

00381

23
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"ESTUDIO PALEOECOLOGICO DE UNA COMUNIDAD
DEL TERCARIO EN EL ESTADO DE PUEBLA"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGIA VEGETAL)
P R E S E N T A
M. en C. MARIA PATRICIA VELASCO DE LEON

DIRECTOR DE TESIS: DOCTOR SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ



MEXICO, D. F.

1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

275825



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.

**A mi madre y hermanos : Maria Luisa, Francisco, Rita,
Juan y Angélica. Quienes siempre se han interesado por mis
actividades profesionales y me han impulsado a continuar.**

**A Rafael, Eumir y Tania
A quienes he robado tanto tiempo
y atenciones y a los que espero
no defraudar.**

AGRADECIMIENTOS:

Este escrito es el resultado del apoyo que muchas personas me han brindado a lo largo de mis estudios de Doctorado, es difícil recordar los nombres de todos y resultaría una lista muy larga para escribirse, sin embargo van mis agradecimientos para todas estas personas por sus palabras de aliento.

Debo nombrar a varias personas que han sido parte principal de esta etapa profesional de mi vida.:

Al doctor Sergio Cevallos que me ha distinguido con su amistad, de quien he aprendido en todos los aspectos profesionales y quien me motiva a mi constante superación académica.

Al comité tutorial: Dra. Patricia Dávila por sus comentarios valiosos en todo lo referente a taxonomía y su apoyo a lo largo de este trabajo. Al Dr. Valiente Banuet por sus revisiones en mi trabajo.

A los Sinodales del Exámen quienes hicieron correcciones a la tesis, y enriquecieron la misma con sus comentarios y preguntas: Dra. Teresa De Jesús Reyna, Trujillo Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda, Dr. Sergio Cevallos Ferriz, Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dra. Alicia Silva Pineda, Dr. Dante Jaime Moran Zenteno y al Dr. Isaías Salgado Ugarte.

Al Dr. Jack Wolfe, quien me facilitó la base de datos CLAMP, de manera desinteresada y me orientó en la metodología usada en el análisis palcoecológico.

Al Dr. Isaías Salgado, quien me proporcionó el programa STATA con el que se realizó parte del análisis estadístico y me apoyó en las dudas acerca del mismo.

Al Dr. Lauro López investigador del C.P. Chapingo quien me facilitó una copia del programa CANOCO.

A los fotógrafos Héctor Hernández y Antonio Altamira, quienes siempre me apoyaron con fotos, del material fósil.

A la familia Aranguthy, por su ayuda y hospedaje en los viajes de recolección de material.

El trabajo fue apoyado por el proyecto de investigación CONACYT 1005PT y DGPA IN207294, IN205597

INDICE

RESUMEN.....	2
INTRODUCCION	
Antecedentes de cambios climáticos en el Terciario.....	4
Repercusión del cambio climático en las comunidades vegetales.....	5
Estudios paleoclimáticos con megafósiles.....	6
OBJETIVOS.....	10
MATERIAL Y METODOS GENERALES.....	
Ubicación.....	10
Geología.....	11
Edad.....	11
ESTUDIO FISIONOMICO DE HOJAS DE ANGIOSPERMAS EN TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA	
Introducción.....	16
Material y métodos.....	19
Resultados.....	22
Discusión.....	29
PALEOBOTANICA SISTEMATICA	
Rhamnaceae	
Introducción.....	66
Material y método.....	67
Descripción sistemática.....	69
Discusión.....	70
Rosaceae	
Introducción.....	86
Material y método.....	88
Descripción sistemática.....	88
Discusión.....	90
DISCUSION GENERAL.....	102
Bibliografía citada.....	109

RESUMEN

A partir de la década de los noventas se iniciaron investigaciones en la localidad de Los Ahuehuetes de la formación Pie de Vaca de edad oligocénica, en el estado de Puebla. Las investigaciones de estructuras reproductoras de *Prosopis*, *Sophora*, *Cedrelospermum*, y *Statzia*; y los estudios realizados en hojas de *Pseudoesmodingium*, *Berberis*, *Mahonia*, *Salix*, y *Populus*, además de los aquí presentados sobre *Karwinskia* y *Cercocarpus*, permiten documentar los nexos florísticos durante el terciario entre las altas y bajas latitudes de Norte América, así como el intercambio con las floras de Europa. *Karwinskia* (Rhamnaceae) habita en la actualidad en las regiones tropicales y subtropicales de América, incluyendo las Antillas. Tiene su principal distribución en México donde están presentes 11 de las 15 especies, distribuidas de Baja California a Yucatán y de Tamaulipas a Chiapas. El patrón de venación de la hoja fósil de Los Ahuehuetes, así como la presencia de glándulas con una disposición particular en la lámina difiere de *K. californica* del Mioceno de California y de *Berhamniphyllum claibomense* del Eoceno, por lo que se propone la presencia en la localidad de Los Ahuehuetes de una nueva especie *Karwinskia axamilpense*. *Cercocarpus* (Rosacea) presenta una distribución del oeste de Estados Unidos a los estados del norte, centro y sur de México. Su registro fósil abarca del Eoceno al Mioceno en Estados Unidos. El número de venas, dientes y venación terciaria difiere con la de las especies actuales y fósiles por lo que se le asigna una nueva especie *C. mixteca*.

