



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

RECONSTRUCCIÓN PALEOCLIMÁTICA BASADA EN LA
FISONOMÍA FOLIAR DE IMPRESIONES FÓSILES DE
ANGIOSPERMAS EOCÉNICAS DE LA FORMACIÓN CARROZA
EN LA POPA, NUEVO LEÓN, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

XOCHILT SELENE GONZÁLEZVANEGAS



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. LAURA CALVILLO CANADELL
2014**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

González
Vanegas
Xochilt Selene
xochiltselene@yahoo.es
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
410490231

2. Datos del tutor

Dra.
Laura
Calvillo
Canadell

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María Hilda
Flores
Olvera

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Jaime
Jiménez
Ramírez

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Juan Fransisco
Sánchez
Beristáin

6. Datos del sinodal

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

7. Datos del trabajo escrito

Reconstrucción paleoclimática basada en la fisonomía foliar de impresiones fósiles de angiospermas eocénicas de la Formación Carroza en La Popa, nuevo león, México
2014

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 recibido del proyecto CONACYT 104525 a cargo de la Dra. Laura Calvillo Canadell y el proyecto PAPIIT 219810 a cargo del Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferríz. Y gracias a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por medio del Taller “Sistemas vegetales en el tiempo: reconstruyendo el pasado a través del presente y entendiendo el presente al conocer el pasado”.

Agradecimientos

A mis compatriotas, los guanacos hijos de la gran puta. Es decir, a mis hermanos. Espero algún día retribuir el esfuerzo que me ha mantenido estudiando en el extranjero: ¡Dale que empujando al sol se acerca la madrugada! ¡Dale salvadoreño, que no hay pájaro pequeño que después de alzar el vuelo se detenga en su volar! (piénsese en la versión de Alí Primera, por favor).

A la gente mexicana, he aprendido y sentido mucho estando acá con ustedes. Gracias por su fraternidad, amabilidad y albergarme durante mi educación universitaria. Gracias por compartir México conmigo. México ha sido emociones, sueños, reflexión, angustia, punto de reencuentro, resignificación: ha sido mi gran diván.

A los docentes de toda mi vida a los que les haya robado un cachito de ellos para mí. Deseo agradecer concretamente a la Dra. Nora Elizabeth Galindo Miranda por toda su escucha y el apoyo que me brindó al ser mi tutora durante la carrera. A los profesores del taller de Sistemas vegetales a través del tiempo, en especial a mi asesora de tesis la Dra. Laura Calvillo- Canadell (Dra. Gracias por mantenerse en la lucha, su paciencia y su trato afectuoso) y a su esposo el Dr. Enrique González por sus amenas enseñanzas. A las Dras. Hilda Flores Olvera y Helga Ochoterena Booth por haberme aceptado en el servicio social, por su paciencia y confianza. Al Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos-Ferriz por darme lugar de elaborar la tesis en el Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM. A mis revisores de tesis. Gracias por enriquecer con sus observaciones este trabajo.

A toda la gente bonita del taller por su compañía y amistad: Ceci, Mar, Fabi, Angélica (gracias por las tardes de cineteca), Angélica Cervantes, Itzel, Dianita, César, Marquito, Gustavo, Nidia, Alejandro, Luis *maderas* y Luisito (¡sos recreido! ¡jum!), debo mencionar especialmente a Aldo, Denise, Gris, Ixchelito (gracias por los momentos de charla, escucha, cafecito y demás cosas bonitas) e Isabel por las recomendaciones a lo largo de la realización de la tesis.

A mi papá, José Alberto González Amaya: Papá es mi ídolo, lo amo hasta muy, muy lejos, mucho, mucho, más allá de la luna y de todo lo que sigue de la luna. Gracias por su infinito apoyo y por su convicción con la que cree en mí. A Juana González Guzmán por encargarse de mí y ser Mi Mamá: por apapacharme, cuidarme, alimentarme, confortarme, y amarme. A Aracely Vanegas Heacker por darme la oportunidad de ver el mundo.

A Bernardo Schwerin y Rocío García Rey por darme abrigo en esta enorme ciudad, por sus consejos llenos de buenas y nobles intenciones, por hacerme sentir integrada y querida, definitivamente son mi familia en México. Y, por supuesto, a Don Medardo y Don Marcos Nabor por su calidez y confianza. Rocío mil gracias por ayudarme a corregir lo que parecía incorregible... ni todas las riquezas de la Pachamama juntas valen lo que hizo.

A mis niñas preciosas a quienes pese a lo que sea las hola archimorrocotudamente: a Mirna, Patricia, María Alejandra, Denise y Yancy. Con quienes aprendí que se puede contar no hasta dos o hasta diez. Yo juro solemnemente que el vínculo logrará sobrevivir hasta el ocaso de nuestras vidas. En serio, bendita sea la contingencia por el día que me quebré la patita y la concatenación de sucesos que posibilitó el surgimiento de nuestro vínculo, son las luciérnagas de mi barranquito a oscuras. Gracias a ustedes sé que la felicidad se puede hallar hasta en los más oscuros momentos. Las amo.

A toda la gente bella con las que compartí momentos buenos, malos y feos dentro y fuera de la carrera, los requiero. A Leti, Malú, Getsemaní y Antonio por aguantarme como compañera de trabajo, por el chisme y buena compañía fuera del aula. A Sebastian, Iván (¡bicho más socado 'ombe! ¡ah! Si no fuera por...), Luis, Esteban, Carmen, Julio, Karla y Alberto, gracias por las carcajadas suscitadas, las escuchas y pláticas prolongadas, los miércoles de tacos, los viernes de ejercicio, la nadada, el té, el café, el pastelito, por las pelis y palomitas y hasta por *el así y las así* ¡mua y remua!. A Verito Sedano, aunque te vea poquito te quiero muchito. A Mitzi (*Gotita* gracias por no evaporarte ¡anda, deslízate levemente por la vida... leve, *Gotita*, ligerita y sin ataduras! Hazme caso, te conviene), Cristóbal (*Crisantemo* gracias por las tardecitas milongueras y los incontables buenos y malos momentos que has compartido conmigo). En verdad, a todos, los quiero un mundo.

Hernán, Mari, Héctor, Consuelo, Javier, Perla, Sonia, y Zully gracias por su grata compañía al ser mis *roomies* buena onda.

En fin, gracias a toda la gente chula de la que algo he aprendido, con la que algo he compartido, con la que algo he logrado ver distinto para elegir... es decir, de la que algo lindo se me ha pegado. Ojalá yo también haya contribuido en su vida un poquitito.

A Mi Papá por sustentarme y nombrarme desde el lado izquierdo de su ser.

A Mi Mamá por elegir ser mi luz.

A quien me parió por darme a luz.

A quienes no han sido y quizás no lo han querido.

*“Los ojos de los axolotl me decían de la presencia de una vida diferente, de otra
manera de mirar.”*

Julio Cortázar

*"Lo importante no es lo que han hecho de nosotros, sino lo que hacemos con lo que han
hecho de nosotros"*

Jean Paul Sartre

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN	
1.1. El sistema Tierra y el clima.....	2
1.2. El estudio de las plantas en su contexto histórico y ecológico.....	4
1.3. Relación fisonómica entre las plantas y el clima.....	7
1.4. Herramientas basadas en fisonomía foliar con aplicación paleobotánica.....	9
1.5. Panorama del Eoceno.....	10
II. ANTECEDENTES.....	12
III. JUSTIFICACIÓN.....	13
IV. OBJETIVOS	
4.2 General.....	13
4.3 Específicos.....	13
V. HIPÓTESIS.....	14
VI. METODOLOGÍA	
6.1 Área de estudio.....	14
6.2 Material fósil.....	17
6.3 Reconstrucción paleoclimática utilizando CLAMP.....	18
VII. RESULTADOS	
7.1 Morfotipos.....	19
7.2 Parámetros climáticos obtenidos mediante CLAMP.....	28
VIII. DISCUSIÓN.....	31
IX. CONCLUSIONES.....	35
X. BIBLIOGRAFÍA.....	36

RESUMEN

El clima propicia una serie de condiciones a las que los organismos se ven obligados a responder a través de diferentes estrategias a corto, mediano y largo plazo. Dada la estrecha relación entre clima y fisonomía de las hojas, las hojas de angiospermas fósiles son considerados buenos indicadores paleoclimáticos. Uno de los métodos más utilizado en determinaciones paleoclimáticas con base a la fisonomía foliar es CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program). Este programa fue utilizado en muestras de hojas de angiospermas fósiles de la localidad La Popa, Nuevo León, México. Se separaron dos conjuntos de morfotipos dependiendo la litología: uno de 32 morfotipos (A) contenidas en lutitas y areniscas, y uno de 23 (B) contenidas en areniscas; esto bajo el supuesto que los fósiles incluidos en los dos tipos de roca corresponderían a diferentes tipos de clima. Los datos sobre paleosuelos, reportados por otros autores, y los parámetros obtenidos mediante CLAMP sugieren un clima del tipo BSk. Para saber si existían diferencias significativas entre los parámetros climáticos de ambos conjuntos se realizó una prueba de *t*. Los resultados de la prueba de *t* y los taxa reportados para la localidad permiten asociar los fósiles con un bosque de galería y con una selva baja caducifolia o un bosque espinoso.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 El sistema Tierra y el clima

La Tierra es un sistema multidimensional. Nuestro planeta consta de muchas partes separadas, pero interactuantes de manera continua: la litósfera (la Tierra sólida), la hidrosfera (la porción acuosa), la atmósfera (la cubierta gaseosa de la Tierra) y la biosfera (constituye la totalidad de la vida en la Tierra); un cambio en una parte puede producir cambios en otra o en todas las demás, esto a menudo ocurre de maneras que no son obvias ni evidentes inmediatamente (Tarbuck y Lutgens, 1999). En el sistema terrestre interactúan los componentes fisicoquímicos y los biológicos; así podemos trazar aspectos de la historia física del planeta como, por ejemplo, la formación de cadenas montañosas y la evolución de la vida a través del tiempo geológico (Stanley, 2005).

Dentro del sistema terrestre es en la atmósfera donde el clima propicia una serie de condiciones a las que los organismos se ven obligados a responder a través de diferentes estrategias a corto, mediano y largo plazo. Encontrar una definición satisfactoria del clima, probablemente, no es posible debido a que el sistema climático encierra numerosas variables y numerosas escalas de tiempo y espacio (Hudson-Sellers y McGuffie, 1990). El clima puede verse como un sistema dinámico articulado por la atmósfera, océanos, glaciares, superficie terrestre y vegetación; sujeto a causas o fuerzas externas que conducen a cambios o respuestas internas dentro de los componentes que lo articulan (Ruddiman, 2008; figura 1). De manera práctica, puede definirse el clima como el conjunto de valores promedio de las condiciones atmosféricas que caracterizan una región como la temperatura, la humedad, la presión atmosférica y la precipitación (García, 1964). El clima está determinado por la interacción de factores como la latitud, altitud, relieve, distribución de agua, corrientes marinas y tierras (García, 1967).

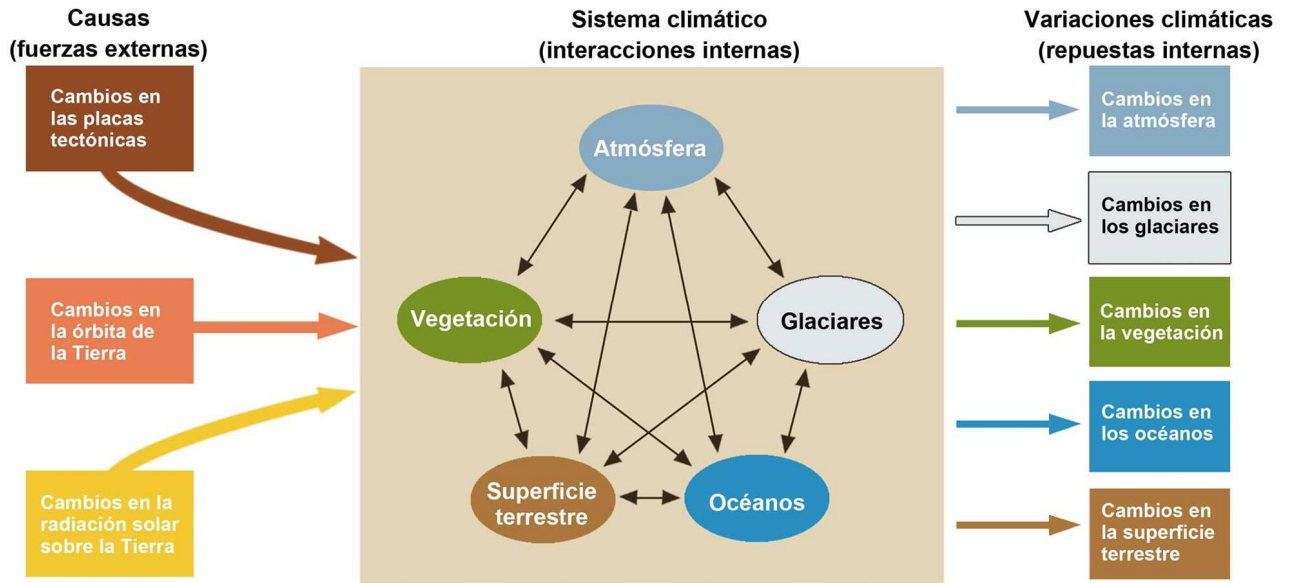


Figura 1. El clima es un sistema integrado por la interacción de diferentes componentes con interacciones internas que se encuentran condicionados por causas externas. Las interacciones entre los componentes y las causas suscitan respuestas internas que pueden ser medibles y estudiadas. Nótese que uno de los principales componentes del clima es la vegetación (Modificado de Ruddiman, 2008).

Enriqueta García (1964) desarrolló un sistema de clasificación de los climas de México con base en el sistema de Köppen; en este sistema los climas se dividen en secos y húmedos (tabla 1) y se cuentan con especificaciones para cada subtipo de clima. En 1967, la misma autora hace una correlación muy general entre los tipos climáticos y las principales asociaciones vegetales que son factibles encontrar en cada uno de ellos.

Climas húmedos		
	Símbolos	Temperatura media anual
Cálidos	A	sobre 22° C
Semicálidos	A (C); (A) C	entre 18 °C y 22° C; sobre 18 ° C
Templados	Ca; Cb	entre 12° y 18° C
Semifríos	C (b'); Cc	entre 5° y 12 °C
Fríos	E (T) C	entre -2° y 5°C
Muy fríos	EF	bajo -2° C
Climas secos		

	Símbolos	Temperatura media anual
Cálidos	$B(h')$	sobre 22° C
Semicálidos	$Bh'(h); Bh$	entre 18 °C y 22° C
Templados	$Bk; Bk'$	entre 12° y 18° C
Semifríos	$B(k'')$	entre 5° y 12 °C

Tabla 1. Resumen general de los límites térmicos de los principales tipos climáticos para México (Tomado de García, 1964).

Los estudios climáticos abarcan un amplio rango. Estos varían de acuerdo con la parte del sistema climático que será estudiado (cambios en el aire, agua, vegetación, superficie terrestre y hielo), por las técnicas de estudio empleadas y el objeto de estudio. Las maneras de abordar el clima incluyen medidas físicas, químicas y biológicas de evidencia actual y pasada. Así, los estudios climáticos emplean una amplia gama de técnicas para extraer, reconstruir e interpretar la historia del clima sobre la Tierra (Ruddiman, 2008).

1.2 El estudio de las plantas en su contexto histórico y ecológico

En la superficie terrestre, la temperatura y humedad afectan la distribución de las plantas. Éstas se caracterizan por ser organismos autótrofos, fotosintéticos, sésiles, con crecimiento indeterminado, con construcción modular, sin sistema nervioso, que poseen células vacuoladas con pared de celulosa y células sexuales que surgen tarde en el desarrollo (Ingrouille y Eddie, 2006). En la clasificación biológica, las angiospermas o plantas con flor son el grupo más derivado dentro de las plantas con semillas (Friss *et al.*, 2011). Su diversificación filogenética y radiación ecológica ocurrió en el Cretácico Temprano, entre 135 y 65 millones de años. Este fue uno de los mayores eventos evolutivos en la historia de la vida y permitió la subsecuente evolución de los actuales ecosistemas terrestres (Friss *et al.*, 2011). Este grupo de plantas se caracteriza porque tiene un embrión maduro formado por un eje con apariencia de tallo que lleva uno o dos hojas seminales o cotiledones que son las primeras hojas del esporofito joven. Como su nombre lo señala, los embriones de las plantas dicotiledóneas poseen dos cotiledones, en tanto los de las monocotiledóneas presentan solamente un cotiledón (Raven *et al.*, 1992). Además, el embrión cuenta con una raíz embrionaria llamada radícula, con un vástago embrionario llamado plúmula el cual dará origen al epicótilo, y una porción del tallo

embrionaria llamada hipocótilo (Nabors, 2004). El crecimiento producido por los meristemas apicales en las puntas del vástago y de la raíz da lugar al cuerpo vegetal primario, esto es en la planta adulta: raíz, tallo, estructuras reproductoras y hojas (Nabors, 2004). Las hojas (figura 2) son los órganos fotosintéticos característicos de la mayoría de plantas vasculares (Cronquist, 1977); en las dicotiledóneas, clásicamente, están conformadas de peciolo (de no estar presente la hoja se denomina sésil) y una lámina aplanada y expandida o limbo con una superficie superior o adaxial y una inferior o abaxial, en la base de algunas hojas se desarrollan pequeñas escamas denominadas estípulas (Raven, *et al.*, 1992). Si una hoja está toda en una sola pieza se dice que es simple; si está compuesta por varios folíolos se dice que es compuesta (Cronquist, 1977). La forma y estructura de la lámina foliar es variable en las diferentes especies de plantas y aún hasta en cierta extensión de la misma planta o en diferentes individuos de la misma especie (Cronquist, 1977), por tanto, para describir esta variabilidad se ha desarrollado una extensa terminología que depende del objetivo para el cual se describe la variación.

