=5.4, S=0.55$ ); las punteaduras radio-vaso tienen bordes simples, son redondas y opuestas; tilides de pared delgada.

Fibras libriformes no septadas; 6-12  $\mu\text{m}$  ( $X=8.75, s=1.77$ ) de diámetro; la pared tiene 1-5  $\mu\text{m}$  ( $X=2.47, s=1.06$ ) de grosor; punteaduras no observadas.

Parénquima axial apotraqueal difuso, difuso en agregados, formando bandas cortas de no más de 5 células, y paratraqueal escaso (Lam. 7, Fig. D); las células de parénquima paratraqueal son relativamente grandes y en los cortes longitudinales dan la impresión de ser fibras septadas que rodean los vasos; los cordones de parénquima axial son básicamente de 5 células.

Radios exclusivamente uniseriados (Lam. 7, Fig. E). Los radios son heterocelulares (Lam. 7, Figs. E y F), 10-17 por mm ( $X=14.48, s=1.96$ ). Los radios uniseriados tiene 3-18 ( $X=9.89, s=3.83$ ) células de alto; las células dominantes son procumbentes, sin embargo se encuentran células cuadradas y erectas en proporciones considerables.

Cristales no observados.

#### TIPO 3. Lámina 7, Figuras G-I.

Anillos de crecimiento débilmente delimitados por un cambio en la coloración de las fibras, sin embargo no existe algún componente anatómico que delimite el anillo (Lam. 7, Fig. G).

Porosidad difusa. Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de 2-6, principalmente 2-3, en proporción de 1.68 vasos (Lam. 7, Fig. G). Los vasos son de redondos a ovales; con 20-47.5  $\mu\text{m}$  ( $X=30.7, s=6.7$ ) de diámetro tangencial; 105-350  $\mu\text{m}$  ( $X=231.5, s=67.9$ ) de longitud; las paredes tienen 1-4  $\mu\text{m}$  ( $X=2.35, s=0.74$ ) de grueso; 65-86 ( $X=74.87, s=8.39$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple y con inclinación aproximada de  $30^\circ$ ; punteaduras intervasculares alternas de redondas a poligonales (Lam. 7, Fig. I); 3-5  $\mu\text{m}$  ( $X=4.25, s=0.86$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima no se observaron. Tilides de pared delgada (Lam. 7, Fig. H)

La mayoría de las fibras no tienen septos, las septadas tienen 1-3 septos por fibra (Lam. 7, Fig. H); con 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X=3.75, s=1.21$ ) de diámetro; la pared tiene 1-4  $\mu\text{m}$  ( $X=2.9, s=1$ ) de grueso. Parénquima axial apotraqueal difuso y difuso en agregados, paratraqueal escaso.

Radios exclusivamente uniseriados (Lam. 7, Fig. H). Los radios son homocelulares, 9-15 ( $X=11.71, s=1.58$ ) por mm. Se componen exclusivamente por células procumbentes; tienen 3-21 ( $X=9.38, s=4.34$ ) células de alto.

#### TIPO 4. Lámina 8, Figuras A-C.

Anillos de crecimiento marcados por 1-3 células de parénquima marginal (Lam. 8, Fig. A).

Porosidad difusa aunque en algunos anillos se presenta tendencia a porosidad semianular. Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales 2-3, esporádicamente hasta 5, en proporción de 1.53 vasos por radial (Lam. 8, Fig. A). Los vasos son redondos; 55-120  $\mu\text{m}$  ( $X=89.37, s=18.43$ ) de diámetro tangencial; 160-295  $\mu\text{m}$  ( $X=217.65, s=42.54$ ) de longitud; las paredes tienen 2-9  $\mu\text{m}$  ( $X=5.4, s=1.58$ ) de grueso; 7-26 ( $X=12.84, s=4.57$ ) por  $\text{mm}^2$ ; placas de perforación simples y casi horizontales (Lam. 8, Fig. C); punteaduras intervasculares alternas, ovales, las

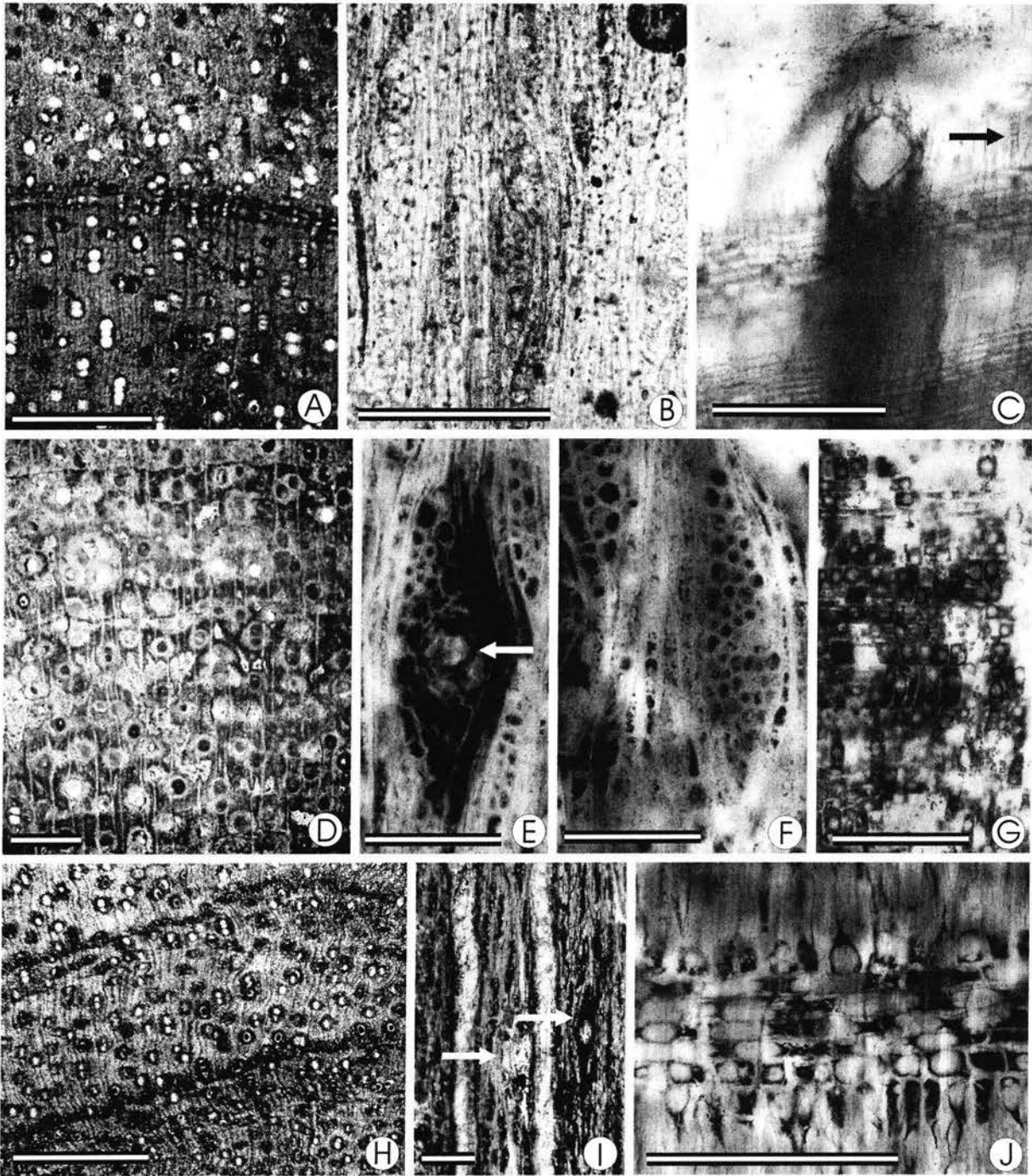


Lámina 8. Figs. A-C = tipo 4 (LPB 1009-1019). Figs. D-G= tipo 5 (LPB 4100-4114). Figs. H-J= tipo 6 (4135-4146). Figs. A, D y H= corte transversal. A= anillos de crecimiento limitados por parénquima marginal, parénquima axial vasicéntrico. D= parénquima vasicéntrico- aliforme y marginal. H= parénquima marginal, vasicéntrico y aliforme. Figs. B, E, F e I= corte tangencial. B= radios multiseriados. E= señalado por la flecha, un canal radial. F= radio multiseriado. I= las flechas indican la presencia de canales radiales, radios de 2-3 células de ancho. Figs. C, G y J= corte radial. C= radios homocelulares, placa de perforación simple e, indicado por la flecha, cristales en las fibras. G y J= células procumbentes, cuadradas y erectas. Barras= Figs. A, D y H= 1mm. Figs. B, C, E-G, I, J= 200  $\mu$ m.

aberturas son lenticulares, 4-7  $\mu\text{m}$  ( $X= 5.42$ ,  $s= 0.90$ ) de diámetro; punteaduras vaso-parénquima son similares en distribución, forma y tamaño a las intervasculares, alternas, con los bordes reducidos. Tíldes ausentes.

Fibras libriformes no septadas; 4-11  $\mu\text{m}$  ( $X= 7.3$ ,  $s= 2.11$ ) de diámetro; la pared tiene 1-4  $\mu\text{m}$  ( $X= 2.18$ ,  $s= 0.72$ ) de grueso.

Parénquima axial vasicéntrico a aliforme de alas cortas, en algunas regiones llega a ser confluyente (Lam. 8, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 8, Fig. B). Los radios son homocelulares (Lam. 8, Fig. C), 9-4 ( $X=11.86$ ,  $s=1.7$ ) por mm. Los radios multiseriados están compuestos exclusivamente por células procumbentes; las extensiones uniseriadas están compuestas por 1-4 ( $X= 2.33$ ,  $s= 1.39$ ) células procumbentes y, de manera esporádica, células cuadradas; tienen 2-4 células de ancho; 120-400  $\mu\text{m}$  ( $X=220.62$ ,  $s= 83.9$ ) de altura. Radios uniseriados compuestos exclusivamente por células procumbentes.

Se presentan cristales en fibras (Lam. 8, Fig. C).

#### TIPO 5. Lámina 8, figuras D-G.

Anillos de crecimiento marcados por 1-3 células de parénquima marginal (Lam. 8, Fig. D).

Porosidad difusa (Lam. 8, Fig. D). Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-3, raramente 4, en proporción de 1.19 vasos (Lam. 8, Fig. D). Los vasos son redondos; 175-155  $\mu\text{m}$  ( $X= 115.4$ ,  $s=22.45$ ) de diámetro tangencial; 150-325  $\mu\text{m}$  ( $X= 232.08$ ,  $s= 56.8$ ) de longitud; las paredes tienen 4-8  $\mu\text{m}$  ( $X= 5.85$ ,  $s= 0.97$ ) de grosor; 6-13 ( $X=9.12$ ,  $s= 1.61$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple y casi transversal; punteaduras intervasculares alternas, ovals, con apertura lenticular, diámetro 3-8 ( $X=5.83$ ,  $s= 1.3$ ); punteaduras vaso-radio no observadas. Tíldes de pared delgada.

Fibras septadas y no septadas, las primeras tienen 1-3 septos por fibra; 2-9  $\mu\text{m}$  ( $X=5.23$ ,  $s=1.7$ ) de diámetro; las paredes tienen 1-3  $\mu\text{m}$  ( $X=1.8$ ,  $s= 0.73$ ) de grueso.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme de alas cortas, en algunas partes se torna confluyente (Lam. 8, Fig. D).

Radios uniseriados y multiseriados. Los radios son heterocelulares (Lam. 8, Fig. G), 6-10 ( $X=8.1$ ,  $s= 1.2$ ) por mm. Los radios multiseriados están formados por células procumbentes en el cuerpo; en las colas se presentan 1-5 ( $X=2.08$ ,  $s=1.1$ ) hileras de células cuadradas y/o erectas; tienen 2-3 series, sin embargo llegan a haberlos hasta de 6 series (Lam. 8, Fig. F); 205-440  $\mu\text{m}$  ( $X=273.75$ ,  $s=60.54$ ) de alto. Los radios uniseriados están compuestos por células cuadradas y erectas. Células envainadas en los radios presentes pero escasas. Canales radiales en los radios multiseriados (Lam. 8, Fig. F), presentan 1-2 capas de células de menor diámetro que pudieran ser células de la vaina, los canales tienen un diámetro de 30-100 ( $X=66.1$ ,  $s=24.72$ ).

#### TIPO 6. Lámina 8, Figuras H-J.

Anillos de crecimiento marcados por 2-10 hileras de células de parénquima marginal (Lam. 8, Fig. H).

Porosidad de semianular a difusa. Vasos solitarios y en múltiple radiales de 2-3, en proporción de 1.22 (Lam. 8, Fig. H). Los vasos son de redondos a ovals; 35-80  $\mu\text{m}$  ( $X= 56.85$ ,  $s= 12.49$ ) de diámetro tangencial; 115-500  $\mu\text{m}$  ( $X=246.56$ ,  $s=99.63$ ) de longitud; la pared tiene 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X= 4.17$ ,  $s=1.03$ ) de grosor; 15-38 ( $X=24.27$ ,  $s=5.76$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple, casi transversal; punteaduras intervasculares alternas, de redondas a

poligonales (irregularmente poligonales), algunas aberturas son verticales, en algunas otras los bordes se encuentran algo reducidos; punteaduras vaso-radio, vaso-parénquima son alternas a opuestas y de forma oval a poligonal, son un poco más pequeñas que las intervasculares, algunas otras son horizontalmente elongadas, los bordes son reducidos o no. Tíldes de pared delgada.

Fibras septadas, 2-4 septos por fibra; 5-8  $\mu\text{m}$  ( $X=6.67$ ,  $s=1.12$ ) de diámetro; grosor de la pared no determinada.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme a confluyente, parénquima marginal (Lam. 8, Fig. H).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 8, Fig. I). Los radios son heterocelulares (Lam. 8, Fig. J), 10-21 ( $X=15.75$ ,  $s=2.97$ ) por mm. Los radios multiseriados están compuestos células procumbentes en el cuerpo; presentan 1-6 ( $X=2.85$ ,  $s=1.54$ ) hileras de células cuadradas y/o erectas; 2-3, básicamente biseriados, células de ancho; 145-450  $\mu\text{m}$  ( $X=254.7$ ,  $s=51.49$ ) de alto. Los radios uniseriados están compuestos por células erectas y/o cuadradas; tienen 2-12 ( $X=7$ ,  $s=2.83$ ) células de alto. Canales radiales en los radios multiseriados (Lam. 8, Fig. I), con frecuencia se presentan dos por radio, se observan por lo menos dos capas de células pequeñas que rodean al canal, probablemente corresponden a células de la vaina, los canales tienen un diámetro tangencial de 35-70  $\mu\text{m}$  ( $X=49.12$ ,  $s=9.56$ ).

Contenidos de forma redonda en las células de los radios, y cristales romboidales en las células erectas de los radios multiseriados.

#### TIPO 7. Lámina 9, figuras A-D.

Anillos de crecimiento marcados por 3 hileras de fibras de madera tardía.

Porosidad difusa (Lam. 9, Fig. A). Vasos principalmente solitarios, en múltiples radiales de 2-3 (esporádicamente mayores) y algunos grupos irregulares, en proporción de 1.38 (Lam. 9, Fig. A). Dos clase de tamaño de vasos (Lam. 9, Fig. B). Los vasos son redondos y ovales; 115-325  $\mu\text{m}$  ( $X=181.85$ ,  $s=44.6$ ) de diámetro tangencial; 165-305  $\mu\text{m}$  ( $X=228.1$ ,  $s=33$ ) de longitud; las paredes tienen 5-10  $\mu\text{m}$  ( $X=7.1$ ,  $s=1.5$ ) de grosor; 5-16 ( $X=9.5$ ,  $s=2.83$ ) pasos por  $\text{mm}^2$ ; placas de perforación simples y casi transversales; punteaduras intervasculares alternas, de ovales a poligonales, aberturas redondas, 3-7  $\mu\text{m}$  ( $X=5.1$ ,  $s=1.36$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima muy similares a las intervasculares, con bordes aparentemente no reducidos, se distribuyen de manera alterna. Tíldes de pared delgada.

Fibras libriformes no septadas; 4-10  $\mu\text{m}$  ( $X=7.6$ ,  $s=1.65$ ) de diámetro: la pared tiene 1-3  $\mu\text{m}$  ( $X=2.06$ ,  $s=0.8$ ) de grosor; punteaduras no observadas.

Parénquima axial vasicéntrico, aliforme, a veces confluyente, parénquima apotraqueal en bandas cortas (Lam. 9, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados, dominan estos últimos (Lam. 9, Fig. D). Los radios son heterocelulares (Lam. 9, Fig. C), sin embargo, muchos son homocelulares, 5-11 ( $X=6.7$ ,  $s=1.7$ ) por mm. Los radios multiseriados están formados por células procumbentes en el cuerpo; las extensiones uniseriadas están formadas por 1-5 ( $X=2.15$ ,  $s=1.2$ ) hileras de células procumbentes cuadradas y erectas; tienen 2-3 (4) células de ancho; 225-1150  $\mu\text{m}$  ( $X=539.7$ ,  $s=248.4$ ) de alto. Radios uniseriados tienen 2-8 ( $X=5$ ,  $s=1.9$ ) células de alto.

Cordones cristalíferos de hasta 16 células de alto, los cristales son encapsulados, un cristal por cámara.

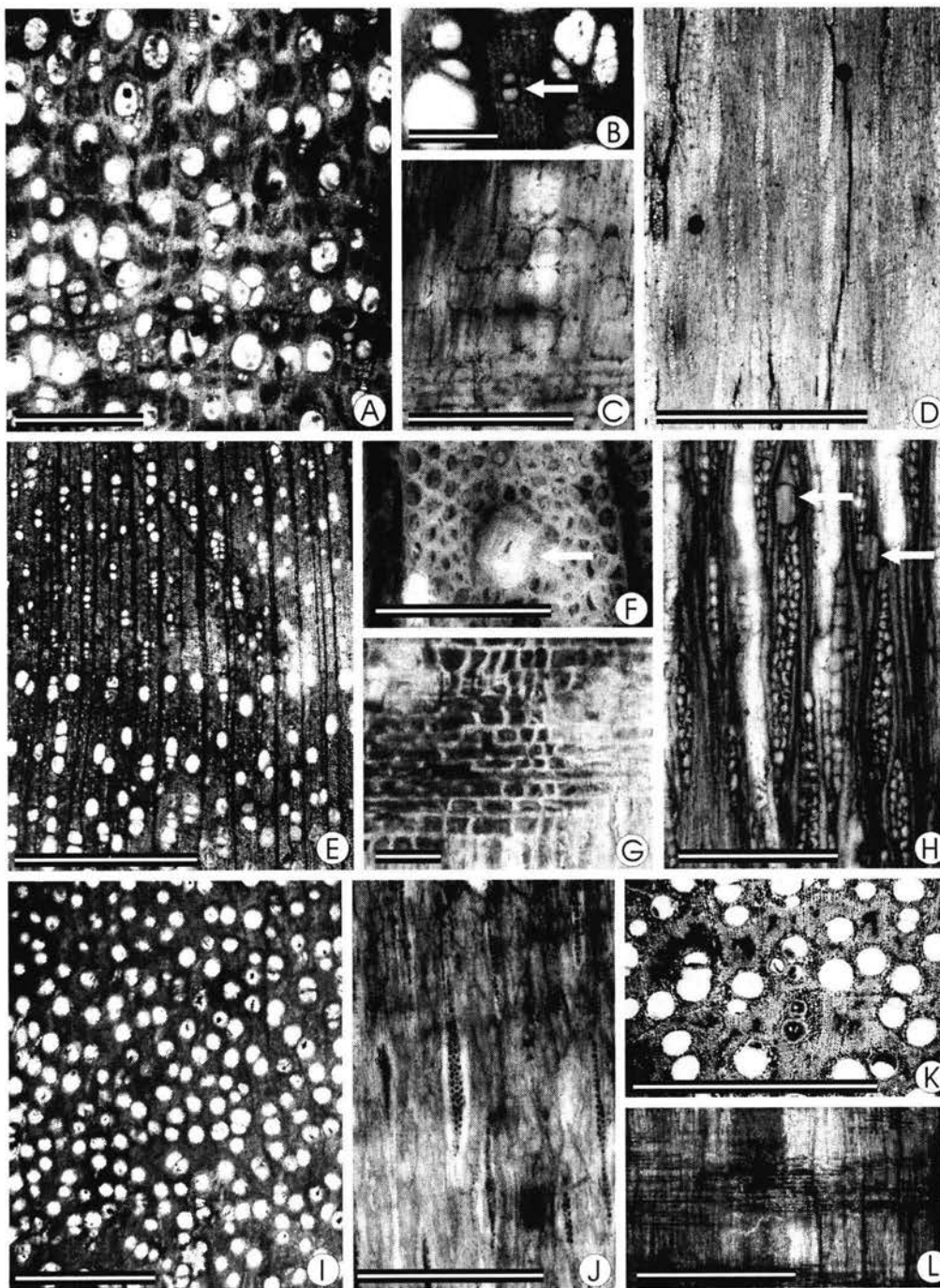


Lámina 9. Figs. A-D= tipo 7 (LPB 4147-4163). Figs. E-H= tipo 8 (LPB 4164-4171). Figs. I-L= tipo 9. Figs. A, B, E, F, I y K= A= parénquima axial vasicéntrico, aliforme, confluyente y bandeado. B= vasos pequeños (flecha) mezclados con grandes en la misma porción del anillo de crecimiento. E= porosidad anular. F= idioblastos en el tejido matriz. I= vasos principalmente solitarios. K= parénquima marginal y vasicéntrico. Figs. D, H y J= corte tangencial. D= radios heterocelulares. H= radios heterocelulares, las flechas señalan idioblastos en el tejido matriz. J= radios homocelulares. Figs. C, G y L= corte radial. C y G= células erectas y procumbentes. L= células exclusivamente procumbentes. Barra= Figs. A, D, E, I, K= 1mm. Figs. B y H= 200  $\mu$ m. Figs. C, F y G= 100  $\mu$ m. Figs. J y L= 500  $\mu$ m.

## TIPO 8. Lámina 9, figuras E-H.

Anillos de crecimiento conspicuos, marcados por un cambio de grosor entre las paredes de las fibras de madera temprana y madera tardía (Lam. 9, Fig. E).

Porosidad de anular a semianular (Lam. 9, Fig. E). Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-3, básicamente 2, con frecuencia los múltiples radiales no están unidos, en proporción de 1.55 vasos (Lam. 9, Fig. E). Los vasos son de redondos a ovales; 35-80  $\mu\text{m}$  ( $X=61.15$ ,  $s=11.34$ ) de diámetro; 150-415  $\mu\text{m}$  ( $X=244.44$ ,  $s=70$ ) de longitud; las paredes tienen 3-6  $\mu\text{m}$  ( $X=4.48$ ,  $s=1.06$ ) de grueso; placa de perforación simple con inclinación aproximada de 30; punteaduras intervasculares alternas, ovales, probablemente ornamentadas, 3-6  $\mu\text{m}$  ( $X=4.2$ ,  $s=0.7$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima no observadas. Tíldes abundantes.

Fibras libriformes no septadas; 2-14  $\mu\text{m}$  ( $X=8.11$ ,  $s=2.79$ ) de diámetro; la pared tiene 2-4  $\mu\text{m}$  ( $X=2.71$ ,  $s=0.6$ ) de grueso.

Parénquima axial paratraqueal extremadamente escaso (Lam. 9, Fig. H).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 9, Fig. H). Los radios son heterocelulares (Lam. 9, Fig. G), 9-16 ( $X=11.6$ ,  $s=1.94$ ) por mm. Los radios multiseriados están compuestos por células procumbentes en el cuerpo; y por 1-6 ( $X=2.36$ ,  $s=1.32$ ) hileras de células cuadradas y/o erectas en las extensiones multiseriadas; tienen 2-3 células de ancho; 180-625  $\mu\text{m}$  ( $X=379$ ,  $s=122.22$ ) de alto. Algunos radios uniseriados están compuestos exclusivamente por células erectas, otros por células erectas, cuadradas y algunas procumbentes; tienen 2-12 ( $X=4.68$ ,  $s=2.12$ ) células de alto. Algunos radios se fusionan verticalmente.

Contenidos oscuros en las células de los radios y vasos. Cristales poligonales en las células procumbentes de los radios. Idioblastos que contienen un cristal prismático rectangular conspicuo (más de 50  $\mu\text{m}$ ), en las mismas células se encuentran otros piramidal (no siempre presentes) de menor tamaño ubicados a cada lado, en el eje longitudinal, del cristal de mayor tamaño (Lam. 9, Fig. F y H).

## TIPO 9. Lámina 9, Figuras I-L.

Anillos de crecimiento marcados por parénquima marginal (Lam. 9, Fig. K), también existe cambio en la frecuencia de los vasos entre la madera temprana y madera tardía, este cambio en la frecuencia no se corresponde con un cambio de diámetro entre los periodos de crecimiento.

Porosidad difusa (Lam. 9, Fig. I y K). Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-3, a veces mayores, esporádicamente múltiples tangenciales y grupos irregulares (son poco frecuentes), en proporción de 1.21 vasos (Lam. 9, Fig. I). Los vasos son de redondos a ovales; 90-190  $\mu\text{m}$  ( $X=136$ ,  $s=27.3$ ) de diámetro; 135-285  $\mu\text{m}$  ( $X=219.78$ ,  $s=44.78$ ) de longitud; las paredes tienen 3-10  $\mu\text{m}$  ( $X=6.31$ ,  $S=1.6$ ) de grueso; 10- 29 ( $X=17.54$ ,  $s=5.76$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple y casi transversal (<10); punteaduras intervasculares alternas, ovales a poligonales, 2-6  $\mu\text{m}$  ( $X=3.29$ ,  $s= 0.9$ ) de diámetro; punteaduras intervasculares de alternas a opuestas son redondas a ovales, otras algo irregulares, con bordes reducidos. Tíldes de pared gruesa y delgada.

Fibras libriformes no septadas; 2-12  $\mu\text{m}$  ( $X=5.88$ ,  $s=2.4$ ) de diámetro; las paredes tienen 1-5  $\mu\text{m}$  ( $X=2.76$ ,  $s=1.13$ ) de grueso.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, en ocasiones aliforme con alas muy cortas (Lam. 9, Fig. K).



Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 9, Fig. J). Los radios son radios homocelulares (Lam. 9, Fig. L), 5-9 ( $X=6.36$ ,  $S=1.4$ ) por mm. Los radios uniseriados y multiseriados están compuestos exclusivamente por células procumbentes. Los radios multiseriados tienen extensiones uniseriadas compuestas por 3-19 ( $X=8.9$ ,  $s=5.17$ ) hileras de células procumbentes; 2-3 células de ancho, básicamente biseriados; 80-435  $\mu\text{m}$  ( $X=230$ ,  $s=83.56$ ) de alto. Los radios uniseriados tienen 3-16 ( $X=8.6$ ,  $s=3.17$ ) células de ancho. Algunos radios están fusionados verticalmente.

Se observan algunos elementos traqueales que probablemente sean traqueidas vasicéntricas.

TIPO 10. Lámina 10, Figuras A y B.

Anillos de crecimiento distinguibles.

Porosidad básicamente semianular, en algunos anillos se observa tendencia a anular y en algunos otros a difusa. Vasos principalmente solitarios y en múltiples radiales de 2-4, básicamente de 2, en proporción de 1.22 vasos (Lam. 10, Fig. A). Los vasos son de redondos a ovals; 50-205  $\mu\text{m}$  ( $X=103.6$ ,  $s=33.74$ ) de diámetro; 130-315  $\mu\text{m}$  de longitud; las paredes tienen 2-7  $\mu\text{m}$  ( $X=4.16$ ,  $s=1.13$ ) de grueso; 7-21 ( $X=11.82$ ,  $s=3.83$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple y casi transversal (15); punteaduras intervasculares alternas, de ovals a poligonales, pocas veces coalescentes; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima no observadas. Tíldes de pared gruesa.

Fibras libriformes no septadas; 5-9  $\mu\text{m}$  ( $X=7.3$ ,  $s=1.5$ ) de diámetro, las paredes tienen 1-4  $\mu\text{m}$  ( $X=2.6$ ,  $s=0.96$ ) de grueso.

Parénquima axial vasicéntrico a aliforme, confluyente, algunas bandas paratraqueales (Lam. 10, Fig. A).

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 10, Fig. B). Los radios son homocelulares, 7-13 ( $X=10.12$ ,  $s=1.48$ ) por mm. Los radios uniseriados y multiseriados están compuestos únicamente por células procumbentes. Los radios multiseriados tiene 1-10 ( $X=3$ ,  $s=2.7$ ) hileras de células procumbentes; los radios multiseriados son en su mayoría biseriados, sin embargo hay otros con 3 células de ancho; 90-260  $\mu\text{m}$  ( $X=169.2$ ,  $s=49.6$ ) de alto. Los radios uniseriados tienen 4-17 ( $X=9.77$ ,  $s=3.6$ ) de alto.

Cordones de hasta 15 cristales romboidales encapsulados, 1 cristal por cámara (en fibras).

Estructuras que semejan traqueidas vasicéntricas presentes.

TIPO 11. Lámina 10, Figuras C-F.

Anillos de crecimiento no distinguibles (Lam. 10, Fig. C).

Porosidad difusa. Vasos solitarios y en múltiples radiales de 2-4 y hasta 5, básicamente de 2, en proporción de 1.63 vasos (Lam. 10, Fig. C). Los vasos son ovals; 125-255  $\mu\text{m}$  ( $X=175$ ,  $s=37.72$ ) de diámetro; 190-510  $\mu\text{m}$  ( $X=315$ ,  $s=100.6$ ) de longitud; la pared tiene 4-12  $\mu\text{m}$  ( $X=7.8$ ,  $s=2.15$ ) de grueso; 0-8 ( $X=3.28$ ,  $s=1.7$ ) vasos por  $\text{mm}^2$ ; placa de perforación simple con una inclinación aproximada de 45; punteaduras intervasculares alternas, redondas, algunas ligeramente poligonales, algunas probablemente coalescentes, aparentemente ornamentadas (Lam. 10, Fig. F), 6-15  $\mu\text{m}$  ( $X=9.8$ ,  $s=2.9$ ) de diámetro; punteaduras vaso-radio y vaso-parénquima no observadas; tíldes de pared delgada. Fibras septadas y no septadas, las primeras tiene 2-3 septos por fibra, dominan las no septadas; 6-20  $\mu\text{m}$  ( $X=13.24$ ,  $s=3.48$ ) de diámetro; la pared tiene 2-5  $\mu\text{m}$  ( $X=3.14$ ,  $s=0.81$ ) de grueso.

