



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**RECONSTRUCCIÓN PALEOCLIMÁTICA CON BASE  
EN LA DIVERSIDAD FOLIAR DEL MIOCENO DE  
SAN ESTEBAN TIZATLÁN, TLAXCALA, MÉXICO.**

**T E S I S**  
**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**  
**B I O L O G O**  
**P R E S E N T A**

**ALDO DOMÍNGUEZ DE LA TORRE**

**TUTORA: DRA LAURA CALVILLO CANADELL**

**2013**





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno  
Domínguez  
De la Torre  
Aldo  
59 86 26 12  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
304114982
  
2. Datos del tutor  
Dra.  
Laura  
Calvillo  
Canadell
  
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Guadalupe Judith  
Márquez  
Guzmán
  
4. Datos del sinodal 2  
Dr.  
Gilberto  
Silva  
Romo
  
5. Datos del sinodal 3  
Dra.  
Cecilia Irene  
Caballero  
Miranda
  
6. Datos del sinodal 4  
Dr.  
Víctor  
López  
Gómez
  
7. Datos del trabajo escrito  
Reconstrucción paleoclimática con base en la diversidad foliar del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México.  
78 p  
2013

El presente trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. Laura Calvillo Canadell en el Laboratorio de Paleobotánica del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, gracias al apoyo económico otorgado por los proyectos de CONACYT 104515, 82433 y PAPIIT 219810 y gracias a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por medio del Taller “Sistema vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”.

“Cuando nada se da por cierto permanecemos alerta, permanecemos de puntillas.  
Es más emocionante no saber detrás de qué matorral saltará la liebre  
que comportarnos como si lo supiéramos todo”

Don Juan Matus

### *DEDICATORIAS*

*A mi Duraznito: Con mucho amor para mi terrícola favorita, la chica de mis sueños, gracias por acompañarme siempre.*

*A mi Pa' y a mi Ma': Gracias por darme las mejores alas para volar muy lejos.*

*A mis hermanitas (es que están chaparritas): Una es un caballito, la otra es una mariposilla, gracias por su alegría, que me enriquece la vida.*

*A mis amigos el Samall y el Erit: Gracias por sus enseñanzas. ¡¡ No los quiero nada!!!*



*A Perlita*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco inmensamente a la Dra. Laura Calvillo Canadell, por brindarme su amistad, por apoyarme incondicionalmente y por permitirme ser parte del mundo científico. Gracias no sólo por el excelente apoyo académico, sino también porque a pesar de todas las dificultades, siempre estuvo ahí para escucharme. La admiro profundamente, muchas gracias doctora.

Agradezco al Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, por su apoyo que pareciera no tener límites, por ser junto con la Doctora uno de los pilares más importantes de mi vida académica y personal. Gracias por su amistad y por haberme dado la oportunidad de hacer cosas que jamás hubiera imaginado.

Un especial agradecimiento a mis profesores del Taller “Sistema vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”: María Hilda Flores Olvera, Helga Ochoterena Booth, María del Socorro Lozano García, Margarita Caballero Miranda, Enrique Alejandro Gonzáles Torres y Elena Centeno García por haberme dado una nueva visión de México y el mundo y por haberme dado las herramientas para concluir este trabajo.

Muchas gracias a mis sinodales: Dr. Gilberto Silva Romo, Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. Cecilia Irene Caballero Miranda y Dr. Víctor Gómez López por aceptar formar parte de mi comité, y por las enriquecedoras correcciones y comentarios que hicieron de éste un trabajo mejor. Un especial agradecimiento al Dr. Víctor por todo el apoyo y el tiempo que me dedicó para poder realizar este trabajo, gracias por ayudarme a descifrar el método CLAMP, en la redacción de esta tesis y por tu amistad.

Gracias a Enoch Ortiz Montejó, por todo su apoyo en la extracción, manejo y limpieza del material fósil. Gracias por tus enseñanzas, por el buen trato que siempre has tenido conmigo, por haberme permitido compartir tantas buenas experiencias y sobre todo por tu amistad.

A mis amigos del Laboratorio de Paleobotánica, del Taller y del Servicio: Ana, Juliana, Denisse, Andrea, Nidia, Luis Alberto (Luisoforo), Karla, Isabel, Alma, Cesar, Erandy, Luis Alfonso (Wicho), Gris, Ixchel, Gina, Sara, Yohualtzin, María, Uxue, Marco, Xochilt, Cecilia, Daniel, Lourdes, Marco, Fabiola, Héctor, Gustavo, Itzel, Cipatli, Diana, Angélica (la buena) y Angélica (la mala), aunque algunos han volado a otros sitios, no dejo de estar profundamente agradecido por todos los momentos y su invaluable compañía. No olviden que ustedes también son mis maestros.

Agradezco al Instituto de Geología UNAM, por el apoyo económico a través de la beca otorgada para realizar mi tesis y por todas las atenciones brindadas.

Al Herbario Nacional de México (MEXU) y a todo su personal por su ayuda y colaboración al proporcionar el material herborizado para la culminación de esta tesis.

Gracias a la Facultad de Ciencias y a la Universidad Nacional Autónoma de México por todas las instalaciones y servicios proporcionados. Gracias a TODOS mis profesores de la carrera que de una forma u otra están presentes en este trabajo, y a mis amigos y compañeros de la Facultad.

<b>INDICE</b>	<b>1</b>
<b>Resumen</b>	<b>2</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>3</b>
1.1. Determinación paleoclimática a través de hojas fósiles	6
1.2. El Mioceno en México	14
<b>2. JUSTIFICACIÓN</b>	<b>16</b>
<b>3. OBJETIVO</b>	<b>16</b>
<b>4. HIPÓTESIS</b>	<b>16</b>
<b>5. ANTECEDENTES</b>	<b>17</b>
5.1. Estudios paleobotánicos previos en la región central de Tlaxcala	17
5.2. Estudios previos que utilizaron el método CLAMP en México	19
<b>6. MÉTODO</b>	<b>21</b>
6.1. Área de estudio	21
6.2. Material fósil	22
6.3. Determinación paleoclimática utilizando CLAMP	23
6.4. Identificación del material fósil	25
<b>7. RESULTADOS</b>	<b>27</b>
7.1. Morfotipos	27
7.2. Análisis climático con CLAMP	31
7.3. Descripción taxonómica	33
<b>8. DISCUSIÓN</b>	<b>50</b>
<b>9. CONCLUSIONES</b>	<b>61</b>
<b>10. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>63</b>
<b>11. ANEXOS</b>	<b>72</b>

## Resumen

El clima es un factor determinante de la distribución vegetal y de las características fisionómicas foliares que le permiten a las plantas sobrevivir bajo condiciones ambientales específicas. Con base en esta relación se reconstruyó el paleoclima que existía durante el Mioceno en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, utilizando el método de CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program) y a través de las afinidades taxonómicas de algunos componentes de la paleoflora. El material descrito incluye 72 morfotipos dentro de los cuales se encuentran algunos géneros de las familias Anacardiaceae, Rhamnaceae, y Leguminosae, todas de amplia distribución tropical. Los resultados obtenidos muestran un marcado cambio climático respecto al clima prevaleciente actualmente en la zona. Se determinó un clima semicálido húmedo con 21°C de temperatura media anual y precipitación media anual de 3000 mm, condiciones bajo las cuales pudo haber crecido una selva tropical lluviosa. El clima se transformó eventualmente a un clima más frío y seco, bajo el cual actualmente se distribuyen bosques de pino y pastizales. Se sugiere que tal cambio climático fue el resultado de un cambio altitudinal ocasionado por el surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana, evento que restringió la distribución de muchos grupos hoy considerados de distribución tropical, localizados fuera de las serranías y altiplano mexicano. Esta hipótesis de relación entre fisiografía y vegetación confirma el estrecho vínculo entre los procesos geológicos y la diversidad vegetal actual de México.

## 1. INTRODUCCIÓN

El planeta Tierra es considerado un sistema dinámico porque cada una de sus partes se relacionan estrechamente y se encuentran en constante cambio, tanto en el tiempo como en el espacio. Este sistema está conformado por cuatro subsistemas interactuantes, la *litósfera* que es la parte rocosa y sólida del planeta, la *hidrósfera* que corresponde a los cuerpos acuosos tanto líquidos como sólidos, la *atmósfera* que es la capa gaseosa, y la *biósfera* que es la parte orgánica de nuestro planeta y de la cual formamos parte.

La biósfera, en esta dinámica temporal y espacial, es altamente dependiente de muchos factores. Uno de los más importantes y que es resultado de la interacción entre las distintas partes del planeta, es el clima (Tarbuck y Lutgens, 2005). El clima es un componente del ambiente producido por los intercambios de energía entre la atmósfera, la superficie de la Tierra y su relación con el sol en el espacio (Ganten et al., 2004). El clima puede ser definido como el conjunto de los valores promedio de las condiciones atmosféricas que caracterizan una región como la temperatura, la humedad, la presión atmosférica, la precipitación, etc. (García, 1973). Estos valores promedio se obtienen con la recopilación de la información meteorológica durante un lapso de tiempo preestablecido, generalmente de al menos 30 años (García, 1973). Si se tuviera que definir un componente de la biósfera que se relacionara directamente con el clima, éste sería la vegetación, es decir las plantas (Tadesse et al., 2008).

Cuando se compara a escala global clima y vegetación, se manifiesta la relación existente entre estos dos componentes (Brovkin, 2002), y es la estrecha correlación de éstos; la que conforma los distintos biomas del planeta; entendiendo por biomas al conjunto de ecosistemas que por desarrollarse bajo un mismo clima están integrados por formas de vida similares (Schimper, 1903; Zunino y Zullini, 2003). Frecuentemente las morfologías de las plantas representan soluciones mecánicas a restricciones ambientales particulares, por lo que solo aquellas plantas con la capacidad genética que permita una expresión fenotípica apropiada, serán capaces de sobrevivir en regímenes climáticos específicos. Los fenotipos inapropiados no sobrevivirán, ya sea por condiciones climáticas

adversas o por la competencia con otras plantas mejor capacitadas (Spicer, 2010, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>). No obstante, la adaptación al clima siendo parte de la evolución es un proceso que se encuentra en constante cambio, por esto la correlación entre la morfología de las plantas y el clima nunca será estable (Yang et al., 2007).

El estudio de la relación entre plantas y clima ha permitido entender muchos fenómenos que ocurren en el presente, pero aplicar estos conocimientos al pasado es una tarea distinta, que involucra el uso del registro fósil disponible. La estimación del clima del pasado utilizando plantas fósiles es una de las contribuciones más importantes de la paleobotánica a las Ciencias de la Tierra (Huff et al., 2003), ya que las plantas fósiles son excelentes proxies para la reconstrucción de condiciones ambientales terrestres (Vasilis et al., 2010); entendiendo como proxy a un indicador del ambiente del pasado (Ruddiman, 2008). Es necesario señalar que no hay un método general aceptado para obtener datos paleoclimáticos cuantitativos a partir de plantas fósiles (Mosburgger y Utscher, 1996).

En particular, el tamaño y la forma (fisionomía) de las hojas han sido ampliamente usadas como indicadores de la temperatura y la humedad (e.g., Bailey and Sinnott, 1915; Dilcher, 1973; Wolfe y Upchurch, 1987; Parrish y Spicer, 1988; Greenwood y Wing, 1995; Wolfe, 1993, 1995; Wing et al., 2000; Wilf et al., 2003), ya que, como el principal órgano fotosintético de una planta, están óptimamente adaptadas a las condiciones ambientales, por lo que reaccionan de forma más sensible a las características de éstas (Traiser et al., 2005).

La hoja se define como un órgano que forma parte de la estructura básica de una planta, se encuentra en conexión al tallo y además de la fotosíntesis, tiene como función principal la transpiración. Las hojas se derivan del meristemo foliar en el ápice del tallo. La porción plana y expandida de la hoja se conoce como lámina y es donde se concentran las células fotosintéticas, el borde de la lámina se conoce como margen y se le llama peciolo al apéndice que sostiene a la lámina y la une al tallo. Las hojas también contienen haces vasculares, conocidos como venas, que conducen agua, minerales y nutrientes entre el

tallo y la hoja. El término venación se refiere a la manera en la que las venas se distribuyen en la lámina y forman un patrón definido. El arreglo que conforman se denomina patrón de venación foliar. De acuerdo con el patrón de división de la lámina de una hoja en componentes o segmentos discretos se han reconocido hojas simples, aquellas que tienen una lámina única y continua; y hojas compuestas, las que están divididas en dos o más folíolos discretos (Fig. 1). Varios tipos de hojas compuestas han evolucionado, posiblemente como un medio para incrementar el área total de la lámina sin sacrificar la integridad estructural (Simpson, 2010). Cada hoja y folíolo tienen una arquitectura foliar particular, entendiéndose por arquitectura foliar a la ubicación y forma de aquellos caracteres que constituyen la expresión externa de la estructura de la hoja (Hickey, 1974).

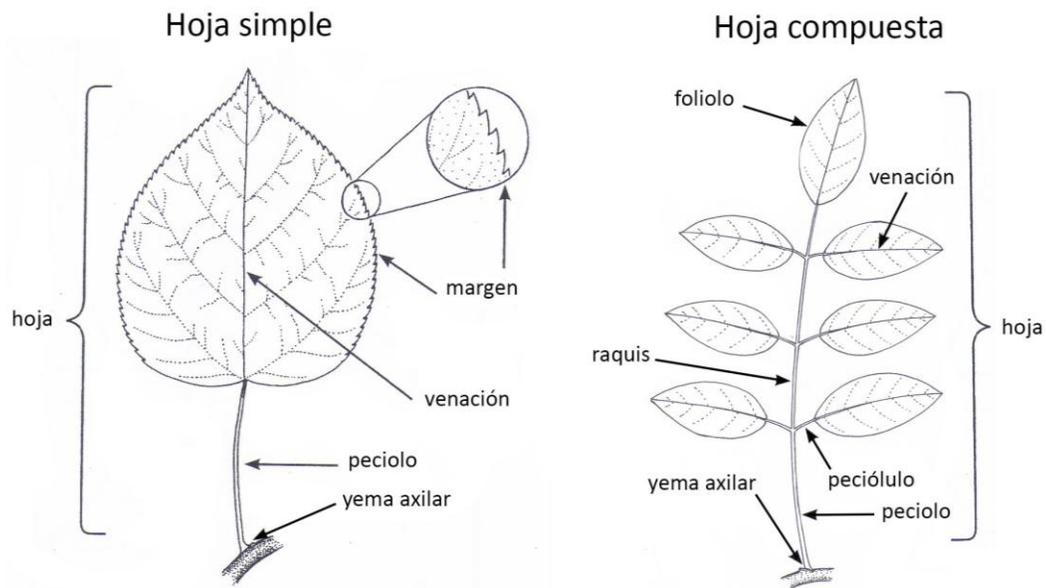


Fig.1. Esquema que muestra los caracteres básicos que se pueden encontrar en una hoja simple y en una hoja compuesta. Modificado de Ellis et al. (2009).

Algunos caracteres de las hojas, de manera cualitativa, pueden dar información acerca del clima, ya que son el resultado de las presiones a las cuales se encuentran sujetas las plantas de una comunidad; donde la fisionomía particular de cada hoja tiende a maximizar la ganancia neta de dióxido de carbono para así tener más recursos para reproducirse y competir por espacio adicional (Givinish, 1984). Como ejemplo de caracteres indicadores de condiciones climáticas está el tamaño de las hojas que tiende a

ser menor en áreas soleadas o secas, y mayor en lugares húmedos; aunque también se puede tener este comportamiento con poca luz y temperaturas moderadas en altas latitudes (Raunkier, 1934; Wolfe, 1985, 1993). El carácter que más se ha usado es el margen de la hoja que se correlaciona con la temperatura. Los márgenes dentados son muy comunes en climas fríos, mientras que los que son enteros (sin dientes) son mucho más comunes en los trópicos (Bailey y Sinnott, 1915; Wolfe, 1993; Wilf, 1997). Las hojas largas, gruesas y compuestas, también son comunes en los trópicos. La forma del ápice también se relaciona con la humedad (Wolfe, 1969, 1993); muchas especies del trópico tienen un lóbulo elongado en el ápice, denominado punta de goteo, tal estructura permite deshacerse del agua que se acumula en la superficie de la hoja, por lo que es más común en climas húmedos (Raup y Stanley, 1978).

### **1.1. Determinación paleoclimática a través de hojas fósiles**

Diferentes métodos se han aplicado para estudiar los climas del pasado. Por ejemplo, recientemente se han realizado progresos considerables dentro de las técnicas palinológicas para floras del Neógeno (Mosburger y Schalling, 1992). No obstante, estas técnicas no pueden ser usadas para floras anteriores a este periodo debido a que las especies y las asociaciones de plantas difieren bastante de las actuales. Por esta razón, han predominado los enfoques cualitativos o cuantitativos para estudios del Paleógeno, y de floras más antiguas, aplicando métodos en los que se utilizan hojas fósiles (Mosburger y Schalling, 1992). Estos cuales pueden dividirse en dos tipos: los que por medio de la arquitectura foliar determinan ciertos parámetros climáticos (los métodos fisionómicos) y los que se basan en la tolerancia climática de los taxones vivos más relacionados con los fósiles (los métodos del pariente vivo más cercano).

#### **Métodos fisionómicos**

Con el objetivo de hacer los análisis paleoclimáticos cuantitativos, surgieron métodos basados en la fisionomía de las hojas fósiles (Department of Geological Sciences University of Colorado <http://www.colorado.edu/GeoSci/Resources/WUSTectonics/CzPaleobotany/methods.html>). El método fisionómico inicia no con los fósiles, sino al

relacionar las características de las hojas de plantas actuales con los parámetros climáticos. Los datos son colectados de regiones para las cuales hay datos meteorológicos disponibles, luego las hojas son descritas de acuerdo a una o varias características que incluyen tamaño, radio foliar, forma, la ausencia o presencia de márgenes dentados y enteros, entre otras (Wolfe, 1995). Se han propuesto muchos modelos numéricos para realizar estimaciones del clima a partir de hojas fósiles. Estos métodos pueden basarse en análisis univariados (por medio de regresiones lineales simples) o multivariados (por medio de regresiones lineales múltiples). Cabe destacar que el principio paleontológico sobre el actualismo biológico (Meléndez, 1977) es la base teórica que sustenta los métodos fisionómicos, ya que se basa en la comparación de fenómenos biológicos del presente para poder inferir fenómenos biológicos del pasado.

***Análisis de Margen Foliar.***- Es un método que emplea un análisis univariado, es decir en el que se puede emplear un solo carácter de la fisionomía foliar para determinar un parámetro climático (Wilf, 1997; Wiemann et al., 1998). Es bien sabido que los árboles de zonas climáticas más frías en el hemisferio norte por lo regular tienen hojas dentadas mientras que los árboles con hojas de margen entero son más comunes en climas subtropicales y tropicales. El análisis de margen foliar se basa en la correlación dada entre la temperatura media anual y la proporción de hojas con márgenes dentados y enteros, particularmente de dicotiledóneas leñosas. La relación es lineal, y es posible que difiera entre el hemisferio norte y sur (Fig.2; Bailey y Sinnott, 1915, 1916; Wolfe, 1979; Wing y Greenwood, 1993; Wilf, 1997).

La importancia adaptativa de la relación entre el margen foliar y la temperatura aún no se conoce con exactitud, sin embargo, han surgido muchas explicaciones. Al parecer los dientes del margen de las hojas son adaptaciones convergentes (es decir aparecen de manera simultánea en diversos grupos de plantas independientemente de sus relaciones filogenéticas) que ayudan a optimizar la capacidad fotosintética. Los dientes afectan el balance hídrico y la adquisición de CO<sub>2</sub> durante temporadas de crecimiento cortas y frías al disminuir el espacio aerodinámico que rodea a las hojas, cuando las tasas de evapotranspiración disminuyen debido a las bajas temperaturas lo que limita la fotosíntesis

(Canny, 1990; Baker-Brosh y Peet, 1997; Royer y Wilf, 2006). Esta correlación a menudo decrece o cambia en ambientes extremadamente fríos, secos, salinos o con otros estresantes fisiológicos (Huff et al., 2003)

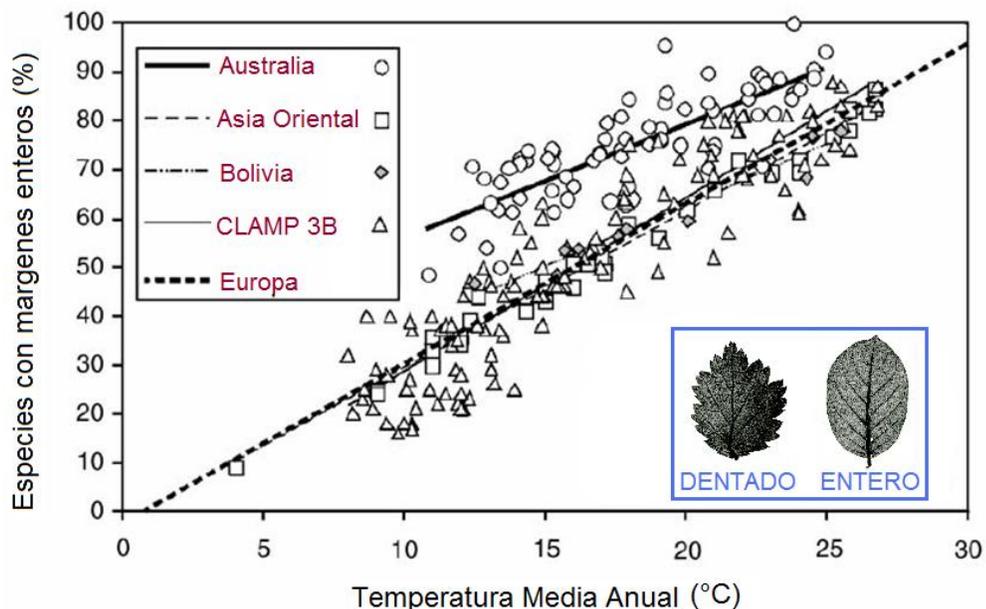


Fig. 2. Regresión lineal obtenida por medio de un Análisis del Margen Foliar construida a partir de datos obtenidos en Australia, Asia Oriental, Bolivia, Europa y de la base de datos CLAMP 3B (CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program)). Tomado y modificado de Traiser et al. (2004).