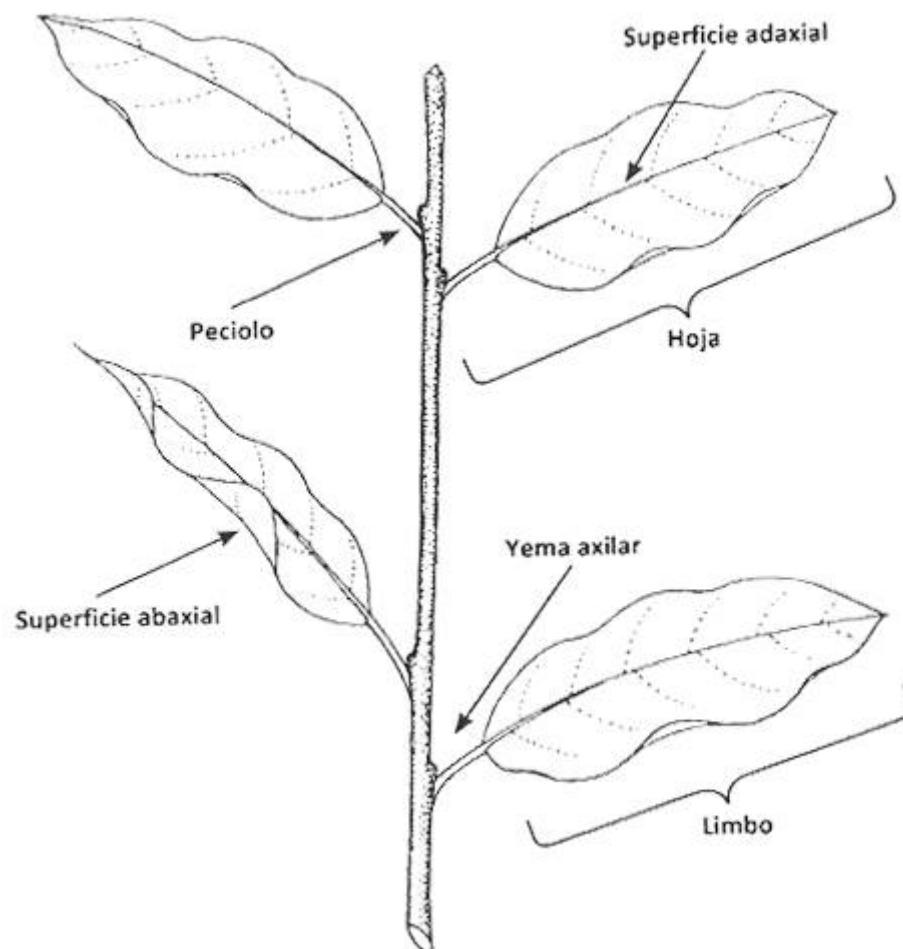


Fig. 2. Hoja y partes de una hoja simple (Modificado de Ellis *et al.*, 2009).

Comprender los atributos que caracterizan una planta, permite plantearse una serie de cuestionamientos para la realización de diversos estudios, por ejemplo: La expresión de la adaptación de las plantas puede estudiarse a través de las características morfoanatómicas, fenológicas, entre otras, lo cual permite caracterizar las comunidades vegetales actuales y del pasado (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000). Para comprender lo que sucedía en las comunidades pasadas, la paleontología (del griego *pailos* = antiguo, *ontos* = ser, *logos* = estudio) juega un papel muy importante; esta es la ciencia encargada del descubrimiento y estudio del registro fósil. El principal objetivo de la paleontología es la reconstrucción de la historia de la vida sobre el planeta. Un fósil se define como cualquier evidencia de vida en el pasado con una antigüedad mínima de 10,000 años y son inclusiones importantes en las rocas sedimentarias (Sour Tovar y Rivera, 1997; Tarbuck y Lutgens, 1999). La paleobiología abarca una serie de trabajos enfocados a interpretar, desde un punto de vista principalmente biológico, diferentes aspectos de los organismos que vivieron en el pasado. Dentro de la paleobiología se encuentra la paleoecología, que se encarga de interpretar las relaciones de los organismos que vivieron hace millones de años con su medio (Sour Tovar y Rivera, 1997). Entre los objetivos de la paleoecología se cuentan: documentar los cambios climáticos ocurridos en el pasado, asociar cambios evolutivos a dichos cambios climáticos, reconstruir el medio de los yacimientos fósiles, buscar evidencias de cambios ecológicos o ambientales a lo largo del tiempo y asociar los resultados de los análisis paleoambientales a los filogenéticos para relacionar los cambios evolutivos con los cambios ecológicos (Nieto y Rodríguez, 2003). En la paleobiología, es la paleobotánica la que se encarga del estudio de las plantas que han habitado el planeta a través del tiempo geológico. La paleobotánica participa de la paleoecología al aportar elementos para construir modelos paleoclimáticos, muchos de los cuales se basan en el estudio de la fisonomía foliar, es decir el tamaño y la forma de la hoja (Taylor *et al.*, 2009). Así el estudio de las hojas fósiles como indicadores del clima del pasado cobra valor.

Tradicionalmente, los objetivos de la paleoecología se han abordado desde dos aproximaciones que difieren tanto en la metodología, como en los sujetos de estudio: los estudios autoecológicos, que analizan especies individuales, y los sinecológicos, que trabajan con las comunidades en su conjunto (Nieto y Rodríguez, 2003; figura 3). Una comunidad es el conjunto de especies que suelen encontrarse juntas de modo reiterado sobre un territorio (Terradas, 2001). La comunidad vegetal o vegetación puede definirse

como la colección de especies vegetales que crecen en una localidad determinada que muestran una asociación o afinidad definida una con otra (González-Medrano, 2004). La vegetación se distingue por su aspecto o fisonomía, y se encuentra condicionada por las características ambientales de un lugar determinada tales como clima, suelo, geología, etc. (Fraume-Restrepo, 2007).

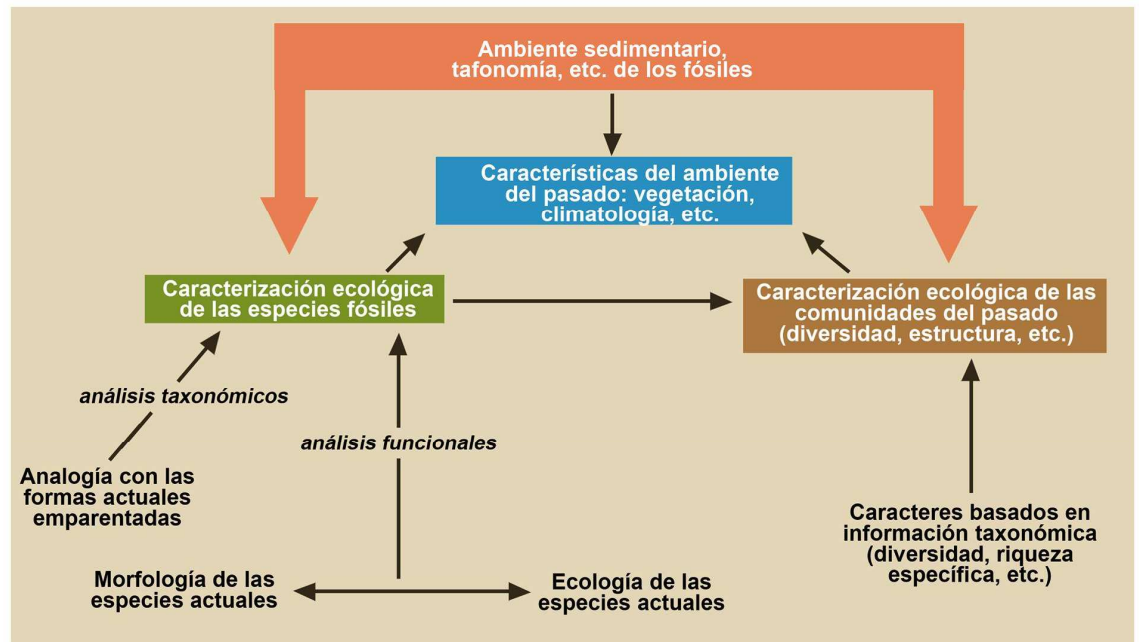


Fig. 3. Diagrama explicativo de los métodos aplicados en los estudios paleoecológicos. A la izquierda del diagrama el enfoque autoecológico y a la derecha el sinecológico (Modificado de Nieto y Rodríguez, 2003).

1.3 Relación fisonómica entre las plantas y el clima

Existe una relación entre la fisonomía de la comunidad vegetal que se encuentra en una zona determinada y el clima que dicha zona presenta (Huggett, 1991). Por ejemplo, en zonas con climas secos donde las temperaturas durante el día pueden ser mayores, una hoja grande no perderá el calor necesario de manera tan eficiente como lo haría una hoja pequeña cuando ésta es expuesta de manera directa al sol, así, las plantas de estas zonas tenderán a poseer hojas pequeñas y no grandes (Adams, 2007). La relación clima-vegetación es independiente de cualquier consideración taxonómica (Royer *et al.*, 2005), diferentes taxones dan respuestas fisonómicamente equiparables ante presiones ambientales similares (Spicer, 2010; Tadesse, 2008). Si bien las variaciones climáticas son el principal factor que determina la fisonomía de la vegetación, cabe decir que la

relación clima-vegetación es bidireccional, de este modo si bien el clima ejerce influencia en la vegetación, la vegetación también ejerce influencia en el clima (Adams, 2007).

El clima terrestre está muy lejos de ser constante. Para entender esto, la Tierra debe de ser vista como un sistema donde han operado procesos que interactúan en un rango de tiempo y espacio (Barron, 1996), bajo esta dinámica es que los organismos han respondido de diversas maneras y así cambiado a lo largo del tiempo geológico.

La gran complejidad de los climas terrestres queda en evidencia a través de la relación entre los climas y los organismos terrestres, siendo la información más significativa la basada en las plantas terrestres. Las plantas terrestres son un indicador ideal del clima terrestre, puesto que su morfología y distribución están fuertemente ligadas al clima (Wolfe, 1993; Yang *et al.*, 2007). Dos aproximaciones han sido utilizadas tradicionalmente para inferir paleoclimas a partir del conjunto de restos foliares: el análisis florístico y el fisonómico (Troncoso *et al.*, 2002). El primero hace referencia al tipo y diversidad de taxa encontrados en una localidad, el segundo tiene que ver con análisis morfológicos. El tamaño y la forma de las hojas están fuertemente correlacionadas con las variables climáticas; en consecuencia las hojas de angiospermas fósiles son consideradas buenas indicadoras para inferir los paleoclimas terrestres (Wolfe, 1993; Huff *et al.*, 2003; Royer *et al.*, 2005; Martínez- Cabrera *et al.*, 2014). El fenotipo es la suma total de las características observables. Es el resultado de la compleja relación entre el código genético del individuo y el ambiente; y la capacidad de responder ontogenéticamente a las variables ambientales, es llamada plasticidad fenotípica (Ingrouille y Eddie, 2006). Las hojas son órganos desarrollados, con determinado fenotipo, que responde eficientemente a lo largo de toda la estación de crecimiento; sin embargo, presentan plasticidad fenotípica por variabilidad durante las diferentes etapas de crecimiento (Spicer, 2010). La expresión de este fenotipo permite realizar estudios de diversa índole y ofrecen datos morfológicos que pueden ser aplicados para resolver preguntas científicas a través de análisis numéricos. La bioestadística es la aplicación de métodos estadísticos a la solución de problemas biológicos, también es llamada estadística biológica o biometría (Sokal y Rohlf, 1980). En paleobotánica se han desarrollado numerosos métodos para cuantificar las relaciones entre las formas de las hojas y el clima (Krieger *et al.*, 2007; Dilcher *et al.*, 2009).

1.4 Herramientas basadas en fisonomía foliar con aplicación paleobotánica

Los indicadores paleoclimáticos basados en polen fósil y hojas fósiles, pueden ser escindidos en dos tipos: los que están basados en aspectos de la arquitectura de la planta con restricciones condicionadas por el ambiente (fisonómicos) y los que están basados en la tolerancia de los parientes vivos más cercano. Cada uno de estos enfoques posee ventajas y desventajas (Yang *et al.*, 2007). Los análisis basados en la fisonomía foliar se dividen en dos, principalmente: los que analizan el área de la lámina y los que utilizan los márgenes de las láminas (Taylor *et al.*, 2009). Si bien las plantas fósiles son excelentes indicadores de las condiciones climáticas del pasado, son pocos los métodos que proveen datos paleoclimáticos cuantitativos; uno de estos métodos es CLAMP (Climate Leaf-Analysis Multivariate Programme, por su siglas en inglés). Fue propuesto por Wolf en 1993, y pertenece al grupo de análisis basados en fisonomía foliar que analizan el área de la lámina (Uhl *et al.*, 2003). En estadística un análisis multivariado es el conjunto de métodos estadísticos cuya finalidad es el análisis de datos en los que se cuenta con más de dos variables medidas para cada caso estudiado; estos métodos son útiles para el estudio de comunidades con un gran número de variables que no son estadísticamente dependientes (Guisande-González *et al.*, 2006). CLAMP, de acuerdo con Spicer (2010), es un método de estadística multivariada enfocado a la determinación paleoclimática de ambientes terrestres; utiliza como indicadores la fisonomía foliar de angiospermas leñosas. CLAMP está calibrado con mediciones foliares y ambientales de 173 sitios del hemisferio norte, actualmente se han incorporado nuevos datos del resto del mundo. Los datos climáticos actuales deben de ser, preferentemente, los promedios de los últimos 30 años o más. El análisis es válido para la determinación paleoclimática con por lo menos 20 morfotipos diferentes. CLAMP permite estimar 11 variables paleoclimáticas (tabla 2), al registrar 7 caracteres fisonómicos foliares de improntas fósiles y hojas de plantas actuales (tabla 3).

<i>Parámetros</i>	Unidades
<i>Temperatura media anual</i>	°C
<i>Temperatura media del mes más cálido</i>	°C
<i>Temperatura media del mes más frío</i>	°C

<i>Precipitación media de la estación de crecimiento</i>	mm
<i>Precipitación mensual media de la estación de crecimiento</i>	mm
<i>Precipitación de los tres meses más húmedos</i>	mm
<i>Precipitación de los tres meses más secos</i>	mm
<i>Humedad relativa</i>	%
<i>Humedad específica</i>	g/kg
<i>Duración de la estación de crecimiento</i>	Meses
<i>Entalpía</i>	kJ/kg

Tabla 2. Variables paleoclimáticas que proporciona CLAMP

Caracteres	Estados de carácter
<i>Lobación</i>	Lobada o no lobada
<i>Tipo de margen</i>	Sin dientes, con dientes regulares, dientes estrechos, dientes redondeados, dientes agudos, o dientes compuestos
<i>Tamaño foliar</i>	Nanófilo, leptófilo I, leptófilo II, micrófilo I, micrófilo II, micrófilo III, mesófilo I, mesófilo II, o mesófilo III
<i>Tipo de ápice</i>	Emarginado, redondo, agudo o atenuado
<i>Tipo de base</i>	Cordada, redonda o aguda
<i>Relación ancho largo (L:W)</i>	L:W <1:1, 1-2:1, 2-3:1, 3-4:1, o >4:1
<i>Forma foliar</i>	Obovada, ovada o elíptica

Tabla 3. Caracteres requeridos por CLAMP

1.5 Panorama del Eoceno

El Eoceno (del griego *eos* y *kainos* “nueva alba”) es la segunda época del periodo Paleógeno de la Era Cenozoica y está comprendida entre los 56.0 y los 33.9 millones de años. El Eoceno se divide en inferior, medio (de los 47.8 a los 37.8 millones de años comprendiendo las edades Lutetianas y Bartonianas) y superior. El principio del Eoceno se caracterizó por un dramático calentamiento atribuido a la liberación de metano atrapado en el fondo del océano. A partir de mediados del Eoceno el clima se tornó más frío y seco, tendencia que se prolongó durante el resto de la era Cenozoica (Walker *et al.*, 2009; Smithsonian National Museum of Natural History, 2014).

Hace unos 55 millones de años durante el Máximo Termal del Paleoceno-Eoceno (MTPE), la temperatura del planeta aumentó de 5-6°C en unos 10,000 años y el agua de los océanos se acidificó. Las latitudes altas y polares se encontraban más o menos libres de hielo de modo que la porción sur del Hemisferio Norte (alrededor de los 30° de latitud) poseía un clima predominantemente tropical con temperaturas más altas que las actuales, más lluvia y poca estacionalidad. Es necesario destacar que aún no hay un consenso sobre qué provocó este fenómeno (Jardine, 2011 y DeConto *et al.*, 2012). Cabe decir que el MTPE es uno de los mejores análogos en el tiempo profundo con el actual calentamiento global (Currano *et al.*, 2008). Entre las hipótesis para explicar el MTPE se tiene que el metano, proveniente de los océanos, se liberó gracias a la tectónica de placas y al oxidarse en la atmósfera produjo dióxido de carbono que a su vez influyó en el efecto invernadero y en la acidificación de los océanos. Esto aunado al cambio en las corrientes oceánicas provocó el MTPE (Pearson *et al.*, 1999, Pagani *et al.*, 2006; Jardine, 2011). Otro planteamiento indica que la combinación de alta excentricidad y alta oblicuidad en los movimientos de traslación y rotación del planeta produjo una elevación de la temperatura de la atmósfera terrestre (DeConto *et al.*, 2012). Biológicamente el MTPE coincide con la extinción en masa de muchos grupos de foraminíferos bentónicos, una expansión de los dinoflagelados subtropicales, la aparición de los mamíferos modernos (incluidos los primates), enanismo transitorio de los mamíferos, expansión de plantas de las latitudes bajas a las altas y una gran migración de mamíferos y plantas de Asia a Norte América (Pagani *et al.*, 2006 ; Jardine, 2011).

Según Utescher y Mosbrugger (2006), la mayor parte de las localidades eocénicas muestran bosques más o menos densos, y la mayoría de las floras, comprendidas hasta lo 15° de latitud norte o sur, son clasificadas como extra tropicales por su composición taxonómica. Los bosques lluviosos estaban distribuidos en las latitudes medias, y no hay evidencia de vegetación xerófila y zonas áridas en el Eoceno pero sí condiciones de clima estacional seco para el Sureste de Europa, Oeste de Asia, Sur de China y regiones continentales de Norte América.