Parénquima axial paratraqueal escaso a vasicéntrico con 1 (a veces 2) células rodeando al vaso (Lam. 10, Fig. C).

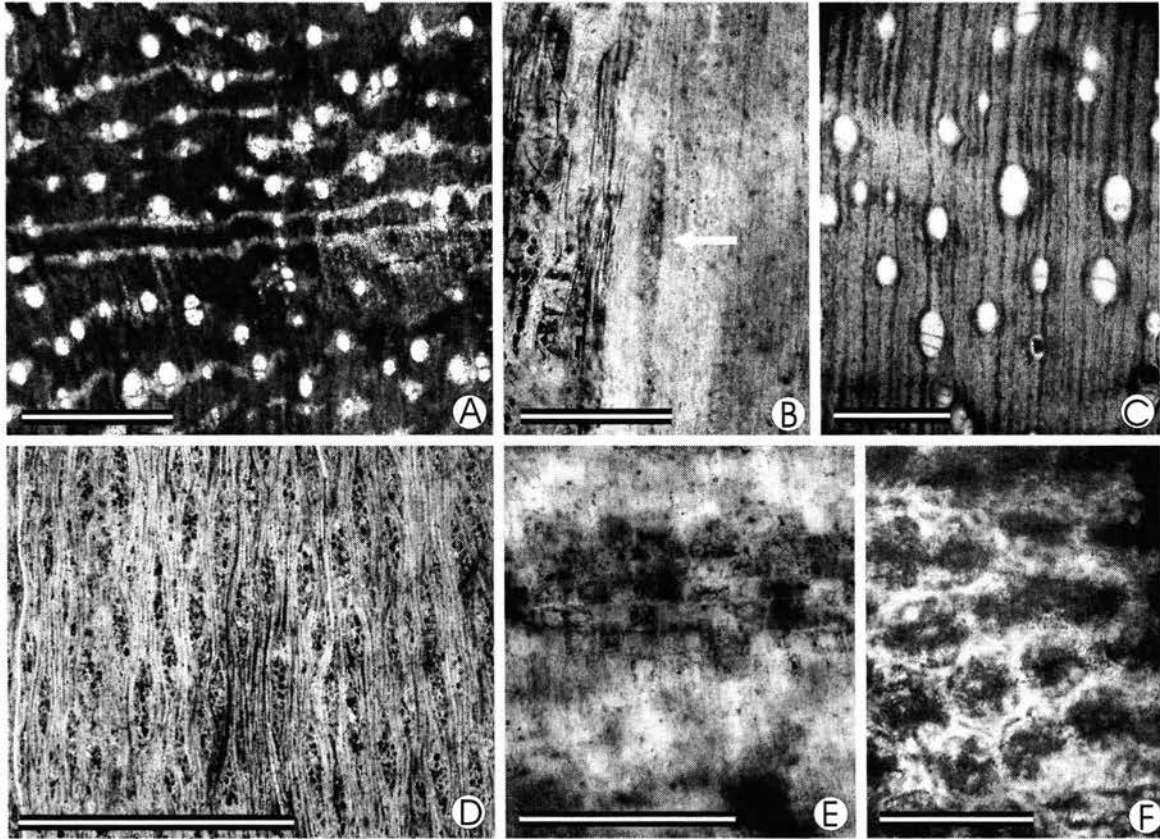


Lámina 10. Figs. A y B = tipo 10 (LPB 4189-4202). Figs. C- F= tipo 11. Figs A y C= corte transversal. A= parénquima axial vasicéntrico, aliforme, confluyente y bandeado. C= parénquima axial vasicéntrico. Figs. B, D y F= corte tangencial. B= radios homocelulares multiseriados. D= radios multiseriados y uniseriados heterocelulares. F= punteaduras intervasculares alternas y ornamentadas. Fig. F= corte radial; células procumbentes y cuadradas. Barra= Figs. A, C y D= 1mm. Fig. B= 150  $\mu$ m. Fig. E= 200  $\mu$ m. Fig. F= 20  $\mu$ m.

Radios uniseriados y multiseriados (Lam. 10, Fig. D). Los radios son heterocelulares (Lam. 10, Fig. E), 5-9 ( $X=6.96$ ,  $S=1.05$ ) por mm. Los radios multiseriados están compuestos por células procumbentes en el cuerpo; 0-2 ( $X=0.95$ ,  $s=0.46$ ) hileras de células erectas y/o cuadradas en las extensiones uniseriadas; 2-4 células de ancho (básicamente 2-3); 185-455  $\mu\text{m}$  ( $X=340.6$ ,  $s=65.8$ ) de altura. Los radios uniseriados se componen por células erectas; tienen 2-7 ( $X=4.2$ ,  $s=1.35$ ) células de alto.

Contenidos oscuros en todos los tipos celulares de los radios.

## Capítulo II

### Correlación entre los caracteres anatómicos y las variables ambientales.

#### INTRODUCCIÓN

Ya hacia inicios del siglo xx se observaba que ciertas características del xilema secundario de las dicotiledóneas se expresan de manera diferencial en sitios con condiciones ambientales particulares. Los trabajos que referían este tipo de relaciones aportaron evidencia sólida que sirvió como base para que, más tarde, se propusieran los elementos que conformarían el cuerpo de lo que hoy son las tendencias ecológicas del xilema secundario. En un principio fueron dos los enfoques mediante los cuales se abordaron los estudios ecoanatómicos. Mientras que algunos autores centraban su atención en grupos taxonómicos particulares y registraban la modificación de la estructura del xilema con relación al gradiente de cierta variable climática (e.g., precipitación o temperatura), otros se interesaban por seguir el cambio en la expresión de los caracteres de la madera en comunidades establecidas en ambientes diferentes. Por ejemplo, Starr (1912), comparando a los individuos de *Alnus incana* que crecían a lo largo de un gradiente de precipitación, encontró que los individuos mesofíticos se diferenciaban de los que crecían en ambientes xéricos por tener una menor cantidad de vasos por milímetro cuadrado. Versteegh (1968) muestra, en las floras leñosas de Indonesia, que los miembros de familias Lauraceae, Anacardiaceae y Casuarinaceae que crecen en las montañas son diferentes a los de las tierras bajas por poseer mayor proporción de elementos de vaso con placas de perforación simple.

Aunque se reconocía el importante papel que juega el ambiente como modelador de la expresión y evolución de la madera, no existía, ni existe en el caso de algunos caracteres, un consenso sobre que condiciones los afectaban de manera particular. Carlquist (1975) realizó una primera síntesis en la que reconoció al agua (ya como precipitación o disponibilidad) como el factor primario que guía la expresión de ciertas características conductoras. Carlquist (1975) sugiere que, por ejemplo, el diámetro de los vasos, su frecuencia, engrosamientos en espiral y anillos de crecimiento están relacionados con la disponibilidad de agua. En trabajos más recientes se ha encontrado que la mayoría de los caracteres de la madera guardan más estrecha relación con la temperatura (e.g., Baas y Schweingruber, 1987; Woodcock e Ignas 1994; Weimann *et al.*, 1998).

Baas y Schweingruber (1987) dividen a la flora europea con relación a zonas macroclimáticas (boreal, templado, mediterráneo y tropical) y a categorías arbitrarias de disponibilidad de agua (seco, normal y mésico), y obtienen gráficas de la proporción de las características anatómicas de la madera contra las variables ambientales. Encuentran que en el gradiente macroclimático que va de boreal, vía templado, a mediterráneo, existe un decremento marcado en la incidencia de placas de perforación escalariforme, vasos (casi) exclusivamente solitarios y

fibrotraqueidas. Mientras que, en la misma secuencia, el dimorfismo de los vasos y las traqueidas vasculares se incrementan. La porosidad anular y los engrosamientos en espiral alcanzan sus valores más altos en las zonas templadas. En relación con la humedad, la incidencia de placas de perforación escalariforme se incrementan y las traqueidas vasculares muestran menores frecuencias en el gradiente seco a méxico. Otras características, como dimorfismo de los vasos, engrosamientos en espiral y presencia de fibrotraqueidas tienen relación apenas perceptible con la disponibilidad de agua, mientras que los anillos de crecimiento y los vasos solitarios no muestran relación alguna con dicho parámetro.

Woodcock e Ignas (1994) trazaron la frecuencia de los caracteres de la madera a lo largo de gradientes climáticos en la flora del este de los Estados Unidos y norte de México. Encontraron que la varianza de los caracteres, en el espacio de la muestra, podía ser atribuible al ambiente. La presencia de los caracteres fue sobrepuesta sobre una cuadrícula de 112 puntos, para después mapearla y analizarla estadísticamente con el fin de encontrar correlaciones significativas con respecto a las variables climáticas. Encontraron que los anillos de crecimiento, el arreglo tangencial de los vasos y el agrupamiento se correlaciona con la temperatura. Los radios homocelulares, correlacionados con la temperatura, predominan en el norte y se extienden de manera decreciente hacia el sur. Sin embargo, los radios homocelulares encontrados en las zonas tropicales contradicen a las frecuencias altas (Woodcock e Ignas, 1994). El predominio de vasos de categorías de tamaño menor ( $50\mu\text{m}$ ) es mayor al norte, mientras que al sur el tamaño se incrementa (categorías superiores a  $50\mu\text{m}$ ). La mayor parte de la varianza para la categoría de vasos pequeños es, nuevamente, explicada por la temperatura; sin embargo, la baja precipitación puede ser un factor determinante: en las floras secas de regiones tropicales la incidencia de vasos pequeños es notablemente alta. Noshiro y Baas (1998) encuentran tendencias similares en el género *Cornus*. La densidad de los vasos es un carácter que se relaciona tanto con la temperatura como con la precipitación, así los taxa con muchos y pequeños vasos tienden a ser más abundantes en latitudes altas, mientras que en las zonas tropicales se encuentran, en general, menos vasos por  $\text{mm}^2$ . La frecuencia del parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente se correlaciona directamente con la temperatura, mientras que la del parénquima marginal se correlaciona de manera inversa con la precipitación (Woodcock e Ignas, 1994).

**Material y Método.-** El análisis de correlación incluyó sólo aquellas comunidades con variables ambientales conocidas. Se ha sugerido (Wiemann *et al.*, 1988) que el número mínimo de muestra para este tipo de estudios debe ser de 25 tipos. Aunque posteriormente los mismos autores (Wiemann *et al.*, 1999), incluyen únicamente 23 tipos. En este trabajo se siguió dicha premisa, por lo que no se incluyeron comunidades con menos de 25 especies. Las comunidades incluidas en el análisis de correlación fueron Chamela (62 especies), Los Tuxtlas (56 especies), Ocuilán (31 especies), Manaus y Porto Velho (25 especies) (Apéndice 1). Las variables climáticas se obtuvieron a partir de diferentes fuentes, pero siempre considerando la proximidad de las estaciones con las localidades estudiadas. Para Ocuilán y Los Tuxtlas se empleó el Extractor Rápido de Información Climatológica (ERIC) (INTA, 2000), para Chamela se obtuvieron los datos de la estación climatológica de la reserva, con excepción de las variables de la evaporación que fueron tomadas del ERIC (INTA, 2000). Para Manaus y Porto Velho se obtuvo el valor de cada

Tabla 6. Matriz básica de datos empleada en los análisis de correlación, regresión, componentes principales y de conglomerados.

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

En los análisis de regresión, componentes principales y conglomerados (análisis b) se incluyeron sólo los caracteres correlacionados con las variables ambientales, estos se presentan en la Tabla 7. Las variables ambientales se incluyeron únicamente en los análisis de correlación y regresión. (c) = células; (V/mm<sup>2</sup>) = vasos por milímetro cuadrado. v-v = intervascuales; rm = radios multiseriados.

variable a partir de gráficos que incluían las observaciones promedio para un periodo de 30 años (1961-1990) (Instituto Nacional de Meteorología [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br), 2003). Sólo se obtuvieron las condiciones climáticas generales de Surinam, y aun siendo un área más o menos pequeña y de relieve homogéneo, se decidió no incorporar a Tafelberg (25 especies) en los análisis de correlación y regresión.

Todos los caracteres registrados (42) para las comunidades mexicanas y brasileñas (Tabla 6) se correlacionaron entre sí y con la temperatura media anual (TMA), temperatura del mes más frío (TMMF), intervalo medio anual de temperatura (IMAT), precipitación media anual (PMA), precipitación del mes más seco (PMMS), longitud de la temporada seca (LTS), evaporación media anual (EMA), intervalo anual de evaporación (IAE), evaporación máxima y mínima (E max y Emin). En una primera etapa, se correlacionó cada especie de manera individual contra las variables climáticas, y sólo posteriormente el promedio de cada característica para cada comunidad. Adicionalmente, se correlacionaron variables climáticas entre sí.

**Resultados y Discusión.-** La mayor parte de los caracteres anatómicos están correlacionados significativamente con una o más variables del clima (Tabla 7). Los caracteres se asocian principalmente con la TMA (22), TMMF (21), LTS (20) e IEA (19) y en menor medida con E min (14), E max (13), EMA (13), PMMS (12), IMAT (11) y PMA (10). En la Tabla 7 se presentan los coeficientes de correlación significativos para los análisis de las especies individuales y para los promedios de las comunidades. Algunos caracteres guardan relación con más de una variable ambiental, sobretodo en el caso de aquellas que están altamente intercorrelacionadas (Tabla 8).

La TMA y TMMF, con intercorrelación de 0.98 ( $p < 0.05$ ), comparten 20 características; la PMA y PMMS ( $r = .93$   $p < 0.05$ ) tienen en común 10 caracteres; exactamente las mismas características correlacionadas con la EMA también lo están con la E max (con una interdependencia de  $r = 1$   $p < 0.05$ ), y la primera tiene 12 en común con la E min (intercorrelacionadas a un valor de  $r = 0.95$   $p < 0.05$ ). La variación de algunos caracteres con las variables ambientales resulta difícilmente explicable, debido a que, a pesar de que el predominio de ciertas características, bajo ciertas condiciones, es conocida, no se han discernido las causas funcionales, si es que las hay, para comportamientos específicos. En este sentido, en el siguiente apartado se discutirá la variación sólo de aquellas características anatómicas en las que exista una explicación aparente de su relación con las variables ambientales.

**Caracteres mejor correlacionados con las variables de temperatura.-** De los 22 caracteres correlacionados con la TMA, 13 (grosor de la pared de los vasos, engrosamientos en espiral, punteaduras intervasculares alternas, opuestas y escalariformes, placa de perforación simple y escalariforme, traqueidas, fibrotraqueidas, fibras libriformes, parénquima vasicéntrico, aliforme y longitud de las extensiones uniseriadas) muestran mayor dependencia con ésta que con cualquier otra variable ambiental (Tabla 7). Los engrosamientos en espiral, las punteaduras alternas y escalariformes, traqueidas, fibrotraqueidas y fibras libriformes sostienen una relación más estrecha con la TMA ( $r > .9$   $p < .01$ ) que el resto (significativos a  $p < 0.05$ ). Algunos autores han encontrado coeficientes de correlación similares a los presentados aquí, particularmente para los engrosamientos, placas de perforación, traqueidas (Wiemann *et al.*, 1998; Wiemann *et al.*, 1999) y parénquima axial vasicéntrico y aliforme (Woodcock e Ignas, 1994; Wiemann, *et al.*, 1998; Wiemann, *et al.*, 1999).

El grosor de las paredes de los vasos se correlaciona con la temperatura ( $r= 0.43, 0.87 p < 0.05$ ) y en menor medida con la LTS ( $r= 0.38, p < 0.05$ ). Otros autores han sugerido (Baas, *et al.*, 1983; Carlquist, 1988), al observar que las paredes de los vasos son más gruesas en las plantas de regiones áridas, que la humedad es el factor del que depende el grosor de las paredes de los vasos. Es también significativa ( $r= .35 p < 0.05$ ) la relación entre el lumen de los vasos y el grosor de las paredes: los vasos con mayor diámetro tienen también paredes más gruesas. El grosor de las paredes de los vasos es un carácter cuya ventaja ante determinadas condiciones ambientales no se ha elucidado; se presume, sin embargo, que puede otorgarle mayor fortaleza mecánica a los ejes o bien como adaptación a las presiones negativas en el xilema para evitar la implosión de los vasos. Parece no haber una explicación sencilla de cómo los factores internos (e.g. relación con otros caracteres) o externos (e.g. ambiente) afectan la expresión de este carácter. Concediendo que en general los vasos más grandes con paredes más gruesas, tienden a presentarse en mayor proporción, según la muestra, en sitios con mayor PMA ( $r=.88 p < 0.05$ ) y menor E min ( $r=-.89 p < 0.05$ ), donde las presiones negativas son más constantes (= menor evaporación potencial, mediana y constante transpiración real), el fortalecimiento de los ejes podría, mediante el desarrollo de paredes más gruesas, suponer un mejor soporte mecánico, pues los vasos anchos van en detrimento del fortalecimiento de los ejes. Sin embargo, en Chamela, por ejemplo, las paredes gruesas de los vasos parecen responder en buena medida a la LTS. La abscisión de las hojas de la mayoría de las especies de Chamela tiene lugar durante un periodo de 5-8 meses (Noguera *et al.*, 2002). La pérdida de las hojas es una característica que se desarrolla para enfrentar el estrés hídrico, reduciendo el área de transpiración y por ende las presiones negativas en el xilema. Por lo tanto, la transpiración cesa o disminuye en la época seca aunque la evaporación potencial sea alta, mientras que en las selvas altas la humedad condiciona una evaporación potencial comparativamente baja, pero ésta es más o menos constante en el año porque el agua está presente la mayor parte del tiempo. Las paredes de los vasos son en general más gruesas donde la temperatura es alta (en regiones tropicales), pero la sequía puede potenciar la aparición de paredes más gruesas (regiones tropicales secas).

Los engrosamientos en espiral tienen su pico de ocurrencia en ambientes áridos estacionales del tipo mediterráneo (Carlquist y Hoekman, 1985; Wheeler y Baas, 1991), en segundo lugar están las floras templadas y posteriormente, con porcentajes mucho menores, están las floras tropicales (Wheeler y Baas, 1991). Según los datos analizados aquí, los engrosamientos en espiral se encuentran en mayor proporción en lugares con menor TMA ( $r= -0.95, p < 0.01$ ). Wiemann *et al.* (1988) encuentran una relación similar entre los engrosamientos en espiral y la TMA. Curiosamente la correspondencia entre los engrosamientos y el IMAT sostienen una relación opuesta a la encontrada por Wiemann *et al.* (1988), lo que sin duda se origina en el tamaño de la muestra, más grande en el caso de los autores mencionados, pero sobre todo en las localidades estudiadas. Ellos incluyeron sitios con un IMAT de 3-28° C, mientras que en esta muestra el máximo no excedió los 7° C. Esto es, mientras que aquí el coeficiente de correlación es producto de la gran proporción de los engrosamientos en espiral en el bosque mesófilo, con temperatura baja pero también con IMAT bajo (contrariamente a los Tuxtla, que tiene el mayor IMAT de la muestra), el tamaño de muestra de Wiemann *et al.* (1988) permite reconocer que los sitios con TMA menor tienen al mismo tiempo un IMAT mayor. En este sentido, Wiemann *et al.* (1988) reconocen que la variación en este carácter está más íntimamente relacionada con el IMAT que con la TMA: probablemente la expresión de los engrosamientos en espiral esté supeditada a las

temperaturas bajas, pero teniendo al IMAT como factor detonante. Se han ofrecido por lo menos dos razones alternativas que pretenden explicar la función de los engrosamientos en espiral. Una tiene que ver con el mantenimiento de la conducción y nace en el hecho de que estas estructuras se localizan principalmente en los vasos de madera tardía. El incremento de superficie potenciado por los engrosamientos y, por tanto, el incremento en el área de contacto entre agua y paredes, disminuyen las probabilidades de fallas en el sistema conductor (Carlquist, 1983; Carlquist, 1988). Jeje y Zimmermann (1979) por otra parte, encontraron que los engrosamientos promueven la reducción de la resistencia al flujo aumentando así las tasas de conducción.

Las punteaduras alternas y escalariformes se relacionan directa e inversamente con la TMA ( $r=0.97$  y  $-0.97$   $p<0.01$  respectivamente). Este carácter es difícilmente interpretable desde el punto de vista ecológico. En el clásico trabajo de Frost (1930), se demuestra una progresión de punteaduras escalariformes hasta alternas, pasando por transicionales y opuestas, en relación a la longitud de los elementos de vaso. Los elementos de vaso más largos (y con morfología más parecida a las traqueidas = "tracheidlike") tienden a poseer punteaduras escalariformes y conforme los elementos de vasos se hacen más pequeños (menos "tracheidlike") hay mayor proporción de punteaduras transicionales, opuestas y alternas. En este sentido, los vasos con punteaduras escalariformes se consideran como primitivos (e.g., Zimmermann, 1983). La correlación significativas entre la longitud de los elementos de vaso y las punteaduras escalariformes ( $r=0.48$   $p<0.05$ ) y alternas ( $r=-0.56$   $p<0.05$ ) concuerdan con lo expuesto por Frost (1930).

Carlquist (1975) argumenta, aunque no le apuesta en exceso a su hipótesis, que la evolución de las punteaduras intervasculares no puede ser explicada en términos de la eficiencia conductora o seguridad del xilema; en su lugar propone que la ganancia en fortaleza mecánica de las punteaduras alternas en oposición con las escalariformes es la que ha guiado la evolución de estas estructuras. La ventaja adaptativa de las punteaduras intervasculares alternas tiene cierta congruencia histórica: la incidencia de éstas se incrementan marcadamente hacia el Cretácico y Paleógeno (Wheeler y Baas, 1991), coincidiendo con la época propuesta para el desarrollo de las angiospermas como árboles grandes. Los vasos más grandes y largos, característicos de los árboles grandes, harían necesario el incremento en la fortaleza mecánica probablemente proporcionada por las punteaduras alternas. Sin embargo, es necesario señalar que la baja talla de los árboles no garantiza mayor retención de las punteaduras escalariformes. Por ejemplo, la talla de los árboles de Chamela es en promedio más baja que el de las demás localidades y tiene menor proporción de punteaduras escalariformes que cualquiera de las demás comunidades.

Las placas de perforación simples y escalariformes se relacionan directa e inversamente, respectivamente, con la TMA (igualmente observado por Wiemann *et al.*, 1998). La simplificación de las placas de perforación y con esto la ganancia de eficiencia vascular, constituyen una de las tendencias mejor estudiadas y aceptadas en la evolución del xilema (e.g., Carlquist, 1988; Wheeler y Bass, 1991).



Tabla 7. Coeficientes de correlación significativos entre las variables ambientales y los caracteres anatómicos de la madera.

Carácter	TMA	TMMF	IMAT	PMA	PMMS	LTS	EMA	IEA	EMAX	EMIN
Anillos de crecimiento	-.17	-.18	.17	-.31	-.34	.32	.39	.30	.40	.41
Agrupamiento			.18			.21	.21	.26	.20	.16
Frecuencia vasos	-.19	-.19	.15	-.34	-.34	.31	.40	.28	.40	.42
Diámetro vasos	.16			.32	.32	-.20	.93*	-.13	.93*	.99**
Grosor pared vasos	.43	.41		.88*	.87*	.38	.17	.26	.18	-.89*
Engrosamientos en espiral en vasos	-.43	-.38				-.17				
Diámetro punteaduras intervascuales	-.95**	-.87*								
Punteaduras alternas	-.73	-.84*	.96**							
Punteaduras opuestas	.36	.34				.18				
Punteaduras escalariiformes	.97**	.91*								
Placas de perforación simples	-.28	-.22				-.16		-.18		
Placas de perforación escalariiformes	-.87*									
Grosor pared fibras	-.32	-.30				-.17				
Lumen Fibras	-.97**	-.92*								
Traqueidas	.43	.36				.20		.20		
Fibrotraqueidas	.9*									
Fibras libriformes	-.43	-.35				-.27		-.28		
Parénquima difuso en agregados	-.97*	-.92								
Parénquima vasocéntrico	.18		-.37	-.17				-.24		
Parénquima aliforme			-.87*							
Bandas apotraqueales	-.60	-.66	.60				.27	.22	.25	.23
Bandas concéntricas	-.87*	-.94**	.86*							
Parénquima marginal	-.99**	-.97*								
Altura radios uniseriados (µm)	-.39	-.34			-.19					.17
Altura radios uniseriados (N° cel)	-.94**	-.88*								
Radios uniseriados (%)	.46	.40			.17					.21
Radios exclusivamente uniseriados	.96**	.89*								
Ancho radios uniseriados (µm)			-.34			-.19	-.23	-.31	-.23	-.16
Ancho radios uniseriados (N° cells)			-.85*				-.85*	-.85*	-.83*	-.82*
Longitud extensiones uniseriadas (µm)	.87*				.89*					
Longitud extensiones uniseriadas(N° cel)	.28	.32	-.31				-.30	-.24	-.29	-.28
Estructura estratificada	.87*	-.85*			.89*		-.85*		-.83*	-.82*
Radios heterocelulares						.19		.18		
Radios homocelulares						.87*				
Longitud extensiones uniseriadas (µm)			-.25	.18	.17	-.42	-.37	-.45	-.38	-.30
Longitud extensiones uniseriadas(N° cel)				.87*	.89*	-.92*		-.95**		
Radios exclusivamente uniseriados						-.23	-.17	-.20	-.18	-.15
Ancho radios uniseriados (µm)						-.93*				
Ancho radios uniseriados (N° cells)	.81*	.16	-.18							
Longitud extensiones uniseriadas (µm)		.88*	-.86*							
Longitud extensiones uniseriadas(N° cel)	-.82*	-.83*								
Estructura estratificada	-.93*	-.17	.25	.23	.23					
Radios heterocelulares		-.94**								
Radios homocelulares	-.36	-.33				-.28		-.21		
Estructura estratificada	-.91*	-.85*								
Radios heterocelulares	-.31	-.30				-.23				
Radios homocelulares	-.85*	.82*								
Estructura estratificada						-.31	.26	.31	.26	.21
Radios heterocelulares						.93*		.87*		
Radios homocelulares				.20	.19	-.30	-.27	-.28	-.28	-.25
Estructura estratificada						-.98**	-.83*	-.88*	-.86*	
Radios heterocelulares				-.21	-.19	.30	.27	.27	.28	.25
Radios homocelulares						.99**	.81*	.89*	.83*	

Los valores sin asteriscos representan los coeficientes de correlación significativos a  $p < 0.05$  para el análisis que incluyó cada especie de manera individual. \* y \*\* coeficientes de correlación significativos a  $p < 0.05$  y  $p < 0.01$  respectivamente para los promedios o proporciones de los caracteres para cada comunidad.

Tabla 8. Variables ambientales significativamente intercorrelacionadas ( $p < 0.05$ ).

Variables	
TMA	TMMF 0.98
PMA	PMMS 0.93
EMA	E max 1, E min 0.95
E min	E max 0.96

Aunque la resistencia al flujo de las placas de perforación escalariforme no es tan grande como se había supuesto (Schulte, 1989), algunos autores suponen que las altas demandas en la transpiración en regiones áridas y tropicales son las que han conducido a la eliminación de las barras evitando la resistencia al flujo (Carlquist, 1988; Wheeler y Bass, 1991). Si bien la simplificación de las placas responde principalmente a la temperatura ( $r = -.97$   $p < 0.05$ ), las placas de perforación escalariformes parecen tener mayor grado de retención en ambientes menos estacionales en cuanto a LTS e IAE. Cuando la LTS y el IAE son mayores, como en el caso de Chamela, las placas de perforación escalariforme ceden su lugar a las simples. En cambio cuando el clima es menos estacional (menor LTS e IAE; como en las selvas altas) puede existir una ligera retención de barras. Baas y Schweingruber (1987) mencionan que las placas escalariformes son verdaderamente escasas en climas calientes-secos.

En análisis practicados por otros autores (Wiemann *et al.*, 1998) y en este mismo, los elementos traqueales imperforados (presencia de traqueidas, fibrotraqueidas y fibras libriformes) se correlacionan con la TMA. Las traqueidas y fibrotraqueidas se correlacionan inversamente con la TMA, mientras que las fibras libriformes lo hacen de manera directa con la misma variable. También se ha propuesto que las traqueidas pueden preadaptar al xilema de plantas que están sujetas a estrés hídrico mediante la formación de una vía alterna de conducción, o bien pueden retenerse en ambientes húmedos por la misma razón. En la secuencia de "primitivo" a "derivado" la proporción de traqueidas, fibrotraqueidas, se asocian directamente, aunque no exclusivamente, a los vasos con placa de perforación escalariforme, mientras que las fibras libriformes se relacionan con las placas simples (Carlquist, 1988). Las traqueidas pueden proporcionarle al sistema conductor una vía suplementaria de conducción en climas áridos (Carlquist, 1988; Baas y Schweingruber, 1987). Sin embargo, y aunque estas son retenidas en dichos ambientes, los resultados presentados no endosan el juicio anterior (principalmente debido al tipo de localidades estudiadas) y parece que en general todos estos caracteres considerados como primitivos (placas de perforación y punteaduras escalariformes, traqueidas y elementos de vaso grandes) son especialmente retenidos en ambientes fríos y/o méxicos de montaña (Dickinson, 1989).

Una buena parte de los caracteres relacionados con la TMA se correlacionan también, y en general con menor intensidad, con la TMMF (Tabla 7). Las excepciones son el diámetro de los vasos y el parénquima aliforme y vasicéntrico que se correlacionan sólo con la primera y, las punteaduras intervasculares y el grosor de las paredes de las fibras que lo están únicamente con la última. El ancho de los radios multiseriados (N de células y  $\mu\text{m}$ ), bandas apotraqueales, radios exclusivamente uniseriados y lumen de las fibras son caracteres que también dependen de otras variables, pero su grado de asociación con la TMMF es mayor.

Los radios son más anchos cuando la TMMF (y TMA) es menor. Alves y Angyalossy (2002) encuentran un comportamiento similar con la latitud (finalmente temperatura) y le conceden a los radios más anchos una mayor eficiencia en el transporte radial desde el floema hasta el xilema, proveyendo al cambium vascular de los metabolitos necesarios en el periodo temprano de crecimiento en climas estacionales.