Debido a que la fisionomía foliar refleja respuestas convergentes al clima en diferentes linajes, el análisis de margen foliar puede ser usado incluso cuando la identificación taxonómica de las hojas fósiles no es posible (Spicer y Parrish, 1986; Wolfe y Upchurch, 1987; Parrish et al., 1998). La ventaja del análisis de margen foliar es que se realiza con facilidad. La desventaja, es que solo predice una variable climática: la temperatura media anual (TMA) (Yang et al., 2007).

**Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP).**- Si se describieran otros caracteres además de la presencia o ausencia de dientes, tales como el tamaño y la forma foliar sería posible realizar interpretaciones paleoclimáticas más significativas (Royer et al., 2005). Wolfe (1993, 1995) desarrolló un método llamado Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP) que a partir de datos estadísticos realiza un análisis

multivariado, para determinar cuantitativamente un rango de parámetros paleoclimáticos usando la fisionomía de hojas fósiles de dicotiledóneas leñosas (Wolfe 1993; Wolfe, 1995; Wolfe y Spicer 1999; Spicer 2000). La importancia del método reside precisamente en su naturaleza multivariada de y su capacidad para poder determinar más de un parámetro paleoclimático. Es por esto, que en el presente estudio emplearemos éste método.

La metodología de CLAMP es la técnica fisionómica más completa y exhaustiva disponible actualmente, que con ayuda de las bases de datos disponibles es capaz de estimar al menos 11 variables paleoclimáticas: temperatura media anual, TMA; temperatura media del mes más cálido, TMMC; temperatura media del mes más frío, TMMF; duración de la estación de crecimiento, DEC; precipitación media de la estación de crecimiento, P MEC; precipitación mensual media de la estación de crecimiento, PMMEC; precipitación durante los tres meses más húmedos 3- HUM; precipitación durante los tres meses más secos, 3- SEC; humedad específica, HE; humedad relativa, HR; y entalpia, ENTAL. La técnica al igual que otros métodos basados en la fisionomía foliar asume que, ésta está determinada por leyes físicas relacionadas con la dinámica de fluidos y con la difusión térmica (Yang et al., 2007). De manera inevitable la naturaleza multivariada de la técnica significa que la simplicidad de los métodos univariados se pierda, sin embargo, se obtiene una mayor precisión en la estimación del paleoclima (Forest et al., 1995; Wolfe et al., 1998; Spicer et al., 2003).

El uso de un método estadístico es relevante ya que permite manejar, organizar y analizar la información obtenida de las hojas y el clima de una manera más sencilla. El principal objetivo de la estadística empleada en estos métodos es la posibilidad de estimar o predecir valores de variables que dependen de otras, como lo es el clima y la fisionomía foliar. En ese sentido, la estadística es una parte medular del método empleado.

Para entender los climas del pasado primero se tienen que comprender los climas actuales. En ese sentido, CLAMP se basa en la elaboración de bases de datos de calibración, donde se incluyen los datos obtenidos de la vegetación y clima actuales, a partir de los cuales se estiman las características climáticas bajo las que se desarrollaba la

comunidad vegetal fósil. Se requiere que la comunidad vegetal actual, de la cual se obtienen los datos contenga al menos 20 especies distintas, incluyendo árboles, arbustos y lianas. A las cuales se les registra 7 caracteres fisionómicos foliares: lobación (lobada, o no lobada) tipo de margen (sin dientes, con dientes regulares, dientes estrechos, dientes redondeados, dientes agudos, o dientes compuestos), tamaño foliar (nanófilo, leptófilo I, leptófilo II, micrófilo I, micrófilo II, micrófilo III, mesófilo I, mesófilo II, o mesófilo III), tipo de base (cordada, redonda o aguda), tipo de ápice (emerginante, redondo, agudo o atenuado), radio ( $L:W < 1:1$ ,  $L:W 1-2:1$ ,  $L:W 2-3:1$ ,  $L:W 3-4:1$ , o  $L:W > 4:1$ ) y forma foliar (obovada, ovada o elíptica), que en total suman 31 estados de carácter (Fig. 3). Cabe mencionar que el cálculo del radio foliar se realiza mediante la división del ancho máximo de la hoja entre el largo de la hoja. Respecto a los datos climatológicos, siempre que sea posible, deberán ser promedios de al menos 30 años o más, de mediciones meteorológicas. De forma semejante, las hojas fósiles son registradas bajo los mismos 7 caracteres con sus 31 estados de carácter. Los datos de las hojas fósiles obviamente carecen de datos climáticos que las acompañen, y son introducidos en el análisis como muestras que no afectan la estructura del espacio multidimensional fisionómico definido por las muestras actuales (Spicer, 2010, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>).

Para correlacionar los parámetros climáticos con la fisionomía foliar CLAMP utiliza un análisis de correspondencia canónico (ACC), el cual ordena por similitud los sitios de vegetación actual en un espacio multidimensional, con base a los caracteres fisionómicos de la comunidad vegetal y los datos meteorológicos asignados a esta (Kovach y Spicer, 1995; Greogory-Wodzick, 2000; Wolfe, 2001). La relación entre la fisionomía foliar de plantas actuales y los datos climáticos actuales define la posición y dirección de ciertos vectores, uno para cada variable climática. Estos vectores se desplazan a través del espacio donde están ordenadas las fisionomías de cada sitio de vegetación actual. Una vez que los datos de las hojas fósiles son incluidos en el análisis, la posición de la comunidad fósil en este espacio de ordenación de las fisionomías se proyecta sobre los vectores de las variables climáticas brindando la estimación paleoclimática. En la práctica, se aplican

regresiones polinomiales de segundo orden para estimar tales variables (Yang et al., 2007).

Esta herramienta estadística particular se usa debido a que hace robustos los resultados cuando hay datos incompletos, lo que es importante cuando se trabaja con material que pudo haber perdido algunos de sus estados de carácter. El ACC además no asume la independencia de las variables ya sean foliares o climáticas (las cuales obviamente no son independientes); ya que ninguna característica de la arquitectura de la hoja o toda la planta determina el éxito adaptativo (Lande y Arnold, 1983), y no se puede esperar que una sola característica se relacione con una única variable climática (Ackerly et al., 2000).

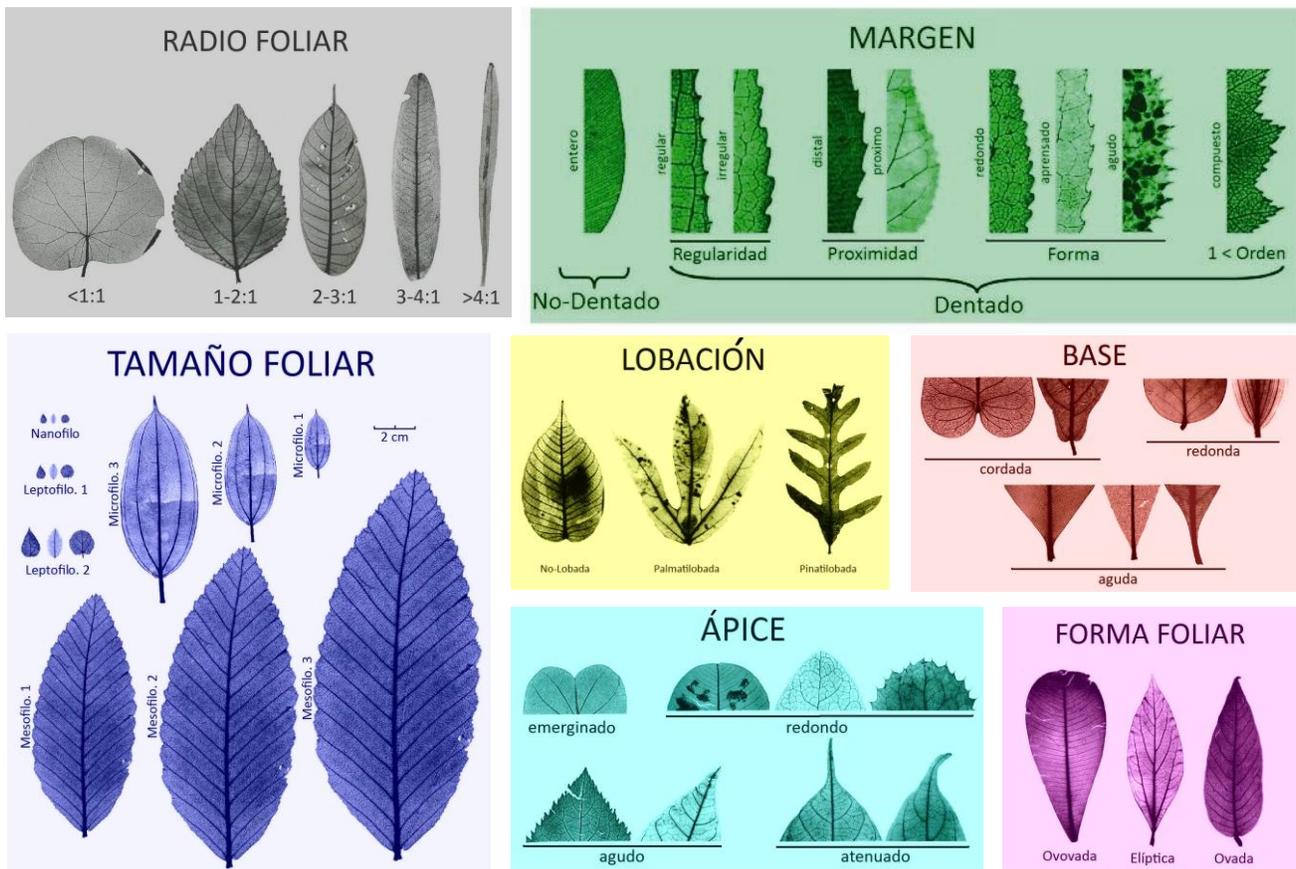


Fig. 3. Los 7 caracteres fisionómicos, y sus 31 estados de carácter empleados por CLAMP para el análisis paleoclimático. Modificadas de Ellis et al., (2009), adaptadas a las especificaciones propuestas por CLAMP.

### **Métodos taxonómicos.**

También conocidos como “Técnicas del pariente vivo más cercano”, se basan en la comparación de los fósiles con especies actuales conocidas como los parientes-vivos-más-cercanos (Chaloner y Creber, 1990). Se asume que los requerimientos climáticos de las especies fósiles son más o menos similares a los de sus parientes-vivos-más-cercanos (hablando en términos taxonómicos). Estas técnicas, que tienen sus orígenes en los inicios de la paleobotánica y de la paleoclimatología (e.g., Heer, 1855, 1856, 1859), pueden ser usadas no solo con hojas, sino también con otros restos de plantas, como frutos, polen, semillas o esporas, con los cuales los parientes vivos más cercanos pueden identificarse.

Evidentemente se supone que la tolerancia al clima de los taxones no cambia a través del tiempo, lo que es válido si se parte de la idea de que la tolerancia al clima que puedan tener las comunidades actuales son el estado final en una secuencia que incluye las tolerancias de sus posibles formas ancestrales. Dicho de otra forma, los linajes son básicamente conservadores en su tolerancia al cambio de condiciones ambientales (Velasco de León, 1999). Sin embargo, se tiene la desventaja de que se pueden proponer diferentes tipos de vegetación dependiendo exclusivamente del criterio del autor, lo que afectaría la estimación del paleoclima (Mosburger y Challing, 1992). A pesar de esto, no se debe ignorar que los proxies climáticos de este método están bien establecidos y funcionan bien para material del Cuaternario e incluso para fósiles del Neógeno para los cuales al parecer han ocurrido pocos cambios evolutivos. Ya para el Paleógeno y para material más viejo, el supuesto de que la tolerancia ambiental dentro de un linaje ha cambiado poco no se puede aplicar con la misma seguridad que para fósiles más recientes (Yang et al., 2007). El tiempo exacto, en el cual la metodología del pariente-vivo-más-cercano se vuelve inaplicable es difícil de definir, y va depender de la historia biogeográfica de los taxones. Para minimizar este efecto se usa una gran cantidad de taxones y se eliminan aquellos que sean inconsistentes con el comportamiento de la mayoría.

Estas metodologías requieren de una identificación adecuada, de preferencia hasta el nivel de especie, pero lo más frecuente es que esto no pase. De la misma manera, conforme las comunidades fósiles estudiadas son más antiguas, lo más común es hacer identificaciones hasta nivel genérico. Dada la amplia tolerancia ambiental observada en muchos géneros modernos, las especies extintas y las identificaciones hasta nivel genérico pueden ser problemáticas para la metodología del pariente vivo más cercano. Construir una base de datos de taxones actuales basada en las tolerancias climáticas a nivel de especies es irreal cuando se trabaja con fósiles, por lo que una base de datos para calibración al nivel de géneros es más apropiada, aunque presentaría tolerancias climáticas más ampliamente distribuidas y por lo tanto menor precisión.

Las interpretaciones paleoclimáticas pueden realizarse de dos maneras, ya sea de manera cualitativa o cuantitativa. En el primer caso a partir de un taxón fósil o una paleoflora, se logra dilucidar el clima prevaleciente en un determinado periodo, considerando los taxa como indicadores de climas específicos (clima cálido, tropical, húmedo, etc.). En las interpretaciones cuantitativas, no solo se infiere el tipo de clima en que prevalecieron los taxa, sino que se obtienen parámetros paleoclimáticos tales como la Temperatura media anual, la Precipitación media anual, entre otros. El método más utilizado para realizar interpretaciones cuantitativas es mediante el Análisis de Coexistencia:

**Análisis de Coexistencia.**- Cuando las tolerancias ambientales de los taxones de la comunidad fósil sean consistentes y tengan el mayor solapamiento, habrá una mayor seguridad para plantear una hipótesis paleoambiental. Esta es la base del Análisis de Coexistencia (AC) de Mosburger y Utscher (1997). Para la calibración, se asume que el pariente vivo más cercano ocupa el área geográfica que tiene el clima al cual está adaptado. En este método todos los taxa tienen el mismo peso, es decir no hay taxones más importantes que otros, pero algunos pueden ser excluidos por no comportarse de manera congruente con los resultados del análisis, debido a los cambios (evolutivos) producidos por competencia en un régimen ambiental específico. Este atributo hace más apropiado este análisis para floras más antiguas, pero al igual que todas las técnicas del

Pariente Vivo más Cercano, se asume que no ha ocurrido un cambio evolutivo significativo de los grupos taxonómicos a los cuales pertenecen los fósiles.

Esta técnica ha sido aplicada con frecuencia para hacer reconstrucciones climáticas del Cenozoico (Mosburgger y Utscher, 1996; Sun et al., 2011). Se basa en la presencia/ausencia de los taxones, con el objetivo de establecer los intervalos de varios parámetros climáticos para una flora fósil determinada en los cuales el número máximo de Parientes-Vivos-Más-Cercanos de tal flora pueden coexistir; estos intervalos de coexistencia son considerados como la mejor descripción del paleoclima bajo el cual se desarrolló la vegetación fósil (Akkiraz, 2011). La abundancia relativa del taxón en el yacimiento fósil, no solo está controlada por las condiciones paleoclimáticas y por la composición inicial del ecosistema, sino también por numerosos procesos taxonómicos, de tal forma que este parámetro no es incluido en los análisis de coexistencia. Así mismo, los procesos tafonómicos, influyen la composición taxonómica que se puede encontrar en un yacimiento fósil, sin embargo, esto no afecta el análisis de coexistencia, mientras que la flora fósil represente un solo ecosistema. El análisis de coexistencia, no requiere que se preserven todos los taxones y que todos los que se encuentren sean identificados, sin embargo, la interpretación del paleoclima del análisis de coexistencia siempre será mejor si se incluyen la mayor cantidad de taxones determinados.

La amplitud de los intervalos de coexistencia puede variar de manera considerable. Entre menor sea la diversidad incluida en el análisis, será más amplio el intervalo de coexistencia. Esto se debe a que la mayoría de los taxones (frecuentemente los más comunes) pueden tolerar rangos climáticos relativamente más amplios, mientras que solo muy pocos taxones se caracterizan por tener requerimientos climáticos estrechos. Por lo tanto el intervalo de coexistencia puede volverse más estrecho entre más taxones sean considerados, lo que hace más preciso al análisis (Mosburgger y Utscher, 1996).

## **1.2. El Mioceno en México**

Durante el Mioceno (23 - 5.3 m.a.) ocurrieron varios procesos geológicos, como por ejemplo la etapa final de expansión de la Sierra Madre Occidental en el Mioceno

temprano, que se orienta de Norte a Sur a lo largo de la costa del Pacífico. El surgimiento de la Faja Volcánica Transmexicana que tiene sus inicios del Mioceno medio al tardío, resultado de un cambio de dirección del arco magmático de la Sierra Madre Occidental (Ferrari et. al, 1999). Se trata de un arco volcánico que cuenta tanto con estratovolcanes como con conos monogenéticos (Ferrari et al., 2000), que en la primera etapa de su formación comenzaba en el centro de México, entre lo que hoy son las ciudades de Morelia y Querétaro hasta las costas del Golfo de México (Fig. 4; Gómez-Tuena et al, 2007). Esta estructura geológica ha dividido a México en dos regiones, una región seca y subtropical hacia el norte; y otra tropical y húmeda hacia el sur. Además propició

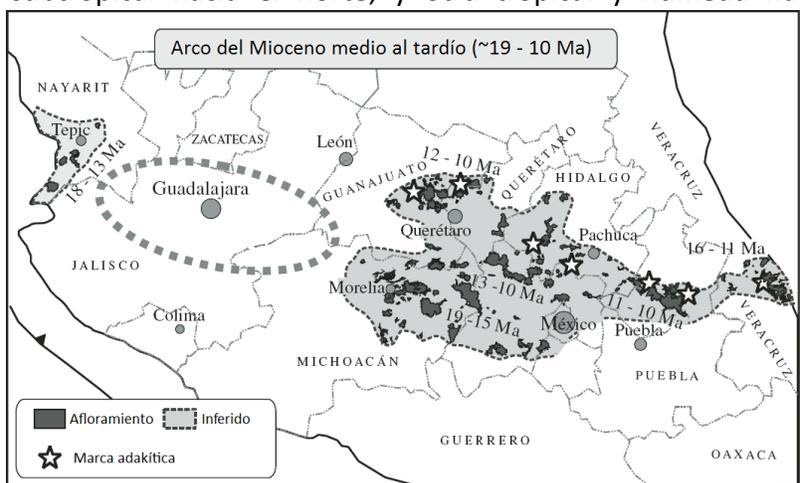


Fig. 4. Principales episodios volcánicos reconocidos en la Faja Volcanica Transmexicana del Mioceno medio al tardío (~19-10 Ma). Modificado de Gómez-Tuena et al, 2007.

profundos cambios en los sistemas hidrológicos debido a la apertura y cierre de cuencas, y por la variación en la altitud (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005), lo que a su vez influyó en la distribución de la vegetación.

Asimismo se ha interpretado que México conformaba una gran semipenínsula, que paulatinamente iba aumentando su extensión hacia el sur (Fig. 5). Esta semipenínsula se encontraba flanqueada por la Sierra Madre Oriental al Este y por la Sierra Madre Occidental al Oeste, la primera con su levantamiento generó el retroceso de las aguas del Golfo de México. En la porción sur de la semipenínsula se comenzaba a formar la Sierra Madre del Sur, y se ha considerado como una continuación del plegamiento de la Sierra Madre Oriental (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Se sugiere que las corrientes de aire húmedo provenían principalmente del Golfo de México. Y se tiene la hipótesis de que las corrientes marinas con aguas cálidas provenían del Ecuador, sin la desviación que

existe actualmente por la presencia del Istmo de Panamá (Bachman, 2001; Mullinns, 1987), por lo que los principales vientos cálidos y húmedos probablemente provenían del proto-Golfo de México. Debido a que la Sierra Madre Oriental aún no tenía la altitud que



Fig.5. Paleogeografía de México y el Caribe, y el patrón general de corrientes marinas superficiales durante el Mioceno medio. Modificado de Droxler (2003)

tiene hoy en día, se considera que la humedad proveniente del proto-Golfo, podía ser retenida y descargada en el centro de la semipeninsula, postulándose de esta forma que las condiciones al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, eran cálido-húmedas (tropicales) y al norte eran cálido subhúmedas (subtropicales; Castañeda-Posadas, 2007).

## 2. JUSTIFICACIÓN

El presente trabajo de determinación paleoclimática es relevante ya que permite inferir algunas de las condiciones bajo las cuales se desarrollaba la comunidad vegetal fósil de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala; en este caso, da una idea más clara de lo que pudo haber sucedido en el Mioceno del centro de México hace aproximadamente 15 M.a. Por otra parte, da la pauta para establecer los cambios de las condiciones climáticas del pasado respecto a las que se presentan actualmente, y así relacionarlos con los procesos geológicos que pudieron originarlos.

## 3. OBJETIVO

Con base en la relación existente entre fisionomía foliar y el clima se realizará un estudio paleoclimático a partir de la paleoflora que prevalecía durante el Mioceno en la región de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala.

#### 4. HIPÓTESIS

Las hojas de angiospermas fósiles del Mioceno de San Esteban Tizatlán tienen características (tales como el tamaño micrófilo a mesófilo, el margen entero y la presencia de algunos ápices acuminados) comúnmente encontradas en comunidades de selvas perennifolias o caducifolias que pueden desarrollarse bajo climas tropicales. Asimismo, en el registro paleobotánico del Mioceno de San Esteban Tizatlán, se reconocen taxa que actualmente se relacionan con climas tropicales (e.g., *Lonchocarpus* Leguminosae; posibles *Tapirira* y *Nothopegia* Anacardiaceae; *Rhamnus* y *Karwinskia* Rhamnaceae). Por otra parte, en Panotla, una localidad cercana a San Esteban Tizatlán y también asignada al Mioceno con base en el estudio de maderas, se han reconocido elementos que se desarrollan de igual forma bajo condiciones tropicales (*Cedrela*, cf. *Hypodaphnis* y *Terminalia*). Estos antecedentes sugieren que el presente análisis paleoclimático obtendrá parámetros propios de un clima tropical. Para reforzar esta idea se espera encontrar nuevos componentes florísticos con afinidad tropical.

#### 5. ANTECEDENTES

##### 5.1. Estudios paleobotánicos previos en la región central de Tlaxcala

En conjunto los estudios realizados en Tlaxcala muestran una historia de profundos cambios geológicos, ligados a la actividad volcánica de la región. Estos cambios a su vez propiciaron cambios en la fisiografía y en las condiciones climáticas que en su momento permitieron el establecimiento de comunidades vegetales diferentes a las que podemos ver en el presente.