A partir del Paleoceno superior en México, continuaron las regresiones marinas mientras la orogenia Laramide había iniciado. Durante el Eoceno medio hubo una intensa actividad volcánica que amplió la Sierra Madre Occidental y concluyó la orogenia Laramide, y para el Eoceno superior comenzó el desplazamiento del Bloque Chortis (figura 4; Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005).

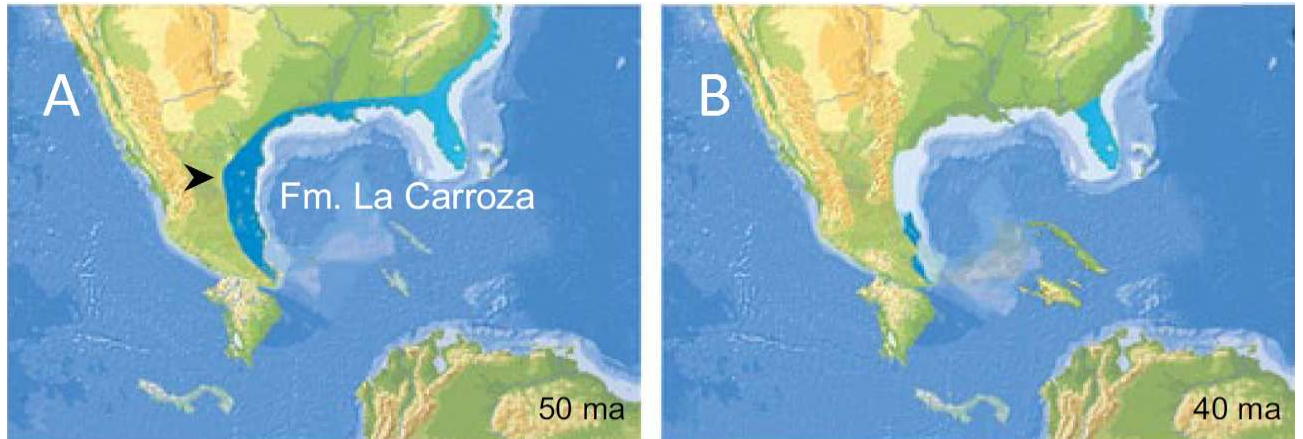


Fig. 4. México durante el Eoceno: A) una actividad volcánica muy importante y regresiones marinas, se señala de manera especial la Formación Carroza a la cual pertenece la localidad La Popa. B) Nótese el Bloque Chortis en desplazamiento y un arco volcánico ancho (Modificado de Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

II. ANTECEDENTES

Los estudios paleobotánicos realizados en La Popa han sido taxonómicos (Calvillo-Canadell, 2005; Rodríguez-Reyes, 2009; Pérez-Maussan, 2013, Guerrero-Márquez, 2014); con base en ellos fueron determinadas las familias Myrtaceae, Anacardiaceae, Rutaceae, Fabaceae, Boraginaceae, Tiliaceae, Malvaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae, Salicaceae, Lauraceae y Rosaceae.

No existe ningún trabajo que relacione las características morfológicas de los fósiles de plantas con el paleoclima de la localidad. Se ha sugerido la presencia de un trópico seco o húmedo (Rodríguez-Reyes, 2009; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012; Pérez-Maussan, 2013 y Guerrero-Márquez, 2014), según las afinidades taxonómicas de los fósiles de plantas estudiados. Adicionalmente, se ha supuesto que la presencia de hojas grandes incluidas en las areniscas y no en las lutitas, se debe a acarreo de material (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012) Por otro lado, Soegaard *et al.* (2003) y Rodríguez-Reyes (2009), a partir de la presencia de paleosuelos evaporíticos, sugieren que las condiciones de La Popa para el Eoceno medio corresponden a un trópico seco. Se ha indicado que los paleosuelos evaporíticos de la Formación Carroza tienen características similares a los

suelos que se forman hoy en climas con precipitaciones anuales que van de menos de 80 mm/año hasta un máximo de 450 mm/año (Buck *et al.*, 2010).

En México se han llevado a cabo pocos trabajos utilizando CLAMP. Se ha realizado uno para Formación Pie de Vaca para plantas del Paleógeno (Velasco- De León, 1999). Otro para el Plioceno de Santa María Amajac en Hidalgo (Aguilar y Velasco- De León, 2002). Y dos más para el Mioceno: uno en Ixtapa, Chiapas (Hernández-Villalba, 2013); y otro en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala (Domínguez de la Torre, 2013). Ninguno de los trabajos se ha elaborado para el norte del país.

III. JUSTIFICACIÓN

La fisonomía y afinidades taxonómicas de las hojas fósiles, y los paleosuelos encontrados en La Popa, sugieren dos condiciones contrastantes: un trópico seco o uno húmedo. La existencia de hojas pequeñas presentes en areniscas y hojas de mayor tamaño presentes en lutitas, sugiere acarreo de material y representación de dos tipos diferentes de vegetación y condiciones climáticas. Dada esta controversia con respecto al tamaño de las hojas y las litologías en las que se encuentran, aplicar un método estadístico multivariado permitirá inferir de manera cuantitativa el paleoclima del Eoceno medio en La Popa. Ello, en conjunto con la demás evidencia, permitirá concebir una hipótesis más integral de las condiciones paleoclimáticas de la localidad y su vegetación.

IV. OBJETIVOS

4.1 General

El propósito de este trabajo es inferir el tipo de clima en que crecía la vegetación de la localidad La Popa, Nuevo León, en el Eoceno medio.

4.2 Específicos

- a) Utilizar un método de estadística multivariada basado en fisonomía foliar para estimar el clima de La Popa en el Eoceno medio.
- b) A partir de los parámetros climáticos obtenidos de los fósiles encontrados en los dos tipos de litología, inferir si las plantas fósiles de ambas muestras crecían bajo condiciones

climáticas distintas.

c) Confrontar los resultados obtenidos mediante CLAMP con las demás evidencias fósiles (taxonómicas y edafológicas) para lograr una deducción más robusta del paleoclima del Eoceno medio de La Popa.

V. HIPÓTESIS

La presencia de hojas fósiles de angiospermas eocénicas de La Popa en dos tipos de litologías, su fisonomía y sus afinidades taxonómicas sugieren condiciones climáticas secas o húmedas. Los parámetros climáticos que resulten del análisis con CLAMP, permitirán obtener evidencia cuantitativa para sustentar dos tipos de climas y circunscribirlos en dos tipos de vegetación distintos.

VI. METODOLOGÍA

6.1 Área de estudio

El material utilizado en este estudio proviene de la localidad del Eoceno medio “La Popa” (perteneciente a la Formación Carroza), ubicada en San José La Popa, en el Estado de Nuevo León, al Noreste de México.

El Grupo Difunta comprende las partes meridional y oriental del Estado de Coahuila y la noroccidental de Nuevo León. Se extiende desde el este de Torreón, Coah., hasta el noroeste de Monterrey, N.L., y el sur de Monclova, Coah (Vega-Vera *et al.*, 1989). La Sierra Madre Oriental bordea al Grupo Difunta al oeste y sur, mientras que al norte se encuentra la plataforma Coahuila y al oriente la Planicie Costera del Golfo (Vega-Vera y Perrilliat, 1989). La cuenca de La Popa, representa la porción nororiental del grupo. Sus coordenadas son 26°00'-27°00'N y los 100°30'-101°00'W (figura 5), la cual data del Eoceno inferior. En ella se sitúa la Formación Carroza que es la más joven del Grupo Difunta, y su litología se distingue por la presencia de más de 600 m de capas rojas, integradas por lodolita, lutita y arenisca y se le asigna una edad del Eoceno medio (Vega-Vera *et al.*, 1989).

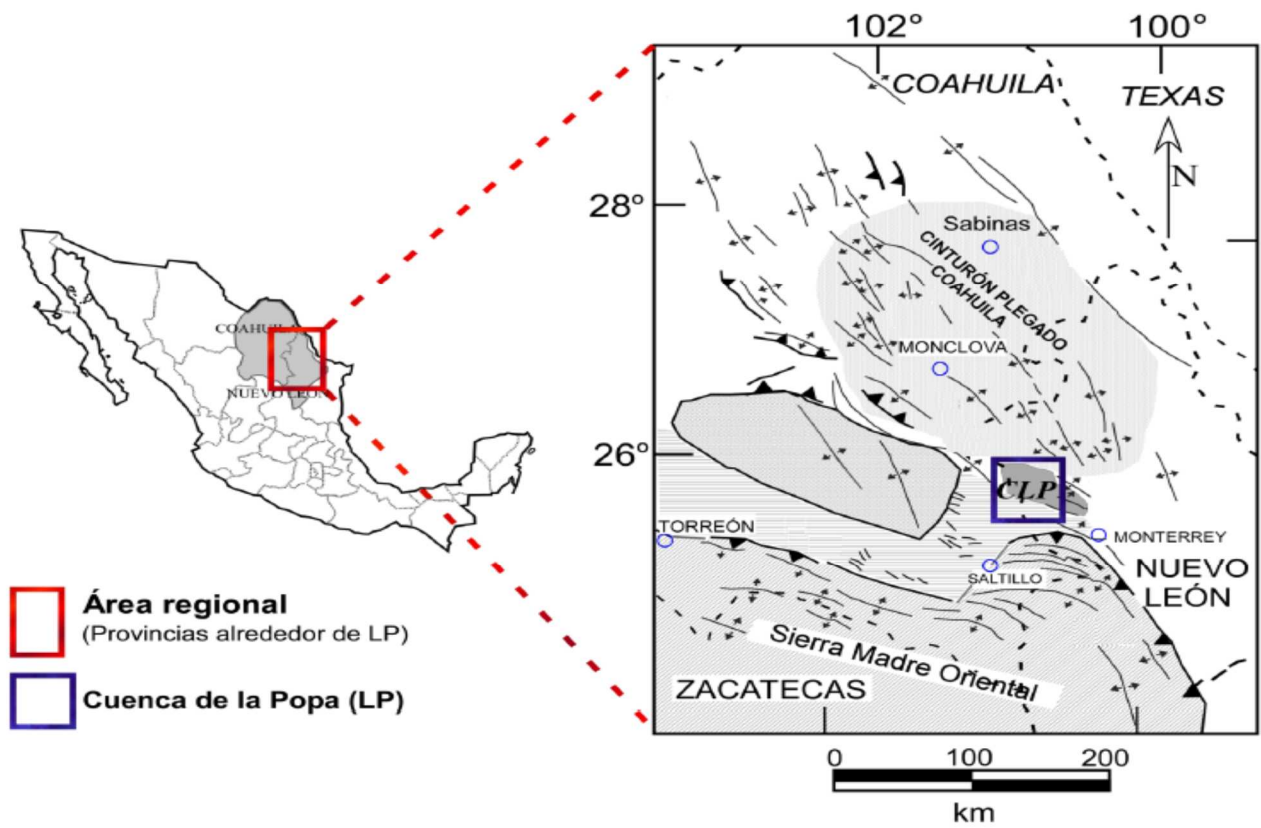


Fig. 5. Localización de la Cuenca de La Popa en Nuevo León (rectángulo rojo). Ubicación de la Cuenca de La Popa en el promontorio de la Sierra Madre Oriental (rectángulo azul). (Tomado y modificado de Tamez Ponce *et al.*, 2011).

Rodríguez-Reyes (2009) señala que en la región sureste de La Popa, hacia el pie del cerro del mismo nombre, la composición litológica del yacimiento está conformada por limolitas, areniscas, coquinas lagunares, cenizas y con intercalaciones de paleosuelos a lo largo de la columna de 2 km de largo (figura 6). Los fósiles de ese estudio al igual que los de esta propuesta, pertenecen a los estratos cercanos a la cima de la sección.

Fig. 6. Columna estratigráfica de la localidad La Popa (Tomado de Rodríguez, 2009).



En la actualidad, la región presenta un clima semidesértico, caluroso y seco, denominado por García (1973) bajo la fórmula BWhw; esto es, muy árido, semicálido, con una temperatura anual media de 25°C, que puede alcanzar los 50°C en el verano (de julio a agosto) y bajar a los -10°C en el invierno (enero y febrero) y con lluvias muy escasas de verano y precipitación anual de 200 mm (Vega-Vera *et al.*, 1989). La vegetación actual (figura 7) es lo que Rzedowsky (2006) denomina matorral desértico rosetófilo, aunque también hay presente matorral micrófilo y micrófilo con erosión. Algunos de las especies más representativas son: *Larrea tridentata*, *Agave lechuguilla*, *Prosopis glandulosa* y *Euphorbia antisiphilitica* (Vega-Vera *et al.*, 1989; Arriaga *et al.*, 2000).



Fig. 7. Vista general del tipo de vegetación actual (matorral rosetófilo) en San José La Popa, Nuevo León (Cortesía de Luis Alfonso Castillo Hernández).

6.2 Material fósil

El material utilizado en este estudio se encuentra resguardado en el laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología de la UNAM, como producto de colectas

realizadas durante los últimos cinco años. Se trabajó con un aproximado de 2950 muestras de hojas del Eoceno medio de La Popa. Se eligió el material mejor conservado y representativo para aplicar el método climático propuesto por Spicer (2010), basado en Wolfe (1993). Tal elección fue hecha para lograr inferir el paleoclima donde crecían las plantas fósiles de La Popa en el Eoceno medio. En un inicio se obtuvieron 42 morfotipos, pero al observarlos detalladamente con los caracteres de CLAMP, varios de ellos, finalmente, representaron variaciones dentro de otros morfotipos porque conservaban la misma forma y proporciones, pero los tamaños eran distintos. Así, se eligieron 32 muestras que corresponden a 32 morfotipos (A) diferentes. Debido a una diferencia marcada, tanto en los tipos de litología como en los caracteres morfológicos de los fósiles bajo estudio, y a la hipótesis que plantea que se tienen dos comunidades vegetales diferentes representadas, se decidió separar un subconjunto de 23 morfotipos (B) dentro de los 32 ya establecidos. Ello bajo la hipótesis de que en la localidad se cuentan con dos tipos de vegetaciones, y así saber si afecta esta división en la estimación de los parámetros climáticos. De esta manera se podría entender, de mejor manera, lo que pudo haber sucedido en el Eoceno medio de la localidad La Popa.

6.3 Reconstrucción paleoclimática utilizando CLAMP

Tras observar el material más completo bajo un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi DV4 y esquematizar las hojas elegidas, se establecieron 32 morfotipos (A) con un subconjunto de 23 (B) observando y describiendo los 7 caracteres requeridos por CLAMP. El porcentaje de las láminas, para cada carácter, se calculó utilizando la matriz de datos CLAMP Scoresheet en Microsoft Excel. Se optó por esta matriz dado que se ajusta más a las condiciones actuales de la localidad. En la matriz, la presencia de caracteres se señala con 1, 0.5 y 0.33 para 1, 2 y 3 estados de carácter respectivamente. Si el carácter codificado en la matriz no está presente en la morfología foliar del fósil, para no afectar el análisis, el dato se omite.

Una vez llenada la matriz de datos, los porcentajes fueron incluidos en la bases de datos correspondientes a 144 sitios templados del hemisferio norte: Physg3brAZ (para fisonomía) y Met3brAZ (para meteorología). Los porcentajes calculados por estas bases de datos se procesaron con el programa WCanolmp para ser corrido el análisis multivariado en Canoco for Windows 4.0. A partir de esto, se generó una serie de cálculos en Microsoft Excel, añadidos a la base de datos de resultados para 144 sitios (Res3brAZ)

proporcionada por CLAMP, de donde se obtuvieron los 11 parámetros climáticos. Cabe decir que, se excluyó el valor de entalpía dado que no se consideró realizar un estudio de paleoaltimetría. Este procedimiento fue realizado tanto en A como en B.

Adicionalmente, para saber si existían diferencias significativas en los parámetros climáticos obtenidos mediante CLAMP, y asociar estas diferencias a distintos tipos de vegetaciones, se realizaron pruebas de *t* para cada uno de los parámetros a un nivel de significancia de 0.05 (Zar, 1999).

Todos los morfotipos fueron fotografiados con una cámara Sony Power Shot SX150 IS de 14.1 megapíxeles. Las imágenes fueron editadas en Adobe Photoshop CS6, y las láminas fueron creadas en Adobe Illustrator C6. Los parámetros climáticos obtenidos después de correr el análisis, fueron comparados con el sistema de Köppen modificado por Enriqueta García para los climas de México.

VII. RESULTADOS

7.1 Morfotipos

A partir de los morfotipos definidos en este estudio, con las definiciones dadas por Spicer (2010), se tiene que:

- a) Ninguna hoja fue lobada.
- b) Dos tercios de las hojas presentaron hojas no dentadas en A. En B, las hojas no dentadas representan el 83%. La cantidad de dientes regularmente espaciados disminuye en el conjunto B llegando a ser del 50%. Todas las hojas presentaron los dientes cercanamente espaciados. En B desaparecen los dientes redondos, los dientes agudos y redondos aumentan del 33% al 50%. La proporción de dientes compuestos aumenta para B de un 17% a un 25%.
- c) La presencia de láminas sin ápice se reduce en B de un 13% a un 4%.
- d) La mayor cantidad de láminas fueron micrófilas II (con 41% en A y 57% en B), seguidas por las micrófilas III (con 25% y 13%), micrófilas I presentó un 13% en A y un 17% en B. Las micrófilas I y II representan el 6% en A y 9% en B. Las leptófilas II representan el 2% en A y el 4% en B. Las láminas tipo mesófilas I y II son excluidas en B. Las Nanófilas, leptófilas I y mesófilas III son excluidas en ambos conjuntos.
- e) En B los ápices redondos disminuyeron del 29% al 27%, en tanto los atenuados

- aumentan del 3% al 5%.
- f) Las láminas sin base disminuyeron de un 6% a un 4% en B. Ningún conjunto presentó láminas con base cordada.
- g) En B todas las láminas presentan una proporción medible. Las láminas elípticas son un 59% en A y un 70% en B, las ovadas un 41% en A y un 30% en B, ni en A ni en B se presentaron láminas obovadas.
- h) La proporción largo-ancho (L: W), L: W 2-3: 1 presentó en A un 35% y en B un 39%. La L:W > 4:1 un 24% en A y un 31% en B. La L:W 3-4:1 en A un 21% y un 22% en B. La L:W 1-2:1 un 14% en A y bajo al 4% en B. La L:W 1-2:1 y L:W 2-3:1 un 3% en A y un 4% en B. Finalmente, la L:W < 1:1 presenta un 1% en A y un 0% en B.