Se ha demostrado que el parénquima apotraqueal tiende a presentarse con mayor frecuencia en climas fríos (particularmente en latitudes altas; Wheeler y Baas, 1991; Alves y Angyalossy 2002); aquí se encontró una relación directa de las bandas apotraqueales con la TMMF, y en menor medida con IMAT. Esto es, las bandas apotraqueales son más comunes en climas más cálidos y con poca variación estacional. La aparente incongruencia entre lo observado por los autores anteriormente mencionados y lo encontrado aquí, queda salvada cuando se considera que las bandas apotraqueales son una expresión de abundancia del parénquima axial y, generalmente los tipos masivos de parénquima, aún siendo del tipo apotraqueal, son normalmente observados en los ambientes tropicales (Wheeler y Baas, 1991).

Las especies con radios exclusivamente uniseriados son más frecuentes en sitios con TMMF mayor. Acreditando los mismos factores que podrían explicar la presencia de radios más anchos en temperaturas bajas, podría suponerse que al estar en condiciones más estables de temperatura a lo largo del año, no sería necesaria la presencia de un aparato radial más eficiente (proporcionado por los radios anchos) que proveyeran súbitamente al cámbium vascular de nutrientes en la época temprana de crecimiento.

El parénquima difuso en agregados y el diámetro de las punteaduras (apertura) intervasculares están correlacionados inversa ( $r=-.85$   $p<0.01$ ) y directamente ( $r=.96$   $p<0.01$ ) con el IMAT.

El grosor de la pared de las fibras está mejor correlacionado con el IMAT. Las paredes de las fibras son más gruesas cuando el IMAT es menor, y en menor medida cuando las condiciones son más cálidas y el IAE es menos pronunciado. Como en los vasos, las paredes de las fibras son más gruesas en ambientes menos estacionales, donde los vasos tienen lumen grande. En este sentido, la hipótesis del fortalecimiento de los ejes mediante el desarrollo de paredes más gruesas en los sitios con especies que presentan vasos grandes toma sentido. En las regiones tropicales la proporción alta de vasos de gran lumen, supone el debilitamiento de los ejes, pero el desarrollo de fibras de pared gruesas puede compensar el efecto negativo de los vasos anchos. Alves y Angyalossy (2002) encuentran tendencias paralelas en florulas brasileñas. Las paredes más gruesas tuvieron correlación positiva con latitudes bajas y con climas calientes, mientras que las paredes delgadas dominan a latitudes altas, ambientes húmedos y temperaturas menos cálidas. El lumen de las fibras se relaciona negativamente con la TMMF ( $r=-0.94$   $p<0.01$ ) y en menor medida con TMA ( $r=-.87$   $p<0.05$ ). Con el IMAT se relacionó directamente ( $r=.87$   $p<0.05$ ). Esto es, el lumen de las fibras es mayor en aquellos sitios cuya temperatura es menor y la estacionalidad en la misma variable es pronunciada.

**Caracteres mejor correlacionados con las variables de la precipitación y evaporación.-** Con excepción del diámetro de los vasos y la altura de los radios uniseriados, importantes para PMA y PMMS, y las bandas concéntricas con valores altos de correlación con la PMMS, son pocos los caracteres asociados con ambas variables, y la mayoría de estos lo hacen débilmente (Tabla 7). A pesar de que la LTS se correlaciona con 20 caracteres, únicamente la

variación en cinco es mejor explicada por esta variable ambiental (radios homocelulares, heterocelulares, estructura estratificada, porcentaje de radios uniseriados y parénquima marginal).

En análisis de correlación previos (Woodcock e Ignas, 1994; Wiemann *et al.*, 1998) se encuentra que la mayor parte de la variación en el diámetro de los vasos (usando las categorías de tamaño del programa Guess; < 50, <100, > 200) es explicada por la temperatura. Woodcock e Ignas (1994), sin embargo, encuentran que para la categoría inferior la baja precipitación es también un factor limitante. La relación observada aquí es más congruente con la idea de que la expresión del diámetro de los vasos es guiada por la humedad (Carlquist, 1975; Carlquist y Hoekman, 1985; Carlquist, 1988). Las selvas altas tienen vasos con mayor diámetro y la precipitación es también mayor. El caso extremo está representado por Los Tuxtlas, donde la PMA es de más de 4000mm y el diámetro es más de 10  $\mu\text{m}$  mayor que en el resto de las selvas altas, con más de 2000 mm menos de PMA. Sin embargo, el bosque mesófilo tiene casi el doble de precipitación que la selva baja (798 vs. 1311mm) y los vasos en la primera son más grandes que en la última (87 vs. 75  $\mu\text{m}$ ). En este sentido, la E min está más fuertemente relacionada con el diámetro que la PMA y la PMMS, por lo que parece explicar la mayor parte de su variación. El bosque mesófilo tiene la mayor E min, incluso mayor que la selva baja, de tal manera que los vasos más pequeños, menos sensibles al colapso por embolismos, le dispensan mayor seguridad al xilema debido a que la tensión mínima en el mismo es superior en el bosque mesófilo. Así, los vasos más grandes se desarrollan en sitios con mayor precipitación, pero al mismo tiempo donde la presión negativa mínima en el xilema (menor E min potencial) es menor. En el bosque mesófilo la disponibilidad de agua, aunque mayor que en Chamela, es relativamente baja, pero más constante, y los elementos caducifolios tiran sus hojas durante un periodo breve en los meses fríos del año. Por lo tanto, la presión negativa en el xilema es más constante y fuerte debido a que el agua está presente, pero no de manera tan abundante como en las selvas altas, por lo que el aire no llega a saturarse de humedad, propiciando evaporaciones grandes.

Los radios homocelulares dominan en los sitios con una LTS mayor ( $r=.99$   $p<0.01$ ), pero tanto Woodcock e Ignas (1994) como Wiemann *et al.* (1998) relacionan esta variable con la temperatura. Sin embargo, también se registran contradicciones en dicho comportamiento al observar valores altos de radios homogéneos (50-60%) en un bosque seco costarricense (Woodcock e Ignas, 1994). Alves y Angyalossy (2002) encuentran que los radios con células exclusivamente procumbentes se relacionan con ambientes secos. Aunque las acotaciones de Woodcock e Ignas (1994), Alves y Angyalossy (2002) y la relación observada en este trabajo apuntan a que los radios homocelulares tienen relación con la aridez, en otras investigaciones no se ha encontrado predominio de radios homogéneos a lo largo de gradientes de humedad (Carlquist, 1966; Fahn *et al.*, 1986). Igualmente se ha sugerido que no existe explicación, ecológica o funcional, para la relación composición de los radios-ambiente (Wheeler y Baas, 1991).

La proporción de especies con estructura estratificada es mucho mayor en la selva baja, donde la LTS es mucho mayor a la observada para las demás comunidades. En este sentido, y contrastando con la relación con la temperatura encontrada en otros trabajos (Woodcock e Ignas, 1994; Wiemann *et al.*, 1998), la estructura estratificada se correlaciona positivamente con la LTS ( $r=.93$   $p<0.05$ ).

Dada la naturaleza del parénquima marginal, como una de las manifestaciones de la manifestación de los anillos de crecimiento, no es extraña su relación con la LTS ( $r=0.87$   $p<0.05$ ) debido a que su función puede estar relacionada con el almacenaje de sustancias de reserva necesarias para soportar el crecimiento rápido cuando las condiciones para que tenga lugar sean favorables. En las hierbas leñosas el parénquima marginal puede promover la conducción cuando comienza el crecimiento en la época húmeda del año (Carlquist, 1988).

La EMA se correlacionó con 13 caracteres. Sin embargo, todos estos tienen valores de asociación más fuertes con otras variables (Tabla 7). El grado de agrupamiento de los vasos, el parénquima difuso en agregados y el alto de los radios uniseriados son los caracteres mejor correlacionados con el IAE. Los anillos de crecimiento se correlacionan con la misma intensidad con la E max y Emin ( $r=0.93 < 0.05$ ). Con la E min se correlacionan de manera más cercana la frecuencia y diámetro de los vasos.

Poco se sabe de la relación entre los caracteres anatómicos de la madera y la evaporación potencial. Este análisis, más que responder, deja muchas preguntas abiertas con respecto a esta relación. Es interesante, sin embargo, que los caracteres relacionados con los vasos sostengan relación más íntima con la evaporación que con otras variables ambientales que habían sido consideradas históricamente como las responsables de su expresión (e.g., humedad o disponibilidad de agua, Carlquist, 1975; Carlquist, 1988; temperatura/latitud, Baas, 1973; Woodcock e Ignas, 1994; Wiemann et al., 1998 y 1999). El IAE explica la mayor parte de la variación en el agrupamiento de los vasos, de forma tal que mientras más grande es el intervalo anual de evaporación el grado de agrupamiento es también más grande. Parece lógico pensar que en aquellos lugares con mayor IAE, donde la estacionalidad en el clima permite periodos que alternan humedad-sequía y/o grandes intervalos de temperaturas (factores que determinan en buena medida la evaporación potencial), las especies con mayor agrupamiento de vasos tengan ventaja adaptativa debido a que necesitan mayor redundancia (paredes en común) para enfrentar los embolismos producto de la fuerte tensión a las que su xilema está sujeto, mediante el establecimiento de "puentes" entre los vasos. Cuando la evaporación es constante, como en las selvas altas, los vasos se agrupan en menor número. Sin embargo, se esperaría que la relación del agrupamiento, más que con el IAE, estuviera relacionada con la EMA, E max o LTS (aunque lo están pero en menor grado), debido precisamente a la mayor tensión propiciada por la mayor evaporación potencial. La condición caducifolia de muchas de las especies que prosperan bajo estos regímenes, le permiten al xilema mitigar los efectos de las altas demandas evaporativas mediante la pérdida de las hojas. Por otro lado, la pérdida de las hojas en muchas de las especies es sincrónica con la época desfavorable (e.g. sequía), coincidiendo también con la formación de madera tardía (donde hay mayor agrupamiento de vasos).

La profusa manifestación de los anillos de crecimiento en regiones cálido-secas, con mayor evaporación potencial, es el resultado de la estacionalidad marcada y, por lo tanto, de los eventos de cese-activación de la actividad cambial. Sin embargo, es necesario incluir plantas de sitios templados en el análisis porque en ellos una de las expresiones de los anillos de crecimiento, la porosidad anular, tiene picos igualmente o incluso más altos, aunque en estos sitios no se esperan evaporaciones potenciales altas debido a las bajas temperaturas.

Una alta E min puede ser el factor que detone mayores frecuencias de vasos, debido a que las tensiones en el xilema se esperan más grandes en ambientes con mayor evaporación potencial. Aquí, las altas frecuencias de vasos son ventajosas pues, aunadas a los vasos más pequeños correlacionadas también con la E min ( $r=0.89$   $p<$

0.05), proporcionan un sistema conductor sumamente seguro contra la pérdida en la continuidad de la columna vascular, dadas las altas tensiones en el xilema, pues los vasos más pequeños presentan umbrales de cavitación menores que los grandes, mientras que las altas frecuencias facilitan múltiples vías de conducción. La frecuencia se correlaciona también con la EMA y E max (mayor evaporación= mayor frecuencia). Igualmente, la frecuencia y el diámetro se correlacionan inversamente entre sí. Se ha propuesto que los vasos grandes en los bosques tropicales húmedos obedecen a la alta tasa de transpiración en estos sitios. Estos vasos son sumamente eficientes y capaces de conducir grandes cantidades de agua. Sin embargo, las selvas altas tienen la evaporación potencial más baja (Tabla 6), seguramente producto de su alta humedad relativa. Por lo tanto, las demandas en transpiración probablemente no son tan altas, sobretodo al considerar que el control que ejercen los estomas sobre la tasa de transpiración es muy limitado. Cuando los estomas están completamente abiertos, la tasa de transpiración está determinada por los mismos factores que controlan la evaporación, y cuando están cerrados la regulación ejercida por estos es muy leve. La respuesta a esta contradicción se encuentra en que la evaporación (y evapotranspiración) potencial no es la misma que la real. La primera designa a la altura de agua que sería efectivamente evaporada si los recursos (el agua) mobilizables en una cuenca fueran iguales a los que pueden ser transformados en vapor por los factores hidrometeorológicos y la vegetación: esto es, no se puede evaporar agua que no se tiene, aunque potencialmente existan las condiciones enérgicas (calor) para conseguirlo. Por otro lado, la evapotranspiración real es la cantidad que realmente vuelve a la atmósfera.

Muchas plantas que enfrentan condiciones de estrés provocado por la sequía, tiran las hojas para enfrentar las deficiencias hídricas. Una buena parte de las especies caducifolias tienen porosidad anular y la formación de madera tardía con vasos pequeños coincide con esta época seca. Aunque la evaporación potencial es enorme, existe una "tregua" en la transpiración simplemente porque no existe agua suficiente ni hojas para mantener el sistema activo. Pero cuando comienza el periodo de crecimiento, en las maderas con porosidad anular, se forman los vasos con lumen grande (= más eficientes) de madera temprana, y coincide, en la mayoría de los casos, con la época en la que el agua está disponible y las hojas activas. En este punto la evaporación potencial puede ser baja por la saturación de humedad ambiental, pero la transpiración real aumenta por la presencia de hojas y agua. Por esta razón, es probable que en sitios como las selvas altas, en la que la humedad está disponible más o menos de manera continua a lo largo del año, se presente poca o nula gradación en el tamaño de los vasos (estos casi siempre son grandes) y aunque la evaporación potencial sea baja, la transpiración siempre existe.

Entre las categorías mesomórficas (Tabla 10), en Chamela, con mayor proporción de porosidad anular y periodos de aridez, la mayoría de las especies tiran las hojas al término de la época de lluvias (Bullock y Solís-Magallanes, 1987). En la temporada de secas, ante la falta de hojas y agua, aunque la evaporación potencial sea grande (y exceda en la época seca a la observada hasta en 50%, Burgos, 1999; en Maass et al, 2002) las plantas alivian las presiones negativas del xilema tirando las hojas. Más aún, entre el 50 y 70% del agua que ingresa a Chamela regresa a la atmósfera vía transpiración (Barradas y Fanjul, 1985) y esto sólo puede darse por las hojas a través del sistema vascular, cuando las primeras están presentes. Los mismos autores (Barradas y Fanjul, 1985), con base en el balance hídrico en función de la precipitación y evapotranspiración, encuentran que los picos de evapotranspiración coinciden con los de precipitación. La evaporación potencial en las zonas áridas puede no reflejar

realmente las tensiones a las que el xilema está sujeto, debido a la condición caducifolia de la mayoría de sus elementos y por lo tanto al cese o disminución de la evapotranspiración, además de que el agua no está disponible en la cuenca en esa época.

Los vasos más grandes, mejores conductores, se expresan en lugares donde la transpiración real es más constante y cuando los vasos grandes en las maderas con porosidad anular coinciden con el brote de las hojas, y por tanto con el incremento de la evapotranspiración real. La presencia de vasos grandes en madera temprana, cuando la evaporación potencial y observada mínima son pequeñas, es congruente al considerar que conforme el diámetro aumenta las probabilidades de interrumpir la conducción mediante embolismos y cavitación es mayor. Sin embargo, ¿por qué en las especies caducifolias con porosidad anular los vasos de lumen pequeño en la madera tardía se desarrollan aún cuando ya no hay esa presión evaporativa grande? Es probable que parte de la respuesta se encuentre en el lapso de tiempo en el que las plantas tiren las hojas. Según Holbrook *et al.*, (1995; en Bullock, 2002), el sistema en Chamela tarda muchas semanas en perder las hojas. Esto seguramente promueve que las grandes presiones negativas en el xilema (por las demandas evaporativas tan altas) continúen en un periodo en el que el agua no está disponible y las hojas no han caído. Probablemente esta sea también la respuesta al porqué las plantas desarrollan mayores, grupos aún cuando los efectos de la evaporación son atenuados por la pérdida de las hojas.

En suma, parece haber un equilibrio entre la presión que ejerce la evaporación y la humedad que se refleja en la madera a través de los patrones fenológicos. 1) En los bosques húmedos y cálidos perennifolios la humedad constante propicia que la transpiración (potencial y observada) sea constante, pero seguramente baja por la alta humedad atmosférica. Su patrón anatómico corresponde a vasos grandes y poco frecuentes, que son capaces de acarrear de manera eficiente grandes cantidades de agua, con poco peligro de embolismos, porque el sistema tiene aporte de agua constante. 2) En los bosques caducifolios con temporadas de sequía, la gran proporción de especies con porosidad anular garantiza que en la época favorable la conducción sea eficiente (= vasos grandes) debido a la alta transpiración real. Mientras que en la temporada seca los vasos pequeños y abundantes son altamente favorables porque el sistema no requiere de la eficiencia conductora ya que hay poca humedad y no es necesario conducir grandes cantidades de agua, y en cambio sí se requiere que el sistema no se colapse por embolismos, por lo menos en el periodo en el que las plantas siguen teniendo hojas pero ya no está disponible la humedad.

### Capítulo III

#### Determinación de las condiciones ambientales de la Formación El Cien.

##### INTRODUCCIÓN

Además de los métodos isotópicos, se pueden contar al menos dos aproximaciones metodológicas que usan a las plantas fósiles en la determinación de paleoambientes continentales. Los dos métodos descansan sobre principios diferentes. En el primero, el "taxon dependent approach", se identifican a los integrantes de un conjunto fósil y se asignan las tolerancias ambientales de sus parientes vivientes más cercanos; en consecuencia, se asume que las plantas del ensamble prosperaron en sitio bajo condiciones similares (e.g., Mosbrugger y Utescher, 1997).

Evidentemente, este método supone que las tolerancias ambientales de los taxones no cambian a través del tiempo. Por el contrario, el telón de fondo en el "taxon independent approach" es la modificación de los componentes anatómicos o morfológicos de las estructuras vegetativas como respuesta al ambiente, y en consecuencia no es necesario el relacionar a las plantas fósiles con taxones actuales (e.g., Poole, 1994 y 2000; Weimann *et al.*, 1999; Francis y Poole, 2002; Bamford *et al.*, 2002). En este los factores bióticos se reflejan en la fisonomía de las plantas (Poole, 1994). Las características principales así como las ventajas y desventajas de ambos enfoques se presentan en la Tabla 9. Otros autores alternan ambas aproximaciones (e.g., Mosbrugger y Utescher, 1997; Meijer, 2000).

Tabla 9. Comparación entre los métodos del Pariente Vivo más Cercano y Fisonómico (tomado de Ramírez y Martínez Cabrera, inédito).

MÉTODOS DE APROXIMACIÓN	CRITERIOS	VENTAJAS	DESVENTAJAS
Pariente vivo más cercano	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Taxonómico</li> <li>•Tolerancias ambientales conservadoras</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Útiles en conjuntos fósiles relativamente recientes</li> <li>•Cualquier parte de la planta es útil</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Estructuras aisladas</li> <li>•Dificultad en la determinación taxonómica</li> <li>•No considera la evolución ecológica de los linajes</li> <li>•Énfasis en uno o pocos taxa</li> <li>•Determinación de parámetros exclusivamente cualitativa</li> </ul>
Fisonómico o morfológico-estructural	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Estructuras cuya expresión sea fuertemente modelada por el ambiente</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•No es necesaria la determinación taxonómica</li> <li>•Independiente de las afinidades taxonómicas</li> <li>•Reconoce el cambio de las tolerancias ambientales</li> <li>•Toma en cuenta todo el conjunto de estructuras para sus inferencias</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Las estructuras anatómicas parecen no relacionarse de la misma manera con el ambiente a través del tiempo.</li> <li>•Los resultados se encuentran directamente relacionados con las técnicas de muestreo y con tipo de método empleado para obtenerlos y analizarlos</li> </ul>

El desarrollo de modelos que pretenden deducir las condiciones ambientales a partir de la fisonomía de la madera es todavía un área poco explorada. Contrariamente a lo que sucede con la fisonomía foliar, no se han ensayado a suficiencia métodos para intentar mejorar los intervalos de error de los modelos. Los trabajos de aproximación climática del pasado geológico que toman en cuenta a la madera fósil de las dicotiledóneas son asombrosamente escasos.

Probablemente, el trabajo más importante con madera fósil fue realizado por Wheeler y Baas (1991), éste no pretendió la elaboración de modelos de predicción, pero es de especial relevancia pues acota la utilidad de la madera fósil como herramienta en la determinación paleoambiental. Wheeler y Baas (1991) trazan las frecuencias relativas de los caracteres anatómicos de la madera contra el tiempo (del Cretácico al presente) para dos grandes áreas geográficas. Estas corresponden a Laurasia (Norteamérica, Europa, Norte y noreste de Asia) y Gondwana (que incluye a las principales zonas tropicales como Sudamérica y África, además de regiones subtropicales y templadas como Nueva Zelanda). A este respecto concluyen que la relación carácter/ambiente no ha sido constante en la historia de las dicotiledóneas, y en consecuencia restringen el uniformitarismo biológico a un periodo de tiempo más corto. Por ejemplo, en el Cretácico las características de la madera proporcionan información contradictoria con relación al clima, debido, fundamentalmente, al predominio de elementos anatómicos primitivos. Esto es, la baja frecuencia con que se



presentan los anillos de crecimiento, junto con evidencia originada en otras fuentes (e.g., fisonomía foliar; Upchurch y Wolfe, 1987), sugieren un ambiente tropical no estacional. En contraste, el alto grado de vasos solitarios, e incluso el predominio de vasos con placas de perforación escalariforme (ambos caracteres considerados primitivos), sugieren clima templado. En consecuencia la frecuencia con la que se presentan estos caracteres en el Cretácico se puede explicar mejor por el estado evolutivo temprano de las dicotiledóneas, en lugar de ser consecuencia de la modificación estructural dirigida por el ambiente. En el mismo sentido, características como los engrosamientos en espiral y la porosidad anular no se desarrollan sino hasta el Terciario temprano, por lo que su ausencia o baja proporción en el Cretácico no es indicativa de clima no estacional, sino parte del proceso de evolución de las plantas. De acuerdo con los patrones de distribución de los caracteres en las dos regiones geográficas de los organismos recientes, las tendencias ecológicas del xilema en el Eoceno pueden equipararse a las observadas en el presente, y por tanto las características de la madera pueden ser un auxiliar importante en la reconstrucción ambiental a partir de esta época.

Poco después Weimman *et al.* (1998) exploran las posibilidades de predicción climática de los caracteres de la madera a través de análisis de regresión. Obtuvieron modelos para seis variables climáticas usando a los caracteres de la madera como covariables. Los parámetros climáticos relacionados con la temperatura (MAT, MART, CMMT) fueron mejor descritos por un mayor número de caracteres anatómicos. Por lo tanto, se señala que las variables relacionadas con temperatura, debido a su mayor relación, son más susceptibles de ser determinados que las de la precipitación. Al probar los modelos con diferentes sitios de validación (lugares con parámetros climáticos reconocidos), encontraron que el intervalo de error era mayor cuando un menor número de muestras (tipos de madera) eran empleados. En los sitios en los que analizaron 25 o más tipos anatómicos distintos, la temperatura media anual presentaba un intervalo de error de 0.0-3.0° C, mientras que en lugares con un número menor de tipos el intervalo se disparaba a 3.0-5.4° C. Las predicciones para el rango anual de temperatura (MART) y temperatura media del mes más frío (CCMT) fueron más erráticas. En el caso de MART el error de los sitios con más de 25 maderas fue de 3.5°C, contrastando con los 12° C de error en los sitios con tamaño de muestra menor. En un trabajo posterior (Wiemann *et al.*, 1999) menciona que la temperatura es la única variable susceptible de ser determinada.

## ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS Y ORDENACIÓN

**Material y Método.-** En esta parte se compararon los caracteres de la comunidad fósil con los de las comunidades actuales. El fundamento del análisis de componentes principales (CP) es encontrar combinaciones de variables que producen nuevos factores no correlacionados (independencia entre los componentes principales) y por tanto representativos de las diferentes dimensiones de la variación. Sin embargo, cuando las variables originales están correlacionadas, la variación es mejor explicada por menor número de variables transformadas (componentes principales) (Sokal y Sneath, 1973). Es decir, cuando la variación es al azar, es difícil encontrar patrones de asociación y se necesitarán un mayor número de variables transformadas para explicarla. El primer componente principal representa una combinación de variables que explica la mayor cantidad de la varianza en el conjunto de datos, los siguientes componentes principales explican en orden decreciente la mayor cantidad de variación, hasta que toda ha sido explicada.

Ciertamente, el análisis de CP es únicamente exploratorio, sin embargo, su elección se basó en que aporta un resumen de la variación en un espacio multidimensional fácilmente interpretables. El objetivo de estos análisis es claro: obtener un mapa general de distribución espacial de las comunidades o categorías ecológicas con relación a sus características anatómicas.

Un tamaño de muestra grande (i.e. número de comunidades) no sólo da una idea más clara de la posición relativa de una comunidad con respecto a las otras, también incrementa las probabilidades de encontrar una comunidad actual fisonómicamente similar a la fósil. En este sentido, la elección de la flora de California obedeció a la diversidad de hábitat: es un compendio de 206 especies concentradas en diez comunidades. Si bien la mayor parte de las categorías ecológicas descritas por Carlquist y Hoekman (1985) son representativas de zonas más bien áridas, tipo mediterráneo o desértico, el estudio también abarca otras categorías ecológicas como vegetación riparia, "woody trees", halófitas y arbustos de áreas húmedas. Además, la flora de California sirvió como pivote sobre el cual se orientó la búsqueda de otras comunidades actuales con características más cercanas a la comunidad de El Cien. Después de una comparación inicial con dicha flora resultó evidente que la paleoflora poseía características notablemente diferentes, bastante más mesomórficas. Por esta razón, se decidió ampliar la base comparativa incorporando comunidades tropicales, más mesomórficas. Las localidades restantes comprenden 5 selvas altas perennifolias (Tafelberg, Manaus, Porto Velho y Los Tuxtlas), una selva baja caducifolia (Chamela) y un bosque mesófilo de montaña (Ocuilán).

Es necesario señalar que algunas de las categorías ecológicas consideradas por Carlquist y Hoekman (1985), no corresponden a entidades naturales. Algunas categorías son formadas por la similitud de condiciones ambientales en las que prosperan las plantas, sin que esto quiera decir coexistencia: no son comunidades en sentido estricto. Por ejemplo, las malezas ("island scrubs") fueron unidas con "coastal sage", por que ambas están compuestas por vegetación arbustiva, crecen en sitio calientes en verano y con frío moderado en invierno (Carlquist y Hoekman, 1985). La flora del sur de California, en este y otros sentidos, no es necesariamente comparable con las comunidades tropicales e incluso con la fósil: la mayoría de las categorías ecológicas están conformadas por arbustos o "subshrubs" con dimensiones mucho menores que los grandes árboles de las selvas altas perennifolias. Sin embargo, la comparación se justifica al tomar en cuenta que la variación anatómica es el resultado de la presión que ejerce el ambiente sobre los caracteres y, en consecuencia, no es enteramente producto del hábito.

Son diversos los criterios sobre los que se fundamentó, y limitó, la elección de las comunidades; el principal es, quizá, la disparidad en las normas de descripción que siguen los diferentes autores. Existen diversas formas de cuantificar, e incluso de calificar, los diferentes elementos anatómicos de la madera. Baste citar, como ejemplo, la frecuencia de los vasos por unidad de área. Son dos las formas de medición: una considera los grupos y múltiples radiales como unidad conductora, mientras que la alternativa cuenta cada vaso de manera individual. Es claro que la segunda forma de medir la frecuencia de los vasos da una idea más clara del número de elementos conductores por unidad de área (Wheeler, 1986), en consecuencia la mayoría de los estudios ecoanatómicos recientes siguen este método; sin embargo, no es la regla. Esta condición es extensiva a muchos otros elementos anatómicos. De haber paridad en los criterios, se hubieran podido incluir trabajos como los de la flora de Europa (Baas y Schweigruber, 1987) e Israel (Fahn *et al.*, 1986).

El hecho de practicar análisis de componentes principales y conglomerados con dos conjuntos de datos diferentes, obedeció a que en el primero existía un sesgo marcado hacia las características conductoras. Este análisis resultó valioso en el reconocimiento de los grupos dados los rasgos anatómicos antes mencionados. Sin embargo, y debido a la valiosa información que aportan otro tipo de caracteres (e.g. parénquima), se juzgó necesario conocer la similitudes o diferencias fisonómicas globales entre la paleoflora y las comunidades actuales empleadas. Desafortunadamente, el trabajo de la flora del sur de California no incluye características del parénquima, y es por ello que en el análisis únicamente se emplearon las siete comunidades mexicanas, sudamericanas y la paleocomunidad de Baja California Sur (Tablas 6 y 7).

En todos los conjuntos de datos se siguieron los pasos especificados a continuación. Para eliminar el efecto de las escalas desiguales en los diferentes caracteres, la matriz básica de datos (MBD) se estandarizó por hileras usando un algoritmo de transformación lineal. Para el análisis de conglomerados, se determinó la similitud entre las comunidades empleando, como algoritmos de distancia, la distancia euclidiana (DE), distancia taxonómica promedio (DTP) y coeficiente de correlación (Pearson). Los fenogramas se obtuvieron usando UPGMA. Para el análisis de componentes, se calculó una matriz de correlación entre caracteres a partir de la misma matriz estandarizada empleada en el análisis de conglomerados. La matriz resultante fue empleada en el análisis eigen. Los eigen vectores resultantes se multiplicaron por la matriz estandarizada para después proyectar las comunidades en el espacio de los tres primeros componentes principales. Las mismas opciones fueron empleadas para ambos conjuntos de datos. El análisis estadístico se llevó a cabo usando el paquete estadístico NTSyS 2.01 (Rohlf, 1997).