Algunos de los estudios paleobotánicos incluyen el trabajo de Castañeda-Posadas (2004) para el Mioceno de Panotla Tlaxcala, donde describe cinco maderas fósiles, tres de las cuales fueron identificadas como angiospermas relacionadas con los géneros *Cedrela* (Meliaceae), *Hypodaphnis* (Lauraceae) y *Terminalia* (Combretaceae) que son de distribución tropical, y dos géneros de gimnospermas, *Taxus* (Taxaceae) y *Podocarpus* (Podocarpaceae) elementos comunes en bosque mesófilos de montaña. Posteriormente

el mismo autor en 2007 realizó un estudio paleoclimático en la misma localidad utilizando caracteres anatómicos de madera fósil. Sugiere que durante el Mioceno medio en Panotla prevaleció un clima Cálido Húmedo, con 31°C, de Temperatura Media Anual y una Precipitación Media Anual de 2172 mm, y añadió que estas condiciones favorecieron el establecimiento de un Selva alta perennifolia. Sugiere que los cambios geomorfológicos, fisiográficos y biológicos de la región de los últimos 12 M.a., son responsables del incremento en la altitud ocasionado por el desarrollo de la Faja Volcánica Transmexicana, procesos que relacionaron a lo largo del tiempo a la vegetación.

Hernández-Damián en 2010 a partir de la diversidad foliar miocénica de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, la cual es objeto del presente estudio, describió e identificó tres improntas foliares, una identificada como una Anacardiaceae con mayor afinidad con los géneros *Cyrtocarpa* y *Nothopegia*, la segunda una Rhmnaceae relacionada con *Rhamnus* y *Karwinskia*, y la tercera identificada como *Lonchocarpus* de Leguminosae. Estos descubrimientos continúan documentando la presencia de la Flora Boreotropical en México, y apoyan la probable existencia de una Selva alta perennifolia y de un clima tropical, como lo sugiere Castañeda-Posadas (2004).

Rico et al. (1993 y 1997) y Villaclara et al. (1993 y 1997) realizaron estudios paleolimnológicos con base en el registro fósil de diatomeas en la parte central de Tlaxcala en secuencias sedimentarias más jóvenes. En las minas de Diatomita “El Lucero o San Simeón” (más antigua) y “Santa Barbara”, se muestra una serie de laminaciones blancas (principalmente diatomeas) y tefras, que impulsaron la proliferación de las diatomeas debido al incremento en la concentración de sílice. Estos registros de acuerdo a Villaclara et al. (2010) sugieren un cambio en la profundidad del lago, de condiciones someras a relativamente profundas, que se interpreta como el desarrollo de un humedal (El Lucero) que posteriormente dio lugar a un lago de aguas dulces (Santa Bárbara). A esta secuencia se le ha asignado una edad del Plioceno por debajo de 2.6 M.a. de acuerdo al fechamiento del basalto en contacto con la diatomita (Sedov et al., 2009).

El Holoceno y Pleistoceno son analizados por Guenther y Bunde (1973) en la región de los lagos de Acuitlapilco, Oriental y Tlalocua, con base en el registro paleopalínológico. Ellos sugieren que alrededor de la cuenca lacustre crecía un bosque templado con la presencia de *Pinus* y *Quercus*, que con el tiempo fue sustituido por un bosque dominado por *Pinus*. El polen de otras coníferas como *Abies*, *Picea* y *Juniperus* sugiere la presencia en el área de zonas más elevadas. Onhgemach y Starka (1978) proponen que aún en tiempos más recientes estos bosques desaparecieron debido a la actividad volcánica, estableciéndose de esta forma comunidades con predominio de herbáceas y pocos elementos arbóreos (Fig. 6).

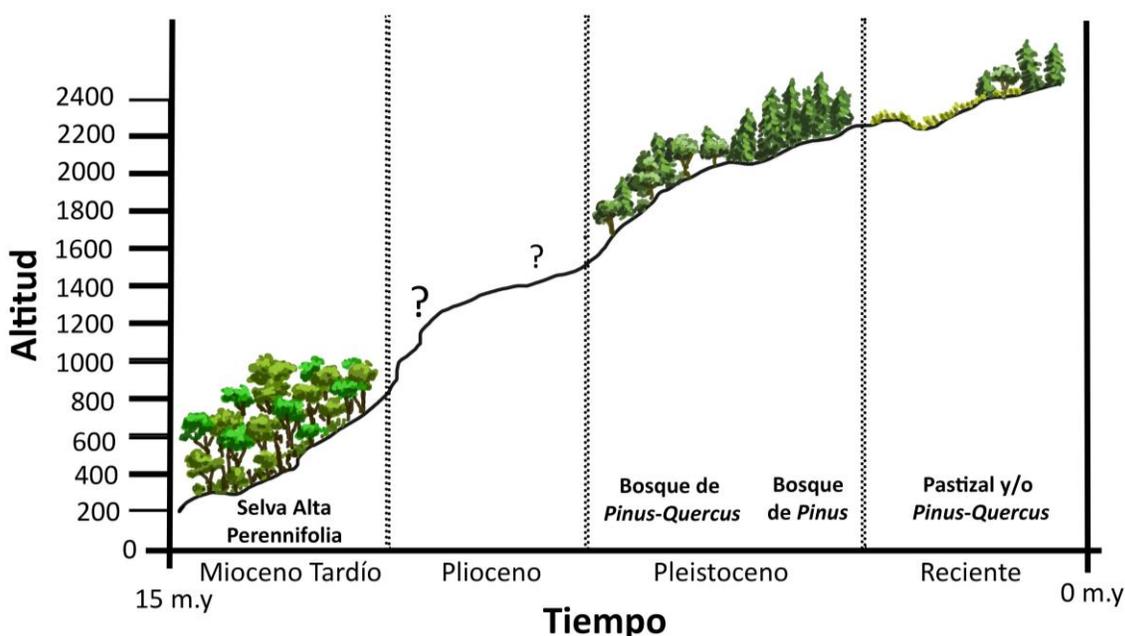


Fig. 6. Perfil topográfico que muestra el cambio de altitud y el cambio en la vegetación desde el Mioceno Tardío, hasta el Reciente, con base en la historia geológica, el registro paleobotánico y palínológico de la región de Tlaxcala. Modificado de Castañeda-Posadas, (2007)

### Estudios previos que utilizaron el método CLAMP en México

El primer trabajo realizado en México que utilizó CLAMP como método para estimar un paleoclima fue el de Velasco de León (1999), para el Oligoceno de Los Ahuehuetes, localidad ubicada al sur del estado de Puebla. Los resultados de esta investigación

sugieren que el tipo de clima que prevalecía en esta región era Templado subhúmedo, con lluvias en verano, donde se desarrolló una comunidad con hojas micrófilas y esclerosadas, que se pudieron haber desarrollado en un matorral xerófilo, chaparral o encinar.

Posteriormente Velasco de León et al. (2010) empleó tanto el Análisis de Margen Foliar como CLAMP, para reconstruir el clima de la Formación pliocénica Atotonilco El Grande, en dos localidades: “Los Baños” y “Santorum”, en la región de Santa María Amajac, Hidalgo. Ellos reportan un clima Mesotermal con temperatura media anual entre 12 y 22°C, amplitud térmica anual de 21°C, marcada variación en las lluvias, humedad anual relativa de 60-70%. Concluyen que el cambio de vegetación de un bosque dominado por *Quercus* a un Matorral Xerófilo fue dado por el levantamiento de la Sierra Madre Oriental que generó una sombra fluvial en la región.

Recientemente Hernández-Villalva (2012) utilizó CLAMP para reconstruir el clima que prevalecía durante el Mioceno medio, en Ixtapa, Chiapas, reportando en particular para la Fm. Ixtapa un clima Semi-Frío Húmedo, que puede estar asociado a un Bosque Mesófilo de Montaña. Su resultado es controversial pues la ecomorfología de las hojas fósiles, sugiere que en la región existió una vegetación tropical estacional, lo que abre un panorama en el que los diferentes escenarios actúan como selectores de la vegetación. Concluye que la diversidad de Chiapas, tanto hoy como en el pasado, es el resultado de la influencia de la fisiografía heterogénea, que provoca fuertes variaciones en el clima y sobre las plantas.

## 6. MÉTODO

### Área de Estudio

San Esteban Tizatlán se ubica en el municipio de Tlaxcala, en la pequeña cordillera conocida como “los Volcanes Blancos”, a 5 km al norte de Tlaxcala capital, sobre el viejo camino a Apizaco, en el estado de Tlaxcala, entre las coordenadas 19° 20' 29.91" N y 98° 12' 53.33" W a una altitud de 2300 a 2500 m s.n.m., al oriente de los estratovolcanes de la Sierra Nevada (Popocatepetl e Iztacczihuatl) y al noreste del conjunto de domos que conforman al Volcán Malinche (Fig. 7). Desde el punto de vista fisiográfico la localidad se encuentra en la Subprovincia de Lagos y Volcanes del Anahuac, parte de la Faja Volcánica Trans-Mexicana. Dicha región tiene un relieve caracterizado por un conjunto de lomeríos, formas cónicas y cañadas con una disección profunda.



Fig. 7. Localización geográfica de San Esteban Tizatlán, en el Estado de Tlaxcala. Modificado de INEGI (2011).

El clima más común en el municipio es templado subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura máxima de 24.3°C y mínima de 7.2°C, precipitación media anual de 800 a 1000 mm. Rzendowski (1988) menciona para la vegetación de Tlaxcala pastizales, matorral xerófilo y bosques de coníferas, apareciendo estos últimos a mayores altitudes y en zonas con cierto grado de conservación (Fig. 8; Hernández-Damián, 2010).



Fig. 8. Paisaje y vegetación observables actualmente en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala.

La geología de San Esteban Tizatlán forma parte de una sucesión sedimentaria del Mioceno tardío, conocida como Bloque Tlaxcala, aún no existe un nombre para la formación. Los sedimentos que contienen a las hojas fósiles son de carácter lacustre y están constituidos por tobas provenientes de actividad volcánica asociada a las primeras etapas de la Faja Volcánica Trans-Mexicana y por estratos delgados claramente lacustres, compuestos por limolitas y lodolitas de color verde, ricos en notronita, que indica depositación en un ambiente salino.

Actualmente ésta secuencia se encuentra expuesta en los escarpes de la Falla Tlaxcala con rumbo general este-oeste, al norte de la carretera San Martín Texmelucan-Tlaxcala. En la base de los depósitos lacustres de Tlaxcala yace un flujo ignimbrítico de color negro, del que se ha reportado una edad K-Ar en plagioclasa de 15.2  $\pm$  07 M.a. (Silva-Romo et al., 2002). A la localidad se le ha dado una edad de 12.3 M.a., aunque puede ser asignado a una edad intermedia entre los 15.2 y los 12.3 M.a. (comunicación personal con Silva-Romo, 2011). En la cima del Bloque Tlaxcala afloran derrames andesíticos de 2.6 M.a. y tobas intermedias del Terciario superior (Mioceno Tardío; Castañeda-Posadas, 2007).

### **Material fósil**

El material fósil utilizado fue recolectado por miembros del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM. En la localidad se encontró una gran variedad de hojas fósiles preservadas como improntas e impresiones carbonosas, las cuales varían en tamaño, la mayoría son micrófilas, aunque las hay también leptófilas y mesófilas; tienen margen generalmente entero, no son lobadas, y la venación primaria es pinnada, mientras que las venas secundarias son broquidódromas, eucantódromas, y en

menor medida craspedódromas. El material tiende a fragmentarse concoidalmente con facilidad por lo que conseguir hojas completas es poco común.

### **Determinación paleoclimática utilizando CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program)**

Para realizar el análisis climático se revisó el material fósil, del cual se eligieron aquellas muestras que se encontraban mejor conservadas y más completas, de tal forma que los caracteres foliares requeridos por CLAMP fueran fáciles de determinar. Se eligió un total de 93 hojas fósiles las cuales se separaron en morfotipos, en los que se pudiera observar con ayuda de un microscopio estereoscópico (Zeiss® Stemi 200-C, y con una lámpara Zeiss 1500 LCD) la forma y radio foliar, tipo de base y ápice, y los patrones de venación primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios,.

Los morfotipos se dibujaron con ayuda de una Tablet Intuos X, y fotografiados con una cámara digital Olympus. Para la elaboración de las láminas fotográficas y edición de los dibujos se usaron los software Corel Draw®X4, Adobe® Photoshop 7.0 y Paint. (Anexo 1).

Posteriormente a la determinación de los morfotipos se elaboró una matriz de datos donde se registraron los 7 caracteres requeridos por CLAMP (Ver Anexo 2). El registro debe ser compatible con las bases de datos proporcionadas por CLAMP, por lo que se descargó del sitio de CLAMP en internet la tabla para registro Score100M.xls en formato para Excel (<http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>). Dicha tabla además calcula el porcentaje de hojas para cada carácter, dato requerido para integrar la información a las bases de datos de CLAMP. Se registró la presencia de los caracteres con 1 y la ausencia con 0, cuando el morfotipo presentaba más de un estado de carácter, el registro se hizo en decimales, si había dos estados de carácter a cada uno se le asignó 0.5, si eran tres se asignó 0.33, y así sucesivamente, tal como lo establece CLAMP. Cuando uno o más caracteres no podían ser establecidos para algún morfotipo, el dato en la matriz se dejaba en blanco, lo que no afectaba al análisis.

De las bases de datos proporcionadas por CLAMP, se utilizó la que contenía 144 sitios de vegetación actual, creciendo bajo condiciones climáticas conocidas de regiones templadas, principalmente del hemisferio norte, una con los datos de las fisionomías foliares (Physg3brcaZ(1).xls) y otra con los datos meteorológicos (Met3brAZ.xls) ambas en formato de Excel (disponibles en <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>). No se eligió otra base de datos que contenía información de 173 sitios, ya que a diferencia de la de 144, ésta tiene algunos sitios donde se presentan inviernos por debajo del punto de congelación. De acuerdo a la hipótesis de este trabajo se espera encontrar condiciones cálidas, en las que no existieron temperaturas por debajo de los 0° C, por lo que se optó por utilizar la base de datos de 144 sitios.

Los datos de las hojas fósiles son convertidos a porcentajes de automático por la tabla de registro en Excel, de esta forma se trabaja con la proporción de cada estado de carácter respecto al total de muestras, siendo posible conocer qué estado de carácter dominaba más o dominaba menos en la población. Además de que es la proporción de los estados de carácter la que se relaciona con el clima. Los porcentajes se integraron a la base de datos, que también son porcentuales, y se realizó su ordenación por medio de un análisis de correspondencia canónico, por medio del software CANOCO 4.5 para Windows. Con la herramienta WCanolmp se convirtieron los datos de Excel en información compatible con CANOCO. Posteriormente se realizó el análisis con CANOCO, eligiendo la opción de variables ambientales y especies, y la de CCA (Análisis de Correspondencia Canónico). El resultado del análisis, es un archivo denominado de solución, que cuando se le dio un nombre se puso la terminación: xls, para que pudiera ser abierto en Excel. Tal archivo tiene las coordenadas de los ejes de la representación gráfica de la ordenación (o biplot). Se copiaron las coordenadas de los ejes del 1 al 4, correspondientes a San Esteban Tizatlán, y se pegaron en el espacio azul claro en la parte izquierda inferior de la hoja de cálculo Res3brcaZ(1).xls, también disponible en el sitio de CLAMP en internet. La hoja de cálculo estima automáticamente las variables paleoclimáticas, por medio de calibraciones de los vectores climáticos ya incorporadas, que fueron hechas por medio de regresiones polinomiales de segundo orden.

## **Identificación del material fósil**

Además de la determinación paleoclimática con CLAMP se identificaron taxonómicamente algunos ejemplares para así proponer las posibles condiciones climáticas en donde vivían dichos taxa.

Se consultó a la Dra. Laura Calvillo Canadell para la orientación y sugerencia de la posible afinidad taxonómica del material fósil. Se realizaron comparaciones con ejemplares herborizados del Herbario Nacional de México (MEXU) de los que se tomaron muestras para someterlos a la técnica de aclarado de hojas propuesta por Payne (1969), sustituyendo la forma de encapsulado por una resina de poliéster. El aclarado de hojas permite una observación más detallada de características como los patrones de venación, los cuales son muy importantes para hacer una correcta identificación.

La técnica de aclarado de hojas puede variar en la concentración de las soluciones y en los tiempos para cada paso, de acuerdo a las particularidades de las diferentes muestras, su textura, tipo de pigmentación, tipo de cutícula, y características químicas. La técnica se describe a continuación:

1. Las muestras de hojas y/o foliolos se rehidrataron en agua de 30 a 50°C, durante aproximadamente 30 minutos.
2. Se sumergieron durante un día en una solución de NaOH al 20%, disuelta a una temperatura de 50°C aproximadamente.
3. Las hojas se pasaron a una solución de cloro al 10%, hasta que estas perdieron su pigmentación y quedaron blancas.
4. Posteriormente se pasaron a una solución de alcohol al 50% por un día para eliminar el exceso de cloro y volver más rígidas las muestras y permitir su manipulación.
5. Se tiñeron en una solución de safranina, de una a cuatro horas.
6. Se pasaron a un tren de alcoholes al 50, 70 y 100% de concentración, para eliminar el exceso de safranina y deshidratar las muestras, dejándolas un día en cada solución.

7. Antes del encapsulado se pasaron a xilol, para eliminar el alcohol, durante aproximadamente 30 minutos.
8. Se encapsularon en resina poliéster, en un molde de polietileno apropiado, utilizando 35 gotas de catalizador K-400, por cada 100 ml de resina, después de un día se extrajeron las muestras ya encapsuladas.
9. Las hojas encapsuladas se lijaron con lijas de agua del número 80, 180, 320, 360, 500, 600, 1000 y 1200, en el orden mostrado, para eliminar los residuos de resina no catalizada y eliminar las imperfecciones dejadas por el molde.
10. Finalmente se pulieron con pasta y con ayuda de un motor con discos de algodón.

La identificación se realizó con los ejemplares que tenían una mayor similitud con el material fósil. Los caracteres foliares tanto del material fósil como del actual fueron descritos con ayuda del Manual de Arquitectura Foliar de Ellis et al. (2009). Las hojas se observaron con un microscopio estereoscópico Zeiss® Stemi 200-C, con una lámpara Zeiss 1500 LCD; y con un microscopio estereoscópico Zeiss Discovery V8, con una lámpara Zeiss CL 1500 FCO. Se fotografió el material con una cámara digital Cannon® Power Shoot A640y se elaboraron láminas fotográficas.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Morfotipos

Se reconocieron 72 morfotipos a partir de 93 muestras de hojas fósiles, los cuales son considerados en este estudio como una muestra representativa de la comunidad fósil. Las diferentes formas foliares y tamaños hacen evidente la diversidad que existía en el Mioceno en San Esteban Tizatlán (Fig. 13). La fisionomía de las hojas fósiles fue registrada en porcentajes para cada uno de los caracteres que fueron integrados a la base de datos proporcionada por CLAMP. De tal forma que la fisionomía foliar que caracterizaba a la comunidad fósil, puede ser representada por medio de dichos porcentajes:

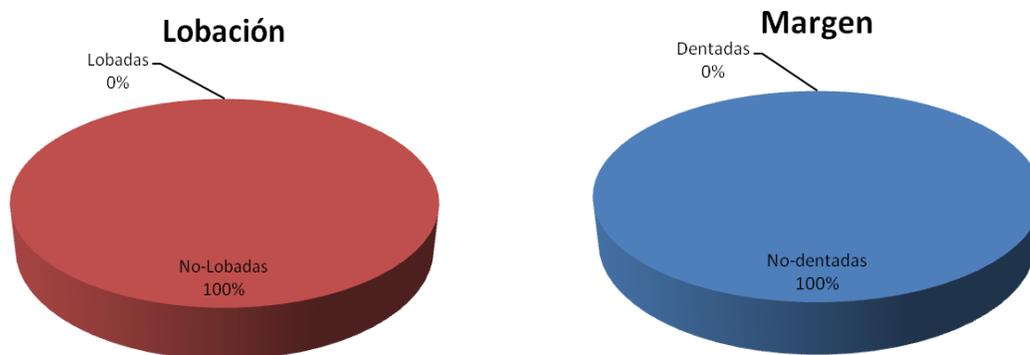


Fig. 9. Porcentajes del tipo de lobación y margen de los morfotipos. Se observa que todas las hojas son No-Lobadas y de margen Entero (No-Dentado). Un porcentaje del 100% de hojas con margen entero, sugiere claramente que el clima era cálido.

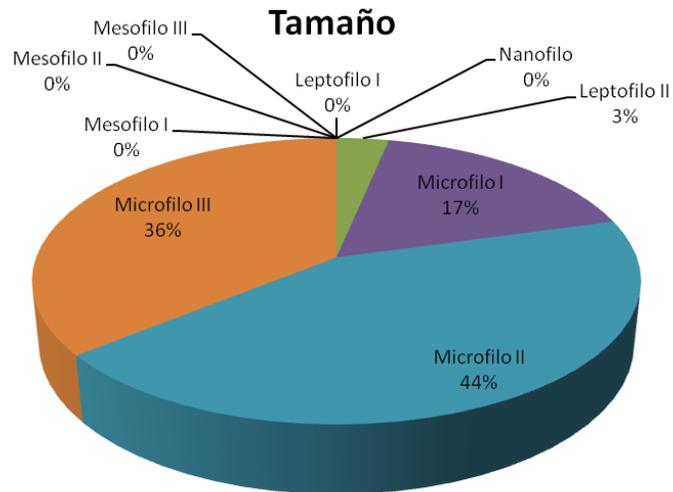


Fig. 10. Porcentajes de los distintos tamaños laminares de los morfotipos. Los tamaños micrófilos fueron los mejor representados, 44% de los morfotipos tenían un tamaño Micrófilo II, seguido por el Micrófilo III con el 36%, mientras que el Micrófilo I tuvo 17% del porcentaje. Solo 3% de los morfotipos tenían un tamaño Leptófilo II. El resto de las categorías de tamaños laminares estuvieron ausentes, las cuales se encontraban en los extremos de la escala de tamaños, los más pequeños y los más grandes.