A continuación se describe la variedad morfológica obtenida en porcentajes con los caracteres proporcionados por CLAMP para los morfotipos de A y B:

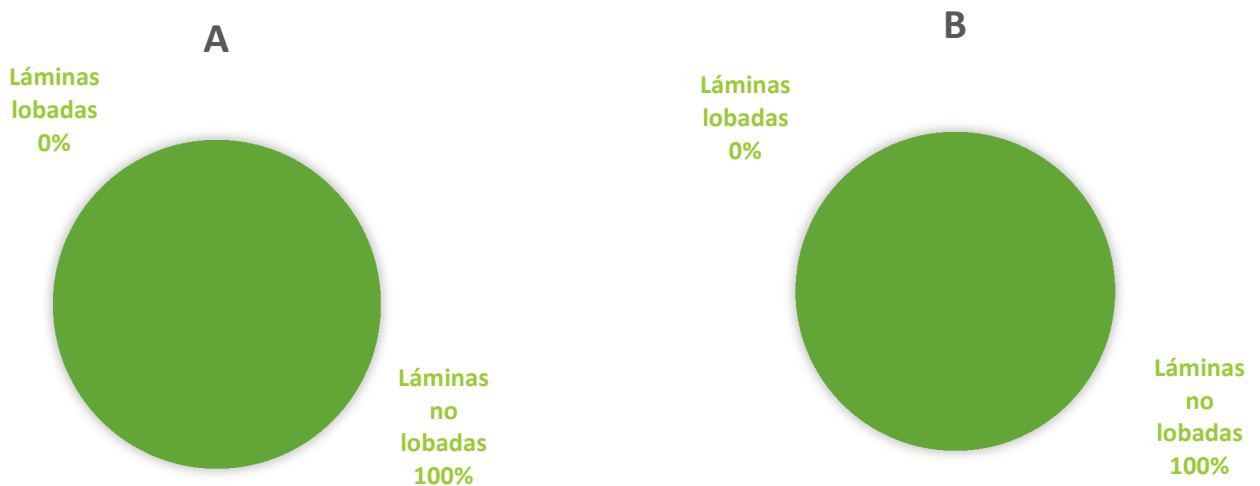


Fig. 8. Porcentajes de láminas lobadas y no lobadas en los dos conjuntos de morfotipos.

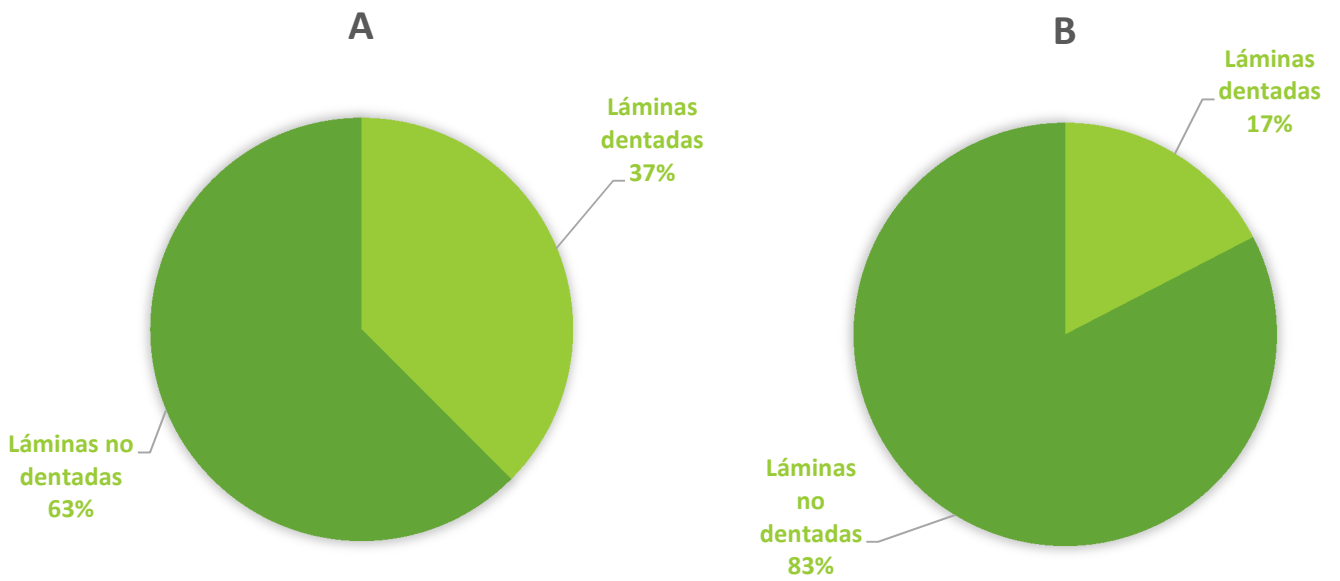


Fig. 9. Porcentajes de láminas dentadas y no dentadas en los dos conjuntos de morfotipos.

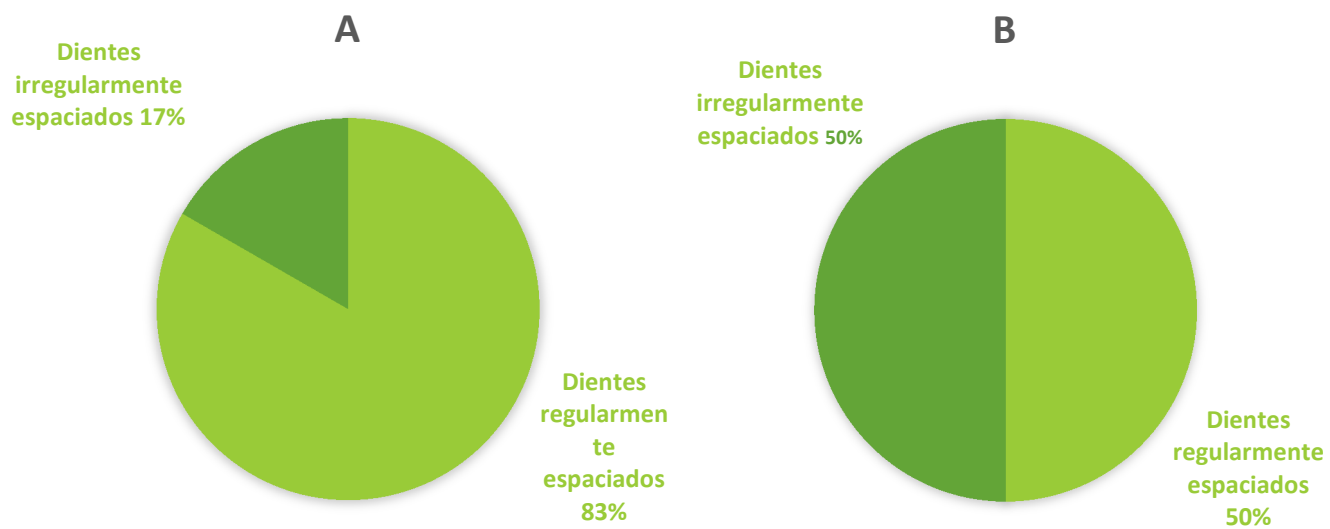


Fig. 10. Porcentajes de dientes regularmente espaciados e irregularmente espaciados en los dos conjuntos de morfotipos.

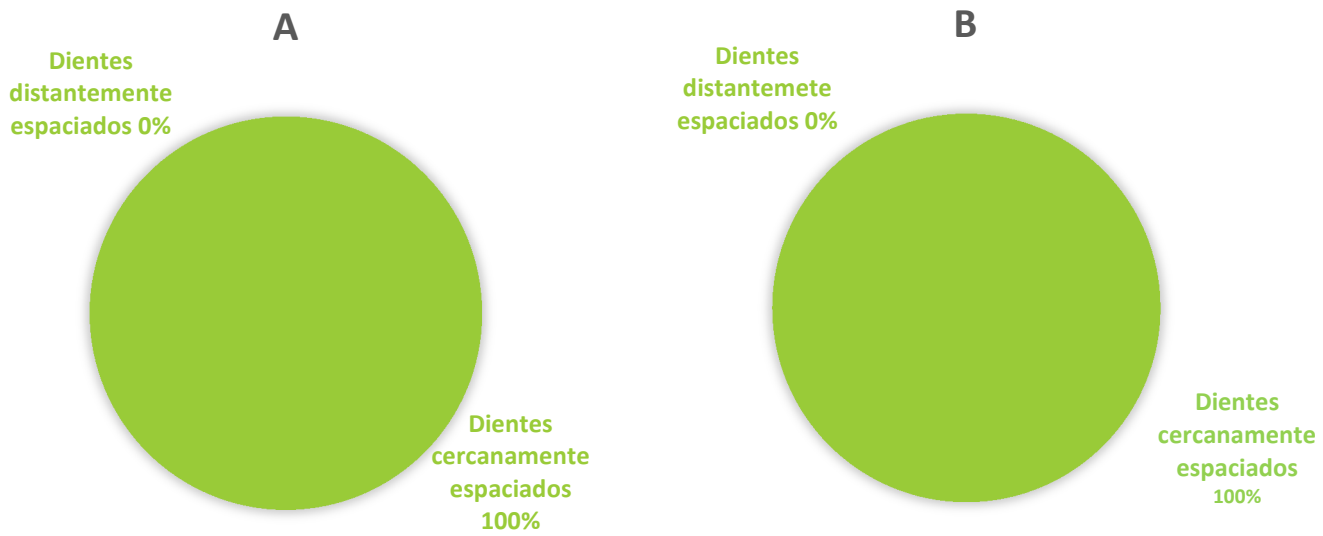


Fig. 11. Porcentaje de la cercanía en el espaciado de los dientes en el margen de las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.



Fig. 12. Porcentaje de la forma de los dientes en el margen de las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

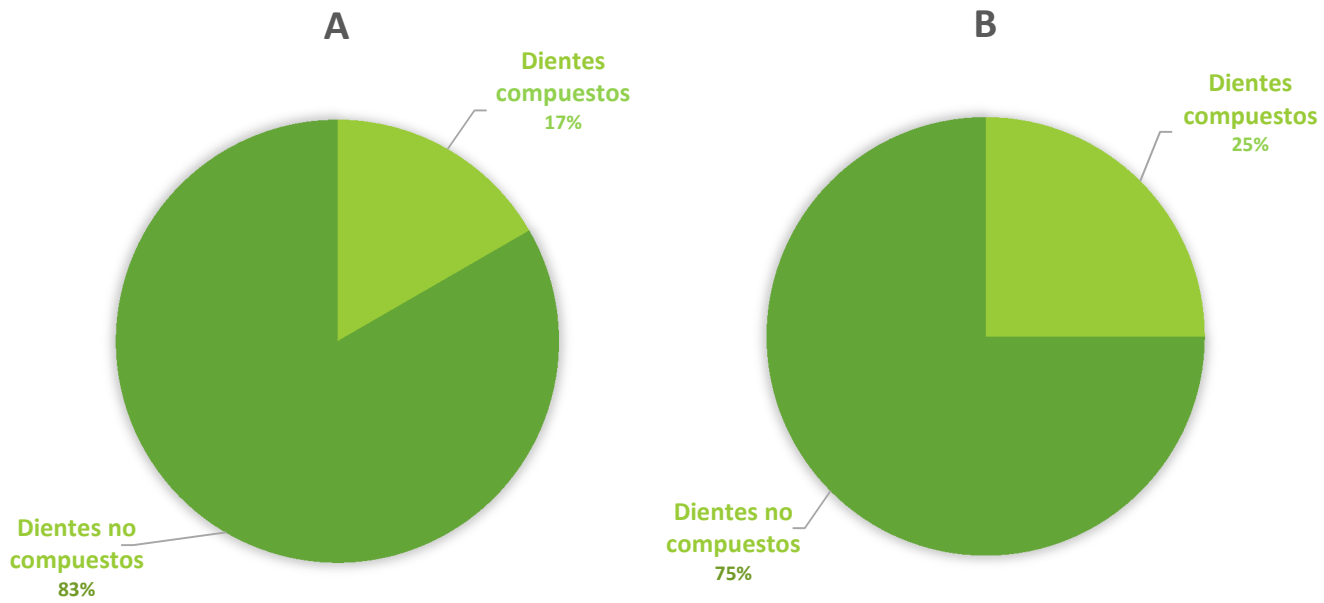


Fig. 13. Porcentaje de la presencia de dientes compuestos en el margen de las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

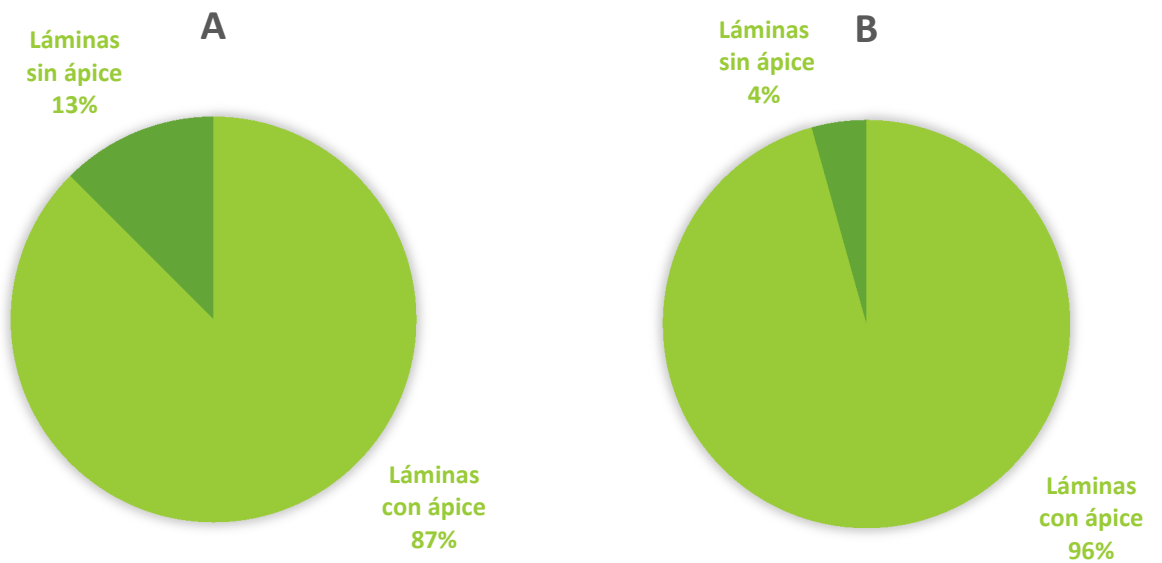


Fig. 14. Porcentajes de láminas con presencia de ápice en los dos conjuntos de morfotipos.

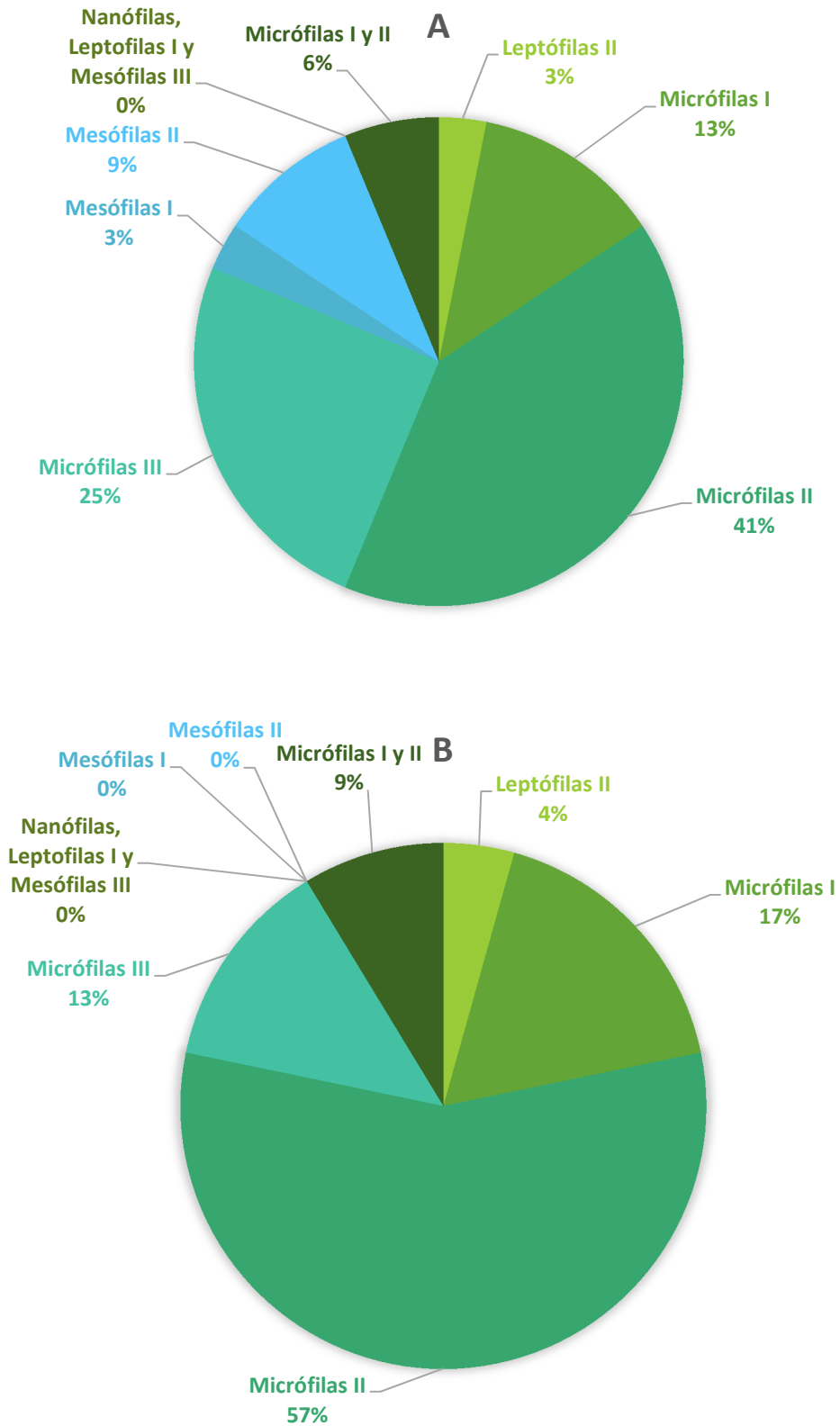


Fig. 15. Porcentaje de los tamaños de las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