**Análisis a: comparación de las características traqueales entre comunidades y categorías ecológicas.** La MBD incluyó 17 OTUs (10 categorías ecológicas del sur de California, las 6 comunidades méxicas y la paleoflora de El Cien) y 9 características de los elementos conductores (Tabla 10). Las características de las diez categorías ecológicas fueron tomadas de Carlquist y Hoekman (1995), mientras que de las 7 restantes, 6 actuales y la paleocomunidad de El Cien, se registraron directamente sobre material de xiloteca. Salvo en el caso de los engrosamientos en espiral y longitud de los elementos de vaso, las siete características se calificaron y cuantificaron según los criterios de Carlquist y Hoekman (1995). La frecuencia de los vasos se tomó con base en vasos individuales, cada vaso de los radiales o grupos se contaron individualmente. Para el diámetro de los vasos se tomó únicamente en cuenta el lumen. Carlquist y Hoekman (1985) midieron la longitud de los elementos de vaso en maceraciones; la longitud de los elementos de vaso del resto de las comunidades, incluyendo a la fósil, se midió directamente sobre las preparaciones. El número de vasos por grupo es el resultado de la proporción de vasos solitarios, en pares, etc. Las traqueidas vasicéntricas y vasculares, aunque muy importantes en términos ecológicos (Carlquist y Hoekman 1985; Carlquist, 1988) no se incluyeron debido a que su identificación en el material fósil es en extremo difícil. Los engrosamientos en espiral fueron registrados separadamente para madera temprana y madera tardía (Carlquist y Hoekman 1985); sin embargo, para este trabajo, se sumaron los valores para obtener una figura general de engrosamientos. Tal procedimiento obedeció a que en los fósiles los anillos de crecimiento son difícilmente distinguibles en las secciones longitudinales. Los anillos de crecimiento aquí son equivalentes a porosidad, empleando

el criterio de Carlquist y Hoekman (1985). La porosidad difusa, semianular (weakly ring-porous) y anular se codificaron como 0, 50 y 100, respectivamente.

Resumiendo, las diferencias en la codificación de los caracteres entre la matriz empleada por Carlquist y Hoekman (1985) y las 7 comunidades descritas aquí, incluyen: la longitud de los miembros de vaso, que al final se reflejó en la subestimación de los índices de mesomorfia; sin embargo, la diferencia no afectó realmente el análisis debido a que estas comunidades son claramente distintas en términos de mesomorfia a las categorías ecológicas del sur de California; el número de barras en las placas de perforación no se contaron en maceraciones y no hubo distinción entre los engrosamientos en espiral de madera temprana y tardía. Los valores expresados en la Tabla 10 son los promedios de los caracteres en cada comunidad o categoría ecológica.

**Análisis b: comparación de todas las características en las comunidades mésicas.** En este caso se incluyeron los caracteres correlacionados significativamente con las variables ambientales (Tabla 7) que se identificaron con base en el análisis de correlación previo. La MBD tiene 31 características y 7 comunidades (las 6 mésicas y la fósil; Tabla 7). Los caracteres se codificaron según el resultado del promedio (para caracteres cuantitativos continuos) o proporción (para cualitativos) para cada comunidad (Tabla 7). Algunos caracteres cualitativos de Los Tuxtlas, Chamela, y Ocuilán se tomaron de las descripciones de Barajas y León (1989), Barajas *et al.* (1997), Aguilar *et al.* (2000). Todos los caracteres cuantitativos se registraron nuevamente sobre los ejemplares. En el caso de los anillos de crecimiento, se calificó su presencia con base en cualquier estructura anatómica (e.g., fibras de madera tardía, parénquima marginal) y no sólo por la porosidad. Cabe señalar que en el análisis anterior (a) los anillos de crecimiento se refieren en realidad a la porosidad, mientras que en el segundo, los anillos de crecimiento señalan cualquier estructura que limite un periodo de crecimiento del otro, incluyendo la porosidad anular. A diferencia del análisis anterior, este no incluye el índice de mesomorfia.

Tabla 10. Matriz básica de datos de 17 comunidades y categorías ecológicas y 9 caracteres empleada en el análisis a.

Comunidad	V/M	VD	VL	V/G	BAR	T	SE	GR	MESO
Riparia	163	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	0	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	824.6	1.66	20.59	22.2	23.3	18.33	3511.6
Chamela	32.77	87.56	322	1.89	0	0.16	0	22.31	2810.9
Los Tuxtlas	13.16	120.8	635	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

V/M= vasos por mm<sup>2</sup>; VD= diámetro de los vasos (µm); VL= longitud elementos de vaso(µm); V/G= vasos por grupo; Bar= promedio de barras por placa de perforación; T= proporción de traqueidas; SE= proporción de engrosamientos en espiral (uniendo madera temprana y tardía); GR= porosidad; MESO= índice de Mesomorfia.

Si bien las características anatómicas de la madera de las comunidades mexicanas ya habían sido descritas por Barajas y León (1989), Barajas *et al.* (1997), Aguilar *et al.* (2000), se volvió necesario una reevaluación de las mismas. Los criterios de medición empleados por los autores eran diferentes a los utilizados por Carliquist y Hoekman (1985). Los caracteres reevaluados para los análisis de conglomerados y ordenación del análisis fueron: grado de agrupamiento de los vasos (promedio de número de vasos por grupo y no porcentaje de vasos solitarios, en pares, etc.), vasos por mm<sup>2</sup> (cada vaso en los grupos se considera como unidad de conducción), diámetro de los vasos (los vasos se midieron al azar, salvo en las maderas con porosidad anular en la que se midió sólo la categoría más grande). En este análisis, algunas características del parénquima radial que podrían ser un buen marcador ambiental, fueron reevaluadas por que en los trabajos mencionados se miden sólo las categorías más grandes (e.g., ancho y alto de los radios multiseriados) o bien, por que no fueron registradas (grosor de la pared de los vasos, extensiones uniseriadas de los radios multiseriados y altura de los radios uniseriados, ambas en micras y número de células).

## Resultados y discusión

**Análisis a)** Las gráficas ordenan a las comunidades y categorías ecológicas con respecto a las capacidades conductoras de sus elementos traqueales (Figs. 2, 3 y 4). La disposición general de los OTUs en el análisis de CP es el reconocimiento de las comunidades xéricas, como el polo opuesto a las que prosperan bajo condiciones mésicas (Fig. 2). Prácticamente todas las categorías ecológicas de la flora del sur de California están contenidas en un primer grupo, mientras que el segundo está conformado por El Cien y las comunidades tropicales de México y Sudamérica, junto con "woodland" y las suculentas.

En el análisis de conglomerados la tendencia es similar en cuanto a las grandes divisiones; sin embargo, se obtienen patrones de asociación diferentes cuando los datos se analizan con diferentes algoritmos. Cuando se emplea correlación, la categoría ecológica riparia y el bosque mesófilo forman un grupo que se anida con el resto de las comunidades más mesomórficas (Fig. 3), mientras que con algoritmos de distancia (DE, DTP), los árboles riparios están con las categorías xeromórficas y el bosque mesófilo resulta la comunidad más distante del ensamble (Fig. 4). En el primer caso, Chamela y El Cien se anidan como grupo ubicado por fuera de las selvas altas perennifolias, mientras que en el segundo, Chamela, woodland y las suculentas están juntas por fuera de las selvas altas, que en este caso incluyen la paleoflora (Figs. 3 y 4).

En la gráfica del primer contra el segundo componente principal (Fig. 2), en el extremo izquierdo, se localizan las selvas altas perennifolias, y muy cercana a éstas la paleoflora de El Cien. La selva baja caducifolia, el bosque mesófilo y los "woodland" se encuentran un poco más lejanos en el primer CP. Más cercanas al cero, en valores negativos del primer componente, están las suculentas. Hacia valores positivos del mismo componente se encuentran la mayoría de las categorías ecológicas del sur de California.

En el análisis de CP la mayor parte de la variación (88.5%) es explicada por los tres primeros componentes principales (Tabla 11). Con excepción de las barras en las placas de perforación, con carga altas en el segundo componente principal, todos los caracteres tienen cargas altas en el primer componente (Tabla 11). Leyendo la gráfica del primer contra el segundo componente principal en relación con los caracteres con mayor carga, las comunidades o categorías ecológicas ubicadas en la parte derecha de la gráfica (suculentas, riparias, desert wash, moist, coastal

sage, halófitas, chaparral, desert scrub y alpinas) poseen más vasos por mm<sup>2</sup>, mayor grado de agrupamiento, proporción de traqueidas y porosidad anular, mientras que la longitud de los elementos de vaso y los índices de mesomorfía son menores.

En el segundo componente principal, las comunidades riparia, moist, alpina y bosque mesófilo, ubicadas hacia valores positivos, tienen mayor proporción de barras por placa de perforación.

Tabla 11. Cargas de los caracteres en cada componente principal y porcentaje de la variación explicada por los componentes principales.

Carácter	Componentes principales		
	1	2	3
% variación explicada	60.4	19.1	9.08
Frecuencia de vasos (mm <sup>-2</sup> )	0.91	0.13	0.02
Diámetro de vasos (µm)	-0.95	-0.05	-0.08
Longitud elementos de vaso (µm)	-0.69	0.65	-0.19
Vasos por grupo	0.67	-0.23	-0.65
Barras en placas de perforación	-0.02	0.93	-0.04
Traqueidas	0.7	0.57	0.19
Engrosamientos en espiral	0.83	0.18	-0.43
Anillos de crecimiento	0.92	-0.08	0.23
Índice de Mesomorfía	-0.85	0.02	-0.27

\* = El 88.5% de la variación es explicada por los tres primeros componentes principales.

La lectura de los caracteres anteriormente descrita es la tendencia general observada por los datos; existen algunas contradicciones en la posición de algunas comunidades con respecto al valor de caracteres particulares. Sin embargo, es necesario recordar que la técnica resume la variación de los caracteres, así que la posición de un OTU en particular puede, y de hecho está, influida por varios caracteres, de tal manera que la posición aparentemente anómala con respecto a la carga alta de uno sólo de ellos, representa en realidad la influencia del conjunto. Por ejemplo, en el bosque mesófilo de montaña el porcentaje de especies con engrosamientos en espiral es bastante más similar a las categorías localizadas en los valores positivos del primer componente principal que a las comunidades que tiene más cercanas en el mismo componente. Al menos en este caso esta contradicción no debe leerse como incongruencia en la topología y la carga de los caracteres: la fisonomía del bosque mesófilo es bastante más similar a las selvas altas perennifolias, caducifolia y woodland (en este componente) que a las demás comunidades, con la salvedad de que la proporción de un carácter es particularmente distinta.

Uno de los hechos mejor conocidos de las tendencias ecológicas del xilema es la relación directa entre el diámetro de los vasos y su capacidad conductora. De acuerdo con la ley de los capilares ideales la conductividad hidráulica es proporcional a la cuarta potencia del radio de los capilares (Zimmermann, 1983; Ewers, 1985). Esto no quiere decir más que los vasos con diámetro mayor son conductores mucho más eficientes. El diámetro de los elementos de vaso de las selvas altas es mayor que el de las demás comunidades o categorías ecológicas. Salvo Tafelberg, todas sobrepasan las 100 µm. Es interesante que el promedio de los elementos de vaso de las maderas de la Formación El Cien, no sólo esté en los rangos presentes en las selvas altas, sino que incluso rebasa por seis micrómetros a la comunidad actual con vasos más grandes (Los Tuxtlas).

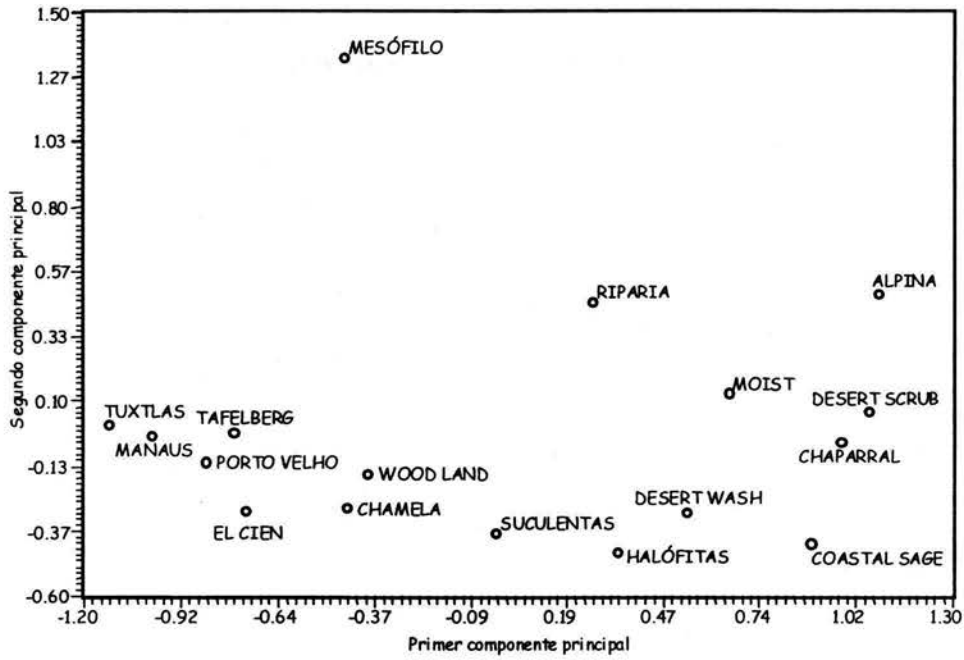


Fig 2. Gráfica de proyección de las comunidades y categorías ecológicas en los ejes del primer y segundo componentes principales.

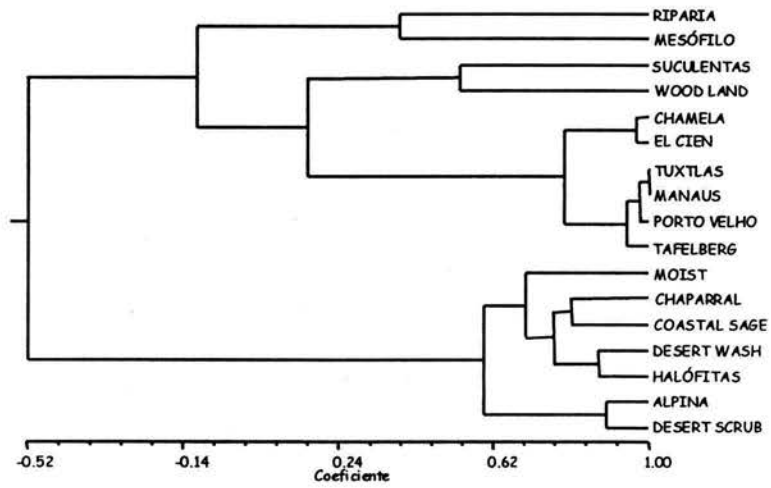


Fig 3. Fenograma (UPGMA) resultado del análisis de conglomerados en el que se empleó coeficiente de correlación de Pearson.  $r = 0.85$ .

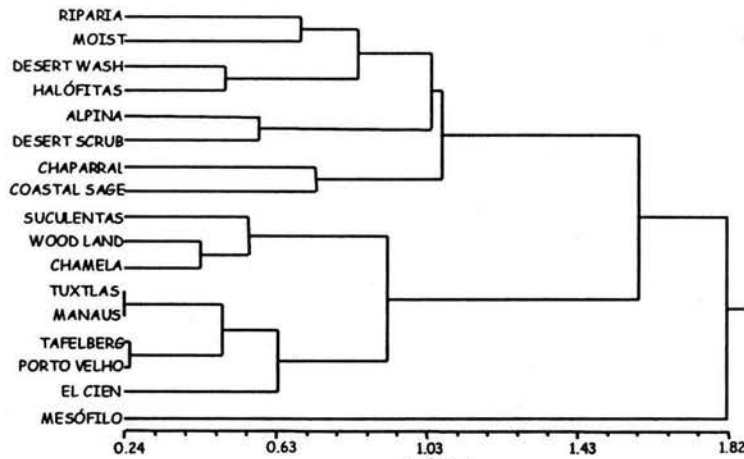


Fig 4. Fenograma (UPGMA) resultado del análisis de conglomerados en el que se empleó distancia taxonómica promedio.  $r=0.8$ .

En términos de eficiencia, las maderas de la paleoflora de El Cien, teóricamente, serían capaces de conducir cantidades de agua similares a las conducidas por las selvas altas actuales. Según Carlquist (1975), los vasos de los bosques tropicales húmedos son grandes porque están adaptados para conducir grandes cantidades de agua impuestas por un régimen intenso de transpiración, aunque como se muestra aquí, las selvas altas tienen la menor evaporación potencial, pero la transpiración real es más constante a lo largo del año. Por otra parte, el lumen de los vasos es también una medida de su seguridad. En la medida en que los vasos son más anchos, su probabilidad de inhabilitación también aumenta. Las plantas (el conjunto) de las comunidades ubicadas en la parte izquierda de la gráfica (Fig. 2), incluyendo a El Cien, además de ser más eficientes, son al mismo tiempo sumamente sensibles al colapso del sistema conductor por embolismos. En un mismo eje vascular, el umbral de resistencia al estrés hídrico de los vasos grandes es menor que el de los pequeños (Tyree y Sperry 1989, citado en Tyree *et al.*, 1994). Carlquist (1975, 1980, 1985) sugiere, sin evidencia experimental (Ewers, 1985), que los vasos delgados son más seguros porque resisten mejor las presiones negativas a las que el xilema está sujeto, evitando así la ruptura de los vasos. En contraste, la hipótesis más aceptada (Zimmermann y Brown, 1971) propone que los vasos pequeños son inherentemente más resistentes al desarrollo de embolismos.

El xilema secundario es un sistema complejo y sus adaptaciones no sólo se circunscriben al tamaño de los vasos. Las propiedades del aparato conductor están íntimamente relacionadas también con la frecuencia, grado de agrupamiento y longitud de los vasos (no elementos de vaso). En general, la relación entre el diámetro y frecuencia de los vasos es inversa (Carlquist, 1988). En la muestra estudiada la relación entre estos dos caracteres, tal como lo señala Carlquist (1988), es inversa, sin embargo la relación es exponencial (Fig. 5). Esto es, las maderas que poseen vasos pequeños tienen frecuencias mucho mayores que aquellas con vasos grandes. Este patrón sólo comprende un comportamiento general, existen excepciones, particularmente las lianas, en las que existen vasos grandes con alta frecuencia (Ewers, 1985; Carlquist, 1988). La arquitectura hidráulica de las lianas no pondera la eficiencia en detrimento de la seguridad en el mantenimiento de la columna de agua: su xilema es tan seguro como eficiente. La oclusión de un vaso de gran diámetro tendría un impacto mucho mayor en las capacidades conductoras de un eje que la oclusión de uno pequeño. Ahora, en maderas con pocos vasos grandes el impacto de la cavitación de uno de



ellos sería mayor, mientras que el embolismo en un vaso pequeño (que es poco valioso por la cantidad de agua que puede llevar) tiene un papel insignificante sobre las capacidades conductoras en el cilindro vascular. En este sentido, el diámetro de vaso promedio de los fósiles ( $126\mu\text{m}$ ), sugiere que el xilema del conjunto sería totalmente inoperante en condiciones relativamente bajas de estrés hídrico.

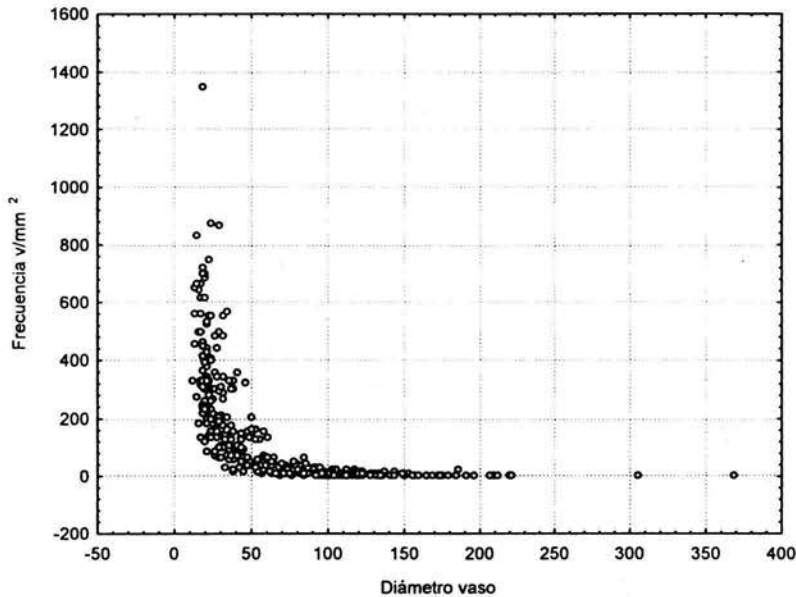


Fig.5. Relación entre el diámetro y frecuencia de los vasos

Cuando una madera posee muchos vasos pequeños, no sólo abate la probabilidad de embolismos (e incrementa la recuperación de los vasos afectados), sino que también facilita una vía alterna por la cual el agua puede continuar ascendiendo.

Carlquist (e.g., 1988), resume la variación del diámetro y la frecuencia de los vasos en un índice llamado de vulnerabilidad. En general este índice revela el grado en que una madera en particular es resistente a la irrupción por los embolismos. Una madera es menos vulnerable en cuanto el impacto de un vaso obstruido sea menor (=menor diámetro) y existan más vías para la conducción del agua (=mayor frecuencia). Las comunidades con las que se anida la paleoflora, tienen pocos y grandes vasos, lo que no sólo aumenta su riesgo de cavitación sino que el impacto de éste es inmensamente mayor que en las categorías ubicadas en el extremo opuesto. En este sentido, el fenograma construidos con DTP (Fig. 4) reflejan mejor la relación frecuencia-diámetro de la paleoflora y las demás comunidades: en ambas variables ésta es más similar a las selvas altas perennifolias. La figura opuesta se observa en la mayor parte de las categorías ecológicas del sur de California, en donde la gran cantidad de vasos pequeños suaviza el efecto de los embolismos al reducir la probabilidad de que se presenten y facilitando otras vías de ascenso.

Es necesario señalar que el número de vasos por unidad de área no necesariamente implica que exista una vía alterna en caso de embolismo. Si en dos maderas con la misma cantidad de vasos, una con vasos exclusivamente solitarios y otra con múltiples de dos células, un vaso llegara a ocluirse, en el primer caso el vaso quedaría inutilizado, mientras que en el segundo caso el contacto entre los vasos permitiría que la unidad conductora no se viera interrumpida al evitar el embolismo. La redundancia es un concepto que tiene que ver con la cantidad de paredes en

común que poseen los conductos (Tyree, *et al.*, 1994). Esto es, la estructura del xilema de una planta es más redundante cuantos más elementos traqueales estén en contacto uno con el otro. Las gimnospermas son la condición extrema de la redundancia ya que todos sus elementos conductores están interconectados. El mejor ejemplo de que la frecuencia elevada no necesariamente indica mayor redundancia es la categoría ecológica riparia, en ella número promedio de vasos por grupo es muy similar al de las comunidades tropicales (1.77 por grupo), sin embargo, su frecuencia es 10 veces mayor a las mismas. En este sentido resultaría interesante, aunque no sencillo, incorporar la redundancia junto con la frecuencia y diámetro en un índice más completo de vulnerabilidad. En el ejemplo de la figura 6, todos los recuadros representan maderas con índices de vulnerabilidad idénticos. Todas tienen 10 vasos por  $\text{mm}^2$  con  $100 \mu\text{m}$  en promedio, pero con un grado de agrupamiento distinto, en cada uno de los casos el índice de vulnerabilidad sería 10. Sin embargo, a mayor grado de agrupamiento, el impacto del embolismo del, por ejemplo, 50% de los vasos sería menor. En el caso representado en la figura 6a la conductividad se reduciría en 50%, los casos de las figuras 6b, c y d no necesariamente ocurriría de esa manera. En la figura 6b si el embolismo en la mitad de los vasos incluyera un vaso en uno de los múltiples radiales, entonces resultaría la posibilidad que este recuperara la conducción, una vez superada la zona ocluida, gracias a la conexión con el otro vaso. Así, en las figura 6c y finalmente 6d las posibilidades de recuperar el vaso obstruido serían mayores: esto depende de la cantidad de paredes compartidas. Si, por ejemplo, se incluyera en el índice el grado en que los vasos se agrupan (según el Método de Carquist empleado aquí) dividiendo al índice de vulnerabilidad, se tendría que ésta se reduciría conforme más vasos están en contacto: la vulnerabilidad permanece igual (10; Fig. 6a) si todos los vasos son solitarios, mientras que en las figuras 6b, c y d la vulnerabilidad se reduce a 8, 7 y 6 respectivamente.

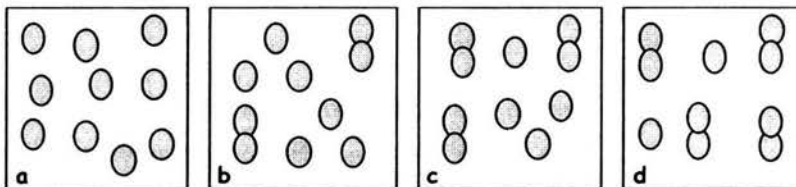


Fig. 6. Todos los recuadros representan maderas con índices de vulnerabilidad de 10 según Carquist (1988; 10 vasos por  $\text{mm}^2$ ; con  $100 \mu\text{m}$  de diámetro promedio). a= vasos exclusivamente solitarios; b, c y d= con índice de vasos agrupados de 1.25, 1.4 y 1.66 respectivamente. El valor de vulnerabilidad modificado por el índice de vasos agrupados es de 8, 7 y 6 en las figuras b, c y d respectivamente.

La modificación del índice, sin embargo, requiere de un examen más amplio y cuidadoso debido a: a) ¿es realmente relevante el impacto real de poseer grupos o múltiples de más de dos vasos en términos de redundancia? Numéricamente las probabilidades de recuperación serían mayores con índices mayores de agrupamiento. ¿Si en un grupo de 3 células una se ocluye, sería relevante la presencia de dos células subsidiarias?, ¿La tasa de recuperación sería más rápida? b) las maderas menos vulnerables se presentan en ambientes sujetos a mayor estrés hídrico, sin embargo, los vasos muy pequeños, por las razones anteriormente expuestas, son también más resistentes y, sobre todo, su frecuencia es muy alta. El impacto de la cavitación de algunos vasos en maderas con muchos y pequeños vasos en la pérdida de conductividad sería minúsculo. Por ejemplo, diámetro y frecuencia promedio de las plantas de

la categoría alpina es de  $20\mu\text{m}$  y 442 vasos por  $\text{mm}^2$ , y presenta 2.5 vasos por grupo, ¿con tal cantidad de vasos tan pequeños (= muy resistentes) realmente se necesitan grandes grupos para recuperarse de los embolismos?

La arquitectura hidráulica también está íntimamente asociada a consideraciones mecánicas. La fortaleza de plantas grandes está determinada por la rigidez (density specific stiffness) y por la fortaleza (density specific strength). Un tejido mecánicamente ideal buscaría maximizar estos dos factores, esto es, maximizaría la longitud alcanzada por el eje (que crece verticalmente) antes que su propio peso lo rompiera. Para lograr que un eje con estas características sea también un buen conductor se tiene que mantener la fortaleza con un gran número de pequeñas células lignificadas rodeando a los grandes, y escasos, conductores. En la figura 7 (modificado, Tyree, *et al.*, 1994), cada recuadro representa ejes hipotéticos con conductancias idénticas. La conductancia del vaso de  $40\mu\text{m}$  de la figura 7a es la misma que la de 16 de  $20\mu\text{m}$  (Fig. 7b) o como la de 256 de  $10\mu\text{m}$  (Fig. 7c). Queda claro que es necesaria mucho más madera para alcanzar las mismas conductancias cuando se tienen vasos pequeños, y al mismo tiempo como ya se mencionó el daño causado para el eje cuando se emboliza un vaso grande es mucho mayor al de los vasos pequeños.

En la figura 7, si se emboliza un vaso en todos los casos, en el primero de ellos (Fig. 7a), la pérdida en la conductancia es del 100%, en la figura 7b es del 6% y en el último caso (Fig. 7c) sería únicamente del 0.4%. Es claro que el último eje es prácticamente 100% más seguro que el primero. En la gráfica 2, la flora del sur de California estaría más cercana al patrón de la figura 7c, mientras que las selvas tropicales secas o húmedas y la paleocomunidad corresponden más con las figuras 7a o 7b. Es decir, en las categorías californianas la prioridad no es la eficiencia conductora y si la seguridad en el xilema, por lo tanto el embolismo de un vaso pequeño no afecta sensiblemente la conductividad del eje, mientras que en las comunidades tropicales húmedas el cese en la conducción de un vaso tiene consecuencias mucho mayores y es por esta razón que los vasos grandes resultarían poco funcionales en climas con marcado estrés hídrico.

Volviendo a la redundancia, ésta puede ser un factor que afecte directamente la conductancia ante la presencia de embolismos: si no existe, la continuidad de la columna de agua se pierde. La presencia de vasos de lumen grande puede ser selectivamente favorable en ciertos ambientes, porque se necesita menor inversión de energía para conducir la misma cantidad de agua. Sin embargo, al tener vasos grandes, esta ventaja energética puede perderse en cuanto a que se necesita asignar también recursos en el soporte mecánico. Tyree *et al.* (1994) propone que las vías de redundancia pueden perderse cuando se adquieren vasos más eficientes debido a que se necesita una mínima cantidad de madera con fines de soporte. Sólo cuando los impedimentos mecánicos son rebasados (cuando no es necesario el soporte mecánico), como en las lianas, el incremento en el diámetro de los vasos no se da a expensas de la frecuencia (Tyree *et al.*, 1994).

Desde hace algún tiempo han sido observadas ciertas tendencias en cuanto al predominio de ciertos patrones anatómicos relacionados con el diámetro, frecuencia y redundancia de los vasos, en condiciones ambientales particulares. En un gradiente ambiental, los vasos con mayor diámetro y menor frecuencia se localizan en sitios méxicos-tropicales (e.g., selvas tropicales húmedas), mientras que en los sitios con condiciones boreales-xéricas o méxicas (e.g., vegetación boreal o alpina) y xérico-tropical (e.g., matorral xerófilo) los vasos son más frecuentes y pequeños. Las comunidades con xilema más eficiente (Fig. 2), pero al mismo tiempo más proclives a la

inhabilitación por embolismos (las selvas perennifolias o caducifolias, el conjunto fósil, mesófilo y el "woodland"), se encuentran claramente en el extremo opuesto a las que poseen madera más segura y poco eficientes.