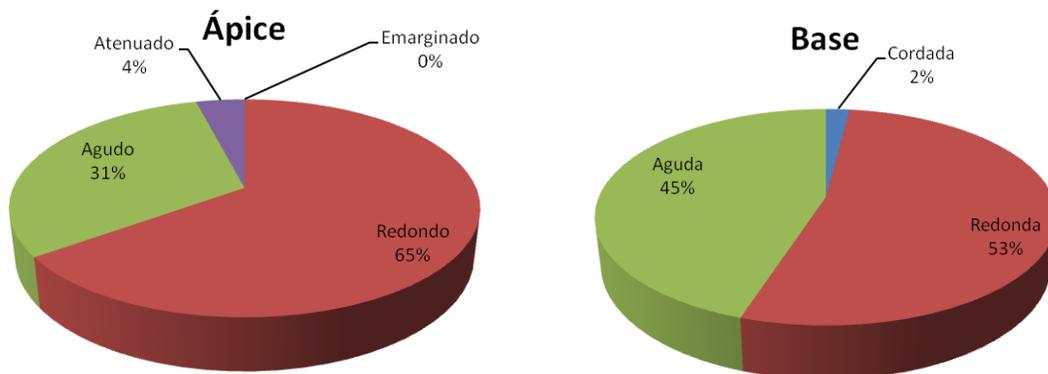


Fig. 11. Porcentajes del tipo de ápice y base de los morfotipos. En cuanto al ápice, el redondo fue el que obtuvo el mayor porcentaje, con 65%, seguido por el ápice agudo, con 31%, y con 4% de ápices atenuados, mejor conocidos como puntas de goteo, que son comúnmente encontradas en vegetaciones tropicales. El ápice emarginado está ausente. Los tipos de base más comunes fueron la redonda, con 53% , seguida por la base aguda, con 45%; la base cordada estuvo presente en 2% de los morfotipos.

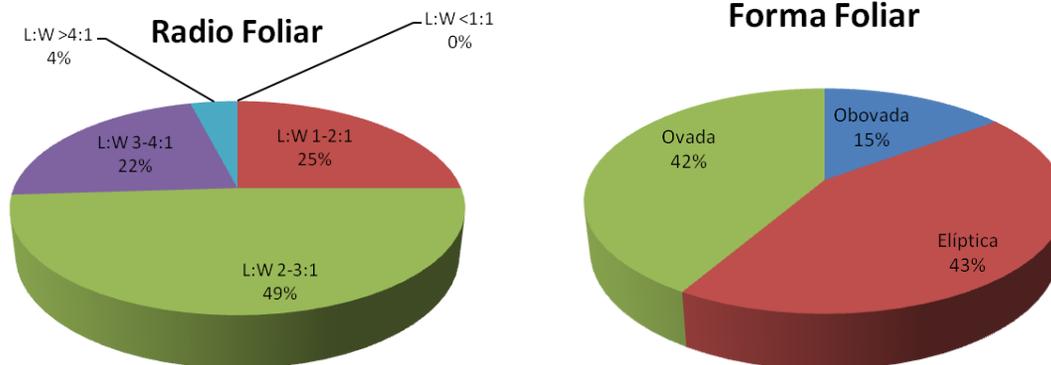


Fig 12. Porcentajes del radio foliar y de la forma foliar. El radio foliar más común entre los morfotipos fue el de 2-3:1 con el 49%, seguido por los radios foliares 1-2:1 y 3-4:1 con porcentajes similares, con 25% y 22% respectivamente, y por último está el radio >4:1 con el 4%. El radio foliar <1:1 no estuvo presente. Respecto a la forma foliar la elíptica y ovada obtuvieron porcentajes similares, la elíptica 43% y 42% respectivamente, mientras que la forma obovada obtuvo el 15%.

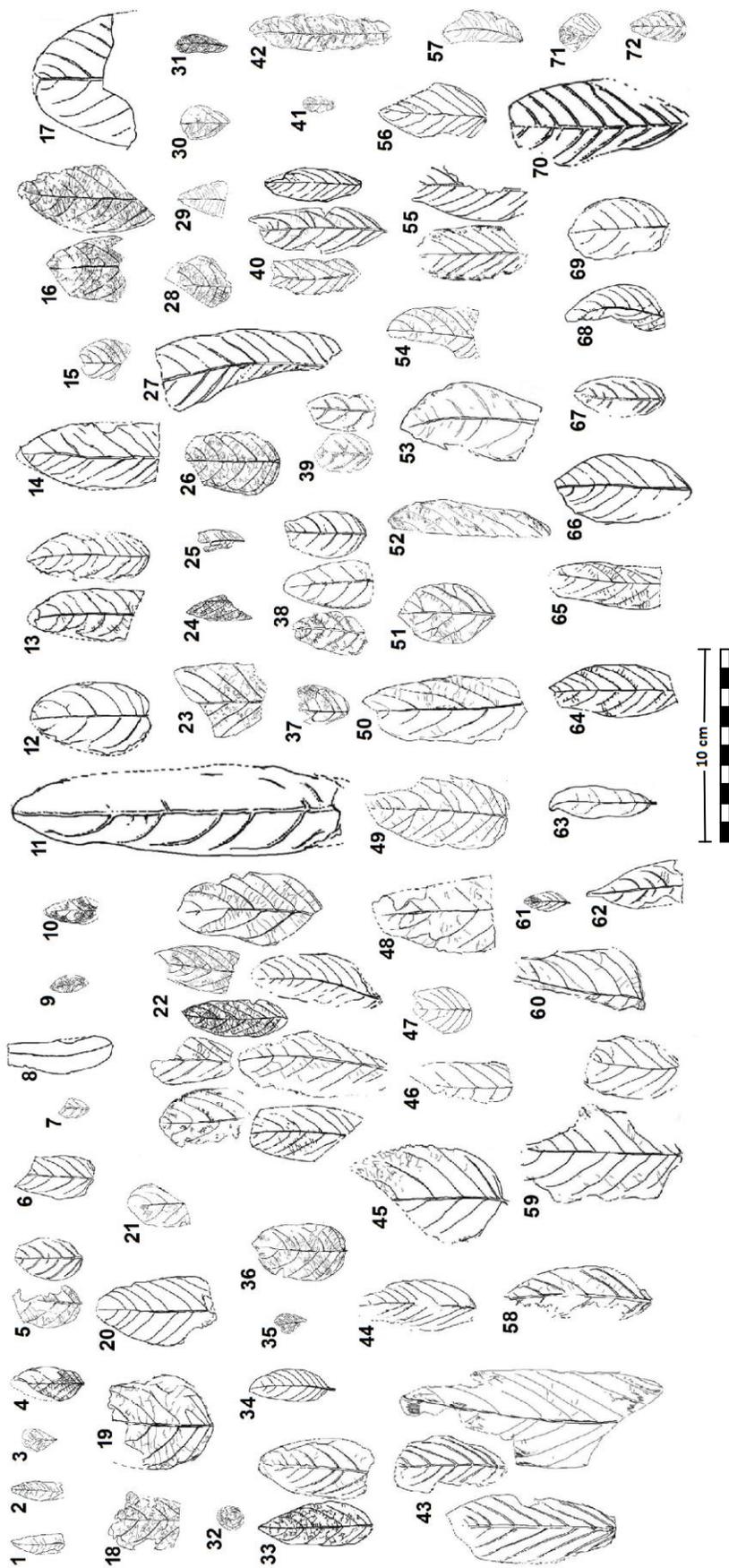


Fig.13. Representación gráfica de los morfotipos empleados en el análisis climático con CLAMP. Se representan 93 hojas agrupadas en 72 morfotipos. La mayoría de los de ellos cuentan con solo una hoja como representante, otros morfotipos tienen dos hojas o tres agrupadas, una excepción es el morfotipo 22 con 8 hojas, el cual es importante ya que dentro de él se encuentra una hoja que ha sido identificada como Rhamnaceae en otro trabajo.

## 7.2. Análisis Climático con CLAMP

Los parámetros climáticos estimados con el método de CLAMP se muestran en la tabla 1.

**Tabla. 1. Parámetros climáticos para el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlax., estimados con CLAMP.**

Parámetros Climáticos Estimados	Valor	Desv. Est
Temperatura Media Anual (TMA)	21.52 °C	1.18
Temperatura Media del Mes más Cálido (TMMC)	26.19 °C	1.58
Temperatura Media del Mes más Frío (TMMF)	17.20 °C	1.88
Duración de la Estación de Crecimiento (DEC)	11.69 meses	0.71
Precipitación Media durante la Estación de crecimiento (PMEC)	2999.51 mm	33.68
Precipitación Mensual Media de la Estación de Crecimiento (PMMEC)	222.88 mm	3.68
Precipitación durante los Tres Meses más Húmedos (3-HUM)	1119.12 mm	14.03
Precipitación de los Tres Meses más Secos (3-SEC)	268.48 mm	9.32
Humedad Relativa (HR)	59.10 %	7.29
Humedad Específica (HE)	8.18 g/kg	0.91
Entalpia (ENTAL)	31.54 kJ/kg	0.32

La temperatura media anual obtenida es del tipo tropical, es decir, por encima de los 20°C (Demangeot, 1989). A pesar de ser una temperatura cálida, no es tan alta como en las zonas ecuatoriales y áridas actuales que presentan una temperatura media anual cercana a los 30°C. La diferencia entre la temperatura media del mes más cálido y la temperatura media del mes más frío es de 8.9 °C, que es una amplitud térmica anual típicamente tropical (menor a 10°C), es alta si se considera que en el Ecuador es inferior a 3°C.

La duración de la estación de crecimiento es muy larga, prácticamente constante a lo largo del año. La precipitación durante este periodo es muy alta y se interpreta como la precipitación media anual, ya que ésta se estima en 11.7 meses y si se contempla el error estándar la duración de la estación de crecimiento podría ser incluso los 12 meses del año. Esta cantidad de lluvia, nos indica un clima húmedo, también sugerido por la precipitación media mensual de la estación de crecimiento.

La diferencia entre la precipitación de los tres meses más húmedos y la de los tres meses más secos es de 850.64 mm, lo que indica que las lluvias no eran constantes durante todo el año. Si se toma la precipitación de los tres meses más secos, y la dividimos entre tres, se obtiene una aproximación a la precipitación del mes más seco que sería de 89.5 mm, asumiendo que las precipitaciones durante los tres meses no hayan variado drásticamente entre sí. Este dato expresa una estacionalidad poco marcada, no se puede hablar de un régimen de lluvias en verano, ya que la precipitación del mes más seco no es 10 veces menor que la precipitación que podría tener el mes más húmedo, que sería de 373.04 mm (estimada de la precipitación de los tres meses más húmedos y dividiéndola entre tres). Pero si es evidente que hay una precipitación mayor durante el verano, sin presentarse una ausencia de humedad durante la temporada de secas, que ha sido relacionada con los tres meses más secos que tienen una precipitación de 268 mm.

La humedad relativa del 59.10 %, es moderada, no es tan alta como en las zonas ecuatoriales donde la humedad relativa puede ser del 80 al 100%, pero no es tan baja como en las zonas desérticas donde la humedad relativa generalmente es inferior al 50%. La entalpia representa la cantidad total de energía, en este caso calor, que tiene el aire. De acuerdo a los datos obtenidos en un kg de aire, hay 8.18 g de vapor de agua, que tienen una energía de 31.54 kJ, que equivale a 7538.24 calorías. Esta energía, conocida como calor latente de condensación es liberada cuando el vapor de agua se condensa calentando la atmósfera.

Los datos de temperatura y precipitación obtenidos en este trabajo permiten establecer un tipo de clima al que puede asociarse la comunidad vegetal fósil, de acuerdo al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. La temperatura del mes más cálido y la del mes más frío, aunadas a la alta precipitación durante la estación de crecimiento, permiten asociar el clima al grupo climático C (templado), ya que la temperatura media del mes más frío es menor a 18°C y mayor a 3°C, y la temperatura media del mes más cálido es mayor a 10°C.

Este estudio propone que en San Esteban Tizatlán hace casi 12 m.a. existió un clima **Cfa, Templado húmedo con Lluvias Abundantes todo el año con Veranos Cálidos**. Para ser considerado como tal la precipitación del mes más seco debe ser superior a los 60 mm y lo es tentativamente con los 89.5 mm estimados. Además se le ha designado como un clima con veranos cálidos, ya que la temperatura del mes más cálido es mayor a 22°C.

De acuerdo al Sistema de Clasificación Climática de Köppen modificado por Enriqueta García (1973) para climas de México, el clima también puede integrarse al grupo climático C, por la misma razón que en sistema de Köppen. El subgrupo asignado sería el **(A) C Semicálido del grupo C**, por tener una temperatura media anual mayor a 18° C. El tipo climático es **f(m) húmedo con lluvias todo el año, más intensas durante el verano**, debido a que la precipitación del mes más seco es mayor a 60 mm, y porque el porcentaje de lluvia invernal (considerando a la precipitación del invierno como la de los tres meses más secos), que es del 8.95%, es menor al 18% necesario para considerarlo del tipo (f). Este mismo sistema de clasificación, también permite identificar una oscilación anual de las temperaturas medias mensuales extrema (e), debido a que la diferencia entre la temperatura media del mes más cálido y la del mes más frío (8.9° C) se encuentra entre 7 y 14° C.

### **7.3. Descripción taxonómica**

Se describieron y se ubicaron taxonómicamente los morfotipos, el 35, 37 y 31, de acuerdo con el esquema de clasificación de APG III (2009). Con afinidad a los géneros *Pithecellobium* y *Abarema* (Leguminosae). Los cuales fueron reconocidos como foliolos y no como hojas posterior a su identificación.

**Familia:** Leguminosae

**Subfamilia:** Mimosoideae

**Tribu:** Ingeae

**Género:** *Abarema* Pitter.

**Etimología:** *Abarema*, tiene su origen probablemente en el nombre vernáculo de la especie *A. filamentosa* (Benth) Pittier, barbatimão, llamada así por las tribus Tupi-Guarani de Brasil.

**Localidad:** San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, 5 km al norte de Tlaxcala Capital (19° 20'33'' N, 98° 13'18''W).

**Formación:** No definida, la secuencia forma parte del Bloque Tlaxcala.

**Estratigrafía:** Depósitos lacustres, una sucesión de lodolitas, limolitas, tefras con paleosuelos y algunos conglomerados de origen fluvial.

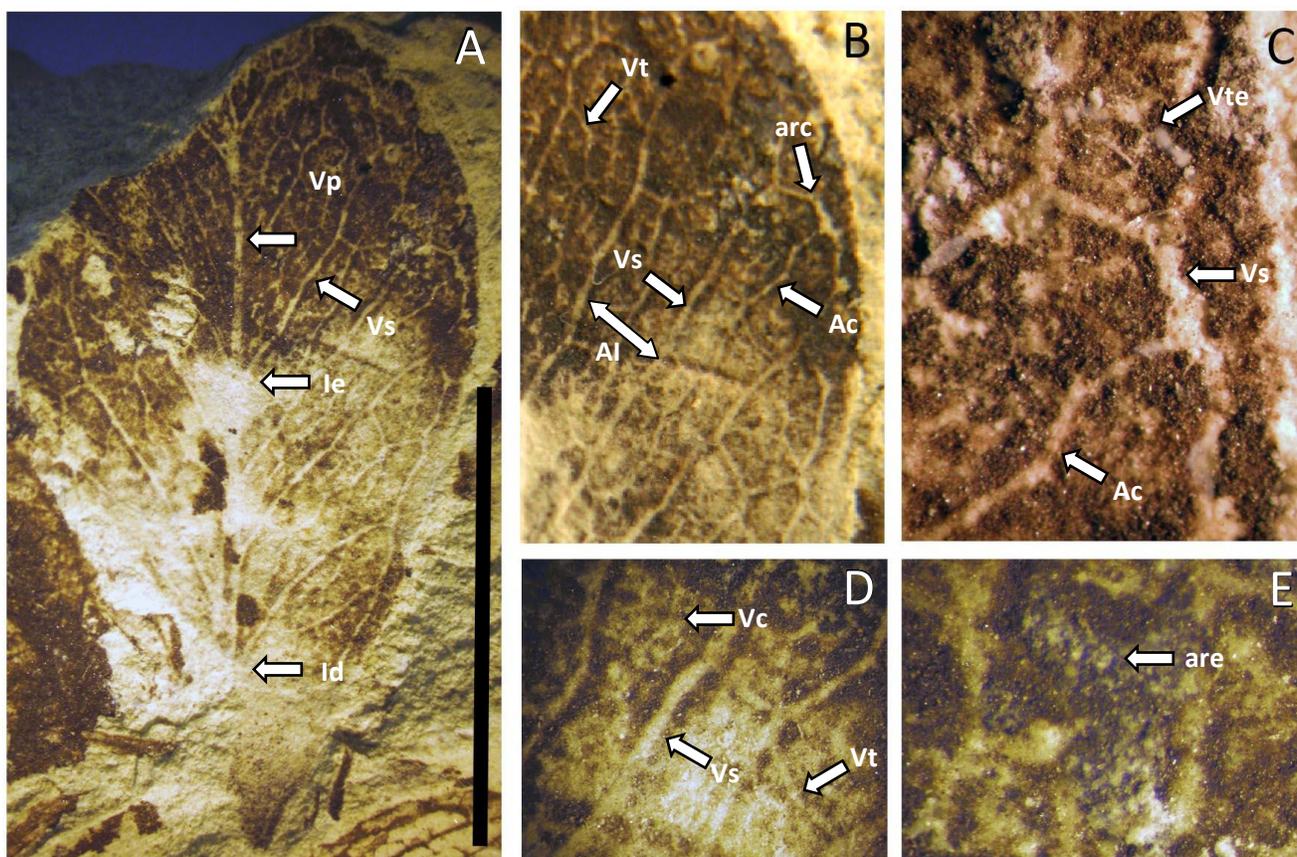
**Edad:** Entre los 15.2 y los 12.3 M.a.

**N° de especímenes examinados:** 1

### **Descripción**

Foliolo incompleto de forma obovada, lámina simétrica de 18 mm de largo, y ancho de 9.5 mm, área laminar aproximada de  $128 \text{ mm}^2$ , de tamaño nanófilo, radio laminar de 1.8:1, margen entero. Ápice incompleto, al parecer de forma convexa-redonda, que forma un ángulo obtuso de  $132^\circ$  con vértice en la vena media. La base es de forma cuneada formando un ángulo agudo de  $76^\circ$  respecto a la vena media. Venación de primer orden pinada. El segundo orden de venación es broquidódromo simple, el espacio entre las venas secundarias mayores es regular. El ángulo que forman éstas respecto a la vena media es variable, gradualmente más agudo hacia el ápice, de  $40^\circ$  a  $30^\circ$ . La primera vena secundaria mayor a partir de la base tiene un cambio abrupto del ángulo de  $35^\circ$ , más agudo que el ángulo de  $40^\circ$  de la secundaria mayor suprayacente. La unión de estas venas respecto a la vena media es decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Las venas de tercer orden forman un patrón reticulado irregular, con ángulos irregulares, las venas terciarias epimediales también forman un patrón reticulado irregular y ambos tipos de venas terciarias en conjunto forman un patrón admedial compuesto, que hace contacto con los arcos formados por las venas secundarias mayores. Las terciarias exteriores a su

vez forman arcos que constituyen la venación última terminal. El cuarto orden de venación tiene un patrón reticulado irregular y en algunas zonas se logra observar con dificultad areolas con un desarrollo moderado a bueno (Lamina 1).



**Lámina. 1.-** Foliolo Fósil *Abarema* Pitter. **Fig. A.** Foliolo fósil incompleto de tamaño nanófilo, radio laminar de 1.8.; de forma obovada, simétrico y de margen entero, con ápice convexo redondeado de ángulo obtuso de 132°, y base cuneada con un ángulo agudo de 76°. Venación de primer orden (Vp) pinada; patrón de venación de segundo orden (Vs) de tipo broquidódromo simple con un espaciado regular que se incrementa ligeramente hacia el ápice, y con inserción a la vena media decurrente (Id) en las venas más basales y con inserción a la vena media excurrente (Ie) hacia el ápice. Escala = 1 cm. **Fig B.** Acercamiento de la región intercostal (Al) del foliolo fósil, donde se muestran los arcos (arc) formados por las venas secundarias mayores, se distingue el patrón de venación de tercer orden (Vt) que forma un patrón reticular al azar, así como, el patrón admedial compuesto (Ac). **Fig. C.** Acercamiento de las terciarias exteriores (Vte) que forman arcos sin llegar al margen, el patrón de venación de segundo orden (Vs) y la inserción del patrón admedial compuesto (Ac) en el arco formado por las venas secundarias. **Fig. D.** Acercamiento al cuarto orden de venación (Vc) reticular irregular, entre venas de segundo (Vs) y tercer orden (Vt). **Fig. E.** Acercamiento a una zona donde se observan areolas (are).

### Comparación con taxones actuales

Aunque el foliolo fósil es semejante con *Abarema* y *Pithecellobium*, una característica que permitió ubicar al foliolo fósil dentro de *Abarema* Pittier. y fuera de *Pithecellobium* Mart. Fue el espaciado regular de las venas secundarias presente en *Abarema*. Otra característica importante es el curso de las venas secundarias basales, que corren de manera paralela al margen, dejando una estrecha área entre éste y las venas secundarias donde las venas terciarias exteriores no se desarrollan o se desarrollan pobremente. Además de que los arcos formados por las venas secundarias no tienen una curvatura marcada. Estas características se encuentran generalmente en *Abarema*, mientras que en *Pithecellobium*, el curso de las venas secundarias basales permite un mayor desarrollo de las venas terciarias exteriores, y los arcos descritos por las venas secundarias basales tienen una mayor curvatura.