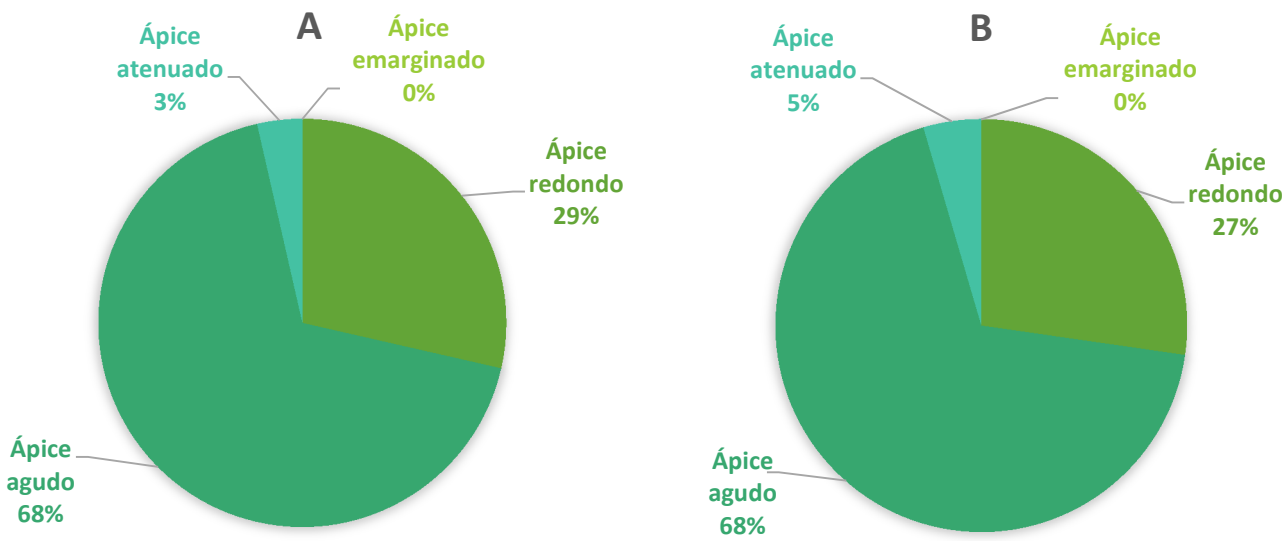


Fig. 16. Porcentajes de la forma del ápice en las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

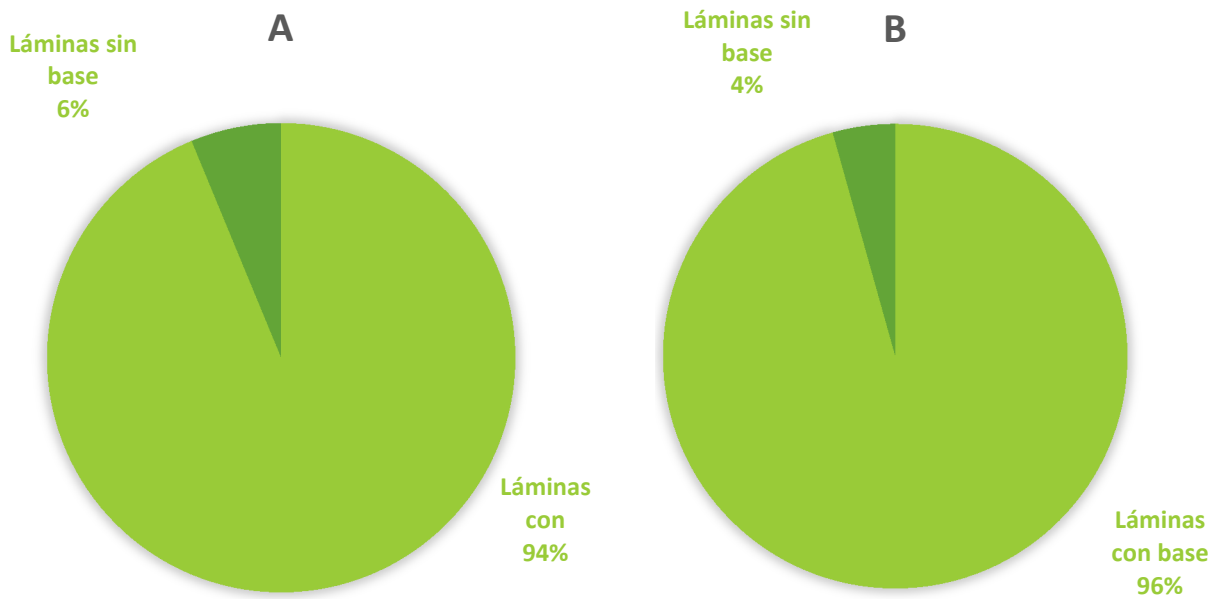


Fig. 17. Porcentajes de la presencia de base en las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

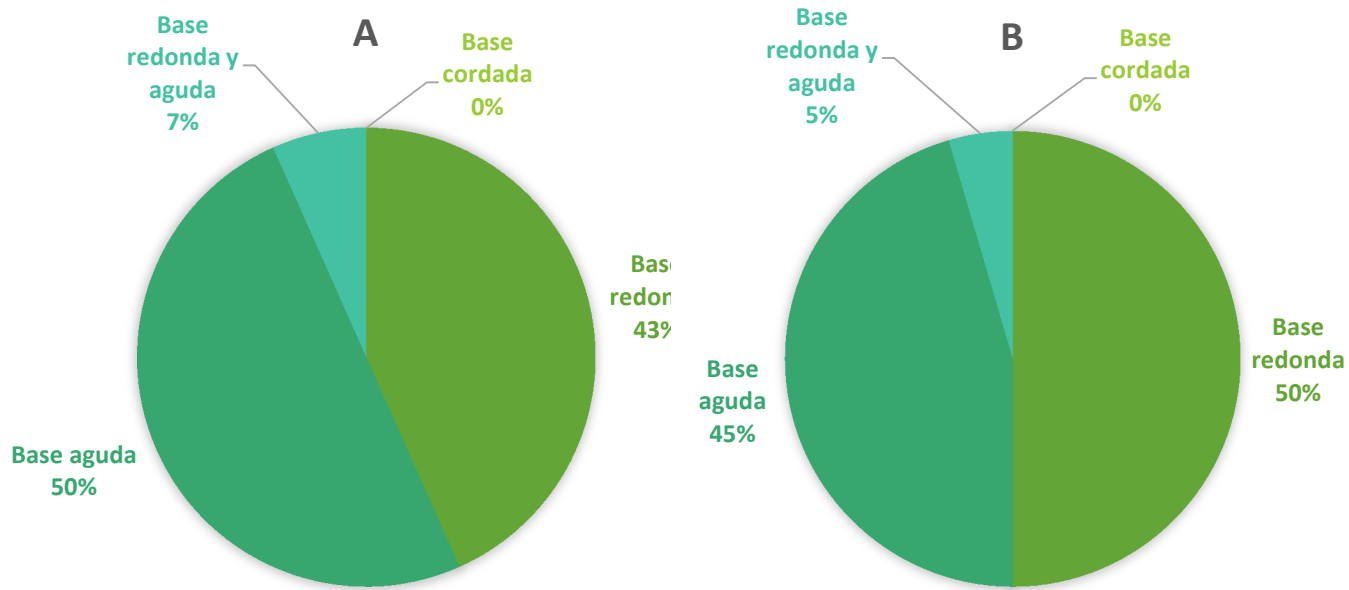


Fig. 18. Porcentaje de la forma de la base en las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

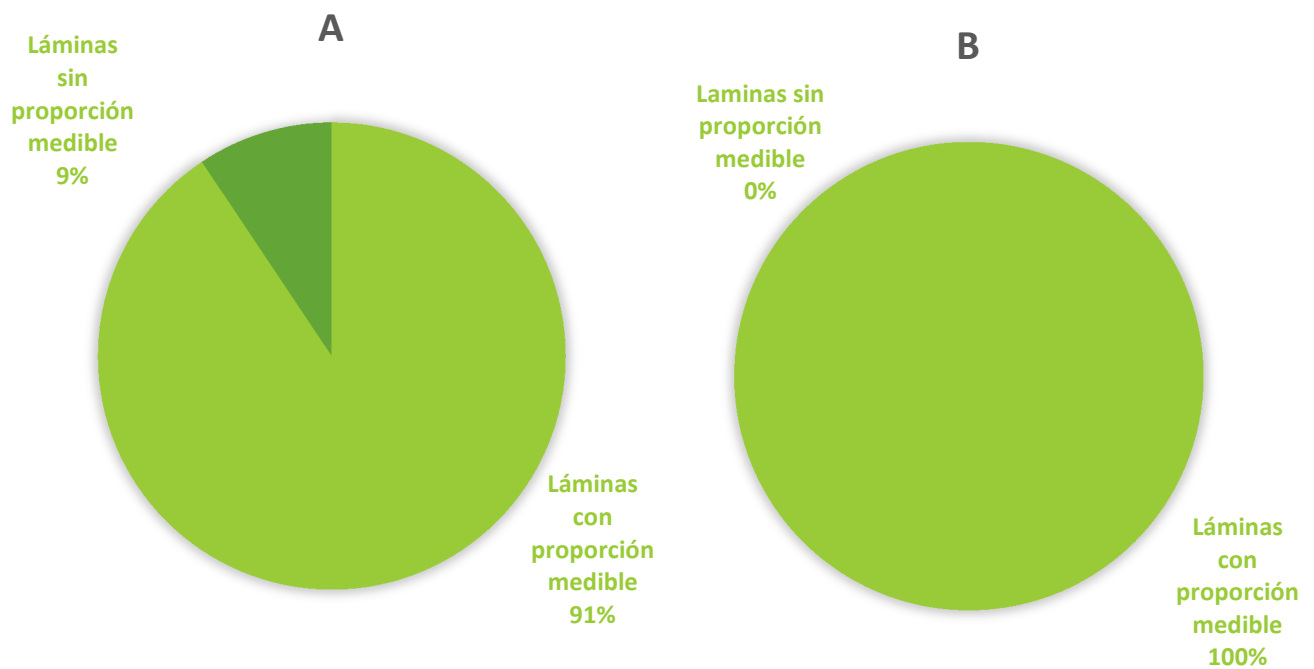


Fig. 19. Porcentajes de láminas con proporción medible en los dos conjuntos de morfotipos.

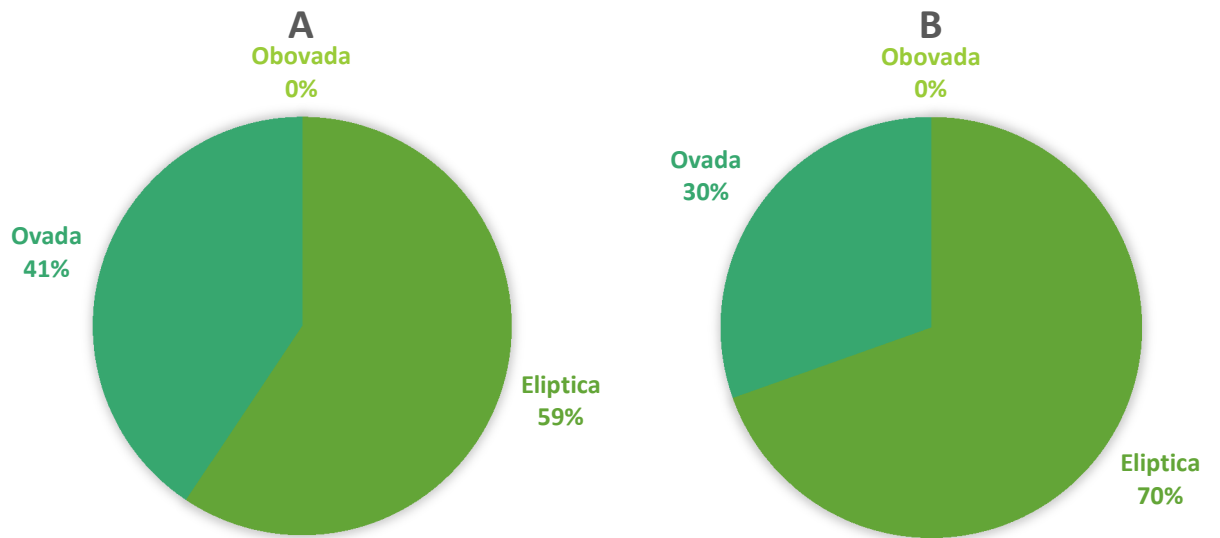
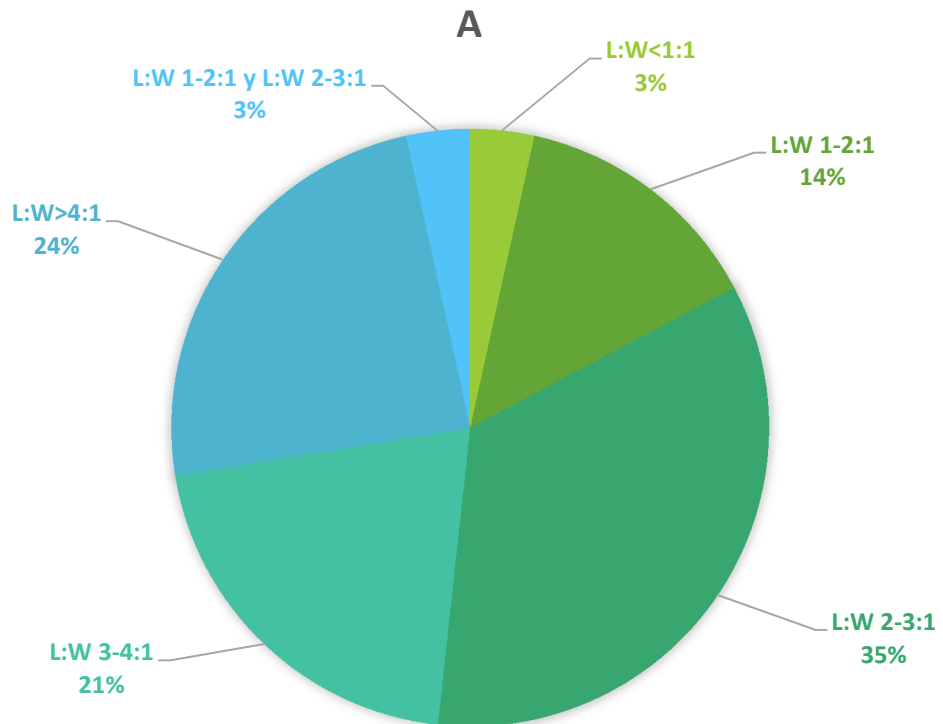


Fig. 20. Porcentajes de las formas de las láminas en los conjuntos de morfotipos.



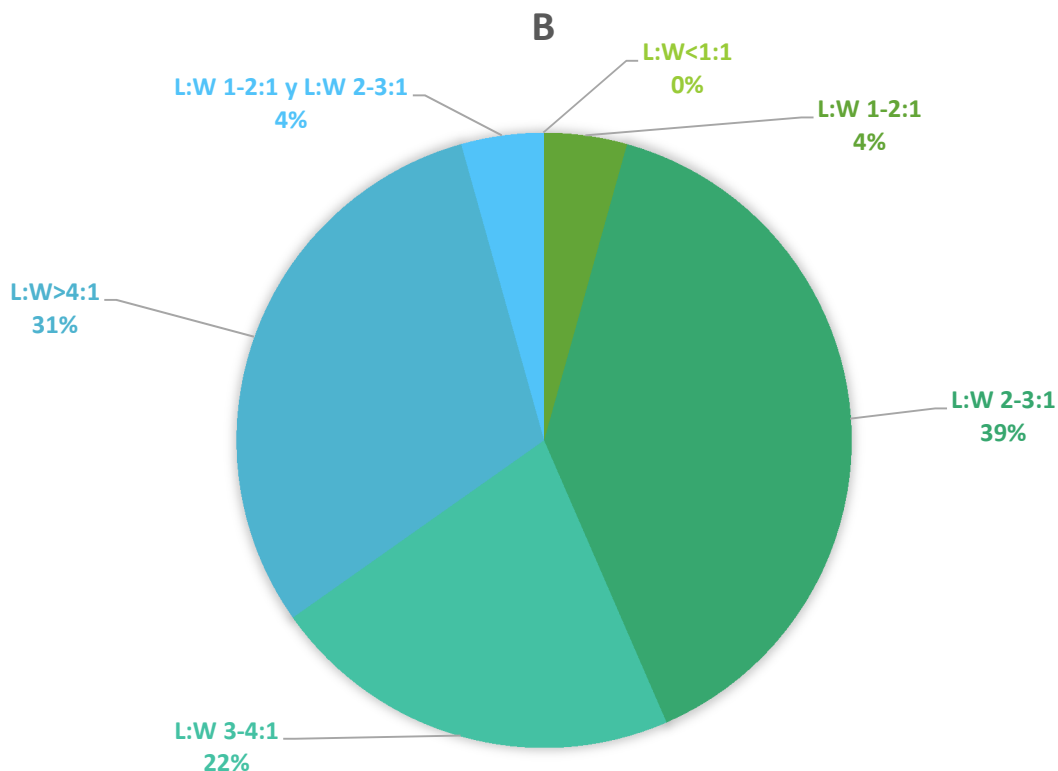


Fig. 21. Porcentajes de las proporciones largo-ancho (L: W) de las láminas en los dos conjuntos de morfotipos.