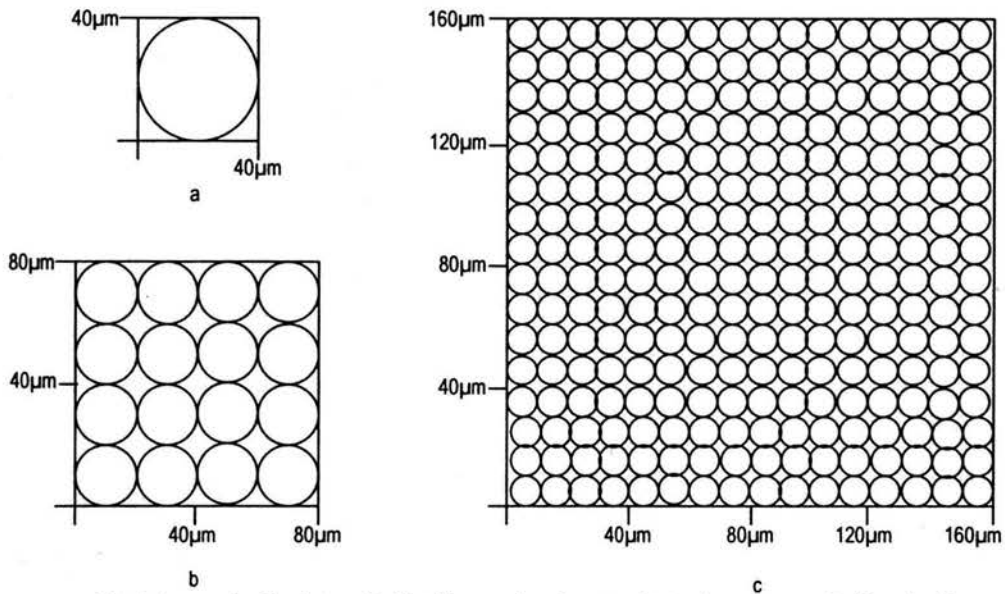


Fig. 7. Esquematización de tres ejes hipotéticos con las mismas conductancias. a= un vaso de 40  $\mu\text{m}$ . b= 16 vasos de 20  $\mu\text{m}$ . c= 256 vasos de 10  $\mu\text{m}$ . Ejemplo modificado de Tyree et al., 1994)

El índice de mesomorfía propuesto por Carlquist (1977) y empleado aquí, además de considerar el diámetro y la frecuencia, emplea la longitud de los elementos de vaso. Se considera como xerófita a una planta cuando su índice de mesomorfía está por debajo de 75, mientras que las mesofitas tienen índices por arriba de 200 (Carlquist, 1977; Carlquist y Hoekman, 1985; Rury, 1985). En la paleoflora, el espectro de los índices de mesomorfía es bastante amplio (95 a 24000); únicamente el tipo 3 tiene valores por debajo de 200 (95), y solamente dos tienen índices de mesomorfía por debajo de 1000 (*Phyllantoxylon mennegae* y tipo 6. Esta figura es bastante parecida a las selvas altas, pero ninguna de sus especies tiene valores inferiores a 100 y el límite superior está por arriba de 24000. En este sentido, y tal como lo evidencia el valor promedio (5948), El Cien es un tanto menos mesomórfica que las selvas tropicales húmedas, pero más que la selva baja y el mesófilo. Cabe señalar que, salvo para las categorías ecológicas del sur de California, la longitud de los elementos de vaso de las demás comunidades se midió directamente sobre las laminillas, por lo tanto subestima el grado de mesomorfía de estas comunidades con respecto a las del sur de California. Sin embargo, la diferencia entre ambas es tan conspicua que aun así la distancia entre los índices es evidente.

Los datos arrojados por el índice de mesomorfía deben tomarse con cautela. Mientras que a partir de los elementos que constituyen el índice de vulnerabilidad (diámetro y frecuencia de los vasos) y por lo tanto él mismo, pueden inferirse fácilmente aspectos de la fisiología de las plantas y la ecología del sitio en que viven, aún no es claro si la longitud de los elementos de vaso le confiere al xilema alguna ventaja adaptativa. Carlquist (1988) argumenta que la longitud de los elementos de vaso decrece conforme la aridez aumenta. Sugiere también que la ventaja de los

elementos de vaso pequeños radica en la resistencia al colapso producido por las presiones negativas (por las constricciones entre uno y otro miembro), o bien por que localizan mucho mejor los embolismos. Sin embargo, Zimmerman (1983) asegura que la longitud de los elementos de vaso no tiene significado funcional alguno, aunque también se sugiere que un índice de mesomorfía más apegado a la realidad debería incluir la longitud de los vasos (Rury, 1985), ya que los vasos más largos tienen conductividades más cercanas a los máximos teóricos (Zimmernann y Brown, 1971). Calquist y Hoekman (1985) hacen notar que los elementos de vaso de las categorías riparia, "woodland" y "moist" son apreciablemente superiores al de las otras categorías; mencionan también que en muchos de los elementos de esta flora la longitud de los elementos de vaso no está directamente relacionada con su diámetro. Parece que no es sencillo encontrar a que se debe la variación de los elementos de vaso. Si observamos la relación ancho largo en el bosque mesófilo y la comparamos con la de otras comunidades (Tabla 10), es claro que la longitud de los elementos de vaso es mucho mayor a la esperada dado el diámetro. Comparada con Los Tuxtlas, los elementos de vaso del mesófilo son 200  $\mu\text{m}$  más largos y 55  $\mu\text{m}$  menos anchos (Tabla 10). Este hecho parece concordar con las observaciones de Cartquist y Hoekman (1995), observando únicamente los promedios para las comunidades es difícil encontrar un patrón, aunque en general la relación entre ambas variables es directa, son muchas las excepciones. En la muestra considerada en este trabajo, al graficar el diámetro contra la longitud de cada especie se observa una ligera pero significativa ( $r = 0.33$ ;  $p < .01$ ) relación lineal (Fig. 8). Si bien es cierto que los vasos más anchos tienden a ser más largos esta relación debe tomarse cuidadosamente, debido a que a un mismo valor en el diámetro puede corresponderle un rango amplísimo de valores de longitud. Por ejemplo, los elementos de vasos con 80  $\mu\text{m}$  de diámetro pueden tener longitudes que van de las 132  $\mu\text{m}$  a las 1650  $\mu\text{m}$ . Aunque el diámetro y longitud tienden a variar juntas, la relación no es tan fuerte probablemente debido a ese componente histórico involucrado en la longitud de los elementos de vaso. En las tendencias evolutivas del xilema, las placas de perforación escalariformes, elementos de vaso largos y traqueidas se consideran como caracteres "primitivos" (Bailey y Tupper, 1918).

Wheeler y Baas (1991) siguiendo la frecuencia de vasos cortos, medianos y largos en el tiempo (Cretácico al presente), observan que el porcentaje de taxones con elementos de vaso largos decrece en el tiempo y los cortos aumentan, y lo atribuyen al desarrollo de ambientes más estacionales (en temperatura y/o humedad). Sin embargo, cuando comparan las proporciones de estos a partir del Eoceno en Laurasia y Gondwana no encuentran diferencias entre estas dos zonas climáticas. La presencia de características consideradas como "primitivas" (vasos largos, placas de perforación escalariformes y traqueadas; de hecho todas están correlacionadas en el trabajo de Frost, 1930), en el bosque mesófilo de montaña y áreas riparias y "moist" sugiere que éstas tienden a presentarse como relictos en ambientes húmedos no estacionales (Cartquist, 1975). Ciertamente, la longitud de los elementos de vaso es una característica que no sólo debe observarse en el contexto de funcionalidad en relación con el ambiente, su variación y comportamiento está relacionada por cuestiones evolutivas.

En la Tabla 10 se observa que las placas de perforación escalariformes (en este caso = número de barras) son mayormente retenidas en ambientes húmedos templados (y en menor medida tropicales húmedos) que en los sitios tropicales secos. En sitios cálidos-húmedos como las selvas altas, existe una muy ligera retención del carácter, mientras que en regiones más áridas éstas se pierden por completo. Las comunidades con mayor proporción de

barras en las placas de perforación son reconocidas como importantes en el segundo componente principal. El mesófilo, y las categorías ecológicas riparia, "moist" y alpina tienen mayor proporción de barras y en consecuencia son discriminadas hacia valores positivos en el eje del segundo componente. La paleoflora, a pesar de su posición en el tiempo, no posee maderas con placas de perforación escalariforme.

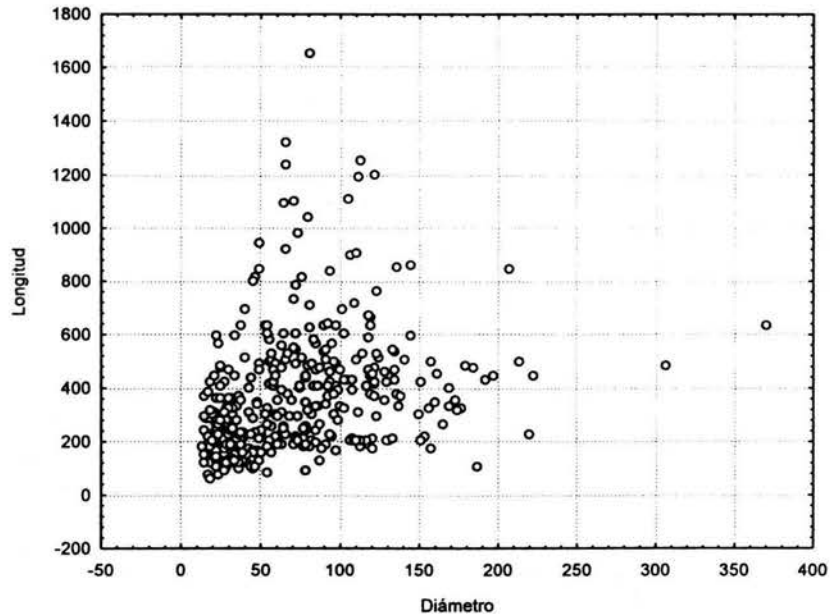


Fig. 8. Relación entre diámetro y longitud de los elementos de vaso.

Los engrosamientos en espiral se presentan con mayor frecuencia en ambientes áridos estacionales tipo mediterráneo (Carlquist 1988; Carlquist y Hoekman, 1985), aunque también se encuentran en las floras templadas (39-42%) y tropicales (2-5%) pero con menor frecuencia (Wheeler y Baas, 1991). Los porcentajes de engrosamientos en espiral presentes en la muestra observada están de acuerdo con la sentencia anterior. En general aquellas categorías ecológicas xeromorfas, a la izquierda en la gráfica de la figura 2, tienen mayor cantidad de especies con engrosamientos en espiral, mientras que en las comunidades mesomórficas se encuentran ausentes o en proporción baja. El bosque mesófilo tiene un valor más o menos elevado. En las selvas altas, la selva baja y la comunidad fósil los engrosamientos en espiral se encuentran ausentes o se presentan sólo marginalmente. Se presume que su presencia en las zonas áridas esta en función de la seguridad; el incremento en la superficie aumenta también el enlace entre agua y pared. Según Carlquist (1988) los engrosamientos pueden fomentar la reabsorción de los embolismos.

Las traqueidas siguen, en cierta medida, el patrón de variación de los dos caracteres anteriores, estos se presentan en mayor proporción en las comunidades que también presentan placas de perforación escalariforme: están asociadas a elementos de vaso primitivos. Sin embargo, como apuntan Carlquist y Hoekman (1985) las traqueidas pueden ser retenidas en sitios con estrés hídrico debido a que, por su carácter conductor, son

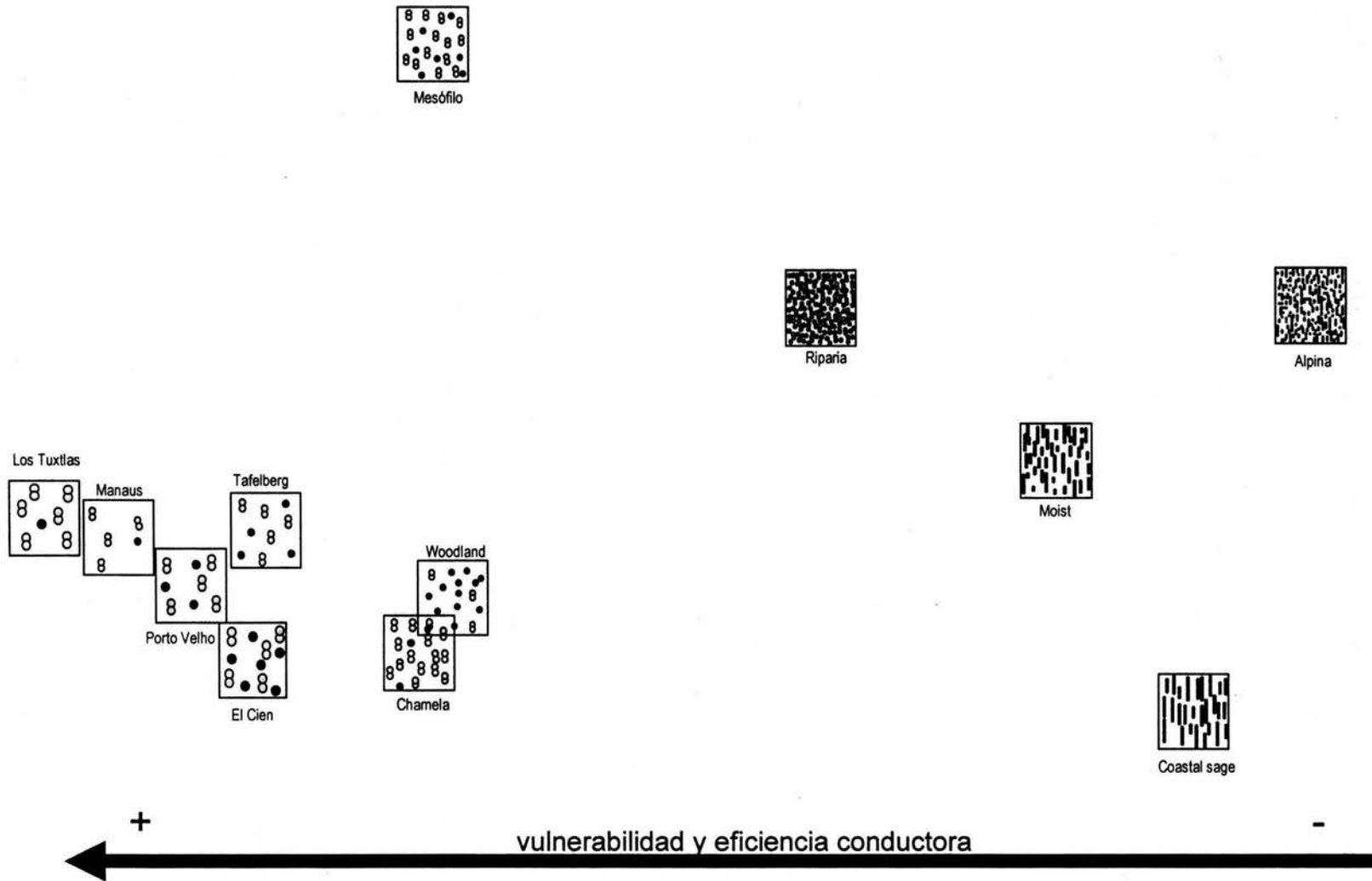


Fig. 9. Cada recuadro representa el promedio del diámetro de los vasos, grado de agrupamiento y frecuencia por mm<sup>2</sup> de algunas comunidades y categorías ecológicas. El esquema respeta la posición relativa de éstas en el análisis de CP que incluyó las características traqueales. La vulnerabilidad y eficiencia conductora del xilema de las comunidades y categorías ecológicas crece de derecha a izquierda.

adaptativamente ventajosas, aún cuando las placas de perforación se hayan perdido. Tal es el caso de "desert scrub", "desert wash", "coastal sage" y el chaparral. Aparentemente, en sitios méxicos (mesófilo, vegetación riparia) en las que se conservan las placas escalariforme, las traqueidas se encuentran retenidas por su asociación con este síndrome primitivo.

Se tiene entonces que la paleocomunidad se anida en ambos análisis (PCA y conglomerados) con las comunidades más mesomórficas. A partir de esta gráfica (Figs. 2) no es posible inferir si la posición de las categorías ecológicas y comunidades sigue un patrón dependiente de las condiciones climáticas (temperatura o precipitación), simplemente porque estos parámetros no están disponibles para todas ellas. En sentido estricto esto debe ser interpretado en términos de similitud de las capacidades y debilidades del aparato conductor, y en como los elementos traqueales operan en función de las condiciones macroclimáticas y de humedad: la paleoflora es más cercana a las comunidades que prosperan en condiciones comparativamente méxicas o méxicas-estacionales en la disponibilidad de agua, pero tropicales, y es absolutamente diferente a las que prosperan en condiciones xéricas o méxicas boreales. Respetando la topología las comunidades en la gráfica de CP (Fig. 2) y representándola con los valores promedio de diámetro, frecuencia y grado de agrupamiento de los vasos en un mm<sup>2</sup> (Fig. 9), puede reconocerse fácilmente, en términos de vulnerabilidad y capacidades conductoras, que las maderas de la Formación El Cien son bastante más parecidas, en cuanto al patrón a las selvas altas y, en menor medida, a las selva baja, woodland y mesófilo.

Si la atención se centra en las comunidades de la parte izquierda de la gráfica (Figs. 2 y 9), las más mesomórficas, claramente las selvas altas perennifolias, juntas en las gráficas, prosperan en condiciones de temperatura y humedad más similares entre sí que alguna de ellas con cualquier otra comunidad fuera del grupo. Chamela, prácticamente con 2000 mm menos de precipitación y temperatura similar a las selvas altas, esta relativamente cerca de estas, mientras que el bosque mesófilo, no tan seco como la selva alta pero bastante más frío, es igualmente cercano a las selvas altas en el primer componente principal. Sin embargo, el mesófilo en el fenograma (Fig. 4) no sólo está por fuera del conglomerado que incluye las comunidades más méxicas, sino que está totalmente por fuera del fenograma, esta condición seguramente obedece al gran número de barras en las placas de perforación. Concediendo que en la gráfica de CP las comunidades a la izquierda del centroide, en el primer componente, son en general más húmedas, la posición de la comunidad riparia (y sobre todo sus caracteres) pone en tela de juicio la aseveración anterior, pues esta tiene un continuo aporte de agua. De esta manera, y como se menciona arriba la lectura del análisis debe orientarse sólo en términos de las capacidades conductoras. La posición de la paleocomunidad es ligeramente diferente en los diferentes análisis, pero siempre se reconoce su condición mesomorfa. En la gráfica de CP (Figs. 2 y 9) se ubica algo más cercana, en el primer componente, a las selvas altas lo que es relevante pues la mayor parte de la varianza es explicada por este componente. Son especialmente interesantes el elevado diámetro promedio observado y la baja proporción de agrupaciones, pues sugieren que la flora prosperó bajo niveles de estrés hídrico bajo, en caso contrario habrían sido en extremo desventajosos. Sin embargo, la frecuencia de vasos, intermedia a la de las selvas altas y la selva baja, aunque más cercana a la primera (Tabla 10), se traduce en una vulnerabilidad no tan acentuada como la de las selvas altas. En el fenograma de correlación, el que El Cien se anida con Chamela y en general la posición intermedia entre las selvas altas y baja, está en relación



con valores similares en la longitud de los elementos de vaso, engrosamientos en espiral, anillos de crecimiento y ausencia de barras.

Enfocándose en los anillos de crecimiento, entendidos como la proporción de elementos con porosidad anular-semianular, la proporción de porosidad anular en las selvas altas es bastante baja (0-6), mientras que para la selva baja es de 22. El Cien tiene una proporción más cercana a esta última (18). Este carácter es muy interesante pues en la primera etapa del periodo de crecimiento anual, cuando las condiciones ambientales son buenas aparecen los vasos grandes, que son mejores conductores. En periodos de crecimiento posteriores, cuando las condiciones no son propicias, se desarrollan vasos pequeños, menos proclives a la interrupción de la columna de agua (Ellmore y Ewers, 1985; Woodcock, 1994). Este carácter está relacionado, pero no siempre, con la condición de caducifolio o con los climas templados. Algunas especies deciduas tienen porosidad difusa, mientras que algunas especies tropicales de bosque estacionales secos tienen porosidad anular o semianular, algunas de éstas son caducifolias mientras que otras no. Es decir, la caducifoliedad no garantiza la presencia de anillos, ni todas las especies de bosques tropicales húmedos carecen de esta (Chowdhury, 1964; Wheeler y Baas 1991; Carlquist 1988). En un análisis más detallado Woodcock (1994), encuentra que los anillos de crecimiento no se desarrollan en latitudes altas (donde el factor limitante son las temperaturas menores a los  $-40^{\circ}\text{C}$ ), predominando en latitudes medias (40-100%), para decrecer nuevamente hacia el sur. En el análisis prácticamente todas las categorías ecológicas del sur de California tienen proporciones bastante superiores a las de las comunidades mexicanas, sudamericanas así como a la de la comunidad fósil. La proporción elevada de maderas con porosidad anular-semianular es significativa pues estaría hablando de estacionalidad o bien de alta proporción de elementos caducifolios. Notablemente, *Maclura* sp. (Martínez y Cevallos, en preparación), tiene como relativo viviente más cercano a una planta caducifolia que al igual que el fósil, desarrolla porosidad anular (anular-semianular en el fósil). Dada la topología de El Cien en las gráficas, parece ser que la porosidad anular-semianular de éste se origina en la condición caducifolia de algunos de sus elementos más que al origen templado.

**Análisis b)** En este análisis, se utilizaron los caracteres que mostraron coeficientes de correlación significativos con las variables climatológicas (TMA, TMMF, IMAT, PMA, PMMA, LTS, EM, EMA, IMAE, Emin y Emax; Tabla 7) y las comunidades mesomórficas (las selvas tropicales y bosque mesófilo). El análisis de correlación previo tuvo por objeto el excluir, en la medida de lo posible, aquella variación que no "dependía" directamente de las condiciones ambientales.

Las selvas altas perennifolias se agrupan al centro de la gráfica (Fig. 10), Tafelberg, Manaus y Porto Velho están hacia valores negativos en el eje del primer componente, mientras que Los Tuxtlas se encuentra en valores positivos en el primer componente principal. En este mismo componente, Chamela y El Cien son más cercanos, y el bosque mesófilo se encuentra en el extremo opuesto. El segundo componente principal discrimina las selvas altas del bosque mesófilo, El Cien y Chamela (Fig. 10). En el tercer componente El Cien, el bosque mesófilo y Los Tuxtlas están en el extremo opuesto al de las selvas altas sudamericanas y Chamela (Fig. 11). En el fenograma (Fig. 3) del conjunto de datos anterior, Chamela y El Cien forman un subconjunto unido a las selvas altas. Entre tanto, con este conjunto de datos (Fig. 12), la comunidad fósil es más cercana a las selvas altas que a la selva baja (al igual que en el

análisis anterior con DTP y DE, Fig. 4). En las gráficas de CP la paleocomunidad se encuentra más cercana a Chamela en el primer componente, ocupa una posición intermedia entre Chamela y las selvas altas en el segundo componente, y es más cercana a Los Tuxtlas en el tercero (Figs. 10 y 11).

Al estar las selvas altas en un conglomerado central, los valores originales de los caracteres en el primer componente pueden estar en conflicto o ser absolutamente irrelevantes de acuerdo con su posición en la gráfica, aunque tengan cargas altas (e.g., placa simple, escalariforme, parénquima marginal, engrosamientos, punteaduras opuestas). La posición de Los Tuxtlas es también producto de la posesión de caracteres con valores ligeramente diferentes al de las comunidades ubicadas en el lado opuesto de la gráfica (fibrotraqueidas, fibras libriformes, punteaduras escalariformes y alternas). En este primer componente los discriminantes son el grosor de la pared de vaso, el número de células de ancho y ancho en micras de los radios multiseriados, número de células y micras de las extensiones uniseriadas (Tabla 12). Las diferencias en los valores de los caracteres en el componente son más fácilmente observables tomando en cuenta únicamente los extremos y dejando a un lado a las comunidades ubicadas al centro (las selvas altas).

El primer componente principal discrimina, en términos generales, al bosque mesófilo del resto de las comunidades. Muchos de los caracteres con carga alta en este componente principal, aunque correlacionados con las condiciones ambientales, no tienen una base teórica clara sobre la cual explicar dicha dependencia. Tal es el caso del parénquima axial en donde no se ha encontrado alguna ventaja funcional a los diferentes tipos (Baas, 1982).

En el primer componente, el número de células (y micras) de ancho de los radios multiseriados y número de células (y micras) de las extensiones uniseriadas de los radios multiseriados, son claramente superiores en el bosque mesófilo. Es importante señalar que no se incluyeron en los promedios del bosque mesófilo los valores de las especies de *Quercus* debido a que los radios son extremadamente anchos, a pesar de ello, los radios del mesófilo son más anchos.

Alves y Angyalossy (2002) encuentran en el análisis anatómico de algunas flóculas brasileñas, que el ancho de los radios guarda relación directa con la latitud: radios más anchos se encuentran a menores temperaturas. En el presente análisis la tendencia es similar (Fig. 10): el mesófilo es en general más frío que las comunidades ubicadas en el lado contrario. El efecto de la temperatura baja en el mesófilo no está en relación con la latitud sino con la altitud. En el análisis de correlación de las especies contra las variables ambientales el número de células de ancho se relaciona más íntimamente con la temperatura que con la humedad (TMA, TMMF [inversamente], IMAT, PMA, PMMS [directamente]), el coeficiente de correlación más alto se da con el la temperatura del mes más frío (TMMF). De tal manera que los radios más anchos se relacionan con climas más fríos. La presencia de radios más anchos en altas latitudes (clima comparativamente frío) y estacional, según Alves y Angyalossy (2002), pueden mejorar la eficiencia en el transporte radial desde el floema hasta el xilema, proveyendo al cambium vascular de los metabolitos necesarios en el periodo temprano de crecimiento.

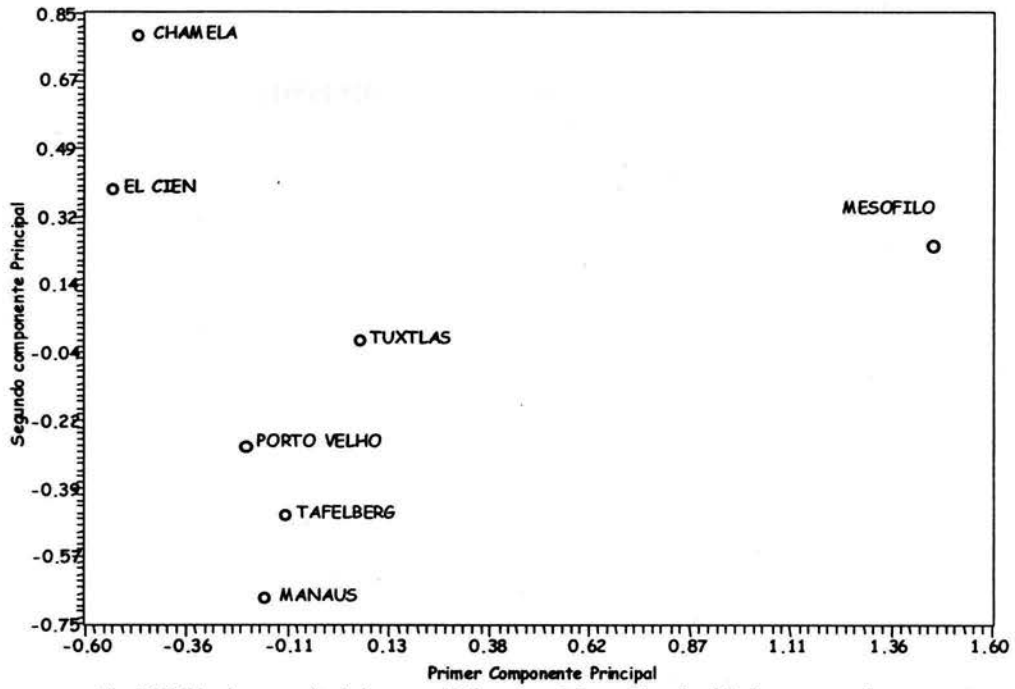


Fig. 10. Gráfica de proyección de las comunidades mesomórficas en los ejes del primero y segundo componentes principales. Análisis b.

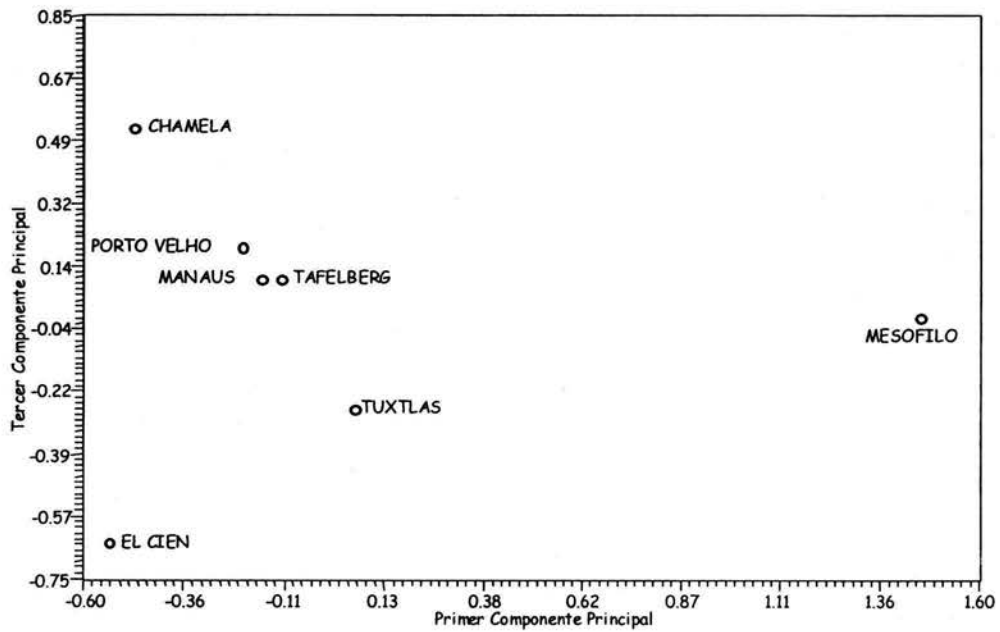


Fig. 11. Gráfica de proyección de las comunidades mesomórficas en los ejes del primero y tercer componentes principales. Análisis b.