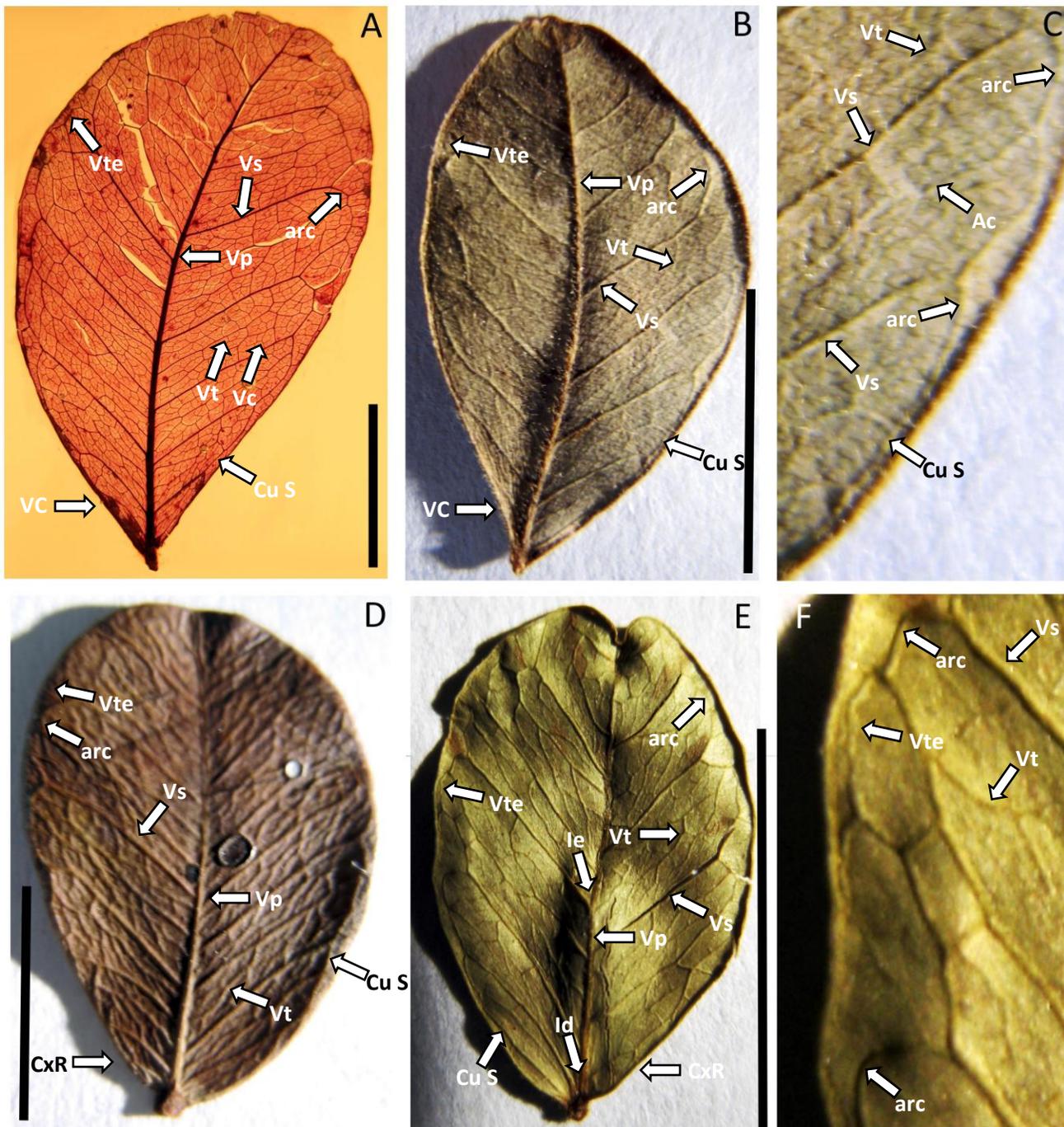
Los caracteres foliares del fósil permiten compararlo con el género *Abarema* (Leguminosae, Mimosoideae, Ingeae). Se comparó al fósil con las especies *Abarema adenophorum* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes., *A. jupunba* (Willd.) Britton & Killip, *A. filamentosa* (Benth.) Pittier, y *A. zolleriana* (Standl. & Steyerl.) Barneby & J. W. Grimes. Comparten con el taxón fósil la forma obovada de la lámina, margen entero, ápice convexo-redondo, venación de primer orden pinnada, el segundo orden de venación broquidódromo simple con espaciado regular, ángulos formados por las venas secundarias mayores incrementándose hacia la zona proximal, tercer orden de venación reticulado irregular, venas terciarias exteriores que forman arcos y forman la venación última marginal, y cuarto orden de venación reticulado irregular. Así mismo, las especies actuales presentan un orden de venación de quinto orden reticular irregular y areolación de moderada a bien desarrollada, como en el fósil (Lámina 2).

Los foliolos de plantas actuales estudiados son simétricos, tal como el fósil, sin embargo, los foliolos de *A. adenophorum* y *A. jupunba* son ligeramente asimétricos, ausente en el fósil. Las bases en las especies observadas son tanto cuneadas como el fósil, pero llegan a ser convexas redondeadas, la base del fósil tiene una mayor similitud con las

de *A. adenophorum* y *A. jupunba*. La inserción a la vena media excurrente hacia el ápice y decurrente hacia la base aunque es poco marcado en las especies actuales, sin embargo, es posible observarse en *A. zolleriana*. El patrón terciario compuesto admedial, característica muy particular del fósil, está presente en *A. jupunba*.

El grosor de la vena de primer orden del fósil es similar al de las especies estudiadas; hacia la base, las especies actuales presentan un engrosamiento de la vena media, hasta hacer contacto con el peciolo, característica que por falta de preservación, no se puede determinar en el fósil.

Si bien el fósil es similar a las especies mencionadas, no se puede determinar con exactitud a que especie pertenece al tener un mosaico de caracteres que se encuentran en diferentes especies actuales, lo que sugiere que la planta a la que pertenece el foliolo estudiado representa una nueva especie del género *Abarema*.



**Lámina. 2.-** Foliolos del género *Abarema* Pitter. que presentan forma obovada, margen entero, ápice convexo-redondo, venación de primer orden pinnada (Vp) que se engrosa hacia la base, segundo orden de venación broquidódromo simple (Vs) con espaciado regular, arcos (arc) formados por la venas secundarias mayores, y venas secundarias basales con curso paralelo al margen (CuS), dejando poco espacio para las terciarias exteriores, tercer orden de venación reticulado irregular (Vt), venas terciarias exteriores que forman arcos (Vte), y cuarto orden de venación reticulado irregular (Vc). **Fig. A.** *A. adenophorum* (Ducke) Barneby & J.W. Grimes que tienen curvatura en la lámina, se muestra la base cuneada (CU) **Fig. B.** *A. jupunba* (Willd.) Britton & Killip. se muestra una curvatura en la lámina, y base cuneada (CU) **Fig. C.** Acercamiento al área intercostal de *A. jupunba* que muestra un patrón terciario admedial compuesto (Ac) y el curso de las venas secundarias basales paralelo al margen (CuS). **Fig. D.** *A. filamentosa* (Benth.) Pittier que muestra base convexa-redondeada (CxR) **Fig. E.** *A. zolleriana* (Standl. & Steyerl.) Barneby & J. W. Grimes con base convexa-redondeada (CxR), y muestra una inserción de las venas media excurrente (Ie) hacia le ápice y decurrente (Id) hacia la base **Fig. F.** Acercamiento a las terciarias exteriores (Vte) de *A. zolleriana*. Escala = 1 cm.

**Familia:** Leguminoseae

**Subfamilia:** Mimosoideae

**Tribu:** Ingeae

**Género:** *Pithecellobium* Mart.

Tipo 1

**Etimología:** *Pithecellobium*, Procede del griego *pithekos* = mono y *ellobion* = arete, pendiente, aludiendo a los frutos de algunas especies.

**Localidad:** San Esteban Tizatlán, Tlaxcala a 5 km al norte de Tlaxcala Capital (19° 20'33'' N, 98° 13'18''W).

**Formación:** No definida, la secuencia forma parte del Bloque Tlaxcala.

**Estratigrafía:** Depósitos lacustres, una sucesión de lodolitas, limolitas, tefras con paleosuelos y algunos conglomerados de origen fluvial.

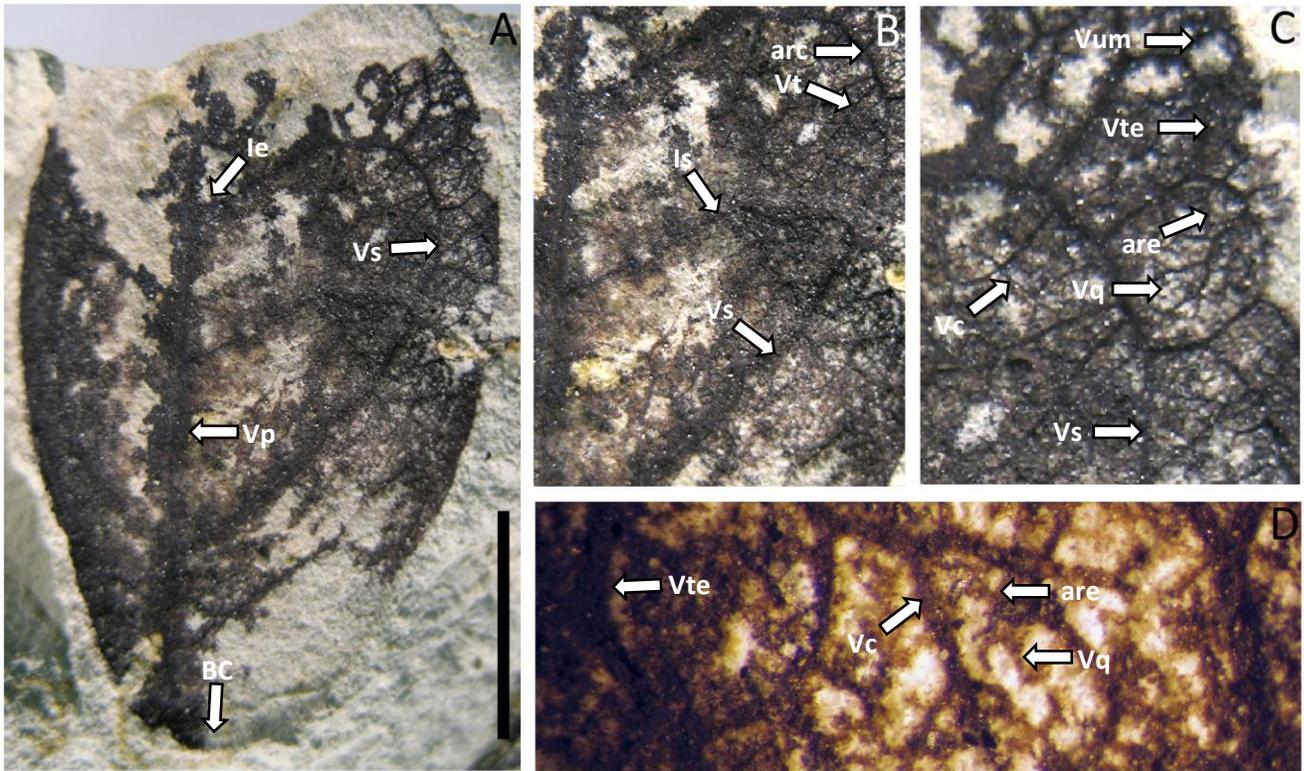
**Edad:** Entre los 15.2 y los 12.3 M.a.

**N° de especímenes examinados:** 1

### **Descripción**

Foliolo fósil incompleto de forma obovada, con área laminar aproximada de 1125 mm<sup>2</sup>, de tamaño micrófilo, el largo de la lámina es de 15 mm, y el ancho de 10 mm, el radio laminar de 1.65:1. La lámina es asimétrica y de margen entero. Ápice incompleto, que por el curso del margen debió ser convexo redondo, con un ángulo de 120° respecto a la vena media. La base asimétrica, es convexa redonda y compleja en la mitad más amplia del foliolo, tiene más de un punto de inflexión entre la base y la inserción del peciolo, la base forma un ángulo obtuso de 115° respecto a la vena media. La venación de primer orden es pinnada y la de segundo orden es broquidódroma simple, son visibles cuatro venas secundarias mayores a cada lado de la vena media, recorren el 75% de la superficie

laminar, espaciado entre venas secundarias mayores irregular, el área intercostal de la tercera vena a partir de la base es la más amplia y mide 13 mm, el ángulo que forman respecto a la vena media es regular, la unión de estas venas con la vena media es de tipo excurrente. Vena intersecundaria presente en el área intercostal más amplia de la lámina, con curso proximal paralelo a las secundarias mayores y curso distal perpendicular a la secundaria mayor subyacente, con longitud mayor al 50% de la secundaria mayor subyacente, su frecuencia es menor a una por área intercostal. El tercer orden de venación es reticulado irregular. Las venas terciarias exteriores forman arcos y las venas terciarias epidemiales no son distinguibles. El cuarto orden de venación también es reticulado irregular y el quinto orden de venación se ramifica libremente. La areolación es moderadamente desarrollada. La venación última marginal está constituida por las venas de cuarto orden que a su vez forman arcos. El color oscuro de la impronta foliar, indica una alta concentración de materia orgánica, sugiere la presencia de una cutícula gruesa y posible textura laminar coriácea (Lámina 3).



**Lámina. 3.-** Foliolo fósil de *Pithocellobium* Mart Tipo 1. **Fig. A.** Foliolo fósil incompleto de tamaño micrófilo, radio laminar de 1.65:1, de forma obovada, asimétrico y de margen entero, con ápice convexo redondeado y base convexa redonda que se vuelve compleja (BC) en la mitad más amplia del foliolo. Patrón de venación de primer orden (Vp) de tipo pinado; y patrón de venación de segundo orden (Vs) de tipo broquidódromo simple, con inserción a la vena media excurrente (le). Escala = 1 cm. **Fig B.** Acercamiento al foliolo fósil, donde se muestran los arcos (arc) formados por las venas secundarias mayores y se destacan la presencia de una intersecundaria (Is). Así mismo, se distingue el patrón de venación de tercer orden (Vt) que forma un patrón reticular irregular. **Fig. C.** Acercamiento a los ordenes mayores de venación, las terciarias exteriores (Vte) que forman arcos sin llegar al margen, las venas de cuarto orden (Vc) formando retículo irregular y las venas de quinto orden (Vq) ramificándose libremente. Se distingue areolación (are) desarrollada de manera moderada. **Fig. D.** Acercamiento al quinto orden de venación (Vq) y la areolación (are) moderadamente desarrollada, dentro de un arco formado por venas de tercer orden exteriores (Vte) y donde se muestra también el cuarto orden de venación (Vc).

**Género:** *Pithecellobium* Mart.

Tipo 2

**Etimología:** *Pithecellobium*, Procede del griego *pithekos* = mono y *ellobion* = arete, pendiente, aludiendo a los frutos de algunas especies.

**Localidad:** San Esteban Tizatlán, Tlaxcala a 5 km al norte de Tlaxcala Capital (19° 20'33'' N, 98° 13'18''W).

**Formación:** No definida, la secuencia forma parte del Bloque Tlaxcala.

**Estratigrafía:** Depósitos lacustres, una sucesión de lodolitas, limolitas, tefras con paleosuelos y algunos conglomerados de origen fluvial.

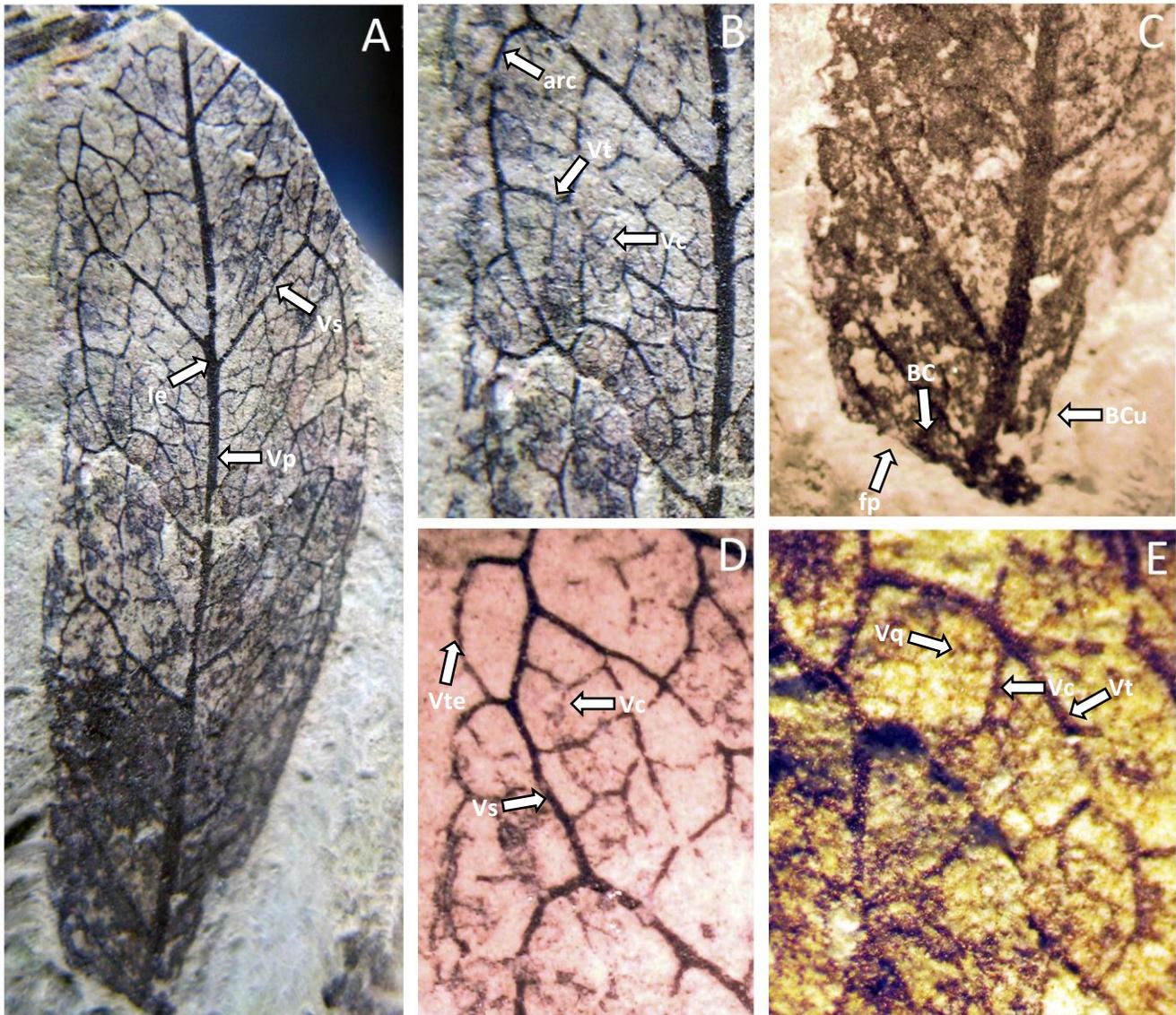
**Edad:** Entre los 15.2 y los 12.3 M.a.

**N° de especímenes examinados:** 1

### **Descripción**

Foliolo fósil incompleto de forma obovada de margen entero, con área laminar de 180 mm<sup>2</sup>, de tamaño micrófilo, a lo largo la lámina tiene 3 cm y el ancho máximo de esta es de 8 mm, con radio laminar de 3.3:1, simétrico a la mitad de la lámina y de base asimétrica. Ápice incompleto que aparentemente es convexo y forma un ángulo obtuso. La base de su extremo más estrecho es cuneada, del lado más amplio, aunque poco preservado, podría ser compleja, forma un ángulo agudo de 84°. El primer orden de venación es pinnado, y el segundo orden de venación es broquidódromo simple, con espaciado entre venas secundarias mayores irregular, el ángulo de éstas respecto a la vena media decrece gradualmente hacia la base, la inserción a la vena media es excurrente. El tercer orden de venación forma un retículo de ángulos irregulares, así como las venas terciarias epimediales. Las venas terciarias exteriores forman arcos. El cuarto orden de venación también presenta un arreglo reticular irregular, el quinto orden de venación aunque menos preservado también presenta un arreglo reticular, y areolación

bien desarrollada. La venación última marginal, aunque pobremente preservada, está constituida por el cuarto orden de venación organizado en arcos (Lámina 5).



**Lámina 5.**- Foliolo fósil de *Pithocellobium* Mart Tipo 2. **Fig. A.** Foliolo fósil incompleto de tamaño micrófilo, radio laminar de 3.3:1, de forma obovada, simétrico en el medio, de base asimétrica y de margen entero, ápice convexo incompleto, y base cuneada. Patrón de venación de primer orden pinado (Vp); y el patrón de venación segundo orden (Vs) de tipo broquidódromo simple, con una inserción a la vena media excurrente (Ie). Escala = 1 cm. **Fig. B.** Ampliación de región intercostal del foliolo fósil donde se muestra un arco (arc) formado por la venación secundaria, se distingue el patrón de venación de tercer orden (Vt) que tiene patrón reticular irregular, y se distingue el cuarto orden de venación (Vc) también reticular irregular. **Fig. C.** Acercamiento a la base asimétrica, cuneada (BC) de un lado, y posiblemente compleja (BC) del otro, donde se detalla la falta de preservación (fp). **Fig. D.** Ampliación de las terciarias exteriores (Vte) que forman arcos sin llegar al margen, el patrón de venación de segundo orden (Vs) y el cuarto orden de venación. **Fig. E.** Acercamiento al cuarto orden de venación (Vc) reticular irregular, entre venas de tercer orden (Vs) y se distingue el quinto orden de venación formando un retículo irregular (Vt). **Fig. E.** Acercamiento a una zona donde se puede ver el desarrollo moderado a bueno de areolas (are).

### **Comparación entre folíolos fósiles**

Tanto el morfotipo 37 como el 31 comparten caracteres que los relacionan entre sí, comparten la forma laminar obovada, el tamaño micrófilo, aunque el área laminar del morfotipo 37 es mayor con  $1125 \text{ mm}^2$  mientras que el morfotipo 31 tiene un área laminar de  $180 \text{ mm}^2$ , el ápice descrito para ambos folíolos es del tipo convexo, así como la base asimétrica. El tipo de venación es similar también, venación de primer orden pinnada, segundo orden de venación broquidódromo simple con un espaciado irregular y una inserción a la vena media excurrente, el tercer y cuarto orden de venación reticular irregular, de la misma forma comparte el patrón de venas terciarias exteriores que forman arcos, y el cuarto orden de venación que constituye la venación última marginal.

A pesar de estas similitudes los folíolos fósiles se diferencian por el grado de simetría laminar, mientras que la lámina del morfotipo 31 es simétrica, la del morfotipo 37 es marcadamente asimétrica. Así mismo, el radio laminar entre ambos folíolos es muy distinto, mientras que el morfotipo 31 es más alargado con un radio laminar de 3.3:1, el 37 es más corto con un radio de 1.65:1. Además de que el ángulo de inserción de las venas secundarias a la vena media es distinto, en el morfotipo 37 es regular y en el 31 decrece gradualmente hacia la base, el morfotipo 37 tiene una intersecundaria y el quinto orden de venación se ramifica libremente, mientras que el morfotipo 31 carece de intersecundarias y su quinto orden de venación es reticular irregular.