Por otro lado el listado actual de grupos taxonómicos en Tepexí de Rodríguez sugiere que la flora de Los Ahuehuetes no sólo es el resultado de migraciones, sino que debieron darse fenómenos de especiación y surgimiento de taxa en el Oligoceno en esta porción de Puebla, probablemente como respuesta a los cambios climáticos y a la mayor diferenciación en el ecoespacio. Se utilizó el

método de fisonomía foliar para proponer el paleoclima en Los Ahuehuetes, basándose en el carácter adaptativo de las hojas y que en su arquitectura reflejan las condiciones bajo las cuales se desarrollaron. Se realizó un análisis multivariado, con 30 tipos de hojas fósiles presentes en Los Ahuehuetes y un mínimo de 20 hojas de 9 localidades actuales de México. Se registró para cada una de ellas 31 estados de carácter. A partir de una segunda matriz basada en 8 variables climáticas, se aplicó un análisis de correspondencia canónica para obtener los datos paleoclimáticos predecibles para la localidad fósil. Los resultados sugieren que el tipo de clima que existió en la localidad de Tepexi de Rodríguez fue de tipo templado subhúmedo, con lluvias en verano, donde se desarrolló una comunidad con hojas micrófilas algunas de ellas esclerosadas, que no tiene representante actual y que pudo haber originado las comunidades que hoy se desarrollan en la región: matorral xerófilo, chaparral y encinares.

INTRODUCCION

Antecedentes de cambios climáticos en el Terciario

Las variaciones climáticas globales han ocurrido a lo largo de la historia de la tierra como resultado de procesos exógenos y endógenos y de la interacción constante entre los componentes del sistema terrestre. El cambio climático ha sido relacionado, por ejemplo, con variaciones del nivel del mar y del albedo, cambios en la topografía y vulcanismo (Cavalier et al., 1981; Sear y Kelly, 1980).

El estudio de poblaciones marinas y continentales indican la existencia durante el Terciario de un cambio climático entre el Ludoniano y el Stampiano que definen la transición Eoceno-Oligoceno (Cavalier, 1979). Durante este tiempo la distribución de megafósiles de plantas de la flora del Hemisferio Norte inicia una contracción en el área de su distribución, debido a una disminución en el intervalo de temperatura y temperatura media anual, menor a 10°C (Wolfe, 1980). Este abatimiento de la temperatura en el límite Eoceno-Oligoceno es también señalado por el cambio en la diversidad del nanoplancton calcáreo. Además, estudios en sedimentos marinos muestran un cambio en sus características geoquímicas (composición en los carbonatos del oxígeno y carbón isotópicos) y una disminución de O^{18} , que de acuerdo a Shackleton y Kennet (1975) y Kennett y Shackleton (1976) indican una disminución de temperatura de 4-5°C en el ambiente oceánico. Este enfriamiento del océano tuvo doble influencia sobre el clima. Por un lado directamente influyó hacia el desarrollo de las corrientes oceánicas, y por el otro indirectamente provocó el incremento en el área de superficies emergidas. Aparentemente, al mismo tiempo se da la fase alpina que trae como resultado el cese de circulación entre los océanos Atlántico y Tethys produciendo un deterioro climático y simultáneamente ocurre una importante

regresión (Cavalier, et al.1981).

Repercusión del cambio climático en las comunidades vegetales terciarias.

MacGinitie (1953) fue el primero en sugerir este gran deterioro durante el Oligoceno temprano con base en las diferencias encontradas entre las flora de Goshen y de Bridge Creek en Oregon. Una década después de estas observaciones, Evernden y James (1964) realizaron un fechamiento con potasio-argón en rocas contenedoras de comunidades de hojas del Terciario y concluyeron que el intervalo de cambio climático duró aproximadamente un millón de años. Este cambio provocó la desaparición del 80-90% de géneros de plantas de las altas latitudes de norte América (Wolfe, 1992), como un efecto secundario la reducción en el número de linajes pudo provocar que los linajes restantes pudieran ser libres de radiar y ocupar diferentes habitats (e.g., las salicáceas). Por otro lado, Wolfe y Hopkins (1967) efectuaron un análisis univariado del porcentaje de hojas de dicotiledóneas con margen entero y confirmaron los resultados obtenidos por MacGinitie (1953). El Oligoceno tardío del sur de Dakota se caracterizó por un aumento de temperatura que propició una tendencia a la sequía y cambios en los biomas tanto temporales como espaciales, sugiriendo el desarrollo y establecimiento de una vegetación tipo savana, en donde el área ocupada por las raíces se incrementó y dió un mayor espaciamiento entre las especies arbóreas (Retallack, 1983). Otro efecto y ejemplo en el norte de Norte América de este efecto es la creación de parches de habitat abierto (Taggart, et al.,1982).