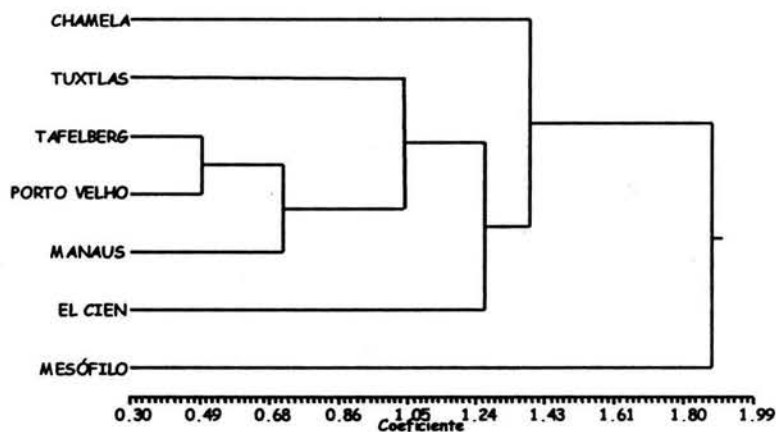


Fig. 12. Fenograma (UPGMA) resultado del análisis de conglomerados en el que se empleó distancia taxonómica promedio.  $r=0.96$ .

El parénquima marginal, reconocido como buen discriminante en el primer componente (Tabla 12), se asocia con la estacionalidad. Es más frecuente en altas latitudes y se correlaciona con la precipitación ( $r=-.67$ ; Woodcock e Ignas, 1994). En el conjunto de datos analizado aquí, no existe tal correlación ni con la temperatura ni con la humedad, en contraste, el parénquima marginal se correlaciona directamente con la longitud de la temporada seca y con el intervalo anual de evaporación. El papel del parénquima marginal puede estar relacionado con el almacenamiento de almidón necesario para resistir el crecimiento rápido en la primera época del año, y formación de flores y frutos, o bien para aumentar la presión osmótica, mediante hidrólisis de almidón, promoviendo así el flujo de sabia (Carlquist, 1988). En este sentido, Chamela, con un periodo de crecimiento más breve impuesto por una larga temporada seca posee mayor número de taxones con parénquima marginal.

En el primer componente principal, con las paredes más gruesas y delgadas respectivamente, Chamela y el bosque mesófilo se encuentran en extremos opuestos en la gráfica, por lo tanto la variación de este carácter en la gráfica no corresponde necesariamente con lo observado por Baas *et al.* (1983) y Carlquist (1988). Aún más, en el análisis de correlación, la variación de la pared de los vasos se correlaciona de manera directa con la TMA y no con la precipitación.

Las placas de perforación simples y escalariformes, y las punteaduras alternas, opuestas y escalariformes separan también al mesófilo de las demás comunidades. En el caso de las placas de perforación, aparte del mesófilo como caso extremo, y como se discutió arriba, parece haber mayor retención de las placas de perforación escalariformes en sitios húmedos (selvas altas) que en secos.

En el segundo componente principal, los caracteres con carga alta son frecuencia de los vasos, diámetro de las punteaduras intervasculares, parénquima apotraqueal difuso en agregados y en bandas, altura de los radios uniseriados ( $\mu\text{m}$ ), anillos de crecimiento y proporción de radios homocelulares y heterocelulares. Este factor discrimina a las selvas altas del mesófilo, Chamela y El Cien.

Tabla 12. Caracteres con cargas altas en los tres primeros componentes principales.

Carácter	1	2	3
Vasos mm <sup>2</sup>	0.5	<b>0.76</b>	0.35
Diámetro	-0.59	-0.14	-0.7
Pared vaso	<b>-0.91</b>	0.18	0
Placa simple	<b>-0.98</b>	-0.02	-0.02
escalariforme	0.95	0.01	-0.01
Diám punt	0.45	<b>0.72</b>	-0.16
Apoagregados	0.2	<b>-0.84</b>	0.21
Bandapotra	-0.37	<b>-0.85</b>	0.32
Margin al	<b>-0.74</b>	0.61	0.22
Ancho Células	<b>0.88</b>	0.3	-0.13
Ancho micras	<b>0.82</b>	0.22	-0.14
Exten uniser	<b>0.87</b>	0.03	-0.41
Exten micras	<b>0.96</b>	-0.08	-0.19
Rad uni célula	0.06	-0.38	<b>-0.83</b>
Rad uni micra	0.32	<b>-0.88</b>	-0.2
Fibrotraqueidas	<b>0.94</b>	0.15	0.12
Libríformes	<b>-0.95</b>	-0.24	0
Anillos crecimi	0.11	<b>0.89</b>	0.17
Engroamientos	<b>0.89</b>	0.07	-0.6
Punt. Altemas	<b>-0.97</b>	-0.19	0.04
Punt. Opuestas	<b>0.85</b>	0.11	-0.22
Punt. Escalarif	<b>0.93</b>	0.24	-0.18
Heterocelulares	0.36	<b>-0.89</b>	-0.01
Homocelulares	-0.38	<b>0.86</b>	0.04

Tabla 13. Porcentajes de variación explicada por cada componente.

Cp	Eigenvalor	% VE	% AVE
1	14.9	45.4	45.4
2	8.8	26.6	72.04
3	4.6	13.8	85.89
4	3.2	9.8	95.7
5	0.92	2.8	98.4
6	0.5	1.5	100
7	0	0	100
...	...	...	...
31	0	0	100

CP= componente principal. %VE= porcentaje variación explicada. %VEA= porcentaje de variación explicada acumulada.

Las selvas altas, con excepción de Los Tuxtlas, tienen una mayor proporción de parénquima difuso en agregados y en bandas apotraqueales; en consecuencia son discriminadas hacia valores negativos en el segundo componente principal. La distribución parénquima difuso en agregados contradice las tendencias observadas por otros autores. Baas y Schweingruder (1987) y Alves y Angyalossy-Alfonso (2002) encuentran que el parénquima difuso en agregados se correlaciona directamente con la latitud: se presenta en mayor proporción de especies en latitudes altas. De la misma manera, el parénquima apotraqueal es más abundante, en relación con el número de cordones, en las especies (particularmente en el género *Ilex*) tropicales que en las templadas (Baas, 1973). Lo observado aquí es que las comunidades en latitudes más bajas (las selvas sudamericanas) presentan mayor proporción de especies con parénquima difuso en agregados. La temperatura en general está relacionada directamente con la latitud, sin embargo, es claro que la gráfica, en el segundo componente (Fig. 10), no expresa relación del carácter con la TMA. En su lugar, el parénquima difuso en agregados se relaciona más fuertemente con el IMAT: este tipo de parénquima se presenta en mayores proporciones cuanto menor es el intervalo de temperatura. En general el parénquima axial es más abundante en regiones tropicales que en las templadas o subtropicales (Wheeler y Baas, 1991; Baas y Zhang, 1996). Igualmente, los tipos más abundantes de parénquima se correlacionan con la temperatura (Woodcock e Ignas, 1994).

Los porcentajes de anillos de crecimiento en las comunidades ubicadas en los valores positivos en el segundo componente es bastante mayor que el de las selvas altas. En este análisis se codificaron como presentes los anillos de crecimiento con base en cualquier estructura que limitara dos periodos de crecimiento. En contraste con el primer análisis, que sólo consideró la porosidad anular, los anillos de crecimiento están presentes en grandes proporciones en las selvas altas. De la misma manera resulta interesante que la proporción de los anillos de crecimiento en el mesófilo, Chamela y El Cien no está totalmente cubierta por la porosidad anular. Además de ésta, los anillos están limitados en mayor proporción por otras estructuras como parénquima marginal y fibras de madera tardía. La proporción de anillos contrasta con la de la porosidad (Chamela 89 vs. 22; Mesófilo 77 vs. 18; El Cien 72 vs. 18; Los Tuxtlas 51 vs. 6; Tafelberg 60 vs. 4; Porto Velho 60 vs. 0 y; Manaus 36 vs. 6). Esto es, mientras que en los tres primeros la proporción de porosidad anular esta entre 23 y 25 % en lo que respecta a todas las manifestaciones de los anillos de crecimiento, en las selvas altas el porcentaje esta entre 0 y 16%. Por lo tanto, la manifestación de anillos de crecimiento puede ser bastante alta en el trópico húmedo, pero la porosidad anular se encuentra con mayor frecuencia en los sitios con estacionalidad (en temperatura, humedad o evaporación). Este carácter parece discriminar a las comunidades en función de la evaporación, los anillos en el análisis de correlación se correlacionan directamente con la Emin y Emax.

Los radios homogéneos tienen mayor proporción en Chamela y El Cien, mientras que sus recíprocos, los radios heterogéneos, dominan en las selvas altas y el mesófilo. Como se ha mencionado, el primer tipo se relaciona con la aridez.

En el tercer componente los vasos grandes de los Tuxtlas y El Cien, los separan del resto de las comunidades. Los tres primeros componentes principales explican el 86% de la variación (Tabla 13).

Al correlacionar las coordenadas de los OTUs contra información climatológica de aquellas comunidades cuyas variables ambientales se conocían (Chamela, Los Tuxtlas, Ocuilán, Manaus y Porto Velho), se encuentra que el patrón de asociación en las gráficas de CP (Figs. 10 y 11) observa ciertas tendencias con las variables ambientales en los tres componentes. En el primer componente, las coordenadas están más íntimamente correlacionadas con Emin ( $r = .96$ ,  $p < .05$ ) y con TMA ( $r = -.95$ ,  $p < .05$ ). Las comunidades ubicadas en los valores negativos del componente, prosperan, en general, en sitios con temperaturas más elevadas y evaporación mínima menor a las presentes en el bosque mesófilo. Es necesario señalar que esto sólo representa las tendencias generales y que el coeficiente de correlación entre las coordenadas y las variables ambientales está fuertemente influido por el bosque mesófilo que representa el caso extremo en coordenadas y condiciones ambientales. Chamela y Los Tuxtlas, ubicadas en el extremo negativo en el primer componente, no tiene temperaturas tan elevadas como las selvas sudamericanas. Tal como lo evidencia su mayor coeficiente de correlación, la E min representa mejor el patrón de asociación de las comunidades. La posición de la comunidad fósil sugiere que prosperó bajo condiciones cálidas, probablemente más cercanas a las presentes en las selvas tropicales secas o húmedas que a la condición más templada del mesófilo.

En el segundo componente principal la evaporación máxima es la variable ambiental que mejor explica la distribución de las comunidades ( $r = .96$ ,  $p < .05$ ). Chamela y el bosque mesófilo, en valores positivos (202 y 170mm respectivamente), tienen mayor E max, mientras que las selvas altas es menor (Los Tuxtlas 126; Porto Velho 102; Manaus 102 mm). El Cien se ubica con aquellas comunidades con mayor evaporación máxima.

El tercer componente (Fig. 11), que separa a Los Tuxtlas y El Cien del resto de las comunidades, tiene como mejores discriminantes al diámetro de los vasos y número de células de alto de los radios uniseriados. El diámetro de los elementos de vaso se correlaciona directamente con la PMA. Esta relación se refleja, en rasgos muy generales, en el patrón espacial en este componente: las coordenadas están mejor correlacionadas con la PMA ( $r=-.88$   $p<.05$ ). Si bien, las coordenadas se relacionan con la PMA, y el valor de correlación (significativo) de las especies individuales con la pp ( $r=.31$   $p<.05$ ), a nivel de comunidad, el bosque mesófilo tiene vasos más pequeños que Chamela, aunque el primero tenga mayor precipitación. En el tercer componente El Cien se ubica aún más lejano, por la presencia de los vasos con lumen más grande. Como se mencionó anteriormente, Los Tuxtlas tienen valores extremos de precipitación (4555 mm) y los vasos con diámetro mayor, por lo que el valor de correlación alto se ve fuertemente influido por esta comunidad.

En suma, por la posición de El Cien en cada componente, parece que la comunidad prosperó bajo temperaturas y precipitación relativamente altas y, evidenciadas por baja evaporación mínima y alta evaporación máxima, con un intervalo de evaporación relativamente alto a lo largo del año. Sin embargo, el alto intervalo de evaporación parece entrar en contradicción con el de precipitación. Las comunidades con alta PMA tienen los más bajos valores de evaporación, así mismo el Intervalo de evaporación es pequeño.

La evaporación es una variable cuya magnitud está relacionada con otros factores meteorológicos. Esta depende de la insolación, el viento, la temperatura y el grado de humedad. El viento renueva el aire saturado de humedad próximo a la superficie de evaporación; la temperatura alta promueve la evaporación creando convección térmica ascendente (facilitando la aeración) y la presión de saturación es más alta (el aire caliente es capaz de llevar más humedad). La humedad alta satura la superficie de evaporación entorpeciendo la tasa de la misma (cuando la humedad relativa alcanza el 100% la evaporación cesa). De esta manera, la combinación de humedad baja y el viento resulta ser la que propicia mayor evaporación, mientras que la humedad alta, saturando la superficie, impide la evaporación a niveles altos. En este sentido, las selvas altas muy húmedas, junto con la baja velocidad de viento propiciada por la abundante cubierta vegetal condicionan evaporación real comparativamente baja aunque la temperatura sea alta, y a pesar también de que el aire caliente pueda cargar con mayor humedad. En el caso de Chamela, la evaporación potencial (EMA) alta, aunque inferior a Ocuilán, es el resultado de alta temperatura, pero la transpiración real está condicionada por la disponibilidad estacional de agua. Sin embargo, el que la  $E_{min}$  y la  $E_{max}$  sean, respectivamente, la más baja y la más alta, se explica seguramente por el régimen estacional al que está sujeta la comunidad. Si bien Chamela tiene prácticamente 6 meses de sequía, la humedad atmosférica mensual se mantiene por encima del 75%, alcanzando los valores máximos en la época de lluvias (90% en Agosto y Septiembre) y el mínimo en la época de secas (Marzo y Abril; Maass *et al.*, 2002). Como es de esperarse, la variación anual en precipitación y humedad relativa afectan los valores máximos y mínimos de evaporación a lo largo del año. Más aún, según Burgos (1999, en Maass *et al.*, 2002) la evapotranspiración potencial (la evaporación máxima posible), es superior en 50% a la observada (relacionada con la humedad disponible en el ambiente) durante algunos meses a lo largo del año. Según la posición, en el primero y segundo componentes, de la flora de El Cien parece representar un régimen de evaporación potencial similar, y la contradicción con la precipitación alta radica en que a mayor humedad la evaporación potencial es menor.

Como se mencionó en la parte de correlación, los vasos en las selvas altas son más grandes porque existe agua de manera continua y aunque la evaporación potencial sea baja (por la gran humedad), la transpiración es más o menos constante a lo largo del año. Considerando únicamente el lumen de los vasos se esperaría en El Cien un régimen similar al de las selvas altas. Sin embargo, se debe tomar en cuenta que en El Cien la proporción alta de maderas con porosidad anular indica que el ensamble estaba sujeto a alguna especie de estacionalidad (más común en regiones secas según Woodcock, 1994), pero sobre todo podría ser indicativa de la presencia de algunos elementos caducifolios.

En este sentido, se ha observado con respecto al diámetro de los vasos, que los presentes en la madera temprana de los taxones con porosidad anular tiene tamaños intermedios entre aquellos presentes en maderas con porosidad difusa y las lianas (Carlquist, 1975), esto es son más grandes que los de las maderas con porosidad difusa pero poco más pequeños que los de las lianas. De tal manera que podría suponerse que la forma de medir los elementos de vaso en este trabajo pueden sobrestimar el diámetro real, debido a que sólo se midió la categoría más grande (madera temprana) en las maderas con porosidad anular. Sin embargo, la aseveración anterior resulta falsa desde que el promedio de los vasos cuando se excluyen los tipos que tienen este patrón anatómico lejos de disminuir aumenta (126 vs. 137  $\mu\text{m}$ ). Además, algunos otros tipos tienen una anatomía que recuerda fuertemente a las lianas (grandes frecuencias y diámetros; con diámetro de 225 y 136  $\mu\text{m}$ ). Bajo cualquier estándar los vasos de El Cien son grandes. La anatomía del tipo 7 es también muy interesante en este sentido pues presenta vasos muy grandes intercalados con otros muy pequeños en un patrón aleatorio. Woodcock (1994) señala que este patrón puede ser un buen indicador de climas con estacionalidad en la precipitación, observa que en *Licanea arborea*, una especie que prospera en un bosque tropical seco costarricense, la producción de vasos grandes sirve para capitalizar los periodos de alta precipitación (y transpiración), mientras que los pequeños son ventajosos el mantenimiento de la columna de agua en época de estrés. Este patrón es análogo a la porosidad anular.

## ANÁLISIS DE REGRESIÓN

**Material y Método.**- Las características más altamente correlacionadas con las variables del clima fueron elegidas como probables covariables para el análisis de regresión. Las comunidades consideradas incluyeron por lo menos 25 tipos de madera; en el caso de las comunidades mexicanas el tamaño de muestra fue mayor (Tabla 7, apéndice 1) debido únicamente a la disponibilidad de material. En las comunidades con tamaño de muestra menor, se incluyó únicamente una especie por género, mientras que para los Tuxtlas, Chamela y Ocuilán, se consideraron algunos géneros con más de una especie. En los Tuxtlas *Cupania*, *Guarea*, *Nectandra* y *Pouteria* con dos especies; en Chamela *Bursera*, *Caesalpinia*, *Cordia*, *Lonchocarpus* y *Tabebuia* con 3, 5, 4, 4 y 2 especies respectivamente y; en Ocuilán *Buddleia* y *Oreopanax* con 2 especies, y *Quercus* con 5 especies.

Wolfe (1993) y Wiemann *et al.* (1998), con hojas y madera respectivamente, sugieren que los análisis fisonómicos, particularmente en aquellos con carácter predictivo, deben incluir por lo menos 25 tipos de madera. El primero, determinando precipitación a partir de la fisonomía foliar, encuentra disminución en las capacidades predictivas de los modelos cuando el tamaño de muestra es menor a 25 tipos. Sin embargo, Wiemann *et al.* (1999)



usan exitosamente localidades con 23 tipos. En estudios anteriores, y particularmente en el caso de la madera (Wiemann *et al.*, 1998), se ha considerado que las unidades que se deben tomar en cuenta son los tipos de madera y no la especie. El argumento esgrimido es que la madera puede ser sólo esporádicamente identificable como una especie individual. En su muestra, por ejemplo, las 30 especies de *Quercus*, las 16 de *Shorea* y las 102 de *Ficus* fueron separadas en 3, 4 y un tipos considerando las diferencias en caracteres como la porosidad, tamaño de los vasos, tamaño de radios, parénquima, etc. Para esta tesis, se usó el tipo como unidad, y las 5 especies de *Quercus* del bosque mesófilo se consideraron anatómicamente iguales. En los otros géneros con más de una especie en una misma localidad, se encontraron diferencias cualitativas y cuantitativas suficientes como para separarlas en tipos diferentes. El tamaño de muestra al interior de la comunidad fue grande, mientras que a nivel comunidad resultó pequeño, por lo tanto se debe tomar en cuenta que los modelos construidos deben ser probados en sitios de validación o reconstruidos con bases de datos más grandes. Solamente una localidad, Tafelberg, Surinam, fue empleada como sitio de validación y únicamente para los parámetros de la temperatura.

Los regresores (covariables) incluidos en el análisis de regresión fueron aquellos con coeficientes de correlación significativos (Tabla 7). Se usó en general el método delineado por Wiemann *et al.* (1998). Los modelos para todas las variable climáticas se obtuvieron con base en regresión "stepwise". Este procedimiento permite añadir las variables una a una al modelo, comenzando por la mejor correlacionada con la variable dependiente. La variable con la mayor F es candidata para añadirse primero al modelo. Si el valor de F excede el nivel predeterminado, la covariable es añadida. Después de que algunas variables han sido añadidas (o excluidas) al modelo, se buscan nuevamente las variables que deben ser eliminadas. Esto permite que las covariables que entraron tempranamente al modelo y que no son útiles en conjunción con las añadidas posteriormente sean eliminadas. Cuando ninguna variable fuera del modelo produce una F significativa al entrar al modelo, el proceso termina (Neter *et al.*, 1996; Sokal y Rohlf, 1997). En este análisis se fijó un nivel de significancia estadística de F del 5%. Los residuos (diferencias entre el valor calculado y observado de la variable de respuesta) fueron graficados contra los valores predichos con el fin de comprobar uniformidad en la distribución. Aunque seguramente muchos caracteres sostienen relaciones no lineares con las variables ambientales, Wiemann *et al.* (1999) no encontraron mejoría en las habilidades predictivas de los modelos, y si, en cambio, la complejidad aumentaba cuando se empleaban modelos diferentes al lineal.

**Resultados y discusión.**- No se encontraron ecuaciones significativas ( $p = .05$ ) para la TMMF, PMA, PMMS. Debido a que sólo se contó con información de la temperatura para el único sitio de validación empleado (Tafelberg), no se contrastaron las estimaciones para la LTS y para las variables de la evaporación con valores observados. Prácticamente todas las ecuaciones subestimaron los valores observados o posibles. En algunas de las ecuaciones obtenidas, no todos los caracteres más íntimamente relacionados con la variable de respuesta formaron parte de los modelos finales (e.g., anillos de crecimiento en EMA). Una situación similar fue identificada por Wiemann *et al.* (1999) al ser excluido de los mejores modelos el carácter más fuertemente correlacionado con la TMA. En otros casos, sobretodo, en las variables de la evaporación el método de regresión únicamente reconoció la importancia de una variable anatómica como regresor.

En la Tabla 14 se presentan las ecuaciones obtenidas con el análisis de regresión. Como se ha mencionado antes en el texto y en la literatura (Baas, 1973; Woodcock e Ignas, 1994; Wiemann *et al.*, 1999 y 1998) la variación de un mayor número de caracteres anatómicos está más íntimamente relacionada con la temperatura. En las ecuaciones obtenidas para la TMA (Tabla 14), una gran fracción de su variación ( $r^2 > 0.9$ ) fue explicada por la variación en los caracteres incluidos en el modelo. Como es de esperarse, cuantos más regresores se incluyeron en el modelo, el coeficiente de determinación, aunque mínimamente, se elevó; con dos variables el coeficiente de determinación fue de 0.997 y 0.998, mientras que usando tres regresores fue de 0.999. Aunque se pueda aumentar el coeficiente de determinación mediante la adición de más covariables, muchas de éstas resultarán innecesarias o disminuirán las capacidades predictivas de los modelos, además de hacerlos mucho más complejos. Cuando un predictor está altamente correlacionado con uno o más de los otros predictores se dice que existe colinealidad. Esta condición se observa en la ecuación 1 (Tabla 14), donde el diámetro de las punteaduras esta significativamente correlacionado con las bandas apotraqueales.

El principal impacto de la colinealidad es, aunque no reflejado en la ecuación 1, la elevación de los errores estándar de los coeficientes de regresión, lo que se traduce en la reducción de las habilidades predictivas del modelo. Los errores estándar de los modelos para la TMA son invariablemente bajos, y las diferencias de temperatura calculada y observada en Tafelberg está entre los 0.3 y 1.3 °C (Tabla 15).

Tabla 14. Ecuaciones de regresión para las variables climáticas y los coeficientes de determinación, probabilidad y errores estándar.

Ecuación	r <sup>2</sup>	adj r <sup>2</sup>	P	Error Std.
1.- TMA= 27 - .42 (diámetro punteaduras) + 2.94 (bandas apotraqueales) - 33.88 (punteaduras escalariformes)	.999	.999	.0034	.144
2.- TMA= 29.9 - 32.85 (punteaduras escalariformes) - .75 (diámetro punteaduras)	.998	.996	.0003	.55
3.- TMA= 23.53 - 31.33 (punteaduras escalariformes) + .6.11 (bandas apotraqueales)	.997	.995	.0002	.36
4.- MAT = 2.026 + .907 (diámetro punteaduras) + 1.37 (bandas paratraqueales) - .867 (pared fibras)	1	.999	.0004	.0123
5.- MAT = 2.91 + .889 (diámetro punteaduras) - 1.01 (pared fibras)	.998	.997	.0012	.60
6.- LTS= -1.743 - .0729 (diámetro punteaduras) - .052 (lumen fibra) + 10.49 (homocelular)	1	1	.0002	.002
7.- LTS= -1.94 - .013(lumen fibras) + 10.32 (homocelular)	.99	.99	.00001	.009
8.- EMA = -1473.5 + 1228 (agrupamiento) + 25.24 (vasos/mm <sup>2</sup> )	.996	.993	.019	53.47
9.- MEA = - 134.4 + 121.86 (agrupamiento)	.92	.9	.028	4.9
11.- Emax = 144.467 + 2.58 (vasos/mm <sup>2</sup> ) - .25 (altura radios uniseriados células)	.99	.98	.012	6.02
12.- Emin = 15.849 + 2.54 (vasos/mm <sup>2</sup> )	.98	.98	.032	4.6

r<sup>2</sup>= coeficiente de determinación; adj r<sup>2</sup>= coeficiente de determinación ajustado; p= probabilidad; std error= error estándar.

Cuando se calcula la TMA para Tafelberg con las ecuaciones propuestas por Wiemann *et al.* (1988) y Wiemann *et al.* (1989), la diferencia entre ambos valores es bastante más grande que con las obtenidas en este trabajo (Tabla 15). Salvo la segunda, en la que hay sobrestimación, todas las demás ecuaciones subestiman la TMA de Tafelberg (entre 4.5 y 13 °C por Wiemann *et al.*, 1998 y 1999 y entre 0.5 y 1.3 para las ecuaciones 1 y 3 de este trabajo). En lo que respecta a los estimados para El Cien, la figura general es bastante similar a lo que sucede en Tafelberg: las ecuaciones 1, 2 y 3 dan temperaturas más altas que las de Wiemann *et al.* (1988 y 1989). Es claro, sin embargo, que la tendencia general de los estimados apuntan que el conjunto fósil de El Cien prosperó bajo un clima tropical (22.7- 24.8).

Si bien es cierto que es necesaria una mayor muestra tanto para realizar un modelo más robusto como para probar las ecuaciones (sitios de validación), las pequeñas diferencias entre lo observado y calculado para Tafelberg, sugieren que las habilidades predictoras de los modelos presentados aquí subestiman en menor grado la TMA que los de Wiemann *et al.* (1998 y 1999). La ecuación número 1 (Tabla 15), aunque con alto coeficiente de determinación y error estándar bajo, además de pequeñas diferencias entre lo observado y lo calculado para Tafelberg, se debe descartar debido al problema de la colinealidad. La ecuación 2 (Tabla 15) tiene error estándar ligeramente superior al de la ecuación 3; por otra parte, el estimado de la primera para Tafelberg es mejor que el de la última. Es probable que las ecuaciones de Wiemann *et al.* (1998 y 1999) subestimen la TMA debido a que el conjunto de datos que emplearon incluyen localidades referidas a un amplio rango de condiciones ambientales, mientras que las ecuaciones obtenidas aquí son el producto del análisis de localidades básicamente tropicales. Sin embargo, se deben hacer exámenes más profundos en los que se cuenten con subconjuntos de datos de diferentes condiciones ambientales para comprobar si dicha acotación mejora las capacidades predictivas de los modelos, tal y como lo sugiere este análisis. Esto además permitiría reconocer patrones más específicos de variación (y de correlación) a lo largo de gradientes climáticos. Si se construyeran diferentes modelos para condiciones ambientales particulares (e.g. tropical húmedo vs. templado húmedo o tropical seco vs. templado seco, templado húmedo vs. templado seco) se reconocerían más puntualmente las diferencias anatómicas, de importancia ecológica, y los regresores potenciales. De esta manera se podría, mediante un rápido análisis de las estructuras, reconocer las características como más cercanas a tal o cual clima y en consecuencia usar la ecuación más adecuada.

La diferencia entre lo observado y calculado en Tafelberg para el IMAT estuvo entre los -0.8 y -0.7 °C. La ecuación 4, con tres regresores, tiene mejor coeficiente de determinación a menor  $p$  y con error estándar bajo; sin embargo, la subestimación es un poco mayor que con la ecuación 5, con dos regresores. Usando estas ecuaciones el IMAT para El Cien fueron 4.7 °C para la ecuación 4 y 5 °C para la ecuación 5.

Si bien no se tuvieron valores para contrastar la LTS, es claro que las ecuaciones también subestiman esta variable ambiental. Calculando la LTS para Tafelberg, se obtienen -0.7 y -0.8 meses secos al año. Desde luego estos valores no son posibles; sin embargo, las ecuaciones reconocen, a grandes rasgos, la ausencia de temporada seca. Aunque no hay datos de estaciones climatológicas, en Tafelberg no existe temporada seca (meses con menos de 5 mm; Mahkan, com. Pers.). Las plantas de la Formación El Cien pudieron haber crecido bajo un breve periodo seco, y tomando en cuenta la subestimación la época seca pudo haber durado, como mínimo, de 2.1 (ecuación 6) a 2.16 (ecuación 7) meses.

Tabla 15. Temperaturas estimadas y calculadas con diferentes modelos y su diferencia en Tafelberg. Temperaturas calculadas para El Cien.

Localidad	Ecuación	TMA estimada (° C)	TMA observada (° C)	Diferencia (° C)
Tafelberg	1	26.5	27	-.5
	2	27.3	27	.3
	3	25.7	27	-1.3
	Wiemann <i>et al.</i> (1998)	13.38	27	-13.62
	Wiemann <i>et al.</i> (1999)		27	-4.5
	12	22.5	27	-6.55
El Cien	15	20.45		
	1	24.8		
	2	24.5		
	3	22.7		
	Wiemann <i>et al.</i> (1998)	13.38		
	Wiemann <i>et al.</i> (1999)			
	12	20		
15	21.5			

La EMA, Emax y Emin, están significativamente correlacionadas entre ellas. Esto es, cuando la evaporación media anual es alta también lo son la evaporación máxima y mínima; de la misma manera, la Emax y Emin se relacionan positivamente. Son pocas las variables correlacionadas con los parámetros de la evaporación y la mayoría de estos corresponden a lo vasos y en menor medida al parénquima axial y radial. Sin embargo, como producto de esta intercorrelación, todas las ecuaciones encontradas tienen básicamente los mismos predictores (Tabla 14).