7.2 Parámetros climáticos obtenidos mediante CLAMP

Los parámetros arrojados por CLAMP (temperaturas, humedades, precipitaciones y estaciones de crecimiento), en el marco de lo propuesto por Enriqueta García (1964), permiten inferir tanto en A como en B un clima *BS* (seco y estepario) que es un intermedio entre los climas *BW* (muy áridos) y los húmedos A o C. Los climas *BS* son bastante heterogéneos en su comportamiento: el de un lugar cercano al límite de los climas húmedos presenta mayor precipitación que uno cercano al límite de los muy secos (García, 1967). Al estimarse ambas temperaturas medias anuales entre los 12 y 18°C, las temperaturas del mes más cálido mayores a 22°C y las temperaturas del mes más frío entre 6.5 y 22°C (tabla 4 y figura 22), aunado a que las precipitaciones anuales resultantes (tabla 5 y figura 23) y las humedades relativas y específicas para A y B (tabla 6) se puede decir que los parámetros climáticos son características de climas secos templados (*BSk*); puesto que no se obtuvieron datos de las temperaturas y precipitaciones mes a mes, sería arbitrario dar más atributos a la fórmula climática. Los valores de la estación de crecimiento (tabla 7) indican que buena parte del año las condiciones para el

crecimiento de las plantas y por lo tanto una estacionalidad poco marcada.

El análisis estadístico mostró diferencias significativas en todos los parámetros climáticos, a excepción de la Temperatura media del mes más frío. En consecuencia, es posible asignar distintos tipos de vegetación a los conjuntos A y B. Los tipos de vegetación contenidos en BSk, son Asociación de Yucas, Asociación de ocotillo, Asociación de nopales, Matorral de encinos en transición a los climas templados y Pastizal (García, 1967). Por otro lado, Rzedowsky (2006) apunta que los climas BS suelen contener Bosque tropical caducifolio y Bosque espinoso. A continuación se muestran los parámetros climáticos para el Eoceno medio de La Popa utilizando CLAMP:

<i>Temperatura</i> (°C)	Valor estimado para A ($\bar{X} \pm D.E$)	Valor estimado para B ($\bar{X} \pm D.E$)	<i>p</i>
<i>Media anual</i>	13,29 ± 1,18	15,87 ± 1,18	<i>p</i> <0.05
<i>Media del mes más cálido</i>	24,05 ± 1,58	27,13 ± 1,58	<i>p</i> <0.05
<i>Media del mes más frío</i>	3,66 ± 1,88	5,28 ± 1,88	<i>p</i> >0.05

Tabla. 4. Temperaturas promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos. *p*<0.05 indica diferencias significativas.

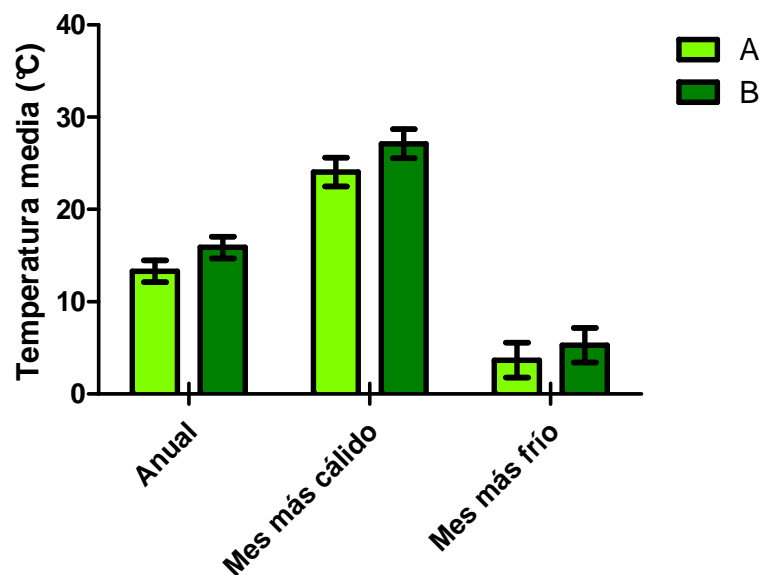


Fig. 22. Temperaturas promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos.

<i>Precipitación (mm)</i>	Valor estimado para A ($\bar{X} \pm D.E$)	Valor estimado para B ($\bar{X} \pm D.E$)	<i>p</i>
<i>Media durante la estación de crecimiento</i>	276,62 ± 33,68	416,26 ± 33,68	<i>p</i> <0.05
<i>Mensual media de las estación de crecimiento</i>	25,00 ± 3,68	33,77 ± 3,68	<i>p</i> <0.05
<i>De los tres meses más húmedos</i>	111,66 ± 14,03	154,86 ± 14,03	<i>p</i> <0.05
<i>De los tres meses más secos</i>	44,14 ± 9,32	60,58 ± 9,32	<i>p</i> <0.05

Tabla. 5. Precipitaciones promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos. *p*<0.05 indica diferencias significativas.

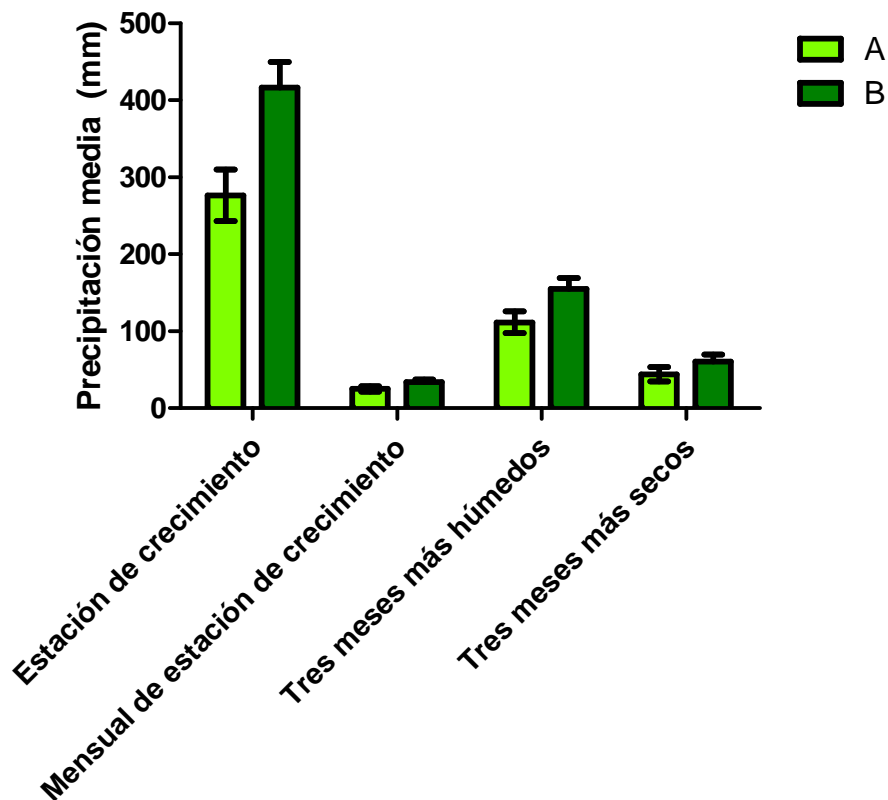


Fig. 23. Precipitaciones promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos.

Humedad	Valor estimado para ($\bar{X} \pm D.E$)	Valor estimado para B ($\bar{X} \pm D.E$)	<i>p</i>
Relativa (%)	46,34 \pm 7,29	27,81 \pm 7,29	<i>p</i> <0.05
Específica (g/kg)	2,93 \pm 0,91	1,25 \pm 0,91	<i>p</i> <0.05

Tabla. 6. Humedades relativas y humedades específicas promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos. *p*<0.05 indica diferencias significativas.

	Valor estimado para A ($\bar{X} \pm D.E$)	Valor estimado para B ($\bar{X} \pm D.E$)	<i>p</i>
Duración de la estación de crecimiento (meses)	8,20 \pm 0,71	9,70 \pm 0,71	<i>p</i> <0.05

Tabla. 7. Duraciones de las estaciones de crecimiento promedio estimadas para el Eoceno medio de La Popa, Nuevo León en los dos conjuntos de morfotipos. *p*<0.05 indica diferencias significativas.

VIII. DISCUSIÓN

CLAMP es una buena herramienta para la obtención de parámetros paleoclimáticos a través de fósiles de hojas, pero no todos ellos resultan aceptables para todos los casos. Es necesario decir que CLAMP considera a los fósiles como representantes suficientes de la comunidad vegetal existente en el pasado. Ello propicia cierto error en el resultado, al igual que el error de muestreo en las calibraciones, en la metodología misma de CLAMP, la ambigüedad en la definición de los caracteres que utiliza y la falsedad del supuesto que existe una correlación total de la fisonomía de las hojas con el clima (Peppe *et al.*, 2010; Martínez-Cabrera *et al.*, 2014). Otra fuente de error es la inherente a los propios procesos tafonómicos y de la selección del material.

Los valores de las temperaturas y precipitaciones que se consiguen con CLAMP han sido ampliamente criticados (e.g. Wilf, 1997; Royer *et al.*, 2005; Dilcher *et al.*, 2009). Se han planteado diferentes alternativas para estimar temperaturas, por ejemplo, el LMA (Leaf Margin Analysis en inglés) y, más recientemente, DLP (Digital Leaf Physiognomy)

(Wilf, 1997; Huff *et al.*, 2003). Sin embargo, a diferencia del LMA y de DLP, CLAMP contiene una base de datos bien documentada para zonas secas y frías en Norte América (Wilf, 1997). Puesto que, La Popa se ubica en lo que se considera Norte América los valores de temperaturas estimados se consideran válidos en este estudio.

Guerrero-Márquez (2014) señaló que la presencia de las familias Fabaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Burseraceae, Lauraceae, Boraginaceae, Moraceae, Melastomataceae, Arecaceae, Cycadaceae, Salicaceae y Rosaceae aluden afinidad con un trópico cálido y húmedo. Los resultados obtenidos con CLAMP no apoyan lo dicho por Guerrero-Márquez (2014). Es necesario recordar que la similitud taxonómica no indica, forzosamente, parecido ambiental (Spicer, 2007 y Martínez-Cabrera *et al.*, 2014), y que, como lo mencionaron Calvillo-Canadell *et al.* (2013), al tratar de reconstruir la paleoflora de una localidad es necesario tomar en cuenta la composición florística y los datos climáticos. De las familias enlistadas anteriormente, en la actualidad, únicamente Melastomataceae y Lauraceae podrían sugerir que debieron crecer en condiciones de alta humedad, las demás bien podrían pertenecer a un clima seco y, al mismo tiempo, templado (Rzedowsky, 2006; Stevens, 2012). La familia Fabaceae en La Popa es diversa y se ha vinculado con un trópico seco (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferríz, 2005). *Bursera* (Burseraceae) (Calvillo-Canadell *et al.*, 2013), es un género que en la actualidad forman parte de la composición florística de las selvas bajas y matorrales, así, taxonómicamente sí puede pensarse en un clima seco. Por otro lado, Soegaard *et al.*, (2003); Rodríguez-Reyes (2009) y Buck *et al.*, (2010), a través de la presencia de paleosuelos evaporíticos, sugieren que las condiciones de La Popa para el Eoceno medio corresponden a un trópico seco lo cual concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo. Las condiciones de poca humedad de la localidad debieron encontrarse influidos por el levantamiento del Noreste de México por la orogenia Laramide y las regresiones marinas. Así, la localidad debió de encontrarse poco marcada por la humedad del Golfo de México. En la actualidad la porción septentrional de México, se encuentra en el centro del Trópico de Cáncer y, por lo tanto, bajo la influencia del cinturón de altas presiones del Hemisferio Norte. Así, en la actualidad el 52% del territorio mexicano se encuentra en lo que se conoce como zonas áridas y semiáridas del planeta (Salinas-Zavala *et al.*, 1998). En el Eoceno, la latitud a la que se encontraba La Popa también corresponde al centro del Trópico de Cáncer, por lo cual no extraña que se pudiera tratar de una región semiárida.

Dado que las pruebas de t dieron como resultado que existen, cuantitativamente, diferencias entre ambos ensamblajes de fósiles, es posible atribuirlos a diferentes comunidades vegetales. En México la clasificación más utilizada para tipos de vegetación es la de Rzedowsky (2006), entonces, se definirán los tipos de vegetación que más se ajustarían al clima inferido con CLAMP para el Eoceno medio de La Popa:

- a) Los bosques tropicales caducifolios: son un conjunto de bosques propios de las regiones de climas cálidos y dominados por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año, durante un lapso variable, por lo general oscila alrededor de seis meses. Este tipo de bosque es difícil de distinguir de las demás comunidades vegetales, tanto por su fisonomía y fenología peculiares como por su composición florística y sus requerimientos ecológicos. Se distribuye en alturas que van de los 0 a 1900 msnm. Las temperaturas en las que se presenta este tipo de vegetación abarcan de los 20 a 29°C. La precipitación media anual va de los 600 a los 1200 mm y posee una estación seca consecutiva de 5 a 8 meses. Geográficamente, este tipo de vegetación es característica de la vertiente pacífica de México hasta Centroamérica. En el norte, dicha vegetación, está restringida a la vertiente occidental inferior de Sierra Madre Occidental, sin llegar a la Planicie Costera, además de otros parches a lo largo del país. De esta manera ocupa un 8% del área total de vegetación del país. En esta comunidad destaca la familia Fabaceae y Burseraceae (dentro de esta familia especialmente el género *Bursera*).
- b) Los bosques espinosos: son un tipo de vegetación un tanto heterogénea de comunidades vegetales, que tienen en común la característica de ser bosques bajos y cuyos componentes, al menos en gran porción, son árboles espinos. Se desarrollan a menudo en lugares con clima más seco que el bosque tropical caducifolio, pero a la vez, más húmedo que propio de los matorrales xerófilos. No obstante, suele presentarse en asociación con bosque tropical caducifolio, pero ocupando los suelos profundos. No se restringen a alturas bajas, pueden existir en altitudes mayores a los 2000 m. Las temperaturas medias anuales en las que se distribuyen son de 17 a 29°C, y las oscilaciones estacionales de 4 a 18°C. Las precipitaciones anuales de 350 a 1200 mm, con 5 a 9 meses secos. Geográficamente, ocupa una gran extensión de la Planicie Costera

Noroccidental hasta el Istmo de Tehuantepec; del lado del Golfo de México, ocupa amplias superficies en la Planicie Costera Nororiental hasta la porción norte de Veracruz. En la Altiplanicie se encuentra una buena franja en la zona del Bajío, y diversos manchones aislados en resto del territorio. Ocupa así, un 5% del área total de la vegetación del país. En este tipo de vegetación también destaca la familia Fabaceae.

- c) Bosque de galería: son agrupaciones arbóreas que se desarrollan a lo largo de corrientes de agua más o menos permanentes. Es un conjunto muy heterogéneo de árboles, cuya altura está comprendida de los 4 a más de 40 m, e incluye árboles de hoja perenne, decidua o parcialmente decidua. Diversos arbustos también forman parte de esta comunidad vegetal. De no haber árboles, diversos arbustos asumen el papel de dominantes. Se presentan en alturas de 0 a 2800. Los géneros más usuales en este tipo de vegetación son: *Platanus*, *Populus*, *Salix*, *Taxodium*, *Astianthus*, *Ficus*, *Bambusa*, *Inga*, *Pachira*, *Acer*, *Alnus*, *Carya* y *Fraxinus*.

Si actualmente resulta difícil discernir entre un bosque tropical caducifolio y un matorral espinoso, porque se traslapan las condiciones en las que los dos se desarrollan y tienden a formar continuos (Trejo-Vásquez, 1996; y Rzedowsky, 2006), resulta más complicado delimitar las comunidades para el pasado. Por ello puede proponerse que para el Eoceno medio de La Popa, dadas las afinidades taxonómicas, de muchos de los fósiles, y los parámetros climáticos obtenidos con CLAMP, se tenía una comunidad vegetal afín con ambas comunidades actuales. Además, es factible la presencia de vegetación riparia cerca de los cuerpos de agua.

El material foliar de La Popa se distingue por presentar, litológicamente, diferencias: usualmente se ha pensado que las hojas dentadas de mayor talla presentes en las areniscas y las hojas con margen entero de mayor talla presentes en los lutitas, se deben al acarreo del material, y representan diferentes tipos de biomas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012, Calvillo-Canadell *et al.*, 2014). Esta observación puede no ser del todo acertada, es posible, con base en esta investigación, y debido a que las hojas de mayores tallas no se encontraron fragmentadas como para sugerir acarreo. Si se plantea otro escenario, la fragmentación corresponde a la poca cautela en el momento de extraer el material;

además, según los caracteres utilizados por CLAMP, si bien constan hojas de tamaño mesófilo I y II dentadas (4 morfotipos) en las areniscas, también las hay del tipo micrófilo II, también presentes en las lutitas.

Con base en la hipótesis de Cevallos-Ferriz *et al.*, (2012), se esperaba que los dos conjuntos de fósiles en este estudio indicaran climas diferentes, y no ha sido este el caso. Por tanto, es más plausible pensar que si bien las comunidades vegetales muestran diferencias, se trata de una transición y no de dos comunidades tajantemente distintas. La diferencia en las litologías sugiere, más bien, que correspondería a ambientes de depósito diferentes; de allí que se encuentren hojas mejor preservadas y de menor talla en los limos que en las areniscas. Recordemos que para La Popa se han propuesto como ambientes de depósito planicies costeras con deltas, pantanos y lagunas costeras (Cevallos *et al.*, 2012), pero esto no quiere decir que corresponda a un trópico húmedo, es más viable pensar que este sistema de cuerpos de agua propiciase la instalación de comunidades vegetales distintas en función a microclimas; lo cual sí se ve sustentado en este trabajo. Pérez-Maussan (2013) reportó la presencia de los géneros *Hasseltia*, *Hibiscus*, *Pleuranthodendron*, *Populus*, en las areniscas. En el presente, estos géneros forman parte de los bosques de galería, así, es posible que en el Eoceno medio de La Popa, también conformasen parte de la vegetación cercana a los cuerpos de agua.