A pesar de que en general existe cierta variabilidad morfológica entre los folíolos de una misma especie, ya sea por factores ambientales por medio de la plasticidad fenotípica (Kessler y Shina, 2004) o por la posición de los folíolos en la hoja (Chitwood et al., 2012), las diferencias entre los caracteres de los folíolos fósiles permiten establecer que ambos pertenecen a dos especies distintas. Por su similitud con los caracteres foliares presentes en *Pithecellobium* Mart. (Leguminosae, Mimosoideae) se establece que ambos folíolos fósiles pertenecen a este género, pero seguramente representan a dos especies distintas.

## Comparación con taxones actuales

### Tipo 1

A diferencia de *Abarema* Pitter, en *Pithecellobium* Mart. las venas secundarias basales, no corren de manera paralela al margen, y hay un espacio mayor entre éste y la venación de segundo orden, y el espaciado de las venas secundarias es más irregular en *Pithecellobium*. Ambas características aunadas a las ya mencionadas permitieron asignar el foliolo fósil al género *Pithecellobium*.

Los caracteres foliares del fósil fueron comparados particularmente con los de las especies *P. oblongum* Benth., *P. marginatum* Spruce ex Benth., *P. pulchellum* Pitter, y *P. dulce* (Roxb.), ya que comparten con el taxón fósil la forma laminar obovada, el margen entero, la asimetría laminar, el ápice convexo-redondo (a excepción de *P. oblongum* que es emarginado), la base asimétrica compleja en el lado más amplio de la base (a excepción de *P. marginatum* que tiene una base compleja completa), la venación de primer orden pinnada, el segundo orden de venación broquidódromo simple, con espaciado irregular, y con inserción a la vena media excurrente, el tercer y cuarto orden de venación reticular irregular. Además, las venas terciarias exteriores forman arcos, el quinto orden de venación se ramifica libremente, y una venación última marginal constituida por venas de cuarto orden, formando arcos (Lámina 4).

En general el foliolo fósil comparte casi todos sus caracteres con las especies observadas. Sin embargo, *P. marginatum*, tiene la base no tan marcadamente asimétrica y espaciado más regular de las venas de segundo orden, que contrasta con el fósil. En general, y a diferencia del fósil, el ángulo de las venas secundarias respecto a la vena media, de las especies comparadas decrece proximalmente. Sin embargo, el foliolo tiene una cantidad menor de venas secundarias, por lo que el cambio en el ángulo de inserción a la vena media, puede ser menos marcado. El radio foliar del fósil de 1.65:1, es más similar al de *P. oblongum* con un radio de 1.75:1, y al de *P. pulchellum* con un radio de 1.6:1, mientras que las especies restantes tienen radios foliares mayores.

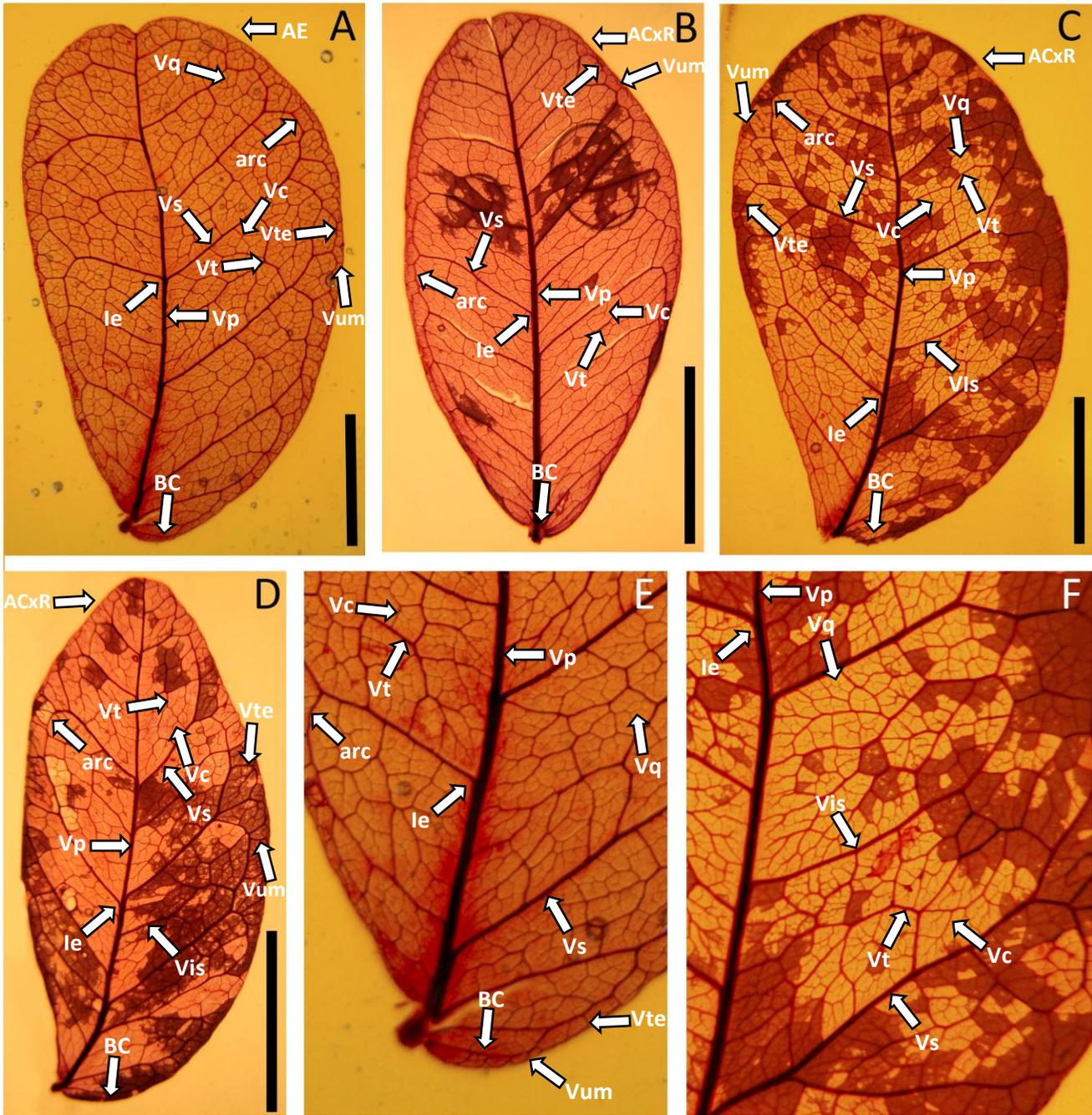
Otra característica que resalta en *P. pulchellum* y *P. dulce*, son las venas intersecundarias que como en el fósil se encuentran en las áreas intercostales más amplias, con un curso proximal paralelo a las venas secundarias, y con un curso distal perpendicular a la vena secundaria subyacente, con una longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente, y con una frecuencia menor a una por área intercostal.

## Comparación con taxones actuales

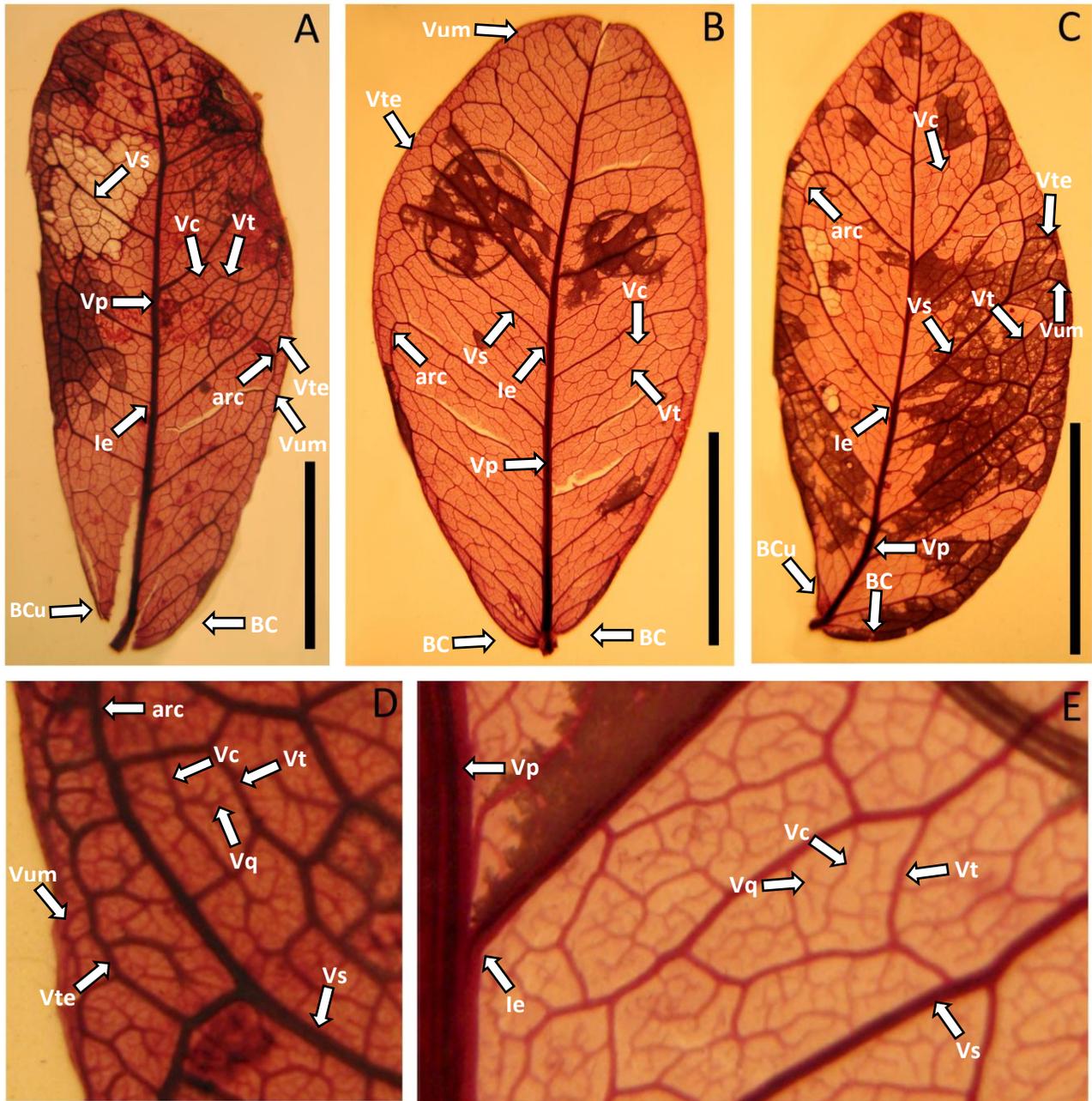
### Tipo 2

Las especies seleccionadas para la comparación fueron *Pithecellobium brownii* Standl., *P. marginatum* Spruce ex Benth. y *P. dulce* (Roxb.) con los que comparte caracteres tales como la forma laminar obovada, la asimetría laminar, el ápice convexo-redondo, base asimétrica cuneada en el lado más estrecho y compleja en el lado más amplio (a excepción de *P. marginatum*, que tiene una base compleja a ambos lados de la lámina) como se ha sugerido para el fósil. Respecto a los patrones de venación también comparte la base de primer orden de venación pinnado, el segundo orden de venación broquidódromo simple, con un ángulo de inserción respecto a la vena media que decrece proximalmente, y es excurrente, el tercer orden de venación que forma un retículo irregular, al igual que el cuarto orden de venación, las venas terciarias exteriores que forman arcos, la venación última marginal arreglada en arcos constituida por el cuarto orden de venación, y una areolación bien desarrollada.

A diferencia del foliolo fósil, las especies actuales comparadas, tienen un espaciado más regular entre las venas secundarias mayores que decrece proximalmente, que es más notorio en *P. marginatum* y *P. dulce*, mientras que *P. brownii* tiene un espaciado entre venas secundarias mayores más similar al foliolo fósil. Así mismo el radio foliar del fósil tienen una mayor similitud con el de *P. brownii* de 2.6:1. Por otra parte, como se ha sugerido el quinto orden de venación del foliolo fósil presenta un patrón reticular irregular, mientras que las especies actuales observadas tienen un patrón que se ramifica libremente. Aunque la comparación de los foliolos actuales con el fósil no permiten hacer una identificación a nivel de especie, si permiten asociarlo al género *Pithecellobium*.



**Lámina. 4.-** Foliolos aclarados de *Pithecellobium* Mart. de forma obovada asimétrica, margen entero, ápice convexo-redondo (ACxR) (a excepción de *P. oblongum*), base asimétrica, compleja (BC) del lado más amplio, venación de primer orden pinnada (Vp), segundo orden de venación broquidódromo simple (Vs) con espaciado Irregular, se muestran los arcos (arc) formados por la venas secundarias mayores, incursión excurrente (le), tercer orden de venación reticulado irregular (Vt), venas terciarias exteriores que forman arcos (Vte), cuarto orden de venación reticulado irregular (Vc), venación de cuarto orden que constituye la venación última marginal (Vum), formando arcos, y quinto orden de venación (Vq) ramificado libremente. **Fig. A.** *P. oblongum* Benth. con ápice emarginante (AE) y radio laminar de 1.75:1 similar al fósil. **Fig. B.** *P. marginatum* Spruce ex Benth. con base menos asimétrica que los demás foliolos, así como espaciado más regular de las venas secundarias mayores (Vs). **Fig. C.** *P. pulchellum* Pitter con radio laminar de 1.6:1 similar al fósil y vena intersecundaria (Vis) presente en el área intercostal más amplia. **Fig. D.** *P. dulce* (Roxb.) también con vena intersecundaria (Vis) en el área intercostal más amplia. **Fig. E.** Acercamiento a la base asimétrica y compleja en el lado más amplio de *P. oblongum* que de los foliolos observados es la más similar al fósil. **Fig. F.** Acercamiento a área intercostal del *P. pulchellum* donde se muestra a detalle la vena intersecundaria (Vis) y los patrones de venación de cuarto (Vc) y quinto (Vq) orden.



**Lámina. 4.-** Foliolos aclarados de *Pithecellobium* Mart. que presentan una forma obovada asimétrica, margen entero, ápice convexo-redondo, base asimétrica, compleja (BC) del lado más amplio y cuneada (BCu) del lado más estrecho (a excepción de *P. marginatum* que tienen una base compleja completa), venación de primer orden pinnada (Vp), segundo orden de venación broquidódromo simple (Vs), se muestran los arcos (arc) formados por las venas secundarias mayores, inserción excurrente (Ie) de éstas a la vena media, tercer orden de venación reticulado irregular (Vt), venas terciarias exteriores que forman arcos (Vte), cuarto orden de venación reticulado irregular (Vc), venación de cuarto orden que constituye la venación última marginal (Vum), formando arcos, y quinto orden de venación (Vq) ramificado libremente. **Fig. A.** *Pithecellobium brownii* Standl. que muestra un espaciado ligeramente irregular de las venas secundarias mayores y con un radio foliar de 2.6:1 similar al del foliolo fósil. **Fig. B.** *P. marginatum* Spruce ex Benth. con un espaciado entre venas secundarias mayores que decrece gradualmente hacia proximal. **Fig. C.** *P. dulce* (Roxb.) igual con un espaciado que decrece proximalmente de las venas secundarias mayores. **Fig. D.** Acercamiento al área intercostal y margen de *P. brownii*. **Fig. E.** Acercamiento al cuarto (Vc) y quinto (Vq) orden de venación de *P. marginatum* donde se muestra la areolación bien desarrollada.

## 8. DISCUSIÓN

El estudio de las hojas fósiles de San Esteban Tizatlán Tlaxcala, con el objetivo de obtener información paleoclimática a partir de su arquitectura foliar, constata la importancia de las interacciones entre los organismos y el sistema atmosférico como una herramienta para interpretar las condiciones bajo las cuales se desarrollaron las comunidades fósiles. Así mismo, se puso a prueba los alcances de los métodos estadísticos de ordenación que en este caso permitieran correlacionar mucha de la información obtenida de las comunidades vegetales actuales, con las del pasado. Este trabajo, es uno de los primeros en utilizar el método CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) en México, lo que permitió entender desde un punto de vista distinto las características ambientales que se desarrollaban durante el Mioceno de Tlaxcala, en un contexto geológico cambiante y bajo condiciones climáticas diferentes a las prevalecientes hoy en día.

Para que los resultados obtenidos sean aplicables a la región de San Esteban Tizatlán durante el Mioceno, es preciso saber si las hojas fósiles son de origen autóctono. Para saber si las hojas fueron transportadas desde largas distancias se necesitaría de un estudio tafonómico detallado, sin embargo se puede interpretar que posiblemente las lluvias intensas y la caída de cenizas volcánicas, provocaron la abscisión y rápido enterramiento de hojas y otros órganos. Lo que sugiere que probablemente la vegetación de la cual provienen las hojas se distribuía dentro de la misma estructura geomorfológica donde se encontraba el paleolago. Sin embargo, la mayoría del material fue encontrado altamente fragmentado, lo que nos puede indicar cierto transporte antes de su enterramiento. De tal forma que aunque sea factible que las hojas no tengan un origen autóctono, se considera que las hojas provienen de una misma región con condiciones climáticas muy similares, de tal forma que la muestra con la que se trabajó es representativa de las condiciones climáticas que imperaban durante el Mioceno en San Esteban Tizatlán.

El tamaño laminar mejor representado entre los morfotipos fue el micrófilo. Si bien éste pudo ser el tamaño predominante en la comunidad vegetal, también es posible que

este tamaño sea el que tiene mayores posibilidades para fosilizar, ya que hojas más grandes son más propensas a la fragmentación y las hojas más pequeñas tienen obstáculos para su transporte. De acuerdo a Ferguson (1985), por ejemplo, los folíolos de las hojas compuestas generalmente caen a unos pocos metros del árbol al que pertenecieron.

La cantidad de ejemplares por morfotipo dependió de las 93 muestras seleccionadas. La mayoría de los morfotipos solo cuentan con un ejemplar debido a que éstas fueron seleccionadas, por su grado de conservación, y también se buscó que fueran distintas entre ellas, con la intención de incrementar el número de morfotipos. La fragmentación del material fósil, si bien constituyó un obstáculo para la identificación de los morfotipos, su selección fue satisfactoria. Los 72 morfotipos encontrados representan una cantidad suficiente para realizar el análisis climático, con 42 morfotipos más de los 30 sugeridos por Wolf (1985).

Respecto a los parámetros climáticos, se debe considerar que en la práctica la estimación de la Temperatura Media Anual con el método de CLAMP es poco precisa, y no es más adecuada que la que pueda realizarse con el Análisis de Margen Foliar (Gregory-Wodzicki, 2000; Kowalski y Dilcher, 2001). Esto es debido a que algunos de los estados de carácter no están definidos con suficiente precisión, lo que genera que el registro de caracteres de las hojas varíe de investigador a investigador (Wiemann et al., 1998; Wilf et al., 1999). Este problema se refleja de manera particular en el registro de las características de los márgenes dentados. Sin embargo, en el presente estudio la ambigüedad de la definición de éste carácter no causó ningún problema, ya que el 100% de los morfotipos tienen un margen entero, de tal forma que un análisis de margen foliar para estimar la temperatura media anual sería inaplicable.

De acuerdo a la clasificación climática de García (1986) propuesta para México, la temperatura media anual obtenida con el análisis de CLAMP de 21.52 °C, nos permite caracterizar como semicálido al clima que prevalecía en San Esteban Tizatlán durante el Mioceno. Actualmente éste tipo de clima se asocia con la cercanía de zonas térmicas

cálidas. La zona semicálida se distribuye generalmente a cierta altitud, sobre zonas montañosas (INEGI, 2011), lo que nos indica que en la región de San Esteban Tizatlán, la vegetación que pasó a formar parte del registros fósil se desarrollaba a cierta altitud, probablemente sobre los 1 000 m. Castañeda-Posadas (2007) reporta una temperatura media anual de 31 °C para el Mioceno de Panotla, Tlaxcala, lo que directamente asocia la comunidad fósil a un clima cálido, y además sugiere una altitud inferior a los 1000 m. Se ha sugerido que ambas localidades son contemporáneas, sin embargo, esto no se ha establecido con precisión. Las relaciones estratigráficas que observadas sugieren que el nivel fosilífero de San Esteban Tizatlán se encuentra por encima del propio del Mioceno de Panotla, aunque no por mucho. Al comparar la estimación climática con base en la anatomía de madera hecha en Panotla, y la estimación de CLAMP para San Esteban Tizatlán, se puede plantear que la región experimentó un cambio de altitud, debido a la actividad volcánica, lo que ocasionó un cambio climático. Por otra parte se debe considerar que probablemente las diferencias se deban a que ambas localidades representan ambientes distintos, aunque fueran contemporáneos. Con el fin de tener claridad sobre la confiabilidad de las inferencias presentadas, hay que señalar que el grado de precisión de ambos métodos paleoclimáticos ha resultado confiable en los estudios de localidades de climas templados, ya que ambos métodos tienen como base caracteres sensibles al clima.

Los datos de la temperatura media del mes más frío y la del mes más cálido, dan indicio de la estacionalidad que existía durante el Mioceno, es decir las diferencias entre una temporada fría y otra cálida. Si se considera que la Republica Mexicana no ha cambiado su latitud en el hemisferio norte desde el Mioceno, se puede suponer que las zonas de alta y baja presión en la atmósfera se distribuían de manera similar a las de hoy en día. En ese sentido durante la mitad caliente del año durante el Mioceno los vientos alisios probablemente recogían humedad del proto-Golfo de México, generando abundantes lluvias, que pudieron haber sido acentuadas por la condición de península del territorio nacional, permitiendo que la humedad se distribuyera más al norte de lo que lo hace hoy en día (Castañeda-Posadas, 2007). Mientras que en la mitad fría del año, los

vientos alisios probablemente se desplazaban hacia el sur, dominando así los vientos del oeste en el norte, que al ser considerablemente menos húmedos, generaban también una temporada de secas, aunque poco marcada, que en el análisis realizado por CLAMP se ve reflejado en la diferencia entre la precipitación del mes más húmedo y del más seco de 850 mm.