La ecuación para la EMA da un estimado para Tafelberg de 777 mm anuales, y se calcularon 754 mm anuales para El Cien. En el primer caso, el estimado se encuentra un poco por debajo del rango observado para sus análogos sudamericanos (Manaus 812 mm y Porto Velho 793). El IMAE para Tafelberg está entre los 54 mm (ecuación 9) y 56 mm (ecuación 10), mientras que para el Cien está entre los 46 y 59 mm (ecuaciones 9 y 10 respectivamente). La Emax y Emin para Tafelberg fueron 106 y 51.11mm y para El Cien de 134.35 y 57 mm respectivamente. Prácticamente todos los estimados para Tafelberg son particularmente parecidos a los de las comunidades brasileñas. Los estimados de EMA e IMAE para El Cien son más bajos que los observados en cualesquiera de las comunidades actuales y los de Emax y Emin se encuentran dentro del rango observado en las selvas altas sudamericanas y mexicana.

En suma, los modelos desarrollados sugieren un clima tropical, con una variación de temperatura anual más cercana a las comunidades mexicanas que a las sudamericanas (4.7-5 °C), con una temporada seca breve, mayor a la de las selvas húmedas pero no tan extendida como las de la selva seca. Los estimados para la EMA, IAE, Emax y Emin parecen entrar en contradicción con los valores de temperatura y LTS obtenidos; los primeros dos son inferiores y los segundos muy similares a los presentes en las selvas altas, donde la evaporación potencial es menor. Esto significaría, dada la alta TMA calculada, que la humedad en El Cien fue muy alta; sin embargo, la LTS indica mayor número de meses secos que la selva alta. Si se concediera la existencia de un periodo seco, el intervalo de evaporación anual, como en Chamela, sería mucho más grande. En cambio el intervalo para El Cien es por mucho

inferior. Considerando que los anillos de crecimiento son un buen indicador de la evaporación, resulta extraño que no estén entre los regresores de los modelos; sin embargo, es significativa su proporción en El Cien (por arriba del 70%) pues sugieren evaporación mayor que la calculada por las ecuaciones.

Las ecuaciones presentadas aquí tienen varias limitantes. La más evidente es, quizás, el ámbito en el que pueden ser empleadas. Esto es, debido a que fueron construidas con base en comunidades tropicales-húmedas-secas y subtropicales, sólo pueden ser empleadas en la predicción para dichas condiciones. Como reflejo de lo anterior, la variación de los caracteres se restringe a un rango estrecho, limitando en consecuencia la amplitud de su uso como predictores. Por ejemplo, la frecuencia de los vasos varían en la muestra de 9.5 a 34.7 por mm<sup>2</sup>, por lo que este carácter no puede ser utilizado como predictor para conjuntos que excedan las frecuencias señaladas, simplemente por que no se puede asegurar que el comportamiento ante las variables ambientales sea similar más allá de ese límite. Otra limitante es el empleo de caracteres cuantitativos, ya porque pueden ser sensiblemente alterados durante los procesos de fosilización (e.g. grosor de las pared de los elementos traqueales, diámetro de los vasos) o porque, en algunos casos, son difícilmente evaluados debido a la preservación deficiente (e.g. diámetro de las punteaduras,). Estos caracteres también pueden ser alterados por su posición relativa dentro de la planta (e.g. tronco vs. raíz; Carlquist, 1975) y si bien los caracteres cuantitativos fueron evaluados en el conjunto fósil a partir de los ejes más gruesos, no en todos los casos se contó con material de diámetro considerable. Baas (1972) encontró que la madera de *Ilex* adquiriría una conformación de "madurez" a los 1.5-4 cm.; sin embargo, el diámetro al cual se puede considerar una madera como madura seguramente también variará conforme al hábito. Wiemann *et al.* (1999) sugieren el uso de los caracteres cualitativos antes que los cuantitativos, porque la madurez de los primeros precede a la de los últimos (Stern y Greene, 1958).

## DISCUSIÓN GENERAL

La composición taxonómica de la flora de la Formación El Cien aporta información importante acerca de las posibles condiciones en las que prosperó. Algunos de los parientes actuales de los fósiles de El Cien crecen bajo condiciones muy variables y, por lo tanto, su empleo en la determinación del paleoambiente es en cierta medida restringido (e.g., *Ficus*). Con respecto a la preferencia de hábitat de los parientes actuales de la madera de El Cien presentes en Chamela, se encuentra que los hay desde los que se restringen a las selvas bajas caducifolias (*Maclura* y *Ruprechtia*), los que se distribuyen principalmente en la selva baja subcaducifolia (*Andira*), como elementos perennes o los que pueden estar representadas en ambos tipos de vegetación o en ambientes riparios (*Ficus*, *Mimosa*, *Phyllanthus*). Taxones como *Tapirira*, *Copaifera* y *Tetragastris* en la actualidad no se encuentran distribuidos en la costa del Pacífico a estas latitudes. *Tapirira* se distribuye actualmente en ambientes más húmedos, a mediana elevación, en bosques de montaña (*T. mexicana*) o en selvas altas (*T. chimalapana*), principalmente en el sureste mexicano (Terrazas y Wendt, 1995). *Copaifera*, con distribución en Sudamérica y África, prospera en zonas tropicales y subtropicales secas y húmedas. Se señala también que los rangos de tolerancia de precipitación y temperatura de este género varían de los 1000 a 4000 mm anuales y de los 20 a 27 ° C. Sin embargo, la mayoría de las Copaibas vienen de sitios con 3500 mm o más de precipitación y aproximadamente 27 ° C de TMA (hort.purdue.edu., 2003). *Tetragastris* se distribuye en bosques húmedos sudamericanos (scisun.nybg.org., 2003) o en bosque de galería (ctrs.si.edu., 2003). Se encuentra

también presente en el Estado de Quintana Roo, pero no se refiere el tipo de vegetación en el que se encuentra (Martínez, 1987). Evidentemente los requerimientos de humedad de estos tres últimos taxones son mayores que para los otros elementos del conjunto y, probablemente, esta aparente mezcla de taxones sea la razón de la posición cambiante de la paleoflora en los análisis numéricos, aunque siempre se reconoce su condición mesomórfica, El Cien se reconoce alternativamente como más cercano a las selva baja caducifolia o selvas altas perennifolias.

Como se observa claramente en el análisis de ordenación de las características traqueales, las capacidades conductoras de las plantas de El Cien lo ubican en una posición intermedia entre ambas categorías. Concediendo que las tolerancias ecológicas de las tres especies anteriormente mencionadas no hayan cambiado a través del tiempo, y utilizándolas como el factor limitante, la taoflora pudo haber prosperado bajo un régimen de mayor humedad que el de Chamela en la actualidad.

Las tolerancias de algunas especies de los géneros del conjunto fósil pueden sobrelaparse con las de *Tetragastris*, *Tapirira* y *Copaifera* (*Andira*, *Ficus*, *Phyllanthus* y *Mimosa*); sin embargo, otras prosperan bajo condiciones de mayor estrés hídrico en Chamela (*Maclura tinctoria* y *Ruprechtia*; Lott, 2002). Cabe señalar, sin embargo, que *Maclura tinctoria* (Uw 10527) puede estar también en bosques más húmedos (selvas altas perennifolias) como lo demuestra su presencia en Manaus, con 2275 mm de PMA.

Tabla 16. Fenología, hábito y habitat de los relativos vivos de los fósiles de la Formación El Cien.

Género forma	Pariente actual	Fenología	Hábito	Hábitat
<i>Andiroxylon</i>	<i>Andira</i> *	Perennifolia	A, a (10-35 m)+	SBSC, SAP
<i>Bajacalifornioxylon</i>	---			
<i>Copaiferoxylon</i>	<i>Copaifera</i>	Perennifolia		BS, SAP
<i>Ficus</i>	<i>Ficus</i> *	C y P	A, Hem (8-18m)+	Ri, SBC, SBSC
<i>Maclura</i>	<i>Maclura</i> *	Caducifolia	A (6-20 m) +	SBC
<i>Mimosoxylon</i>	<i>Mimosa</i> *	Caducifolia		
<i>Phyllanthus</i>	<i>Phyllanthus</i> *		A, a, h (1-12m) +	SBC, Hal, Ri
Phyllanthoidae	Phyllanthoidae			
<i>Ruprechtioxylon</i>	<i>Ruprechtia</i> *	Caducifolio	A (4-7 m) +	SBC
<i>Tapirira</i>	<i>Tapirira</i>	Perennifolia	A (hasta 40 m)	SAP, MF
<i>Tetragastroxylon</i>	<i>Tetragastris</i>	Perennifolia	A (20-30 m)	BH

\*= relativos vivos presentes en Chamela. += altura y hábito de los relativos vivos que crecen en Chamela. A= árbol. a= arbusto. Hem= hemiepipita. H= hierba. SBSC= selva baja subcaducifolia. SAP= selva alta perennifolia. BS=bosque seco. Ri= ripario. Hal= halófilo. MF= "montane forest". BH=bosques húmedos. h= halófitas (datos de las plantas de Chamela tomados de Lott, 2002).

Existen contradicciones a este respecto, pues los requerimientos de humedad de *Tetragastris*, *Tapirira* y *Copaifera*, junto con los valores obtenidos de las ecuaciones de regresión para la evaporación y la posición de El Cien en el tercer componente del segundo análisis de CP, sugieren que las plantas de El Cien crecieron bajo alta precipitación, con baja evaporación potencial. Por otra parte, la posición de El Cien en el segundo componente del análisis b de CP y los valores de LTS del análisis de regresión, sugieren un intervalo grande de evaporación y una corta temporada seca. El origen de la contradicción de la gran evaporación máxima inferida para El Cien por su cercanía con Chamela puede explicarse por: 1) similitud taxonómica entre ambas localidades a nivel familia (Apéndice 2), pero sobretodo, en el hecho que los valores originales de los caracteres con carga alta en el segundo componente

del análisis b realmente no indican evaporación a los mismos niveles de Chamela. Dado que la frecuencia de los vasos es el mejor descriptor de la evaporación (EMA y Emax  $r=0.93$  y E min  $r= 0.99$ ), cabría esperar que la frecuencia de los vasos de El Cien (16 v/mm<sup>2</sup>), apenas superior a la de las selvas altas (10-13 v/mm<sup>2</sup>) y mucho más distante a Chamela (32 v/mm<sup>2</sup>), situara a El Cien más cercano a las selvas altas. De la misma manera, los anillos de crecimiento, casi tan buenos indicadores de la evaporación como es la frecuencia de los vasos, se encuentran en El Cien en valores intermedios (72%) entre la selvas altas (entre 36 y 60%) y la selva baja (89%). Con lo que respecta al alto de los radios uniseriados ( $\mu\text{m}$ ), correlacionados con la EMA ( $r= -0.95$   $r<0.01$ ), resultaría que las selvas altas (207-296 $\mu\text{m}$ ) también son más cercanas a El Cien (205 $\mu\text{m}$ ) que a la selva baja (107 $\mu\text{m}$ ). Los demás caracteres con cargas altas en este componente están mejor correlacionados con la temperatura (diámetro de las punteaduras, parénquima axial difuso en agregados y bandas apotraqueales) o con la LTS (radios heterocelulares y homocelulares) y no con la evaporación. Así, la posición y específicamente la correlación de las coordenadas con los OTUs en el segundo componente parece ser más bien un artificio del análisis que el reflejo de la expresión de los caracteres con respecto a la evaporación. Por lo tanto parece que la evaporación potencial y real en El Cien pudieron haber sido por lo menos intermedias a las que prevalecen en las selvas altas y la selva baja, pero no más cercanas a Chamela.

Es en extremo probable, debido a la presencia de taxones con porosidad anular-semianular, que la flora de la Formación El Cien haya prosperado bajo un clima tropical y seguramente con algún grado de estacionalidad en la disponibilidad de agua y/o con elementos caducifolios. Sin embargo, parece que la cantidad de agua fue suficiente como para mantener algunos taxones con preferencia a ambientes más húmedos que Chamela (*Tetragastris*, *Tapirira* y *Copaifera*) y, sobretudo, que condicionaran la manifestación de vasos extremadamente grandes y relativamente poco frecuentes. La enorme cantidad de tñides sugiere un fuerte estrés hídrico; sin embargo, éstas pueden ser la manifestación de la estacionalidad en la disposición del agua restringida a un breve periodo de tiempo y no de un régimen severo de sequía. De otra manera los vasos de dimensiones grandes resultarían selectivamente desventajosos. Los valores de LTS del análisis de regresión indican una época seca corta. Estas aparentes contradicciones pueden ser explicadas a través del análisis del ambiente de depósito.

El miembro Cerro Colorado, donde se depositaron las maderas, es una secuencia progradacional que incluye facies de plataforma continental somera hasta depósitos terrestres (Gidde, 1991; Fischer *et al.*, 1995). Particularmente, la parte superior del miembro está caracterizada por capas horizontalmente laminadas compuestas de lodolitas de grano fino con intercalaciones de aransas también de grano fino. Una capa de brecha con lodo y calcita fibrosa representa cortos periodos de desecación. La laminación horizontal y las intercalaciones de grano pequeño son interpretadas como depósitos lagunares formadas en un ambiente con cortos periodos de desecación (evidenciados por las marcas de desecación y estructuras fluviales; Gidde, 1991). Ahora bien, seguramente la presencia de un cuerpo de agua aledaña a las plantas (y humedad) condicionó en buena medida su fisonomía mesomórfica y pudo ser factor para el establecimiento de taxones con mayores requerimientos hídricos. De esta manera, al tener aporte de agua más o menos continuo puede explicarse el por qué de la presencia de vasos grandes en la mayoría de las plantas. Como el sistema tenía agua durante la mayor parte del año, la transpiración real debió ser también más o menos continua. La evaporación potencial enmascara la transpiración real por el efecto de la humedad y la fenología en la formación de la madera: en los biomas con plantas caducifolias la evaporación potencial suele ser

muy superior a la real porque no existe el recurso agua y la distancia entre ambas se reduce en la época húmeda por la misma razón, mientras que en las selvas altas, aunque la evaporación potencial es relativamente menor, por la humedad relativa alta, la transpiración real a lo largo del año puede ser superior (en promedio) y más constante, porque el trecho entre la evaporación real y potencial es menor. En este sentido, la señal de la evaporación en las dimensiones y frecuencias de los vasos puede ser interpretada con base en el aporte de agua de la cuenca; la evaporación potencial predicha fue baja porque la fisonomía del ensamble fósil es similar a la presente en las selvas altas (con baja precipitación potencial). Sin embargo, el desarrollo de vasos grandes y poco frecuentes, más que obedecer a la precipitación alta y a la baja evaporación potencial, fue la cercanía al cuerpo de agua lo que influyó en su expresión. Por lo tanto, la señal de precipitación alta está claramente confundida con la disponibilidad de agua en el eje del tercer componente principal en el análisis b.

Es necesario tomar en cuenta también la porosidad anular-semianular y la mezcla de vasos con grandes y pequeños diámetros en un patrón aleatorio que se observa en no pocas maderas de la taoflora. Ambos patrones son manifestación de estacionalidad y/o caducifoliedad. Como se mencionó arriba, algunas estructuras sedimentarias como las marcas fluviales y de desecación, además de la brechificación, sugieren la presencia de una corta temporada seca (Gidde, 1991), por lo que la manifestación de la porosidad anular y la mezcla de vasos grandes y pequeños pudo haber sido ventajosa al estrés hídrico de esta corta temporada seca reflejada en las facies superiores del miembro. La abundante presencia de tílides en la gran mayoría de las maderas podría relacionarse también con este periodo de estrés.

Del conjunto palinológico (Martínez-Hernández, inédito) de las fosforitas de la Formación San Gregorio (miembro San Juan de la Formación El Cien *sensu* Fischer et al., 1995) se desprende una idea de la composición de la comunidad que contrapone a la figura general representada por las maderas de la Formación. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 a) proponen una vegetación de baja biomasa, tipo sabana o pastizal, donde dominan herbáceas de las familias Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Ephedraceae y gramíneas; concluyen que las condiciones imperantes eran impuestas por un clima seco y frío. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 b), argumentan que los requerimientos físicos para el depósito de las fosforitas, que caracterizan sobretodo la parte basal de la Formación El Cien, necesitan de la existencia de corrientes frías, donde la productividad es alta y que las celdas subtropicales de alta presión aunadas a las corrientes frías promueven el desarrollo de los desiertos causando sequía en las costas occidentales de los continentes pudieron haber operado ya desde esa época. Además, factores como el deterioro climático que tuvo lugar hacia la segunda mitad del Eoceno y cuyo máximo se ubica en el Oligoceno (Novacek, 1999), así como las condiciones de aridez locales que produce la caída de cenizas volcánicas (Ramírez-Garduño com. pers., 2001) pueden listarse como factores de aridez regional. Sin embargo, vale la pena preguntarse si los elementos herbáceos eran realmente tan abundantes. Muchas herbáceas, especialmente las gramíneas, son polinizadas por el viento, y por lo tanto, la cantidad de polen que producen es considerablemente superior a la producida por otras plantas. Así mismo, estos taxones, especialmente las Gramineae y Chenopodiaceae, pueden dominar el paisaje en vegetaciones costeras, con carácter halófilo (Rzedowski, 1978), más aún su elevada abundancia relativa probablemente se deba a la gran cantidad de polen que producen y a su cercanía a la cuenca de depósito.



De la misma manera, se debe dimensionar el papel de algunos de estos factores ante la posición que guardaba Baja California en ese momento. Se propone que Baja California estaba por lo menos 500 kilómetros más al sur de su posición actual, por lo tanto es posible que las condiciones de sequía no hayan sido tan severas debido a que el aire tropical, más húmedo, penetra con mayor frecuencia en latitudes menores (Axelrod, 1978). Después del Eoceno temprano, con el pico máximo de temperatura que se haya alcanzado en el cenozoico, tuvo lugar un periodo de deterioro climático que alcanzó el nivel más bajo de temperatura en límite Eoceno-Oligoceno (Tiffney, 1985; Graham, 1995; Novacek, 1999). Hacia el Oligoceno medio la temperatura comienza a elevarse nuevamente, para alcanzar un nuevo pico máximo hacia el Mioceno (Tiffney, 1985; Novacek, 1999). En este sentido, parece que la parte basal de la Formación pudo estar sujeta a condiciones un poco más frías que la cima.

Existe otra serie de elementos paleoflorísticos que hacen necesario evaluar las condiciones de depósito de la formación. Uno de los rasgos característicos del ambiente de depósito del miembro basal fueron los ciclos de regresiones y transgresiones marinas, marcadas sobre todo en el miembro San Juan, así como el ambiente deltaico de la parte superior del mismo (Schwennicke, 1994; Fischer *et al.*, 1995). Este régimen de desecación e inundación seguramente determinó la constitución de las comunidades, al crear toda una gama de condiciones particulares que tendrían elementos florísticos distintos, dependientes de sus propios requerimientos ecológicos. Estos taxones indicadores de humedad son Cyperaceae, Pontederiaceae (acuáticas o semiacuáticas), *Typha*, pteridofitas, incluso las gramíneas. Igualmente la alta representación de Chenopodiaceae-Amaranthaceae y Graminae pudo estar subordinada a estas condiciones locales. Estos taxones también pueden dominar el paisaje en vegetaciones costeras, con carácter halófilo, por lo que no resultaría extraño que formaran comunidades en los ambientes propuestos para El Cien.

Es significativa la similitud en la composición taxonómica de conjunto fósil con la flora de la costa del Pacífico, particularmente con Chamela (Tabla 16). En ambas, las leguminosas ocupan el primer lugar, seguidas por las euforbiáceas. En El Cien las primeras concentran el 22% del total, mientras que las últimas ocupan el 9%, dichas familias representan en Chamela el 14 % y 8.2% respectivamente (Lott y Atkinson, 2002). El parecido al nivel genérico es también grande, comparando los listados florísticos de Chamela (Lott, 1985 y 2002) con los géneros presentes en El Cien (relativos vivos), se encuentra que al menos 8 (35% de los géneros identificados) son compartidos por ambas localidades. De la misma manera, en el conjunto fósil se encuentran por lo menos dos de los géneros con más especies en Chamela (*Mimosa* y *Phyllanthus*). En la Tabla 16 se muestran los géneros fósiles y sus relativos vivos presentes en Chamela. Es probable que cuando el trabajo taxonómico de El Cien haya concluido, el número de géneros compartidos aumente.

Desde un punto de vista histórico, la similitud florística entre Chamela y el Cien resulta fácilmente explicable por la continuidad que tuvieron en el pasado estas dos masas terrestres. El primero de los eventos tectónicos que derivó en la separación de la península da inicio en el del Terciario cuando la Placa Farallón se impacta contra la Placa Norteamericana. La colisión provocó la extensión en el fallamiento de la zona de subducción entre ambas placas, creando una zona de desplazamiento que se extendió a lo largo de la línea de costa de Baja California que, entonces, permanecía unida al oeste mexicano (Mckenzie y Morgan, 1969; Mammerliix y Klitgard, 1982). Entre los 25 y 12.5 m.a.a.p el extremo sur de la Placa Farallón (Placa Guadalupe) se rompe y gira sobre sí misma para subducir

por debajo de Baja California (Mammerlickx y Klitgard, 1982). La zona con mayores tasas de subducción se localizaba hacia el sur, en lo que hoy es Bahía de La Paz, por lo que la magnitud de la actividad se extendía de manera decreciente hacia el norte donde se ubicaba el eje de rotación de la placa, originando un gradiente en el depósito de sílice volcánico a lo largo de la península: menor al norte para incrementarse hacia el sur (Hausback, 1984). Al inactivarse la Placa Guadalupe (hace 12.5 m.a.a.p) la subducción cesó, dejando a varios de sus fragmentos varados a lo largo de la costa oeste de Baja California, y los productos finales del arco volcánico se depositaron en la parte sur de la península (Hausback, 1984). Sincrónicamente se produjo un desplazamiento lateral entre Baja California y el Pacífico por acción de la recientemente formada Falla de Tosco-Abreojos (localizada frente a la costa de Baja California). Posteriormente y gracias a un cambio en el movimiento relativo de las Placas de Norteamérica y del Pacífico, la placa de Tosco-Abreojos quedó inhabilitada (3.5 m.a.a.p). La mayor parte del movimiento entre la Placa Norteamericana y México se transfirió al protogolfo, desarrollándose después a lo largo del este de Baja California. Este traslado del movimiento posibilitó el corte de la península de la Placa Norteamericana para su posterior incorporación a la Placa del Pacífico. A partir de ese momento Baja California se dirige en el mismo sentido que en el presente (Hausback, 1984).

Es muy interesante la evolución florística de esta zona en relación con los eventos tectónicos y geográficos que condujeron a cambios en las condiciones ambientales. Particularmente en la zona del afloramiento que es bastante más seca y la vegetación que la ocupa es matorral xerófilo. Al este de la formación, en una franja delgada que ocupa el tercio inferior de Baja California sur, prospera un bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). Es probable entonces que algunas de las características de algunas especies de las floras ancestrales, como se observa en el ensamble fósil, las preadaptaran a la aridez creciente producto de la separación de la península (fenología y porosidad anular, por ejemplo), mientras que en otras, más típicas de las selvas húmedas (*Tapirira* y *Copaifera*) se desplazaran hacia el sur pues sus rangos de tolerancia eran más limitados y no poseían aquellos elementos necesarios para enfrentar condiciones cada vez más secas. Incluso en Chamela, con mayor humedad y zonas con selva subcaducifolia, estas especies han desaparecido.

En suma, los análisis estadísticos, la composición florística y el ambiente de depósito sugieren que la paleoflora prosperó bajo condiciones tropicales con buena disponibilidad de agua. Esta última podría obedecer más a la cercanía al cuerpo de agua que a la precipitación. Aunque la evaporación potencial calculada fue baja, la disponibilidad continua de agua potenció la expresión de vasos grandes y poco frecuentes, característicos de los sitios en los que la distancia entre la evapotranspiración real (y transpiración) y la potencial es menor: más similar a las selvas altas perennifolias. La fenología de los parientes vivos más cercanos del material identificado, señala la presencia de elementos perennifolios y caducifolios. Muchos de estos coexisten en la costa del Pacífico asociados en selvas subcaducifolias, otros, perennifolios, se restringen actualmente a sitios más húmedos en el sur de México. La posición más sureña de Baja California y el incremento de la temperatura que tuvo su pico máximo en el Mioceno (Novacek, 1999) probablemente propiciaron que el efecto de la aridez y baja temperatura, propuestas para el miembro basal de la Formación por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996 a), no se extendiera hasta el miembro superior. Tampoco es posible descartar cierta aridez local propiciada por los eventos geológicos regionales (vulcanismo intenso formador de la sierra madre occidental = gran aporte ignimbrítico). La palinoflora del miembro

basal expresa algún grado de aridez, sin embargo esta puede ser producto de la sobrerepresentación de taxones halófitos costeros más que de pastizales templados.

## CONCLUSIONES

- Los caracteres anatómicos se relacionan mejor con las variables de la temperatura que con las de la precipitación o evaporación. Por esta razón son más susceptibles de ser determinados mediante el empleo de ecuaciones de regresión.
- La expresión de los caracteres no responde a la variación de un solo componente ambiental. Algunos de ellos están influidos por más de una variable ambiental (e.g., diámetro de los vasos, parénquima difuso en agregados y apotraqueal bandeado).
- Los caracteres relacionados con la eficiencia conductora (diámetro, frecuencia y agregación de los vasos) están mejor correlacionados con la evaporación potencial (EMA, IAE, E max, E min), aunque la disponibilidad de agua siempre afecta en gran medida esta relación. La evaporación potencial en sitios secos es bastante mayor que en los húmedos, pero la falta del agua y la defoliación en el primero provoca un cese temporal de la transpiración real. En el segundo caso, la disponibilidad de agua disminuye la evaporación potencial pero la real se mantiene.
- Las características traqueales de las maderas de la formación indican fisonomía mesomórfica y vulnerabilidad alta, que la ubican más cercana a las selvas altas perennifolias y bajas caducifolias que a las comunidades del sur de California.
- Es probable que mejoren los intervalos de error si se construyen ecuaciones para diferentes subconjuntos de datos.
- Existe consenso entre los análisis en cuanto a la temperatura, todo indica clima tropical. Mientras que con lo que respecta a la disponibilidad de agua y evaporación potencial, la evidencia es un tanto más errática. Sin embargo, puede suponerse que hubo buena disponibilidad de agua, con una breve temporada seca. También se sugiere evaporación potencial baja, similar a la de las selvas altas perennifolias condicionada por la cercanía al cuerpo de agua.
- Si bien la determinación de paleoambientes con la fisonomía de la madera dista de ser exacta, ésta constituye una buena alternativa para evaluar los rasgos ecológicos y condiciones generales de conjuntos fósiles en ambientes continentales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, S., Barajas, J. y D. Tejero. 2000. Anatomía de las maderas de México: especies de un Bosque Mesófilo de Montaña. Publicaciones espaciales. Instituto de Biología, UNAM.
- Alatorre, A. E. 1988. Stratigraphy and depositional environments of the phosphorite-bearing Monterrey Formation in Baja California Sur. *Economic Geology* 83: 1918-1930.
- Alves, E. S. y V. Angyalossy. 2002. Ecological trends in wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal* n.s. 23 (4) :391-418.
- Angyalossy-Alfonso, V. y R. B. Miller. 2002. Wood anatomy of the Brazilian species of *Swartzia* and considerations within the tribe Swartzieae. *IAWA Journal*. 23 (4): 359-390.

- Applegate, S. P. 1986. The El Cien Formation, strata of Oligocene and early Miocene age in Baja California Sur. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 6: 145-162.
- Axelrod, D. I. 1978. Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Science* N° 132.
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258
- Baas P., Werker E. y A. Fahn. 1983. Some ecological trend in vessel characters. *IAWA Bull. ns. 4*:141-159
- Baas, P. y F. H. Schweingruder. 1987. Ecological trends in wood anatomy of trees shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bull. n.s. 8*: 245-274.
- Bailey, I. W. y W. W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells: I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proced. Amer. Acad. Arts & Sci.* 54: 149-204.
- Bamford, K. B., Roberts, E. M., Sissoko, F., Bouaré, M. L. y M. A. O'Leary. An extensive deposit of fossil conifer wood from the Mesozoic of Mali, southern Sahara. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186: 115/126
- Barajas, M. J. Y C. León. 1989. Anatomía de las maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. *Publicaciones especiales 1*. Instituto de Biología, UNAM.
- Barajas, M. J., Ángeles, G. Y P. Solís. 1997. Anatomía de las maderas de México: especies de una selva alta perennifolia I. *Publicaciones especiales 16*. Instituto de Biología, UNAM.
- Barradas, V. Y L. Fanjul. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10: 199-218.
- Baretta-Kuipers, T. 1981. Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to Taxonomy. En: R. M. Polhill y P. H. Raven. (eds.). *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Beal, C. 1948. Reconnaissance of geology and oil possibilities of Baja California, México. *Geological Society of America* 31: 1-138.
- Bullock, S. H. y E. Solís-Magallanes. 1987. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bullock, S. H. 2002. La fenología de plantas en Chamela. En: Noguera, F. A., J. H. Verga Rivera, A. N. García Alderete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Burgos, 1999. Dinámica hidrológica del bosque tropical seco en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. D. F.
- 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.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9: 499-553
- Carlquist, S. 1983. Wood anatomy of Onagraceae: further species; root anatomy; significance of vested pits and allied structures in dicotyledons. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 69: 755-769.
- 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. Y D. A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bull. n. s., Vol. 6* (4).
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. 2003. Wood anatomy of Polygonaceae: analysis of a family with exceptional wood diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 141: 25-51.
- Carreño, A.L. 1992. Early Neogene foraminifera and associated microfossils of the Cerro Tierra Blanca (El Cien Formation), Baja California Sur, México. In: A. L. Carreño (ed.), *Calcareous Neogene microfossils of Baja California Sur, México: 39-93*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. y J. Barajas-Morales. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Bull. n. s., vol 15* (3): 229-245.
- Chowdhury, K. A. 1964. Growth rings in tropical trees and taxonomy. *J. Indian Bot. Soc.* 43: 334-342.
- Código internacional de nomenclatura botánica. 1988. Ed. Greunter, W., Burdet, H. M., Chaloner, W. G y V. Demoulin. Koeltz Scientific Books, Alemania.
- Darton, N. H. 1921. Geologic reconnaissance in Baja California. *Journal of Geology* 29: 720-748.
- Détienne, P. y P. Jacquet. 1983. Atlas D'identification des bois de L' amazonie et des régions voisines. Center Technique Forestier Tropical.