IX. CONCLUSIONES

- La utilización de CLAMP generó aproximaciones paleoclimáticas que permitirán sugerir de manera íntegra lo sucedido en el Eoceno medio de La Popa. Con este trabajo se soporta, con un método específico, una nueva hipótesis a ser falsable a través de la integración y discusión de nueva evidencia. En el contexto actual de México, esta investigación aporta una pieza más para entender la evolución de la vegetación del territorio.
- El tipo de clima inferido fue seco templado (BSk) y las comunidades vegetales más cercanas, según la evidencia que hay en la localidad, son bosque tropical caducifolio, matorral espinoso, y bosque de galería.
- La flora actual de México es la conjugación de diferentes elementos y procesos tanto biológicos como geológicos que han acontecido en el tiempo (geológico) y

siguen aconteciendo en la actualidad. Sólo será comprendida bajo una visión holística con la cual se trabaje en la elaboración, bajo métodos robustos de nuevas propuestas y crítica audaz y bien fundamentada.

- Si bien este trabajo no es la planeación de una estrategia de conservación, es pertinente anotar que, si gracias a la concatenación de diversas circunstancias se tiene en la actualidad un panorama tan basto en cuanto a flora del territorio mexicano, es justo buscar un punto de equilibrio entre el aprovechamiento de la flora y su conservación, tanto por respeto los demás organismos que habitan el planeta, como para el bien de las futuras generaciones humanas. Parte de la búsqueda de este equilibrio es la integración de la información proveniente de diferentes disciplinas ora actuales, ora histórica, para lograr entender y lidiar con el presente de una manera más coherente y tomar mejores decisiones.

X. BIBLIOGRAFÍA

1. Adams, Jonathan. 2007. Vegetation-climate interaction: How Vegetation Makes the Global Environment. Springer. EUA. 232 pp
2. Aguilar F. J. y M. P. Velasco- De León. 2002. El clima durante el Plioceno en la Región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 71: 71-81
3. Alverson, Keith D. 2002. The Societal relevance of Paleoenvironmental Research, en: Alverson, K. D., R. S. Bradley. y T. F. Pedersen(Eds.). Paleoclimate, Global Change and the Future. Springer.EUA. p: 1-11
4. Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México

5. Barron, Eric J. 1996. Climatic variation in Earth history. University Science Books, Sausalito CA. EUA. 25 pp
6. Buck B. J., T. F. Lawton y A. L. Brock. 2010. Evaporitic paleosols in continental strata of the Carroza Formation, La Popa Basin, México: Record of Paleogene climate and salt tectonics. *Geological Society of America Bulletin* 122.7-8: 1011-1026.
7. Calvillo-Canadell, L. 2005. Leguminosae del Eoceno y Oligoceno de México: contribución al entendimiento histórico de su biodiversidad en el país. Tesis de Doctorado (Orientación sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 102 pp
8. Calvillo-Canadell, L., S. R. S. Cevallos-Ferríz y M. Sousa-Sánchez. A new leaf in the genus *Inga* (Fabaceae) in Eocene sediments of the La Carroza Formation, La Popa, Nuevo León, Mexico, with comments on its biogeographic implications.
9. Calvillo-Canadell, L., O. J. Rodríguez-Reyes, R. Medina-Lemos y S. R. S. Cevallos-Ferríz. 2013. Eocene *Bursera* (Burseraceae) in La Carroza Formation, Mexico: a dry tropical flora member. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 65(3): 631-643.
10. Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferríz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences*, 166(4): 671-692.

11. Cevallos- Ferriz, S. R., E. A. González Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta botánica Mexicana* 100:317-350.
12. Cevallos-Ferriz S. R. S. y E. A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: *Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology*. Ed. Springer. 24:1-15 pp
13. Cronquist, A. 1977. *Introducción a la botánica*. Compañía Editorial Continental, S.A. de C.V. México. 848 pp
14. Currano E. D, P. Wilf, S. L Wing, C. C. Labandeira. E. C. Lovelock y D. L. Royer. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *The national Academy of Sciences*. 105(6):1960-1964
15. DeConto, R. M., S. Galeotti, M. Pagani, D. Tracy, K. Schaefer, T. Zhang, D. Pollard y D. J. Beerling. 2012. Past extreme warming events linked to massive carbon release from thawing permafrost. *Nature*. 484(7392):87-91
16. Dilcher, D. L, E. A. Kowalski, M. C. Viemann, L. F. Hinojosa y T. A. Lott. 2009. A climatic and taxonomic comparison between leaf litter and standing vegetation from a Florida swamp woodland. *American Journal of Botany*. 93(6): 1108-1115
17. Domínguez de la Torre, A. 2013. Reconstrucción paleoclimática con base a la

- diversidad foliar del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 83 pp
18. Fraume-Restrepo, N. J. 2007. Diccionario Ambiental. Ecoe Ediciones. Colombia. 469 pp
19. Friss, E. M, P. R. Crane y K. R. Pedersen. 2011. Early Flowers and Angiosperm evolution. Cambridge University Press. USA. 585 pp
20. García, E. 1964/98. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México. 90 pp
21. García, E. 1967/86. Apuntes de Climatología. UNAM, México, 155 pp
22. González-Medrano, F. 2004. Las comunidades vegetales de México: propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Instituto Nacional de Ecología. México. 81 pp
23. Guisande- González, C., A. Berreiro Felpeto, I. Maneiro Estraviz, I. Riveiro Alarcón, A. R. Vergara Castaño, y A. Vaamonde Liste. 2006. Tratamiento de datos. Ediciones Díaz de Santos. España. 361 pp
24. Henderson-Sellers A. y K. McGuffie. Introducción a los modelos climáticos. Ediciones Omega. España. 231 pp

25. Hernández-Villalba, D. V. 2013. Inferencia del paleoclima de la formación miocénica en Ixtapa, Chiapas, Utilizando la fisonomía foliar de los fósiles. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 84 pp
26. Huff, Peter M.; Wilf, Peter; Azumah, Ebere J. 2003. Digital Future for Paleoclimate Estimation from Fossil Leaves? Preliminary Results. *PALAIOS*. vol. 18, p. 266-274
27. Huggett, R. J. 1991. *Climate, Earth Processes and Earth History*. Springer-Verlag. Alemania. 281 pp
28. Ingrouille, M. y B. Eddie. 2006. *Plants: Evolution and Diversity*. Cambridge University Press. United Kingdom. 440 pp
29. Jardine Phil. 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum, en: <http://www.palaeontologyonline.com/articles/2011/the-paleocene-eocene-thermal-maximum/> > Consultado el 03 de mayo del 2014 a las 21:18
30. Krieger J. D., R. P. Guralnick y D. M. Smith. 2007. Generating empirically determined, continuous measures of leaf shape for paleoclimate reconstruction. *Palaios*. 22: 212-219
31. Martínez-Cabrera, H. I., J. L. Ramírez-Garduño y E. Estrada-Ruiz. Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. 2014. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 66(1):

41-52

32. Nieto M. y J. Rodríguez. 2003. Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología*. Vol. Ext. 1 (2003) 459-474
33. Pagani, Mark, K. Caldeira, D. Archer y J. C. Zanchos. 2006. An Ancient Carbon Mystery. *Science*. 314 (5805): 1556-1557
34. Peppe, D. J., D. L. Royer, B. Cariglino, S. Y. Oliver, S. Newman, E. Leight, G. Enikolopov, M. Fernandez-Burgos, F. Herrera, J. M. Adams, E. Correa, E. D. Currano, J. M. Erickson, L. F. Hinojosa, J. W. Hoganson, A. Iglesias, C. A. Jaramillo, K. R. Johnson, G. J. Jordan, N. J. B. Kraft, E. C. Lovelock, C. H. Lusk, Ü. Niinemets, J. Peñuelas, G. Rapson, S. L. Wing e I. J. Wright. 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*. 190: 724–739.
35. Pérez-Maussan, A. 2013. Descripción de improntas foliares eocénicas de la formación la carroza, "la popa", Nuevo León, México, y su comparación con taxa actuales. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 122 pp
36. Ramírez, J.L. y S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. GEOS, Unión Geofísica Mexicana, A.C. 433-444 pp
37. Raven, P.H., R. F. Evert y S. E. Eichorn. 1992. *Biología de las plantas*. Editorial

- Reverté, S.A. España. 773 pp
38. Rodríguez, O. J. 2009. Material foliar el Eoceno de la Formación Corroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Orientación sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 82 pp
39. Royer, D. L., P. Wilf, D. A. Janesko, E. A. Kowalski y D. L. 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
40. Ruddiman, W. F. 2008. Earth's climate: past and future. W. H. Freeman and Company. USA, New York. 388 pp
41. Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 504 pp
42. Salinas-Zavala C.A., D. Lluch-Belda, S. Hernández-Vázquez y D. B. Lluch-Cota. 1998. La aridez en el noroeste de México. Un análisis de su variabilidad espacial y temporal. *Atmosfera*. 11: 29-44
43. Smithsonian National Museum of Natural History. 2014, en:
<<http://paleobiology.si.edu/geotime/main/htmlversion/eocene1.html>>
Consultado el 02 de mayo del 2014 a las 20:45

44. Sokal R. R. y F. J. Rohlf. 1980. Introducción a la biostatística. Editorial Reverté. España, Barcelona. 365 pp
45. Sour Tovar, F. y S. Rivera. 1992. La Paleontología y el estudio de la vida en el pasado. En: Paleontología. García, P., F. Sour Tovar y M. Montellano (Eds). Las prensas de ciencias, UNAM. México. 246 pp
46. Spicer, R. A. Recent and future developments of CLAMP: building on the legacy of Jack A. Wolfe. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 258: 109-118
47. Spicer R. A. 2010. CLAMP online, Climate Leaf Analysis Multivariate Program, <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>. Consultado en Noviembre del 2013
48. Stevens, P.F. 2012. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12. En: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Consultada el 20 de noviembre de 2012 a las 20:58
49. Tadesse, T., Wardlow, B.D. Y Ryu, JH. 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
50. Tamez Ponce, A., V. Yutzis, K. Krivosheya, E.R. Hernández, A. A. Bulchev. Rasgos tectónicos de la cuenca de La Popa y de las estructuras que la rodea en el noreste de México derivados de campos geofísicos potenciales. Boletín de la

- sociedad Geológica Mexicana 63(2): 271:284
51. Tarbuck E. J. y F. K. Lutgens. 1999. Ciencias de la Tierra: una introducción a la geología física. Prentice Hall. España. 616 pp
 52. Taylor, T. N., E. Taylor, y M. Krings. Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants. 2009. Elsevier. USA. 1250 pp
 53. Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisaje. Ediciones Omega. España. 703 pp
 54. Trejo Vázquez, I. 1995. Características la selva baja caducifolia en México. Investigaciones geográficas.4: 95-108
 55. Troncoso, A., M. Suárez, R. de la Cruz y S. Palma-Heldt. 2002. Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. Revista geológica de Chile, 29(1), 113-135
 56. Uhl, D., V Mosbrugger, A. Brunch, y T. Utescher. 2003. Reconstructing paleotemperatures using leaf floras-case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. Review of Paleobotany and Palynology. 126: 49-64
 57. Utescher T. y Mosbrugger V. 2006. Eocene vegetation patterns reconstructed

- from plant diversity- A global perspectiv. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 247(3-4): 243-271
58. Vega-Vera F. J. y M. C. Perrilliat. 1989. La presencia del Eoceno Marino en la Cuenca de La Popa (Grupo Difunta), Nuevo León: Orogenia Postypresiana. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 8(1): 67-70
59. Vega-Vera F. J., L. M. Mitre-Salazar y E. Martínez-Hernández. 1989. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Grupo Difunta (Cretácico Superior-Terciario) en el Noreste de México Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, 8(2):179-187
60. Velasco- De León M. P. 1999. Estudio paleoecológico de una comunidad de Terciario en el estado de Puebla Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 120 pp
61. Wolfe, J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. US Geological Survey. USA.
62. Yang J., Y. Wang, R. A. Spicer. V. Mosbrugger y C. Li, Q. Sun. 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

63. Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis *Paleobiology*, 23(3), 1997: 373–390
64. Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. EUA. 663 pp

ANEXO A. CARACTERES MORFOLÓGICOS UTILIZADOS POR CLAMP (traducido de <http://clamp.ibcas.ac.cn/Clampset2.html>)

1. Hojas compuestas

CLAMP reconoce dos tipos de hojas compuestas: pinaticompuestas (figuras A y B) y palmaticompuestas (figura C). Cabe señalar que cada foliolo tiende a ser encontrado separado de los demás y funcionalmente se comportan como verdaderas hojas, así los foliolos son tratados como hojas.



A) Hoja pinnaticompuestas.

B) Una hoja pinaticompuesta parcialmente pinnada lobulada.

C) Hoja palmaticompuesta

2. Lobación

Una lámina es pinado-lobulada si al imaginar una línea que conecta los senos entre los lóbulos es aproximadamente paralela a la nervadura central (figura D); cuando una línea que conecta los senos corre paralela a la margen de la hoja los segmentos de lámina se clasifican como con dientes.

En las hojas palmeado-lobuladas (figura F), los lóbulos se introducen por una vena principal importante que se origina en o cerca de la base de la hoja.



*D) Lámina pinado-lobulada.
Aquí la línea que une los valles
de los senos corre
aproximadamente paralelo a la
vena media.*



E) Hoja con dientes.



F) Lámina palmeado-lobulada.

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Si no hay láminas lobadas (figura A)
- 0,5 Si algunas láminas son lobadas y algunas no lobadas
- 1 Si todas las hojas son lobadas

3. Dientes

3.1 No dentado

El estado no dentado se refiere a las láminas con margen entero (figuras G e I), las hojas espinosas (hojas que tienen una vena fimbrial formando proyecciones abmediales, como en la figura H)) están incluidos en la categoría sin dientes. Esto se debe a que los dientes espinosos son principalmente una adaptación para disuadir a la herbívora y, por tanto, no están relacionados con el clima.



G) Lámina con margen entero



H) Lámina con margen espinoso



I) Lámina con margen entero

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Si los dientes están presentes en todas las hojas
- 0,5 Si algunas hojas son dentada y algunos no lo son
- 1 Si las hojas no son dentadas

3.2 Regularidad del espaciamiento de los dientes

Se considera que los dientes están regularmente espaciados si la longitud de los flancos basales (el lado del diente frente a la base de la hoja) de dos dientes adyacentes difieren en menos de un tercio (figuras I y J).



J) Dientes regularmente espaciados



K) Dientes regularmente espaciados



L) Dientes espaciados irregularmente



M) Dientes espaciados irregularmente

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

0 Si la lámina posee margen entero

0.25 Si los dientes son tanto regularmente espaciados como irregularmente espaciados y algunas hojas tienen dientes y otras no

0,5 Si los dientes son sólo regularmente espaciados y algunas hojas tienen dientes y otros no

0,5 Si los dientes son tanto regularmente espaciados como irregularmente espaciados y todas las hojas son dentadas

1 Si todos los dientes son regularmente espaciados y todas las hojas son dentadas

3.3 Cercanía de los dientes

Los dientes se consideran cercanamente espaciados si los flancos basales de los dientes no son más largos que tres veces los flancos apicales (el lado del diente hacia el ápice de la hoja) (figuras J y K), de lo contrario son lejanamente espaciados o distantes (figuras P y Q).



*N) Dientes
cercanamente
espaciados*



*O) Dientes
cercanamente
espaciados*



*P) Dientes lejanamente
espaciados*



*Q) Dientes lejanamente
espaciados*

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

0 Si el margen es entero

0.25 Si los dientes son a la vez cercanamente espaciados y lejanamente espaciados y algunas hojas tienen dientes y otros no

0,5 Si los dientes están cercanamente espaciados y algunas hojas tienen dientes y otros no

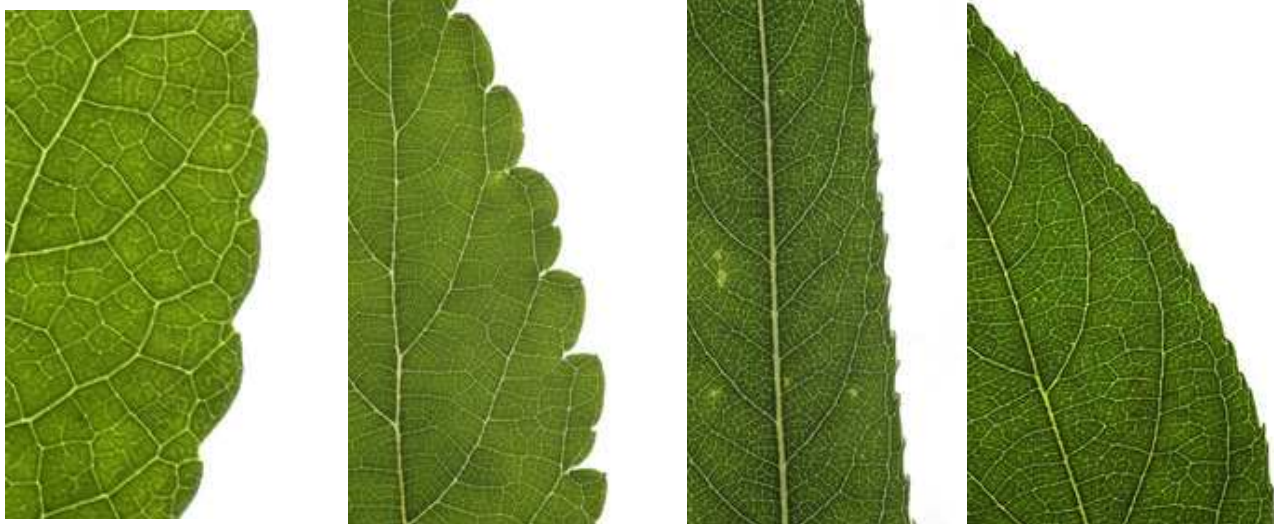
0,5 Si existen dientes cercanamente espaciados y también lejanamente espaciados, y todas las hojas son dentadas

1 Si todos los dientes están muy cerca y todas las hojas son dentadas

3.4 Dientes redondeados y (o) adpreso

Los dientes están redondeados si tienen flancos apicales y basales convexos y la convexidad se extiende hasta la punta de la de los dientes (figuras R y S).