Por otra parte la estación de crecimiento a lo largo de prácticamente los doce meses del año, que ha sido definida como la efectividad de la temperatura para producir el crecimiento de las plantas, da la pauta para sugerir que el clima permitía una alta productividad en el ecosistema, así como una alta diversidad, debido a que en general la germinación de las semillas se da por encima de este umbral de temperatura (García 1974). Esto claro, si se considera la humedad prevaleciente a lo largo del año. La precipitación de la estación de crecimiento se ha manejado como similar a la precipitación media anual, de 2 999 mm, y que nos habla de un clima marcadamente húmedo. Actualmente las precipitaciones mayores a 2 000 mm se distribuyen a lo largo de las costas del Golfo de México, e interesantemente la zona de mayor precipitación se encuentra asociada a la Sierra Madre de Chiapas, en su porción sureste, mayor a los 3 500 mm, y se sugiere que se debe al relieve tan elevado, que capta la humedad generada por los ciclones tanto del Pacífico como del Golfo de México, así como de la lluvia de verano proveniente del aire cálido y húmedo del Golfo de México (García, 1974). Bajo este escenario, se puede interpretar que la altitud tuvo un papel importante, para tener esta cantidad de precipitación durante el Mioceno, actuando como una barrera donde se producía la condensación de la humedad, proveniente del proto-Golfo de México, y del Océano Pacífico.

La humedad relativa del 59 %, determinada para el Mioceno de Tlaxcala, resulta inesperadamente baja, considerando la cantidad de precipitación que caracteriza una zona húmeda. La humedad relativa más alta registrada actualmente en la República Mexicana es del 80%, en las planicies costeras del Golfo de México. Los datos de humedad relativa inferiores al 60% son registrados en las zonas áridas y semiáridas del Altiplano mexicano (Rzendowski, 1988). Por lo que un dato de humedad relativa más cercano al

70% hubiera sido más realista. No obstante, es posible que variaciones de la presión atmosférica y los patrones de circulación atmosférica, redujeran la humedad relativa, a pesar de la intensa precipitación.

La determinación del tipo de paleoclima con base en el sistema de clasificación climática de Köppen fue fundamental para este estudio, ya que es el sistema que ha tenido mayor difusión a nivel mundial, porque abarca toda la variedad climática del mundo, y está relacionada con la vegetación. Sin embargo, los climas de México también han sido clasificados con el sistema de clasificación García (1973), que considera las características orográficas, ya que las grandes variaciones en la altitud crean condiciones muy especiales en la distribución de los elementos climáticos (García, 1986), por lo que también fue fundamental, para comparar las condiciones actuales de México, con las de San Esteban Tizatlán. Ambos sistemas, satisfacen el objetivo del presente estudio, para situar los resultados tanto en un contexto internacional, como en uno nacional.

El clima (A)C f(m), Semicálido Húmedo, con lluvias todo el año más intensas en el verano, determinado con el sistema de García (1973), es un tipo de clima considerado como una transición entre los climas cálidos y los climas templados. En el territorio nacional, tiene una distribución restringida a la vertiente del Golfo de México, y está asociado a zonas montañosas, particularmente de las Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre de Oaxaca, y las Sierras del Norte de Chiapas (INEGI, 2011; INAFED, 2010). La disposición de estas cadenas montañosas les permite captar gran parte de la humedad que traen consigo los vientos provenientes del Golfo de México, lo que propicia las lluvias durante todo el año, y donde la altitud modifica las condiciones térmicas, disminuyendo así la temperatura, pasando de un clima cálido, a un clima semicálido.

Es la Sierra Norte de Puebla, y la Sierra de Huayacocotla, pertenecientes a la Sierra Madre Oriental, ubicadas al norte del Estado de Veracruz y Puebla, y al este del Estado de Hidalgo, donde el clima semicálido húmedo con lluvias todo el año se distribuye más ampliamente. Es posible que las condiciones climáticas prevalecientes en esta región, sean

más similares a las que existían hace 12 millones de años en la región de San Esteban Tizatlán, en la Faja Volcánica Transmexicana.

Respecto a la vegetación que pudo haberse desarrollado bajo estas condiciones climáticas, existen varias opciones, que recurriendo únicamente a la información climática no son concluyentes, pero permiten plantear hipótesis. Si bien el clima puede considerarse como el factor principal determinante de la distribución vegetal, existen otros factores, como el suelo, la topografía, o factores bióticos, que pueden en mayor o menor medida determinar la distribución de los tipos de vegetación. Los tipos de vegetación, según el sistema de Miranda y Hernández X (1963) que pueden crecer bajo los climas Cfa (Templados con lluvias abundantes todo el año con veranos cálidos) de Köppen, son las Selvas Altas o Medianas Subperennifolias y Subcaducifolias. Esta clasificación de tipos de vegetación para fortuna de este estudio utiliza la clasificación climática de Köppen, pero desafortunadamente ha quedado rezagada, por considerar que no se ajusta bien a la realidad de la cubierta vegetal de muchas regiones (Rzedowski, 1988). Sin embargo, nos puede dar una pista a cerca del clima en relación con otras propuestas para los tipos de vegetación de México.

Actualmente la clasificación de Rzedowski (1988) es la más utilizada, y bajo la cual se puede hacer una mejor comparación entre los tipos de vegetación actuales y el tipo de vegetación que se desarrolló durante el Mioceno. La Selva Alta o Mediana Subperennifolia de Miranda y Hernández X., es equivalente al Bosque Tropical Perennifolio de Rzedowski, y la Selva Alta o Mediana Subcaducifolia, de los mismos autores, equivale en el esquema de Rzedowski al Bosque Tropical Subcaducifolio. De tal forma que, una vegetación muy similar a estas, fue la que prevaleció durante el Mioceno en San Esteban Tizatlán Tlaxcala. De acuerdo con Rzedowski (1988) el Bosque Tropical Perennifolio se desarrolla comúnmente en México en altitudes entre 0 y 1 000 m, aunque en algunas partes de Chiapas asciende hasta 1 500 m s.n.m.; lo cual apoya la idea de que la comunidad vegetal que crecía durante el Mioceno de San Esteban Tizatlán, lo hacía a una altitud superior a los 1 000 m. Con frecuencia la condición limitante del desarrollo de ésta vegetación, es la temperatura mínima extrema de 0° C. La temperatura media anual bajo la cual se

desarrolla no es inferior a 20°C, pero rara vez supera 26° C; las diferencias entre las medias del mes más frío y del mes más caliente del año no rebasa los 11° C y, a menudo, es menor de 6° C.

Los parámetros que se obtuvieron con CLAMP, se encuentran dentro de estos rangos de temperatura; ya que se propone una temperatura media anual de 21°C, y una diferencia entre las medias del mes más frío y del más caliente de 8.9°C. Respecto a la humedad, la precipitación media anual, que sustenta al Bosque Tropical Perennifolio es frecuentemente de 1 500 a 3 000 mm y en algunas zonas sobrepasa 4 000 mm (Rzendowski, 1988). Tal rango de precipitación, también es congruente con los parámetros determinados para el Mioceno de San Esteba Tizatlán. Se obtuvo una precipitación media anual de 2 999 mm, que se ajusta totalmente a la descrita para el Bosque Tropical Perennifolio.

Como segunda alternativa, el Bosque Tropical Subcaducifolio que se distribuye a una altitud de entre los 0 y 1 300 metros (aunque es posible que ascienda a mayores altitudes), a una temperatura media anual mayor a 20 °C, que probablemente no supera los 28 °C, con una diferencia entre las medias mensuales de los meses más calientes y fríos del año frecuentemente menor a 5° C, y una precipitación media anual generalmente de 1 000 a 1 600 mm; no se ajusta a los parámetros climáticos determinados con el análisis de CLAMP para la localidad en estudio. Aunque, la temperatura media anual, coincide con la que pudo prevalecer en el Mioceno, la diferencia entre las medias del mes más frío y más cálido, es baja en comparación con la determinada para el Mioceno. Además la precipitación media anual es menor a la de 2 999 mm, por lo que se puede descartar al Bosque Tropical Subcaducifolio como el tipo de vegetación que prevalecía en el Mioceno de San Estaban Tizatlán.

Otra opción es la del Bosque Mesófilo de Montaña, que se distribuye altitudinalmente a partir de los 600 – 800 metros, e incluso en algunos sitios desde los 1 000 metros, y se le ha encontrado a altitudes superiores a los 2 700 metros, donde probablemente la precipitación media anual nunca es inferior a 1 000 mm, comúnmente

pasa de 1 500 mm y en algunas zonas excede de 3 000 mm. La temperatura media anual varía de 12 a 23° C y en general se presentan heladas en los meses más fríos, aunque en altitudes inferiores éstas pueden ser esporádicas y ocurrir una vez en varios años. Las diferencias entre las temperaturas medias de los meses más calientes y más fríos del año son de 2.5 a 7 °C, y lo común de casi todos los sitios en que se desarrolla este tipo de vegetación son las frecuentes neblinas y la consiguiente alta humedad atmosférica. De tal forma que es probable que con base a la información climática obtenida, la vegetación durante el Mioceno, haya sido un Bosque Mesófilo de Montaña, ya que la altitud es congruente con la que se propone, y los datos de precipitación y temperatura entran dentro de los rangos descritos para este tipo de vegetación; a excepción de la humedad atmosférica, que es muy alta, para el dato que obtuvimos de humedad relativa. Esto sin considerar la información taxonómica que existe para la localidad.

Los taxones descritos para la localidad son *Lonchocarpus*, una Rhamnaceae con afinidad a *Rhamnus* y *Karwinskia*, una Anacardiaceae con afinidad a *Notopegia* y *Cyrtocarpa* (Hernández-Damián, 2010), además de *Abarema* y *Pithecellobium*, descritos en el presente trabajo. Tales géneros, tienen una amplia distribución y se adaptan a una gran variedad de ambientes, por ejemplo, *Pithecellobium* puede encontrarse tanto en el Bosque Tropical Perennifolio, como en el Subcaducifolio, Caducifolio, el Bosque Espinoso, Matorral Xerófilo y Bosque Mesófilo de Montaña (Rzendowski, 1988), de tal forma que resulta complicado establecer, por medio de las afinidades taxonómicas, un tipo de vegetación específico al cual pudo pertenecer la comunidad fósil, pero permiten sustentar una hipótesis de vegetación.

*Lonchocarpus*, se distribuye más ampliamente en el Bosque Tropical Perennifolio, de hecho en ciertos bosques en Tuxtepec, Oaxaca, la especie predominante es *L. aff. sericeus* (Sousa, 1964). Así mismo, buscando un símil del tipo de suelo de origen volcánico, en el que pudo establecerse la vegetación miocénica, se encontró a la región de los Tuxtlas, Veracruz, donde la roca madre tiene un origen volcánico, y donde es posible encontrarse tanto a *L. cruentus*, como a *Pithecellobium arboreum*. Resulta también interesante, que el Bosque Tropical Caducifolio, presenta la mayoría de los géneros descritos, *Cyrtocarpa*,

*Karwinskia*, *Pithecellobium* y *Lonchocarpus*. Sin embargo, hay que considerar que las Anacardiaceae y la Rhamnaceae identificadas, no corresponden con formas las actuales, y se ha sugerido que pudiera tratarse de especies extintas que se adaptaban mejor que las especies actuales a condiciones más húmedas, como las que se pueden encontrar en los Bosque Tropicales Perennifolios (Hernández-Damián, 2010).

Por otra parte, en el Bosque Mesófilo de Montaña de la Sierra Madre de Chiapas, se ha descrito a *Pithecellobium* sobre las laderas del volcán Tacaná, así como a *Rhamnus*. También en el Bosque Mesófilo de Montaña distribuido en la región de los Tuxtlas, Veracruz, se ha descrito a *Pithecellobium vulcanorum*, asociado con suelos de origen volcánico. Así mismo, Rzendowski (1988) menciona que en los Bosques Mesófilos de Montaña, que se desarrollan por debajo de los 1 000 metros de altitud, pueden encontrarse bosques donde *Lonchocarpus* es uno de los taxones dominantes. Todo esto indica, que también es probable, que la comunidad fósil, haya tenido una composición similar a los Bosques Mesófilos de Montaña actuales. Castañeda-Posadas (2004) describe dos maderas de gimnospermas distribuidas actualmente en Bosques Mesófilos de Montaña, *Podocarpus* y *Taxus*. Con base en todas estas evidencias se sugiere que la vegetación que prevalecía en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, era un Bosque Tropical Perennifolio, considerado de altura, ya que muy probablemente se distribuía por encima de los 1 000 metros de altitud, y que representaba una especie de transición hacia el Bosque Mesófilo de Montaña, ya que tanto los datos climáticos como taxonómicos, indican la presencia de ambos tipos, el Bosque Tropical Perennifolio, y del Mesófilo de Montaña (Fig. 14).

La reconstrucción paleoclimática llevada a cabo en el presente estudio, devela un panorama muy distinto al que existe actualmente en la región de San Esteban Tizatlán, que tiene actualmente un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, y donde el principal tipo de vegetación es el Bosque de Coníferas con predominio de herbáceas y arbustos, que forman parte de una vegetación secundaria tipo matorral. Además la región presenta una altitud que varía entre los 2 200 y 2 300 metros, debido a la presencia de la Faja Volcánica Transmexicana.



Fig. 14. Reconstrucción del paisaje y vegetación durante el Mioceno de San Esteban Tizatlán Tlaxcala.

Al analizar, el registro sedimentario de la región a lo largo del Neógeno, se puede observar que el cambio climático actuó como una importante fuerza de selección sobre las comunidades vegetales. De manera concisa se sugiere que la historia inicia con un Bosque Tropical Perennifolio, que sufre transición hacia un Bosque Mesófilo de Montaña, mismo que pasa a ser un Bosque de *Pinus-Quercus*, hasta lograrse el bosque dominado por *Pinus*, y actualmente estos bosques desaparecieron dando a paso a una comunidad dominada por herbáceas con pocos elementos

arbóreos. Todo indica que la historia geológica, influyó el

cambio climático y los cambios del tipo de vegetación dando como resultado, el paisaje y las condiciones que existen hoy en día en San Esteban Tizatlán.

Los resultados presentados son consistentes con las hipótesis propuestas en investigaciones previas (Guenther y Bunde, 1973; Onhgemach y Starka, 1978; Castañeda-Posadas, 2007, Hernández-Damián, 2010). El cambio climático puede ser ligado con el incremento en altitud de la Faja Volcánica Transmexicana, un evento que restringió la distribución de muchos grupos considerados actualmente de distribución tropical, de

aquellos restringidos de las montañas y tierras altas de México. La disminución de la temperatura y humedad, además puede ser ligada a otros procesos tales como el desarrollo de la Sierra Madre Oriental, que al aumentar su altitud generó un efecto de sombra orográfica captando de esta forma la mayor parte de la humedad que pudiera provenir del Golfo de México, disminuyendo de esta forma la humedad en el centro y altiplano mexicano. También, la formación del Istmo de Panamá, pudo tener un fuerte impacto sobre las condiciones de humedad, al interrumpirse las corrientes cálidas de agua superficial entre el Océano Atlántico y el Pacífico, disminuyendo aún más la humedad en el centro de México, que dejaba de ser una Península, para dar paso a la configuración del continente americano que existe hoy en día. El enfriamiento, además de atribuirse al incremento de la altitud, también tiene su origen el cambio climático global relacionado con las últimas glaciaciones, que se ve reflejado en el registro fósil por la presencia de polen de *Abies*, *Picea* y *Juniperus* a principios del Holoceno (Guenther y Bunde, 1973)

## 8. CONCLUSIONES

Por medio de la Arquitectura Foliar se determinaron las condiciones climáticas durante el Mioceno en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala. El análisis paleoclimático hecho con el método de CLAMP, indica una temperatura media anual de 21.52° C; una temperatura media del mes más cálido de 26.19°C, y del mes más frío de 17.20°C; una duración de la estación de crecimiento de prácticamente todo el año, de 11.69 meses; un precipitación durante esta estación de 2 999 mm, con una precipitación media mensual de 222.88 mm; una precipitación durante los tres meses más húmedos de 1 119.12 mm, y durante los tres meses más secos de 268.48 mm; una humedad relativa del 59.10 %; una humedad específica de 8.18 g/kg; y una entalpia de 31.54 Kj/kg.

Tales parámetros bajo el sistema de clasificación climática de Köppen dan un clima *Cfa* Templado húmedo con lluvias abundantes todo el año con veranos cálidos, y bajo del sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1973), se obtuvo un clima Semicálido húmedo con lluvias abundantes todo el año más intensas durante el verano. También por medio de la Arquitectura Foliar, confirmamos la presencia de *Abarema* y *Pithecellobium* (Leguminosae) en el registro fósil de esta región.

Las condiciones climáticas, junto con las evidencias taxonómicas, permiten ubicar a la comunidad fósil como parte de un Bosque Tropical Perennifolio creciendo a una altitud superior a los 1 000 metros, y en transición con un Bosque Mesófilo de Montaña, donde la altitud jugó un papel importante para la retención de humedad proveniente del proto-Golfo de México. A lo largo de la sucesión sedimentaria de la región, se ve reflejado un cambio climático que actuó como una fuerza de selección sobre la vegetación, restringiendo a los elementos considerados tropicales de aquellos restringidos a las montañas y tierras altas de México. La causa de estos cambios está relacionada con la historia geológica de la región, el incremento en altitud de la Faja Volcánica Transmexicana (Castañeda-Posadas, 2007), el desarrollo de la Sierra Madre Oriental, la formación del Istmo de Panamá, y los cambios climáticos globales. Estos nuevos datos vuelven a confirmar la estrecha relación de los procesos geológicos con la evolución y

establecimiento de la diversidad de México, donde los entornos cambiantes propician la aparición de escenarios distintos, que su vez actúan como fuerzas impulsoras de la diversidad y evolución de la vida.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., y Lechowicz, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50: 979–995.

Akkiraz, S.M. 2011. Vegetation and climate in the Miocene deposits of southern side of the Büyük Menders Graben, Sahinali-2 core, SW Turkey *Bulletin of Geosciences* 86(x), xxx–xxx. Czech Geological Survey, Prague. ISSN 1214-1119.

Bachman, R. 2001. The Caribbean an plate and the question on its formation. [www.fiu/orgs/caribgeol](http://www.fiu/orgs/caribgeol)

Bailey, I.W. y Sinnott E. W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science* 41: 831- 834

Bailey, I. W., y E. W. Sinnott. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3: 24–29.

Bai-Nian, S., Jing-Yu, W., Yu-Sheng, L., Su-Ting, D., Xiang, C.L., San-Ping, X., De-Fei, Y, y Zhi-Cheng, L. 2011. Reconstructing Neogene vegetation and climates to infer tectonic uplift in western Yunnan, China *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304 (2011) 328–336

Baker-Brosh, K.F., Peet, R.K., 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* 78, 1250–1255.

Brovkin, V., 2002. Climate-Vegetation Interaction. En: ERCA (European Research Course on Atmospheres), vol. 5, ed. by C.F. Boutron, EDP Sciences, p. 57-72. También: *Journal de Physique*, 12, 57-72.

Canny, M., 1990. What becomes of the transpiration stream? *New Phytologist* 114, 341–368.

Castañeda-Posadas, C. 2004. Identificación de maderas Terciarias de Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones paleontológicas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Castañeda-Posadas, C. 2007. Modelo paleoclimático, basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas Miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas. Tesis de Maestría, Instituto de Geología, UNAM, México.

Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En Vega J. F., T.G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballestros, S. R. S.

Cevallos Ferriz y Quiroz-Barroso, S. A. (Eds.). Studies on Mexican Paleontology. Springer. Netherlands. P: 1-18.

Chaloner, W.G., y Creber, G.T., 1990. Do fossil plants give a climatic signal? J. Geol. Soc. 147, 343-350.

Chitwood, D.H., Headland, L.R., Kumar, R. Peng, J., Maloof, J.N., y Sinha, N.R. 2012. The Developmental Trajectory of Leaflet Morphology in Wild Tomato Species. Plant Physiol. 2012 March; 158(3): 1230-1240.

Department of Geological Sciences University of Colorado, 2005, Paleobotanical methods, <http://www.colorado.edu/GeolSci/Resources/WUSTectonics/CzPaleobotany/methods.html>, (consultado en junio de 2011)

Dilcher, D.L. 1973. A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. In A. Graham [ed.], Vegetation and vegetational history of northern Latin America, 39-53. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

Droxler, A.W. 2003. Caribbean carbonate crash and the initiation of the modern global thermohaline circulation

Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. y Wing, S.L. 2009. Manual of leaf architecture, Cornell University Press

Ferguson, D.K. The origin of leaf-assemblages, new light on an old problem. Review Paleobotany and Palynology 46: 117-188

Ferrari, L., Conticelli, S., Vaggelli, G., Petrone, Ch.M., y Manetti, P. 2000. Late Miocene volcanism and intra arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 161-185.

Foley, J.A., Levis, S., Prentice, I.C., Pollard, D. y Thompson, S.L. 1998. Coupling dynamic models of climate vegetation. *Global Change Biology* (1998) 4, 461-579

Forest, C.E., Molnar, P., y Emanuel, K.A.. 1995. Palaeoaltimetry from energy conservation principles. *Nature* 374: 347–350.

Ganten D., Deichmann T. y Spahl T. 2004. Vida, naturaleza y ciencia todo lo que hay que saber. Ed. Taurus, México, 689 p.

García E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). Instituto de Geografía, UNAM, México

García E. 1974. Distribución de la precipitación en la Republica Mexicana. Boletín del Instituto de Geografía UNAM, Vol. V.

García, E. 1986. Apuntes de Climatología. UNAM, México, 155 p.

Givinish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests; en *Physiological Ecology of Plants of the wet tropics*. Medina, E., Merney, H. A and Vazquezyans, C. (eds.), pp. 51-84. Dr. W. Junk publishers, The Hague.

Gómez-Tuena, A., Orozco-Esquivel, Ma.T., and Ferrari, L., 2007, Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt, En Alaniz-Álvarez, S.A., and Nieto-Samaniego, Á.F., eds., *Geology of México: Celebrating the Centenary of the Geological Society of México: Geological Society of America Special Paper 422*,p. 129–181

Greenwood, D.R., y Wing, S.L. 1995. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23: 1044–1048.

Gregory-Wodzicki, K.M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26: 668-688.

Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26: 668–688.

Guenther, E.W. y Bunde, H. 1973. Investigaciones geológicas y paleontológicas en México durante los años de 1965 y 1969. *Comunicaciones Proyecto Puebla-Tlaxcala México*. 7:19-20

Heer, O. 1855. *Flora tertiaria Helvetica I*. Winterthur, 116 pp.

Heer, O. 1856. *Flora tertiaria Helvetica II*. Winterthur, 110 pp.

Heer, O. 1859. Flora tertiaria Helvetica III. Winterthur, 378 pp.