- Dickinson, W. C. 1989. Steps towards the natural system of the dicotyledons: vegetative anatomy. *Aliso*. 12: 555-566.
- Durán, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A., and M. Franco. 2002. Estructura, Composición y dinámica de la vegetación. In: F.N. Noguera, J. H. Vega Rivera, A.N. García Alderete and M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia Natural de Chamela*: 443-472. Inst. Biol., UNAM, Mexico.
- Ellmore, G. S. y F. W. Ewers. 1985. Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana*. *IAWA Bull.* n.s. 6: 303-307
- Ewers, F. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bull.* n. s. 6 (4).
- Francis, J. E. e I. Poole. 2002. Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil woods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 182: 47-67.
- Fahn, A., E. Werker y P. Baas. 1986. wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem
- Fischer, R., Glli-Olivier, C., Gidde, A. y T. Schwennicke. 1995. The El Cien Formation of southern Baja California, Mexico: stratigraphic precisions. *Newsl. Stratigr.* 32: 137-161.
- Frost, F. H. 1930. Specialization in secondary xylem in dicotyledons II. Evolution of end wall of vessel segment. *Bot. Gaz.* 90: 198-212.
- Gasson, 1996. Wood anatomy of the tribe Swartzieae with comments on related Papilionoid and Caesalpinoid Legume. *IAWA Journal.* n.s. 17: 45-75.
- Gasson, 1999. Wood anatomy of the tribe Dipteygeae with comments on related Papilionoid and Caesalpinoid Leguminosae. *IAWA Journal.* n.s. 20: 441- 455
- Gidde, A. 1992. Sedimentology of the Miocene Cerro Colorado Member (upper part of the El Cien Formation in Baja California Sur, Mexico). *Zbl. Geol. Paläont. Teil* 1991: 1467-1477.
- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/ Central American and northern South American low land and lower montane vegetation during the Tertiary. En: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. Y J. L. Luteyn. (eds.) *Biodiversity and Conservation of neotropical montane forest*. New York Botanical Garden. New York.
- Haq, B. U., J. Handenbol y P. R. Vail. 1987. Cronology of fluctating sea level since Triassic. *Science* 235: 1156-1167.
- Hausback, P. B. 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, México. Ed. Frizze, V.En: *Geology of the Baja California Peninsula. The pacific Section Society of Economic Paleontologist and mineralogist*. Los Angeles California. Pp 219-237.
- Heim, A. 1922. Notes on the Tertiary of southern lower California. *Geological Magazine* 59: 529-547.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10 (3): 219-329.
- Ilic, J. 1991. *CSIRO Atlas of Hardwoods*. Springer-Verlag.
- INTA, 2000. ERIC. Extractor rápido de información climatológica. Instituto Nacional de Tecnología del Agua. México.
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D. y L. L. Jacobs. 1999. The origin of grass dominated ecosystems. *Annals of Missouri Botanical Garden* 86 (2): 590-643.
- Jeje, A. A. y M. H. Zimmermann. 1979. Resistance to water flow in vessels. *J. Exp. Bot.* 30: 817-827.
- Kim, W. H. y J. A. Barron 1986. Diatom biostratigraphy of the upper Oligocene to lowermost Miocene San Gregorio Formation, Baja Clifornia Sur, México. *Diatom Research* 1: 169-187.
- Li, X., Sun, X. y D. Walker. 1984. The potential for paleobotany in the explanation of China's plant geography. Ed. Whyte, R. O. En: *The evolution of East Asian enviroment*. University of Hong Kong, Hong Kong.
- Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México III. La Estación de Biología de Chamela, Jalisco. Herbario Nacional, Ins. Biol., UNAM, México.
- Lott, E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. In: F.N. Noguera, J. H. Vega Rivera, A.N. García Alderete and M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia Natural de Chamela*: 99-136. Inst. Biol., UNAM, Mexico.
- Lott, E. J. and T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In: F.N. Noguera, J. H. Vega Rivera, A.N. García Alderete and M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia Natural de Chamela*: 83-97. Inst. Biol., UNAM, Mexico.
- 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., J. H. Vega Rivera, A. N. García Alderete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Mammerlickx, J. y K. D. Klitgard. 1982. Northern east Pacific rise: evolution from 25 m.y.b.p. to the present. *Journal of geophysical research* 87: 6751-6759.

- Martínez Cabrera, H.I. 2002. Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno) Baja California Sur, México. Determinación taxonómica (Anacardiaceae y Moraceae) y biogeografía histórica de Moraceae. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Martínez Cabrera H.I. and S.C.F. Cevallos-Ferriz. 2004. A new species of *Tapirira* (Anacardiaceae) from early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, México. *IAWA Journal*, Vol. 25 (1), 2004: 103-117.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1996 a. Oligocene phosphorite sequence and presence of low-biomass from San Gregorio FM., Baja California, Mexico. Ninth International Palynological Congress, Abstracts. Houston, Texas.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1996 b. Paleocorología de angiospermas de la flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 87-97.
- Martínez Hernández, E y E. Ramírez Arriaga. 1999. Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México- implicaciones cronoestratigráficas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 187-207.
- Martínez, M. 1987. Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- McKenzie, D. P. y W. J. Morgan. 1969 Evolution of triple Junctions. *Nature*. 224:125-133.
- Meijer, J. J. F. 2000. Fossil wood from the late Cretaceous Aachen Formation. *Review of Paleobotany and Palynology*. 112: 297-336.
- Mennega, A. M. W. 1987. Wood anatomy of the Euphorbiaceae, in particular of the family Phyllanthoideae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 94: 111-126
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of dicotyledons*. Vol 1 y 2. Clarendon Press, Oxford.
- Miller, R. 1975. Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationships of Flacourtiaceae. *J. Arnold Arb.* 56: 20-102.
- Mina, U. F. 1957. Bosquejo geológico del territorio sur de la Baja California. *Asociación Mexicana de Geología Petrolera* 9: 141-269.
- Mosbrugger, V. y T. Utescher. 1997. The coexistence approach -a method for quantitative reconstructions of terrestrial paleoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 134: 61-86.
- Neter, J., Kunter, M. H., Nachtsheim, C. J y W. Wasserman. 1996. *Applied Linear Regression Models*. Times Mirror Higher education Group, Inc. U.S.A.
- Noguera, F. A., J. H. Verga Rivera, A. N. García Alderete. Introducción. En: En: Noguera, F. A., J. H. Verga Rivera, A. N. García Alderete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Novacek, M. J. 1999. 100 million years of land vertebrate evolution: the Cretaceous-early Tertiary transition. *Annals of Missouri Botanical Garden* 86: 230-258.
- Noshiro, S y P. Baas. 1998. Systematic wood anatomy of Cornaceae and allies. *IAWA Bulletin* n.s.19: 43-97.
- Ojeda, J. 1959. Resumen de datos estratigráficos y estructurales de la Formación Monterrey que aflora en el área de San Hilario, Baja California Sur. *Revista Geomimet* 100:51-83.
- Poole, I. 1994. "Twig"- wood anatomical characters as palaeoecological indicators. *Review of paleobotany and palynology*. 81: 33-52.
- Poole, I. 2000. Fossil angiosperm wood: its role in the reconstruction of diversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 134: 361-381.
- Reinders-Gouwentak. C. A. 1955. The storied structure-features and the taxonomic rank of the leguminous taxa. *Acta Botanica Neerlandica*. 4 (3):460-470.
- Rohlf, F. J. 1997. *NTSYS-pc: numerical taxonomy and analysis system version 2.01*. Exert Software: Setauket, New York.
- Rury, P. M. 1985. Systematic and ecological wood anatomy of the erithroxylaceae. *IAWA Bull.* n. s., vol. 6 (4).
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Schulte, P.J., A.C. Gibson y P.S. Noble. 1989. Water flow in vessel with simple or compound perforation plates. *Ann. Bot.* 64:171-178.
- Schwennicke, T. 1994. Deep and shallow water phosphorite bearing strata of the upper Ologocene of Baja California, México (San Juan Member, El Cien Formation). *Zbl. Geol. Palaont. Teil I*. 567-580.
- Singh, H. P. y S. Sakar. 1990. Vegetational dynamics of Tertiary Himalaya. *Paleobotanist* 38: 333-344.
- Sokal, R. R. y P. H. A. Sneath. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Company. San Francisco, California, E. U. A.
- Starr, A. M. 1912. Comparative anatomy of dune plants. *Bot. Gaz.* 54: 265-305.

- Stern, W. L. y S. Greene. 1958. Some aspects of variation in wood. *Tropical Woods*. 118: 65-71.
- Terrazas, S. T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation. Ph. D. thesis. Department of Biology, University of North Carolina. Chapel Hill, N. C.
- Terrazas, S. T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae)- a numerical approach. *Brittonia* 47: 109-129.
- Tiffney, B. H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold arboretum*. 66: 73-94.
- Tyree, M. T., Davis, D. D. y H. Cochard. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?. *IAWA Journal*. n.s. 15 (4): 335-360
- Tyree, M. T. y J. R. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Pl. Physiol. Mol. Biol.* 40: 19-38.
- Upchurch, G. R. y J. A. Wolfe. 1987. Mid-Cretaceous to early Tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and wood. En: *The origins of angiosperms and their biological consequences*. E. M. Friis, W. G. Chaloner y P. R. Crane (Editores). Cambridge University Press, Cambridge.
- Versteegh, C. 1968. An anatomical study of some woody plants of the mountain flora in the tropics (Indonesia). *Acta Botanica Neerlandica* 17: 151-159.
- Wheeler, E. 1986. Vessels per square millimeter or vessel groups per square millimeter? *IAWA Bull.* n. s., Vol. 7 (1).
- Wheeler, E. Y P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bull.* n. s. Vol. 12 (3): 275-332.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E., Manchester, S. R. y K. M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictor of climates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 83-100.
- Wiemann, M. C., Manchester, S. y E. A. Wheeler. 1999. Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters. *Palaios* 14: 459-474.
- Wolfe, J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *US Geol. Surv. Bull.* 2040.
- Woodcock, D. W. 1994. Occurrence of woods with gradation in vessel diameter across a ring. *IAWA Journal*, Vol. 15 (4): 377-385.
- Woodcock, D. W. y C. M. Ignas. 1994. Prevalence of wood characters in Eastern North America: What Characters are most promising for interpreting climates from fossil woods?. *American Journal of Botany* 81: 1243-1251.
- Zimmermann, M. H. y C.L. Brown. 1971. *Trees: structures and function*. Springer- Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Zimmerman, M. H. 1983. *Xylem structure and ascent of the sap*. Springer-Verlag, Berlin.

## Apéndice 1.

Especies		
Manaus		
1	<i>Abarema barbouriana</i> (Standl.) Barneby & W.J. Grimes	Leguminosae Uw 23833
2	<i>Adiscanthus fusciflorus</i> Ducke	Rutaceae Uw 18812
3	<i>Ambelana acida</i> Adans	Apocynaceae Uw 10528
4	<i>Anaxagorea phaeocarpa</i> Mart.	Annonaceae Uw 23646
5	<i>Anisophyllea manausensis</i> Pires & W.A. Rodrigues	Anisophylleaceae Uw 20754
6	<i>Anomalocalyx uleanus</i> (Pax & Hoffm.) Ducke	Euphorbiaceae Uw 23807
7	<i>Aptandra spruceana</i> Miers	Oleaceae Uw 10520
8	<i>Aspidosperma obscurinervium</i> Azambuja	Apocynaceae Uw 10514
9	<i>Bocoa alterna</i> (Benth.) R.S. Cowan	Leguminosae Uw 23816
10	<i>Brosimum potabile</i> Ducke	Moraceae Uw 10536
11	<i>Chysohyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	Sapotaceae Uw 10532
12	<i>Duckeodendron cestroides</i> Kuhlmann	Duckeodendraceae Uw 23659
13	<i>Eperua glabriflora</i> (Ducke) R.S. Cowan	Leguminosae Uw 10535
14	<i>Fusaea longifolia</i> (Aubl.) Saff.	Annonaceae Uw 23645
15	<i>Licaria guianensis</i> Aubl.	Lauraceae Uw 18824
16	<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	Melastomataceae Uw 16149
17	<i>Ocotea longifolia</i> Kunth	Lauraceae Uw 10522
18	<i>Ophiocaryon manausense</i> (W.A. Rodrigues) Barneby	Sabiaceae Uw 23650
19	<i>Poraqueiba sericea</i> Tul.	Icacinaceae Uw 23744
20	<i>Quassia multiflora</i> (A. Juss.)	Simaroubaceae Uw 18937
21	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Mangui, Steyerl & Frodin	Araliaceae Uw 18860
22	<i>Strichnos foessii</i> (Spreng.) Mart.	Loganiaceae Uw 23811
23	<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	Guttiferae Uw 23631
24	<i>Tetracearas amazonica</i> Post & Kuntze	Dilleniaceae Uw 20247
25	<i>Trichilia guara</i> (Jacq.) L.	Meliaceae Uw 23791
Porto V.		
26	<i>Aniba canelilla</i> (Kunth) Mez	Lauraceae Uw 19326
27	<i>Bernardia tamanduana</i> (Baill.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae Uw 7477
28	<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	Combretaceae Uw 7754
29	<i>Cecropia latiloba</i> Miq.	Cecropiaceae Uw 19352
30	<i>Coccoloba polystachya</i> Wedd.	Polygonaceae Uw 7491
31	<i>Diploptropis martiusii</i> Benth.	Leguminosae Uw 19378
32	<i>Etaballia dubia</i> (Kunth) Rudd	Leguminosae Uw 7562
33	<i>Eugenia floribunda</i> H. West ex Willd.	Myrtaceae Uw 19350
34	<i>Gutteria kruckhoffii</i> R.E. Fr.	Annonaceae Uw 19371
35	<i>Heisteria acuminata</i> (Humb. & Bonpl.) Engl.	Oleaceae Uw 7473
36	<i>Himatanthus sucuba</i> (Spruce) Woodson	Apocynaceae Uw 19369
37	<i>Iryanthera grandis</i> Ducke	Myristicaceae Uw 19330
38	<i>Manilkara paraensis</i> (Huber) Standl.	Sapotaceae Uw 19354
39	<i>Miconia amplexans</i> (Crueg.) Cong.	Melastomataceae Uw 7604
40	<i>Naucleopsis glabra</i> Spruce ex Pittier	Moraceae Uw 19304
41	<i>Nectranda cuspidata</i> Nees & Mart.	Lauraceae Uw 7460
42	<i>Ouratea inundata</i> Engl.	Ochnaceae Uw 19358
43	<i>Oxandra xylopioides</i> Diels	Annonaceae Uw 19316
44	<i>Pausandra hirsuta</i> Lanj.	Euphorbiaceae Uw 7469
45	<i>Perebea guianensis</i> Aubl.	Moraceae Uw 8241
46	<i>Platymiscium trinitatis</i> Benth.	Leguminosae Uw 7489
47	<i>Protium glabrescens</i> Swart	Burseraceae Uw 7468
48	<i>Quiina guaporensis</i> Pires	Quiinaceae Uw 19440
49	<i>Tabebuia barbata</i> (E. Mey.) Sandwith	Bignoniaceae Uw 19370
50	<i>Vochysia floribunda</i> Mart.	Vochysiaceae Uw 19346
Tafelberg		
51	<i>Abarema commutata</i> Barneby & J.W. Grimes	Leguminosae Uw 2458
52	<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague & Sandwith	Annonaceae Uw 2564
53	<i>Aniba jenmanii</i> Mez	Lauraceae Uw 2439
54	<i>Calyptanthus lucida</i> DC.	Myrtaceae Uw 2522
55	<i>Cordia nervosa</i> Lam.	Boraginaceae Uw 2546
56	<i>Croton tafelbergicus</i> Croizat	Euphorbiaceae Uw 2478
57	<i>Cupania hirsuta</i> Radlk.	Sapindaceae Uw 2485
58	<i>Cydista aequinoctialis</i> (L.) Miers	Bignoniaceae Uw 2595
59	<i>Diospyros tetranda</i> Hiern	Ebenaceae Uw 2586
60	<i>Duguetia calycina</i> Benoist	Annonaceae Uw 2570
61	<i>Elaeagia maguirei</i> Standl.	Rubiaceae Uw 2552
62	<i>Gutteria gracilipes</i> R.E. Fr.	Annonaceae Uw 2566
63	<i>Heriottella caudata</i>	Melastomataceae Uw 2537
64	<i>Inga acrocephala</i> Steud.	Leguminosae Uw 2454
65	<i>Iryanthera lancifolia</i> Ducke	Myristicaceae Uw 2642
66	<i>Markea coccinea</i> Rich.	Solanaceae Uw 2592
67	<i>Miconia dodecandra</i> Cong.	Melastomataceae Uw 2538
68	<i>Myrcia deflexa</i> (Poir.) DC.	Myrtaceae Uw 2529
69	<i>Ouratea decagyna</i> Maguire	Ochnaceae Uw 2881
70	<i>Retinophyllum schomburgkii</i> (Benth.)	Rubiaceae Uw 2598
71	<i>Sterigmapetalum guianense</i> Steyerl.	Rhizophoraceae Uw 2505



72	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms.	Leguminosae	Uw 2469
73	<i>Tontelea cylindrocarpa</i> (A.C. Sm.) A.C. Sm.	Hippocrateaceae	Uw 10968
74	<i>Trichilia schomburgkii</i> C. DC.	Meliaceae	Uw 2577
75	<i>Talisia hemidasys</i> Radlk.	Sapindaceae	Uw 2487
Tuxtlas			
76	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Euphorbiaceae	MEXU 219
77	<i>Allophylus compostachys</i> Gled.	Sapindaceae	MEXU 6
78	<i>Amphitecna tuxtliensis</i> (A.H. Gentry)		MEXU 411
79	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	Bombacaceae	MEXU 224
80	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	MEXU 142
81	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	MEXU 726
82	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae	MEXU 425
83	<i>Capparis baduca</i> L.	Capparidaceae	MEXU 387
84	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Cecropiaceae	MEXU 221
85	<i>Chionanthus domingensis</i> Lam.	Oleaceae	MEXU 386
86	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	Polygonaceae	MEXU 220
87	<i>Croton nitens</i> Sw.	Euphorbiaceae	MEXU 450
88-89	<i>Cupania</i> 2 spp	Sapindaceae	
90	<i>Cymbopetalum bailloni</i> R.E. Fr.	Annonaceae	MEXU 233
91	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decae. & Planch.	Araliaceae	MEXU 391
92	<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Leguminosae	MEXU 223
93	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Fabaceae	MEXU 458
94	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	Myrtaceae	MEXU 239
95	<i>Famea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Rubiaceae	MEXU 14
96	<i>Ficus yaponensis</i> Desv.	Moraceae	MEXU 128
97-98	<i>Guarea</i> F. Allam. Ex L. 2 spp	Meliaceae	
99	<i>Hamelia longipes</i> Standl.	Rubiaceae	MEXU 401
100	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Malvaceae	MEXU 416
101	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Tiliaceae	MEXU 252
102	<i>Inga</i> sp	Leguminosae	MEXU 412
103	<i>Lunaria mexicana</i> L.	Brassicaceae	MEXU 258
104	<i>Meliosma</i> sp	Sabiaceae	MEXU 388
105-106	<i>Nectandra</i> 2spp	Lauraceae	
108	<i>Ocotea</i> sp	Lauraceae	MEXU 180
109	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. Ex Lam.) Urb.	Bombacaceae	MEXU 546
110	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	Euphorbiaceae	MEXU 135
111	<i>Orthion subsessile</i> (Standl.) Steyerl. & Standl.	Violaceae	MEXU 241
112	<i>Phitecellobium arboreum</i> (L.) Urb.	Leguminosae	MEXU467
113-114	<i>Pouteria</i> 2spp	Sapotaceae	
115	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Burseraceae	MEXU 383
116	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Trécul	Moraceae	MEXU 470
117	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Leguminosae	MEXU 230
118	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	Bombacaceae	MEXU 132
119	<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Planch. & Triana	Clusiaceae	MEXU 228
120	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	Malvaceae	MEXU 225
121	<i>Rollinia jimenezii</i> Staff.	Annonaceae	MEXU 336
122	<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn. S. M.) Fries.	Annonaceae	MEXU 11
123	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Sapindaceae	MEXU 229
124	<i>Spondias radlikoferi</i> Donn. Sm.	Anacardiaceae	MEXU 457
125	<i>Stemmadenia galeottiana</i> (A. Rich.) Miers	Apocynaceae	MEXU 729
126	<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	Sterculiaceae	MEXU 251
127	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	Anacardiaceae	MEXU 454
128	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Combretaceae	MEXU 232
129	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ulmaceae	MEXU 396
130	<i>Trichilia moschata</i> Sw.	Meliaceae	MEXU 226
131	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Moraceae	MEXU 8
132	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson	Rutaceae	MEXU 242
Chamela			
133	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Leguminosae	MEXU 270
134	<i>Albizia occidentalis</i> Brandegeee	Leguminosae	MEXU 324
135	<i>Amphyterigium adstringens</i> Schl.	Julianaceae	MEXU 276
136	<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	Leguminosae	MEXU 200
137	<i>Bourreria purpusii</i> Brandegeee	Boraginaceae	MEXU 197
138-140	<i>Bursera</i> 3spp	Burseraceae	
141-145	<i>Caesalpinia</i> 5 spp	Fabaceae	
146	<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	Capparidaceae	MEXU 327
147	<i>Casearia tremula</i> (Grises.) Grises. ex C. Wright	Flacourtiaceae	MEXU 348
148	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	Bombacaceae	MEXU 329
149	<i>Chlorophora tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	Moraceae	MEXU 184
150	<i>Cnidocolus spinosus</i> Lundell	Euphorbiaceae	MEXU 339
151	<i>Coccoloba liebmanni</i> Lindau	Polygonaceae	MEXU 146
152	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Cochlospermaceae	MEXU 212
153	<i>Celaenodendron mexicanum</i> Standl.	Euphorbiaceae	MEXU 10
154-157	<i>Cordia</i> 4spp	Boraginaceae	
158	<i>Crescentia alata</i> Kunth	Bignoniaceae	MEXU 358
159	<i>Dalbergia congestiflora</i> Pittier	Leguminosae	MEXU 201
160	<i>Erythrina lanata</i> Rose	Leguminosae	MEXU 362
161	<i>Erythroxylon mexicanum</i> Kunth	Erythroxylaceae	
162	<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill. ex Hemsl.	Rutaceae	MEXU 376
163	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	Rubiaceae	MEXU 379

164	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	Capparidaceae	MEXU 284
165	<i>Gossypium aridum</i> (Rose & Standl.) Skovst.	Malvaceae	MEXU 353
166	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Sterculiaceae	MEXU 269
167	<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	Rubiaceae	MEXU 326
168	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Tiliaceae	MEXU 280
169	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	Rubiaceae	MEXU 337
170	<i>Ipomoea wollei</i> (Rose)	Convolvulaceae	MEXU 323
171	<i>Jacquinia pungens</i> A. Gray	Theophrastaceae	MEXU 328
172	<i>Jantrophia standleyi</i> Steyerem.	Euphorbiaceae	MEXU 288
173-176	<i>Lonchocarpus</i> 4 spp	Leguminosae	
175	<i>Lysiloma divaricata</i> Hook. & Jackson	Leguminosae	MEXU 263
176	<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	Leguminosae	MEXU 347
177	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Leguminosae	MEXU 357
178	<i>Platymiscium lasiocarpum</i> Sandwith	Leguminosae	MEXU 281
179	<i>Poeppigia procera</i> C. Presl	Leguminosae	MEXU 243
180	<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	Leguminosae	MEXU 262
181	<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg)	Myrtaceae	MEXU 183
182	<i>Recchia mexicana</i> Moc. y Sees.	Simarubaceae	MEXU 198
183	<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	Polygonaceae	MEXU 325
184	<i>Sapium pedicellatum</i> Huber	Euphorbiaceae	MEXU 257
185	<i>Sciadodendron excelsum</i> Grises.	Araliaceae	MEXU 9
186	<i>Sclerocarpa manguense</i>	Anacardiaceae	MEXU 211
187	<i>Spondias purpurea</i> L.	Anacardiaceae	MEXU 213
188	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae	MEXU 148
189-190	<i>Tabebuia</i> 2 spp	Bignoniaceae	
191	<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	Apocynaceae	MEXU
192	<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.	Sapindaceae	MEXU 380
Ocuilán			
193	<i>Alnus acuminata</i> subsp. <i>arguta</i> (Schlechtendal) Furlow	Betulaceae	MEXU 786
194	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Ericaceae	MEXU 862
195	<i>Arctostaphylos arguta</i> (Zucc.) DC.	Ericaceae	MEXU 1014
196-197	<i>Buddleia</i> 2 spp	Loganiaceae	
198	<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	Betulaceae	MEXU 787
199	<i>Clethra mexicana</i> DC.	Clethraceae	MEXU 789
200	<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	Theaceae	MEXU 920
201	<i>Cornus disciflora</i> DC.	Cornaceae	MEXU 872
202	<i>Crataegus pubescens</i> (C. Presl) C. Presl	Rosaceae	MEXU 936
203	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Oleaceae	MEXU 927
204	<i>Fuchsia arborescens</i> Sims	Onagraceae	MEXU 931
205	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.	Garryaceae	MEXU 866
206	<i>Meliosma dentata</i> (Liedm.) Urb.	Sabiaceae	MEXU 941
207-208	<i>Oreopanax</i> 2 spp	Araliaceae	
209	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Celastraceae	MEXU
210	<i>Prunus brachybotrya</i> L.	Rosaceae	MEXU 940
211-215	<i>Quercus</i> 5 spp	Fagaceae	
216	<i>Rapanea juergensenii</i> Mez	Myrsinaceae	MEXU 926
217	<i>Salix bonplandiana</i> Kunth	Salicaceae	MEXU 932
218	<i>Styrax argenteus</i> var. <i>ramirezii</i> (Greenm.) Gonsoulin	Styracaceae	MEXU 873
219	<i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave & Lex.	Symplocaceae	MEXU 864
220	<i>Ternstroemia pringlei</i> (Rose) Standl.	Theaceae	MEXU 861
221	<i>Tilia houghii</i> Rose	Tiliaceae	MEXU 868
222	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Flacourtiaceae	MEXU 929
223	<i>Zinowiewia concinna</i> (Turcz.) Turcz.	Celastraceae	MEXU 870

## Apéndice 2

Familia	Localidades					
	Manaus	Porto Velho	Tafelberg	Los Tuxtlas	Chamela	Ocuilán
1 Annonaceae	8	8	12	5.45	0	0
2 Araliaceae	4	0	0	1.82	1.61	6.67
3 Anisophylleaceae	4	0	0	0	0	0
4 Apocynaceae	8	4	0	1.82	1.61	0
5 Bignoniaceae	0	4	4	0	4.84	0
6 Burseraceae	0	4	0	3.64	4.84	0
7 Boraginaceae	0	0	4	0	8.1	0
8 Bombacaceae	0	0	0	5.45	1.61	0
9 Brassicaceae	0	0	0	1.82	0	0
10 Betulaceae	0	0	0	0	0	6.67
11 Anacardiaceae	0	0	0	3.64	3.22	0
12 Combretaceae	0	4	0	1.82	0	0
13 Cecropiaceae	0	4	0	1.82	0	0
14 Clusiaceae	4	0	0	3.64	0	0
15 Cappariaceae	0	0	0	1.82	3.22	0
16 Cochlospermaceae	0	0	0	0	1.61	0
17 Convolvulaceae	0	0	0	0	1.61	0
18 Clethraceae	0	0	0	0	0	3.33
19 Cornaceae	0	0	0	0	0	3.33
20 Celastraceae	0	0	0	0	0	6.67
21 Duceodendron	4	0	0	0	0	0
22 Euphorbiaceae	4	8	4	5.45	6.45	0
23 Ebenaceae	0	0	4	0	0	0
24 Erythroxylaceae	0	0	0	0	1.61	0
25 Ericaceae	0	0	0	0	0	3.33
26 Dilleniaceae	4	0	0	0	0	0
27 Flacourtiaceae	0	0	0	0	1.61	3.33
28 Hippocrateaceae	0	0	4	0	0	0
29 Icacinaceae	4	0	0	0	0	0
30 Julianaceae	0	0	0	0	1.61	0
31 Leguminosae	12	12	12	9.09	32.25	0
32 Lauraceae	8	8	4	5.45	0	0
33 Longaniaceae	4	0	0	0	0	6.67
34 Moraceae	4	8	0	7.27	1.61	0
35 Melatomataceae	4	4	8	0	0	0
36 Meliaceae	4	0	4	5.45	1.61	0
37 Myrtaceae	0	4	8	1.82	1.61	0
38 Myristicaceae	0	4	4	0	0	0
39 Myrsinaceae	0	0	0	0	0	3.33
40 Malvaceae	0	0	0	3.64	1.61	0
41 Olacaceae	4	4	0	0	0	0
42 Ochnaceae	0	4	4	0	0	0
43 Oleaceae	0	0	0	1.82	0	3.33
44 Onagraceae	0	0	0	0	0	3.33
45 Rutaceae	4	0	0	1.82	1.61	0
46 Rubiaceae	0	0	8	3.64	4.84	0
47 Rosaceae	0	0	0	0	0	6.67
48 Sapotaceae	4	0	0	3.64	0	0
49 Sabiaceae	4	0	0	1.82	0	3.33
50 Simaroubaceae	4	0	0	0	1.61	0
51 Sapindaceae	0	0	4	7.27	1.61	0
52 Solanaceae	0	0	4	0	0	0
53 Sterculiaceae	0	0	0	1.82	1.61	0
54 Saicaceae	0	0	0	0	0	3.33
55 Styracaceae	0	0	0	0	0	3.33
56 Symplocaceae	0	0	0	0	0	3.33
57 Polygonaceae	0	4	0	1.82	3.22	0
58 Quiinaceae	0	4	0	0	0	0
59 Vochysiaceae	0	4	0	0	0	0
60 Rhizophoraceae	0	0	4	0	0	0
61 Tiliaceae	0	0	0	1.82	1.61	3.33
62 Violaceae	0	0	0	1.82	0	0
63 Ulmaceae	0	0	0	1.82	0	0
64 Theaceae	0	0	0	0	0	6.67
65 Fagaceae	0	0	0	0	0	16.67
66 Garryaceae	0	0	0	0	0	3.33
67 Theophrastaceae	0	0	0	0	1.61	0