Los dientes están adpresos si el flanco apical es cóncavo, la base del flanco es convexa, y el diente se curva hacia la lámina (figuras T y U); tales dientes son típicamente glandulares.



R) Dientes redondeados S) Dientes redondeados T) Dientes adpresos U) Dientes adpresos

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Si el margen es entero
- 0.25 Si los dientes son a la vez redondeados (o adpresos) y agudos y algunas hojas tienen dientes y otras poseen margen entero
- 0,5 Si los dientes sólo son redondeados (o adpreso) y algunas hojas tienen dientes y otras poseen margen entero
- 0,5 Si los dientes están ambos redondeados (o adpresos) y agudos y todas las hojas son dentadas
- 1 Si todos los dientes están redondeados (o adpreso) y todas las hojas son dentadas

3.5 Dientes agudos

Los dientes son **agudo** si los flancos apicales y basales de los dientes forman una punta afilada (figuras V y W).

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Si el margen es entero
- 0.25 Si los dientes son a la vez redondeados (o adpresos) y agudos y algunas hojas tienen dientes y otros no
- 0,5 Si los dientes son sólo agudos y algunas hojas tienen dientes y otros no
- 0,5 Si los dientes están ambos redondeados (o adpresos) y agudos y todas las hojas son dentadas
- 1 Si todos los dientes son agudos y todas las hojas son dentadas

3.6 Dientes compuestos

Un diente es compuesto si, por lo regular, tiene un pequeño diente en el flanco basal (figuras X e Y).



V) *Dientes agudos*



W) *Dientes agudos*



X) *Dientes compuestos (pocos)*



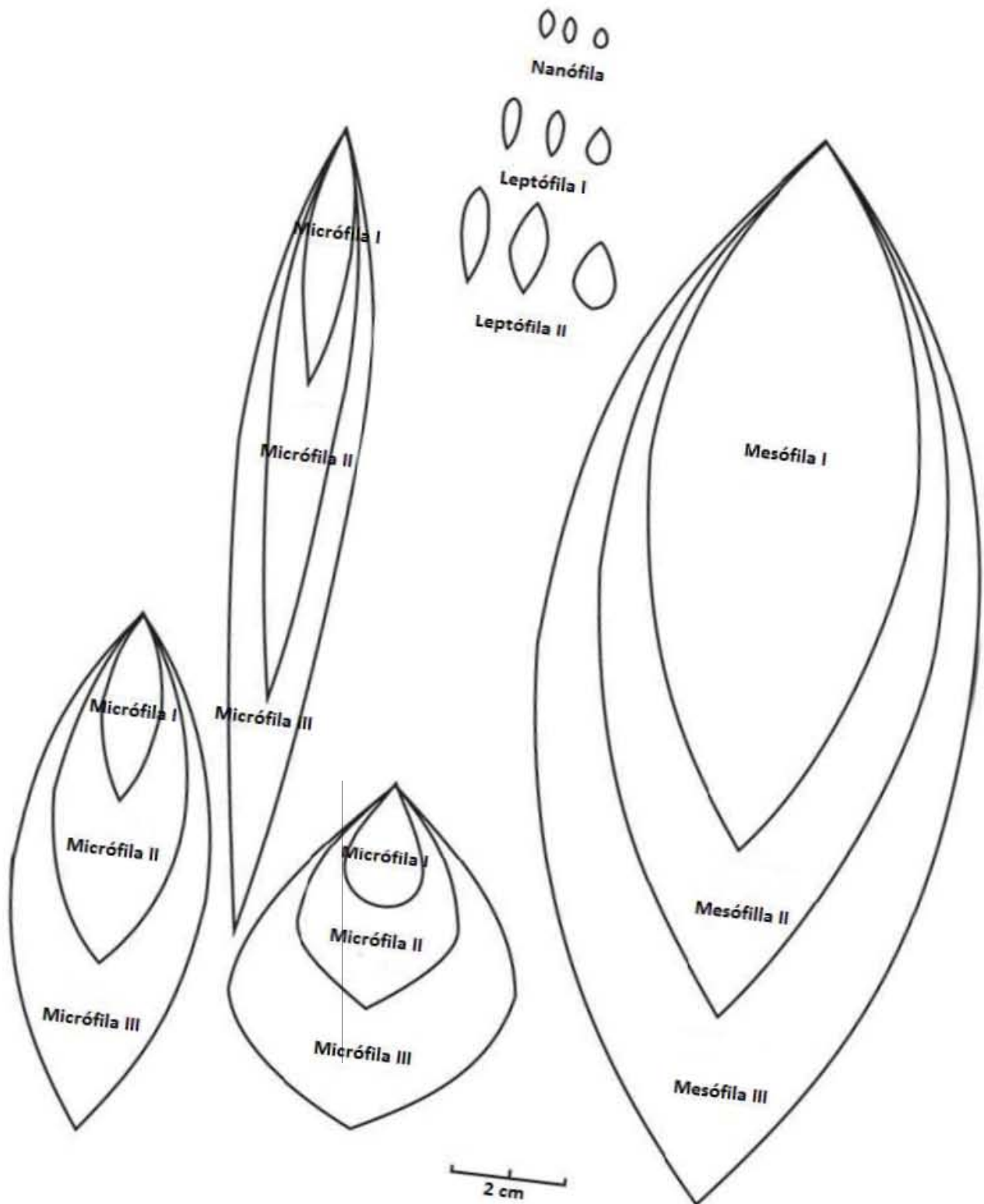
Y) *Dientes compuestos (muchos)*

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Cuando no hay dientes compuestos
- 0,5 Cuando sí hay dientes compuestos, pero menos del 50%
- 1 Cuando al menos el 50% de los dientes son compuestos

4. Tamaño de las hojas

La variación del tamaño de las hojas es medible con la siguiente plantilla, nótese que no se toma en cuenta el peciolo:



Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 1 Si el morfotipo sólo presenta tamaños para una categoría
- 0,5 Si un morfotipo presenta tamaños para dos categorías
- 0.33 Si un morfotipo presenta tamaños para tres categorías, y así sucesivamente

5. Forma del ápice

5.1 Ápice emarginado

Un ápice es emarginado si la parte más apical de la curva de lámina se curva hacia la base de la lámina (figuras AB, AC y AD).



AB) Ápice emarginado



AC) Ápice emarginado



AD) Ápice emarginado

Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 0 Si no hay hojas son emarginada
- 1 Si algunas hojas son emarginada

5.2 Ápice redondo

Un ápice es redondo si la cuarta parte más apical de la lámina tiene un margen curvado y al llegar a la punta termina en curva (figuras AE, AF y AG). En la Figura AF hay una pequeña proyección apical; esto se ignora, ya que es tan pequeño.



AE) Ápice redondo

AF) Ápice redondo

AG) Ápice redondo

5.3 Ápice agudo

Un ápice es agudo si el cuarto más apical de la lámina tiene un margen que es recto y termina en punta (figuras AH, AI, AJ y AK).



AH) Ápice agudo

AI) Ápice agudo

AJ) Ápice agudo

AK) Ápice agudo

5.4 **Ápice atenuado**

Un ápice es atenuado si en el cuarto más apical de la lámina el margen en ambos lados cambia de un margen lineal o convexo a uno cóncavo y el margen cóncavo se extiende por una distancia de al menos un centímetro (figuras AL, AM AN, y AO). Si la curvatura se presenta en un solo lado se trata de un ápice agudo.



AL) Ápice agudo AM) Ápice obtuso AN) Ápice obtuso AO) Ápice obtuso

Las puntuaciones para ápice redondo, agudo y atenuado se manejan de la siguiente forma:

- 1 Si el morfotipo sólo presenta tamaños para una categoría
- 0,5 Si un morfotipo presenta tamaños para dos categorías
- 0.33 Si un morfotipo presenta tamaños para tres las categorías.

6. Forma de la base

6.1 Base cordada

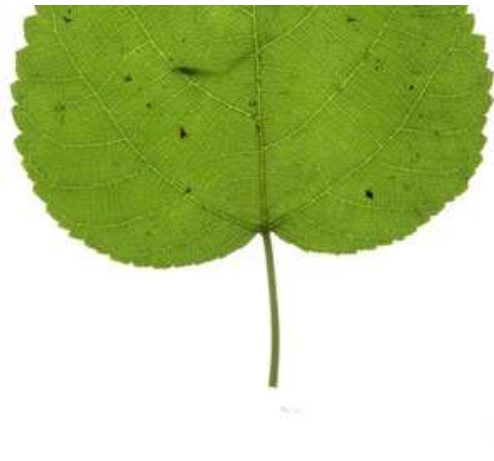
Una base es cordada si las partes basales de la lámina se extienden hacia abajo más allá de la unión del pecíolo y la lámina (figuras AP, AQ y AR).



AP) Base cordada



AQ) Base cordada



AR) Base cordada

6.2 Base redonda

Una base es redonda si la cuarta parte más basal de la lámina tiene un margen convexo (figuras AS, AT, AU y AV).



AS) Base redonda



AT) Base redonda



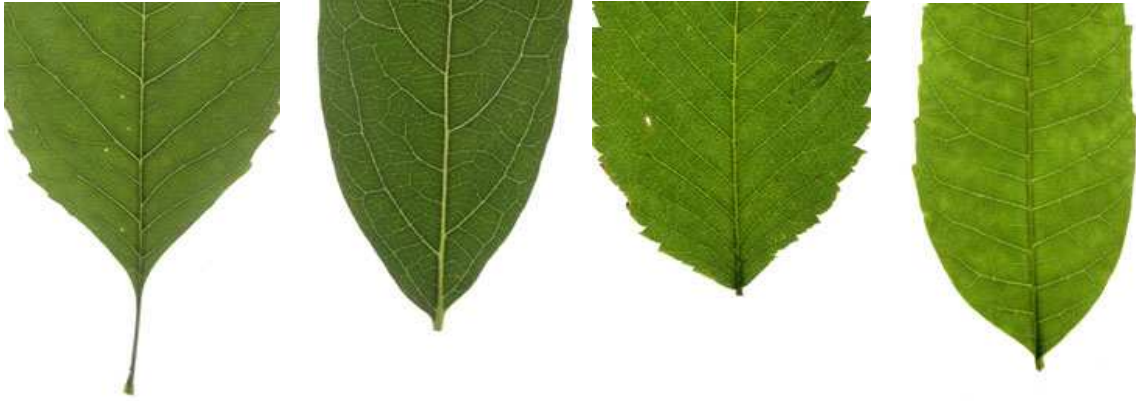
AU) Base redonda



AV) Base redonda

6.3 Base aguda

Una base es aguda si la cuarta parte más basal de la lámina tiene un margen recto o cóncavo (figuras AW, AX, AY y AZ).



AW) Base aguda

AX) Base aguda

AY) Base aguda

AZ) Base aguda

Las puntuaciones para bases redondas, agudas y atenuadas se manejan de la siguiente forma:

- 1 Si el morfotipo sólo presenta tamaños para una categoría
- 0,5 Si un morfotipo presenta tamaños para dos categorías
- 0.33 Si un morfotipo presenta tamaños para tres las categorías.

7. Relación ancho-largo

Se mide la relación que existe entre el ancho y el largo de las láminas y se asignan a una categoría según sea esta relación: $<1:1$, $1-2:1$, $2-3:1$, $3-4:1$, y $>4:1$ (figuras BA, BB, BC, BD y BE respectivamente).



BA) Relación ancho-largo $< 1:1$



BB) Relación ancho-largo $1-2:1$



BC) Relación ancho-largo $2-3:1$



BD) Relación ancho-largo $3-4:1$



BE) Relación ancho-largo $>4:1$

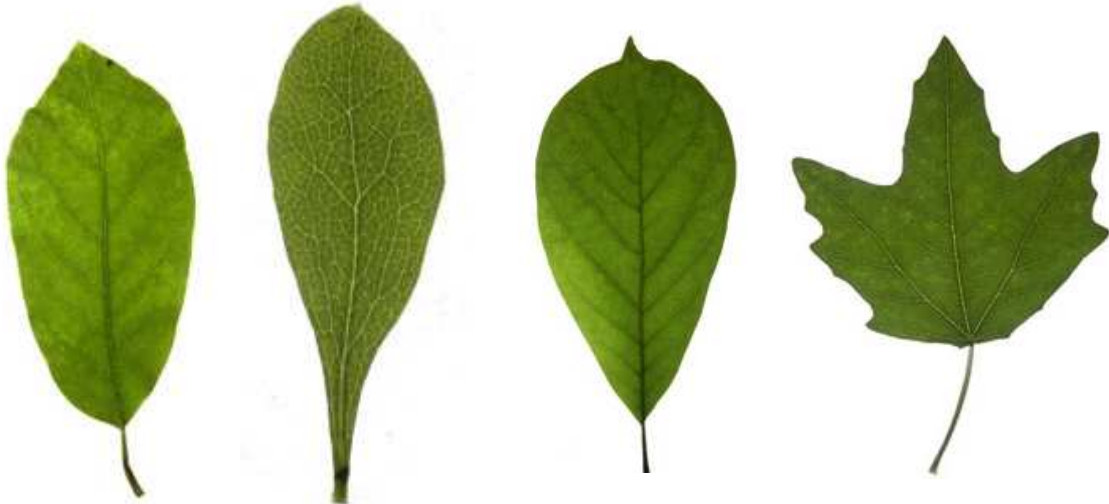
Las puntuaciones se manejan de la siguiente forma:

- 1 Si el morfotipo sólo presenta tamaños para una categoría
- 0,5 Si un morfotipo presenta tamaños para dos categorías
- 0.33 Si un morfotipo presenta tamaños para tres categorías, y así sucesivamente

8. Forma de la lámina

8.1 Láminas obovadas

La lámina es obovada si es más ancha en la tercera parte más apical (figuras BF, BG, BH y BI).



BF) Lámina obovada

BG) Lámina obovada

BH) Lámina obovada

BI) Lámina obovada

8.2 Láminas elípticas

Una lámina es elíptica si es más amplia en el tercio medio de la lámina (Figuras BJ, BK, BL y BM).



BJ) Lámina elíptica

BK) Lámina elíptica

BL) Lámina elíptica

BM) Lámina elíptica.

Forma oval

La lámina es ovada si es más ancha en la tercera más basal de la lámina (figuras BN, BO, BP, BQ y BR). La lámina de BO puede catalogarse como elíptica u ovada, se deja al criterio del investigador pues se supone que el error propiciado es despreciable.



BN) Lámina ovada



BO) Lámina ovada



BP) Lámina ovada



BQ) Lámina ovada



BR) Lámina ovada

Las puntuaciones para láminas obovadas, elípticas y ovadas se manejan de la siguiente forma:

- 1 Si el morfotipo sólo presenta tamaños para una categoría
- 0,5 Si un morfotipo presenta tamaños para dos categorías
- 0.33 Si un morfotipo presenta tamaños para tres las categorías

Anexo D. Lista de morfotipos y fotografías para los conjuntos A y B. En la tabla la presencia de un morfotipo se marca con una x.

<i>Número de morfotipo</i>	<i>Presencia en A</i>	<i>Presencia en B</i>
<i>1</i>	x	x
<i>2</i>	x	x
<i>3</i>	x	x
<i>4</i>	x	x
<i>5</i>	x	x
<i>6</i>	x	x
<i>7</i>	x	x
<i>8</i>	x	x
<i>9</i>	x	x
<i>10</i>	x	x
<i>11</i>	x	x
<i>12</i>	x	x
<i>13</i>	x	x
<i>14</i>	x	x
<i>15</i>	x	x
<i>16</i>	x	x
<i>17</i>	x	x
<i>18</i>	x	x
<i>19</i>	x	
<i>20</i>	x	
<i>21</i>	x	
<i>22</i>	x	
<i>23</i>	x	
<i>24</i>	x	
<i>25</i>	x	
<i>26</i>	x	
<i>27</i>	x	x
<i>28</i>	x	
<i>29</i>	x	x
<i>30</i>	x	x
<i>31</i>	x	x
<i>32</i>	x	x
<i>Total</i>	32	23

ANEXO E. PRUEBA DE T PARA LOS PARÁMETROS CLIMÁTICOS DE LOS DOS CONJUNTOS DE MORFOTIPOS (A Y B). $P < 0.05$ INDICA DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS.

Parámetro	Valor estimado para A ($\bar{X} \pm D.E$)	Valor estimado para B ($\bar{X} \pm D.E$)	t_(0.05, 53)	p
<i>Temperatura media anual (°C)</i>	13,29 ± 1,18	15,87 ± 1,18	2.54	$p < 0.05$
<i>Temperatura media del mes más cálido (°C)</i>	24,05 ± 1,58	27,13 ± 1,58	2.27	$p < 0.05$
<i>Temperatura media del mes más frío (°C)</i>	3,66 ± 1,88	5,28 ± 1,88	1.00	$p > 0.05$
<i>Precipitación media durante la estación de crecimiento (mm)</i>	276,62 ± 33,68	416,26 ± 33,68	4.82	$p < 0.05$
<i>Precipitación mensual media de la estación de crecimiento (mm)</i>	25,00 ± 3,68	33,77 ± 3,68	3.76	$p < 0.05$

<i>Precipitación de los tres meses más húmedos (mm)</i>	111,66 ± 14,03	154,86 ± 14,03	3.58	<i>p</i> <0.05
<i>Precipitación de los tres meses más secos (mm)</i>	44,14 ± 9,32	60,58 ± 9,32	2.05	<i>p</i> <0.05
<i>Humedad relativa (%)</i>	46,34 ± 7,29	27,81 ± 7,29	2.95	<i>p</i> <0.05
<i>Humedad específica (g/kg)</i>	2,93 ± 0,91	1,25 ± 0,91	2.15	<i>p</i> <0.05
<i>Duración de la estación de crecimiento (meses)</i>	8,20 ± 0,71	9,70 ± 0,71	2.45	<i>p</i> <0.05