Hernández-Villalva, D. 2012. Inferencia paleoclimática de la formación miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la fisionomía foliar de los fósiles. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencia, UNAM, México.

Hernández-Damián, A.L. 2010, Diversidad foliar en el mioceno de San Esteban Tizatlán Tlaxcala. Tesis para obtener el título de biólogo, Facultad de Ciencias. UNAM.

Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. 2:2-25.

Hinojosa, L.F. 2005 Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica *Revista Geológica de Chile*, Vol. 32, No. 1, p. 95-115.

Huff M. Peter, Wilf Peter y Azumah J. Ebere. 2003. Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaios*, V. 18, p. 266-274

INAFED (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal). 2010. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México: <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/>

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2011. Marco geoestadístico nacional: <http://mapserver.inegi.org.mx>

Kessler, S., Sinha, N. 2005. Shaping up: the genetic control of leaf shape. *Curr Opin Plant Biol*;7:65–72.

Kovach, W.L. y Spicer R.A. 1995. Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contributions to the development of a new paleoclimatological tool. *Paleoclimates* 1: 125-138

Kowalski, E.A., y Dilcher, D.L. 2001. Estimates of mean annual temperature using leaves and wood from modern sites along a latitudinal gradient in eastern North America. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 33: 68.

Lande, R., y Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 36: 1210–1226.

Meléndez, B. 1977. *Paleontología. Tomo 1. Parte general e invertebrados*. Editorial Paraninfo. 715 págs. (2ª Ed.)

Miranda, F. y Hernández X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 28. 73 p.

Mosbrugger, V., y Schilling, H.D. 1992. Terrestrial palaeoclimatology in the Tertiary: a methodological critique. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 99, 17-29.

Mosbrugger, V., y Utescher T. 1997. The coexistence approach a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 134: 61–86.

Mullins, H.T., Gardulski, A.F., Wise, S.W. y Aplegate, J. 1987. Middle Miocene oceanographic event in the eastern Gulf of Mexico. Implications for seismic stratigraphic succession and loop current gulf stream circulation. *Geological Society of America Bulletin* 98: 702-714.

Ohngemach, D., y Starka, H. 1978. La historia de la vegetación de la región de Puebla-Tlaxcala durante el Cuaternario Tardío. *Comunicaciones Proyecto Puebla-Tlaxcala*, 15: 189-205.

Parrish, J.T. 1998. *Interpreting pre-Quaternary climate from the geologic record*. Columbia University Press, New York, New York, USA

Parrish, J.T., y Spicer, R.A. 1988. Late Cretaceous terrestrial vegetation: a near-polar temperature curve. *Geology* 16: 22–25.

Propastin, P.A., Muratova, N.R., y Kappas, M. 2006: Reducing uncertainty in analysis of relationship between vegetation patterns and precipitation. In: Caetano, M & Painho, M. (Eds.). *Proceedings of the 7th International Symposium on Spatial Accuracy Assessment in Natural Resources and Environmental Science*. 3-6 July, Lisbon. p. 459-468.

Pyne, W.W. 1969. Quick method for clearing leaves. *Ward's Bulletin New Series*. 8:4-5

Raunkier, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon University Press, Oxford.

Raup, M.D. y Stanley S.M. 1978. *Principles of paleontology*. 2a ed. W.H. Freeman and Company. Nueva York. 481 pp

Rico, R., Martínez, I., Fernández, M.R., Aragón, J., 1993. Fluctuaciones en las asociaciones fósiles de diatomeas del paleolago Tlaxcala, Tlaxcala. *First international conference on climatic change in Mexico*, Taxco, Guerrero México, 5-9 de Julio.

Rico, R., Villaclara, G., Miranda, J. y Cañetas, J. 1997. Origin of laminations in Tlaxcala Paleolake Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limologie* 26: 838-841.

Royer D.L., Wilf P., Janesko D. A., Kowalski E. A., y David I. Dilcher. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany* 92(7): 1141–1151. 2005.

Royer, D.L., y Wilf, P., 2006. Why do toothed leaves correlated with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences* 167, 11–18.

Ruddiman, W.F. 2008. Earth's climate past and future, Ed W.H. Freeman and Company, 2° Edición, New York

Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México 4ª Reimpresión. Ed. Limusa. México D.F. 397 pp.

Sedov, S., Solleiro, E., Terhorst, B., Sole, J., Flores-Delgadillo, M.L., Werner, G., y Poetsch, T. 2009. The Tlaxcala basin paleosol sequence: A multiscale proxy of middle to late Quaternary environmental change in central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 838-841.

Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C. C., Nieto-Samaniego, A. F., AlanizAlvarez, S. A., 2002, La paleocuenca de Aztlán, antecesora de la Cuenca de México, *Geos*, 22, 149-150.

Simpson, M.G. 2010, Plant morphology, *En: Plant Systematics*, Elsevier Academic Press Publications. 2° Edición, San Diego California E.U.A., pp 461-465.

Sousa, M. 1964. Estudio de la vegetación secundaria en la región de Tuxtepec, Oax. *Inst. Nac. Invest. Forest. Publ. Esp. No. 3*. México, D. F. pp. 91-105.

Spicer R.A. 2010. CLAMP online, Climate Leaf Analysis Multivariate Program, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>, consultado en Julio de 2012.

Spicer, R.A. 2000. Leaf physiognomy and climate change. *En* Culver, S. J., and Rawson, P., eds. *Biotic response to global change: the last 145 million years*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 244–264.

Spicer, R.A., Harris, N.B.W., Widdowson, M., Herman, A.B., Guo, S.X., Valdes, P.J., Wolfe, J.A., y Kelley, S.P. 2003. Constant elevation of southern Tibet over the past 15 million years. *Nature* 421: 622– 624.

Spicer, R.A., y Parrish, J.T. 1986. Paleobotanical evidence for cool north polar climates in middle Cretaceous (Albian-Cenomanian) time. *Geology* 14: 703–706.

Tadesse, T., Wardlow, B.D. y Ryu, J.H. 2008. Identifying time-lag relationships between vegetation condition and climate to produce vegetation outlook maps and monitor drought. 88th *American Meteorological Society Annual Meeting*, New Orleans, LA, January 20-24.

Tarbuck, E.J., y Lutgens, F.K. 2005. *Ciencias de la Tierra una introducción a la geología física*. Ed. Pearson Prentice Hall, España, 736 p.

Traiser C., Stefan Klotz, Dieter Uhl y Volker Mosbrugger. 2005. Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation *New Phytologist* (2005) 166 : 465–484 *New Phytologist* (2005) doi : 10.1111/j.1469-8137.2005.01316.x

Vasilis, T., Mazouch, P., Spicer, R.A., Uhl, D. 2010. Refining CLAMP investigations towards improving the Climate Leaf Analysis Multivariate Program, *Palaeogeography* (2010), doi: 10.1016/j.palaeo.2010.10.031

Velasco-de León, M.P. 1999. Estudio paleoecológico de una comunidad del terciario en el Estado de Puebla. Tesis en Doctorado, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 119 pp.

Velasco-de León M.P., Spicer R.A., y Steart D.C. 2010. Climatic reconstruction of two Pliocene floras from Mexico. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90: 99-110.

Villaclara, G., Rico, R. y Aragón, J.L. 1993. Análisis de eventos aloctonos y paleolago de Tlaxcala, Tlax. México. *First international conference on climatic change in México*, Taxco. Guerrero México, 5-9 de Julio.

Villaclara, G. y Miranda, J. 1997. Effects of perturbations on diatom assemblages in Tlaxcala paleolake, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 846-851.

- Villaclara, G., Martínez-Mekler, G., Cuna, E. y Ugalde, E. 2010. Diatom-inferred environmental changes of a Pliocene lake disturbed by volcanic activity. *J. Paleol.* 44(1): 201-215.
- Wiemann, W.C., Manchester, S.R., Dilcher, D.L., Hinojosa, L.F. y Wheeler, E.A. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 85: 1796–1802.
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers?: A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology* 23:373-390.
- Wilf, P., Johnson, K.R. y Huber, B.T. 2003. Correlated terrestrial and marine evidence for global climate changes before mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 599–604.
- Wilf, P., Wing, S.L., Greenwood, D.R. y Greenwood, C.L. 1999. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example: reply. *Geology* 27: 92.
- Wing, S.L., Bao, H., y Koch, P.L. 2000. An early Eocene cool period? Evidence for continental cooling during the warmest part of the Cenozoic. *En* B. T. Huber, K. G. MacLeod, and S. L. Wing [eds.], *Warm climates in earth history*, 197–237. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wolfe, J.A. 1969. Paleogene floras from the Gukf of Alaska region. U.S. Geological Survey Open-file Report No. 1268. Menlo Park, California.
- Wolfe, J.A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin 2040:1-71.
- Wolfe, J.A. 2001. Using leaves for paleoclimatic estimates. *PaleoBios* 21: 135.
- Wolfe, J.A., 1985. The distribution of major vegetational types during the Tertiary. In *The carbon Cycle and Atmospheric Co2: Natural variations Archean to Present*, American Geophysical Union Monograph 32, (ed).E.T. Sundquist y W.S. Broecker, Pp 357-76. Washington, DC: American Geophysical Union.
- Wolfe, J.A., Forest, C.E., y Molnar, P. 1998. Paleobotanical evidence of Eocene and Oligocene paleoaltitudes in midlatitude western North America. *Geological Society of America Bulletin* 110: 664–678.

Wolfe, J.A., y Upchurch, G.R. 1987. North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 61: 33–77.

Wolfe, J.A., y Spicer, R.A. 1999. Fossil leaf character states: multivariate analysis. In Jones, T. P., and Rowe, N. P., eds. *Fossil plants and spores: modern techniques*. London, Geol. Soc., p. 233–239.

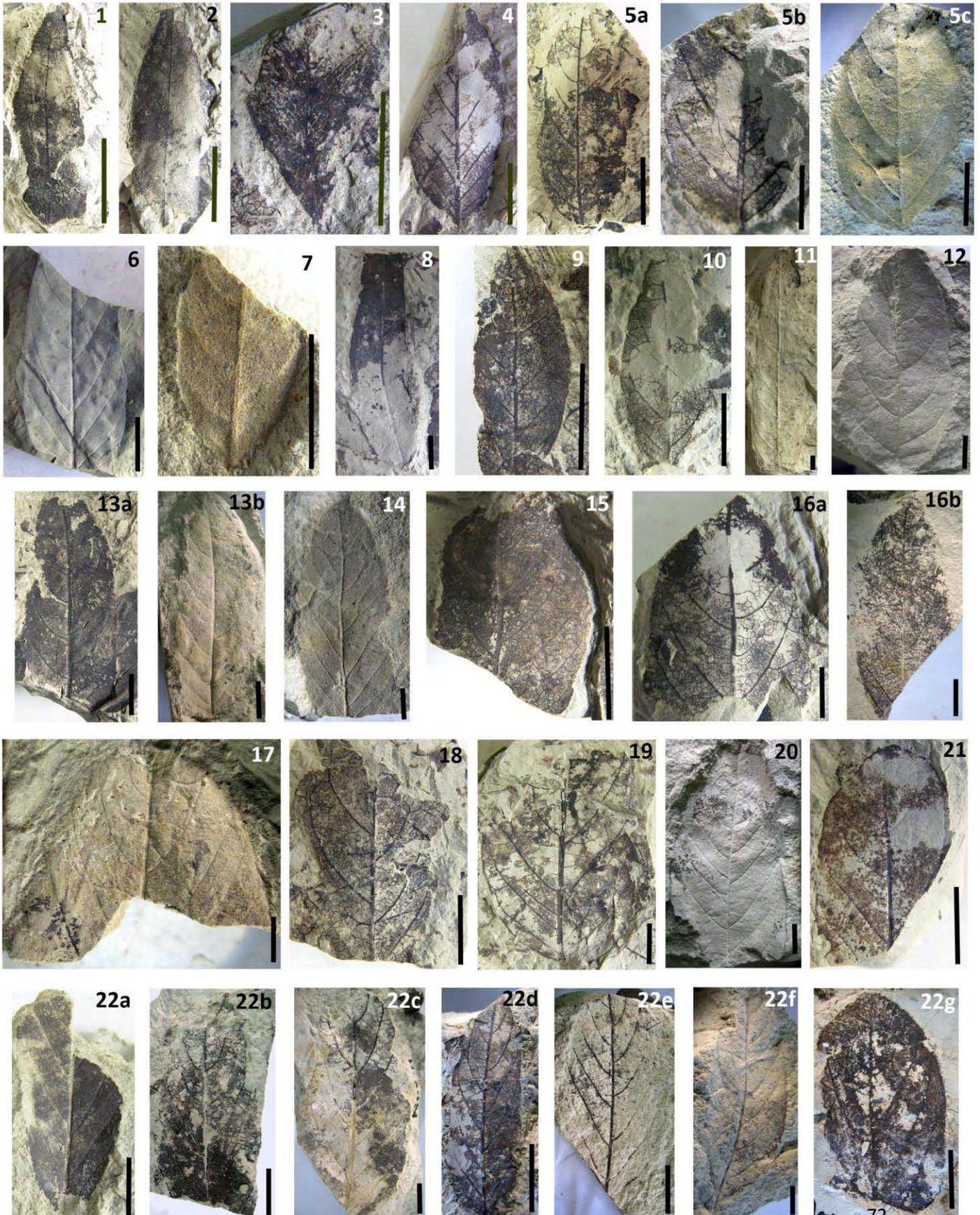
Wolfe, J.A. 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 23: 119–142.

Yang J., Wang Y-F, Spicer R.A., Mosbrugger V., Li Ch-S, y Sun Q-G. 2007. Climatic reconstruction at the Miocene Shanwang Basin, China, using leaf margin analysis, CLAMP, Coexistence Approach, and Overlapping Distribution Analysis. *American Journal of Botany* 94(4): 599–608.

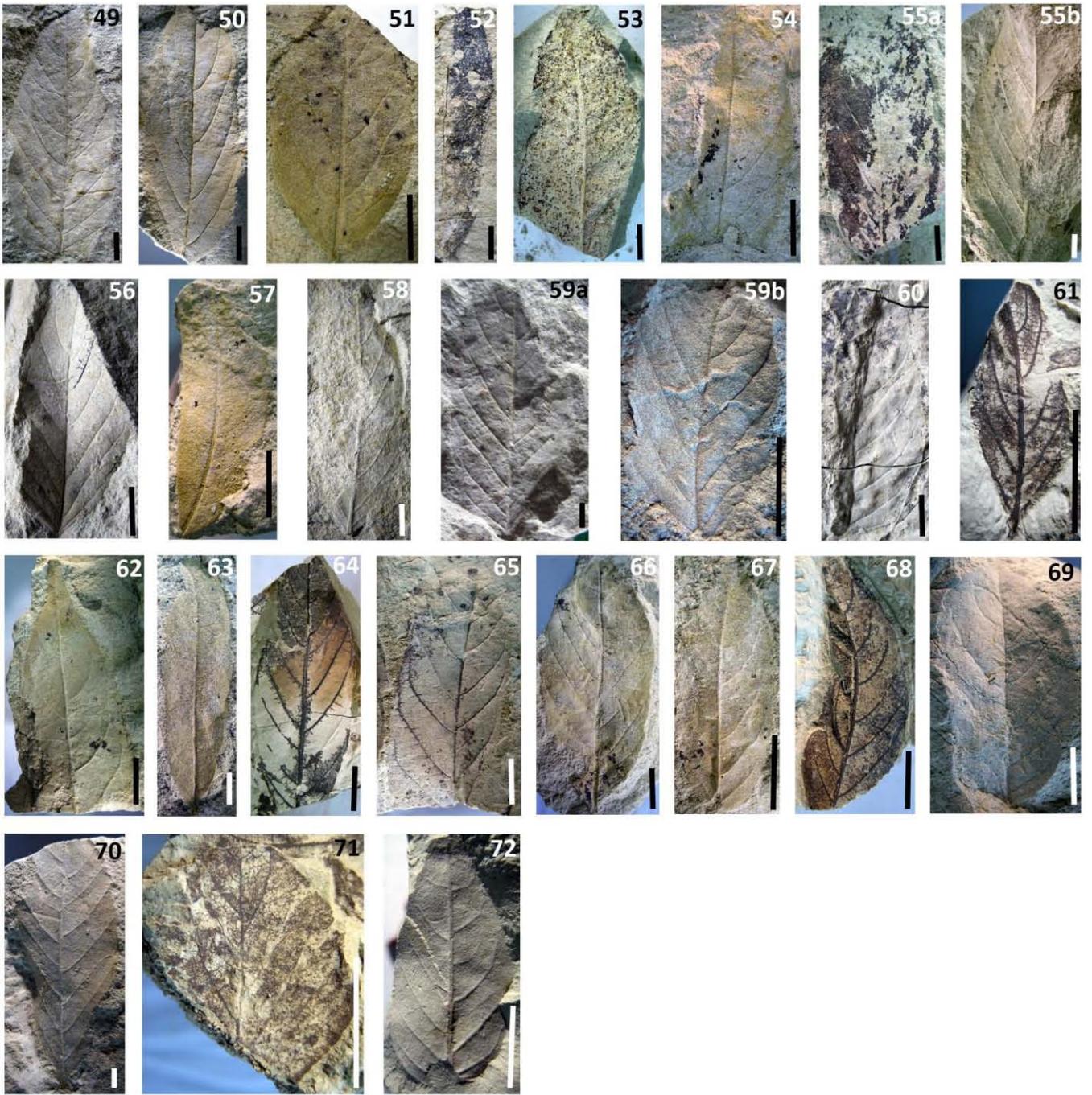
Zunino, M. y Zullini, A. 2003, *Biogeografía la dimensión espacial de la evolución*,, Capitulo 5 *Ecobiogeografía*, 5.1 *Comunidades biomas y biosfera*, Fondo de Cultura Económica, México, 359 pp

## 11. ANEXOS

Anexo 1. Laminas fotográficas de los 72 morfotipos empleados en el análisis de CLAMP. Escala=1cm







## Anexo 2. Matriz de datos para el registro de los caracteres requeridos por CLAMP

Scorer	Locality	Latitude	Longitude	Altitude	Date Collected	Completeness	Notes												
Aldo D.T.	San Esteban Tizatlán	19°20'29.91"	98°12'53.33"	2400 msnm	2006-2011	0.6904762		Margin Character States						Size Character States					
Species Number	Species / Morphotypes	Lamina		Dissection		Margin Character States						Size Character States							
		Unlobed	Lobed	No Teeth	Tth Regular	Teeth Close	Teeth Round	Teeth Acute	Tth Compound	Nanophyll	Leptophyll I	Leptophyll II	Microphyll I	Microphyll II	Microphyll III	Mesophyll I	Mesophyll II	Mesophyll III	
1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
3	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
5	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	
6	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
10	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
11	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
12	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
13	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	
14	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
15	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
16	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	
17	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
18	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
19	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
20	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
21	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
22	8	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.33	0.33	0.33	0	0	0	
23	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
24	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
25	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
26	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
27	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
28	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
30	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
31	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
32	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
33	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	
34	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
35	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
36	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
37	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
38	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	
39	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	
40	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	
41	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
42	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
43	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	
44	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
45	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
46	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
47	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
48	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
49	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
50	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

Scorer	Locality	Latitude	Longitude	Altitude	Date Collected	Completeness	Notes
Aldo D.T.	San Esteban Tizatlán	19°20'29.91"	98°12'53.33"	2400 msnm	2006-2011	0.6904762	

Missing datas 

Species Number	Species / Morphotypes	Apex Character States				Base Character States			Length to Width Character States					Shape Character States		
		Apex Emarg.	Apex Round	Apex Acute	Apex Atten.	Base Cordate	Base Round	Base Acute	L/W<1:1	L/W 1-2:1	L/W 2-3:1	L/W 3-4:1	L/W>4:1	Obovate	Elliptic	Ovate
1	1	0	0	1	0				0	0	0	1	0	0	0	1
2	1	0	0	1	0				0	0	0	1	0	0	0	1
3	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
4	1					0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
5	3	0	1	0	0	0	1	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	1
6	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
7	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
8	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
9	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
10	1	0	0	1	0				0	0	1	0	0	0	1	0
11	1	0	1	0	0				0	0	0	0	1	0	0	1
12	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
13	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
14	1	0	1	0	0				0	0	1	0	0	0	1	0
15	1	0	1	0	0				0	1	0	0	0			
16	2	0	1	0	0				0	0	1	0	0	0	1	0
17	1	0	1	0	0											
18	1								0	1	0	0	0			
19	1					0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
20	1	0	1	0	0				0	0	1	0	0			
21	1	0	1	0	0											
22	8	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	1
23	1					0	1	0								
24	1								0	0	1	0	0	0	1	0
25	1					0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
26	1					0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
27	1								0	0	0	1	0	0	1	0
28	1					0	1	0								
29	1	0	0	1	0											
30	1					0	0	1								
31	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
32	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
33	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
34	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
35	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
36	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
37	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
38	3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
39	2					0	1	0	0	0	1	0	0	0	0.5	0.5
40	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
41	1	0	1	0	0											
42	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
43	3	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
44	1					0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
45	1					0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
46	1					0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
47	1					0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
48	1	0	1	0	0											
49	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
50	1	0	1	0	0				0	0	1	0	0	0	1	0



Scorer	Locality	Latitude	Longitude	Altitude	Date Collected	Completeness	Notes															
Aldo D.T.	San Esteban Tizatlán	19°20'29.91"	98°12'53.33"	2400 msnm	2006-2011	0.6504762																
							Missing data															
Species / Morphotypes	Apex Character States		Apex Atten.		Base Character States		Length to Width Character States						Shape Character States									
Number	Apex Emarg.	Apex Round	Apex Acute	Apex Atten.	Base Cordate	Base Round	Base Acute	L:W<1:1	L:W 1-2:1	L:W 2-3:1	L:W 3-4:1	L:W>4:1	Obovate	Elliptic	Ovate							
51	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0							
52	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
53	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
54	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
55	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
56	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
57	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
58	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
59	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
60	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
61	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
62	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
63	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
64	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
65	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
66	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
67	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
68	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
69	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
70	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
71	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
72	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
<b>Total Character State Score</b>								0	32	15	2	1	26	22	13.5	30.5	13.5	2.5	8	24	23	
<b>No. Character States Present</b>								49	49	49	49	49	49	62	62	62	62	62	55	55	55	55
<b>Percentage Score</b>								0	65	31	4	2	53	45	0	25	49	22	4	15	44	42