Se ha propuesto que los cambios climáticos sucedidos en el límite Eoceno-Oligoceno propiciaron un movimiento de elementos de vegetación tropical megaternal hacia las altas montañas (Rocallosas), y expansiones durante el Terciario medio hacia el sur de vegetaciones templadas deciduas de hoja-ancha,

que indican un clima cálido y muestran afinidades con la vegetación mesófila que se extiende a través de Europa y Asia (Graham, 1993; Leopold y MacGinitie, 1972). La distribución anterior ha sido explicada por rutas probables de migración de la flora boreotropical. Para el Oligoceno tardío se incrementó la estacionalidad y se registra una contracción de la flora boreotropical quedando en áreas separadas (refugios del Terciario) que incluyen los Balkanes, Cáucaso, sureste de Asia, Japón, oeste y este de Norteamérica y porción este de las tierras altas de México (especialmente Veracruz) y norte de América Central (Wood, 1972).

Estudios paleoclimáticos con megafósiles.

Las estimaciones de los paleoclimas continentales han sido típicamente hechos por el método del viviente relativo más cercano (Spicer, 1990). Este método florístico se basa en las observaciones de las comunidades actuales, donde muchos géneros o familias de plantas están restringidas a climas particulares y, asume que los mismos taxa representados como plantas fósiles estuvieron asociados a climas semejantes. La validez de este método se basa en la idea de que las tolerancias climáticas que se presentan en comunidades modernas son el estado final en una secuencia que incluye las tolerancias de sus presumibles formas ancestrales. En otras palabras, los linajes son básicamente conservadores en su tolerancia al cambio de condiciones ambientales; esto es, una vez que un grupo ha conseguido una serie de adaptaciones que le permiten competir dentro de ciertos límites, la presión de selección tiende a estabilizarlos (Hickey, 1977). Este método tiene algunos problemas al ser empleado, debido a que es posible proponer diferentes tipos de vegetación de un listado de fósiles, dependiendo exclusivamente del criterio del autor, este método no utiliza algoritmos, y permite llegar a conclusiones diferentes con los mismos datos (Mosbrugger y Chilling 1992). Este método ha ignorado la evolución fisiológica en los linajes, como ha sido señalado por Masson (1947); también tiene problemas al

considerar relictos (Wolfe, 1987, 1980; Hickey, 1977).

Un segundo método hace estimaciones del clima con respecto a correlaciones entre atributos de las hojas y los relaciona con parámetros climáticos y tiene como base la respuesta adaptativa de las plantas (comunidades o vegetación) a condiciones de estrés ambiental. Este método utiliza algoritmos y permite que diferentes personas utilizando la metodología lleguen a los mismos resultados, por lo tanto es repetible. Desde hace muchos años diversos fitogeógrafos han notado las relaciones entre la fisonomía de las plantas con parámetros climáticos y han tratado de usarlas de diferentes maneras para hacer una clasificación de la vegetación. A inicios del siglo XVIII, Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) llama la atención por primera vez sobre la semejanza de la distribución altitudinal y latitudinal de los organismos. Karl Ludwig Willdenow en su obra de 1792 realizó observaciones sobre la dependencia de la vegetación con relación al clima y suelo. Alexander von Humboldt (1893) en su obra "Geografía de las Plantas" considera la importancia de la temperatura, vientos, radiación solar y topografía en la distribución vertical de las plantas. J.F. Schiur, discípulo de von Humboldt, publica en 1828 un tratado donde detalla la influencia de la luz, temperatura y humedad en la distribución de la vegetación. Posteriormente, De Candolle (1855) publica su "Botánica Razonada" dándole mayor importancia a la temperatura en la distribución de las plantas.

Otra manera de clasificar a la vegetación por medio de la fisonomía es considerando a ésta en conjunto, y es Griesbach (1872) quien acuña el término formaciones. En su libro publicado en 1872 propone 54 formas de vegetación para la tierra. En 1890 O. Drude publicó su libro sobre "Geografía de las Plantas" que fue la base para que E. Warming y W. Schimper bosquejaran la vegetación de todo el mundo en sistemas de formaciones, proponiendo que el clima ejerce gran influencia en producir un aspecto o fisonomía de la vegetación.

Raunkier (1934) propone un sistema de clasificación de las formas biológicas características, según la adaptación de las plantas a la estación desfavorable del

año. Posteriormente, Bailey y Sinnott (1916) realizaron estudios con las floras de Carolina del Norte para determinar la relación del margen de las hojas con el ambiente. Chaney (1924) también realizó estudios con floras del Terciario. Estudios de fisiología, anatomía, y morfología realizados en la actualidad permiten concluir que las hojas presentan una gran adaptación a diferentes climas. Givinish (1979) demuestra la relación entre la forma de la hoja y la optimización de bióxido de carbono. Todos estos estudios sugieren que las presiones a las que están sujetos los organismos de una comunidad vegetal, dan como resultado patrones ecológicos, donde la forma y fisiología de las plantas tienden a maximizar su ganancia neta de bióxido de carbono y, así tener más recursos para reproducirse y competir por espacio adicional (Givinish, 1984). Ejemplo de estas situaciones son el tamaño y grosor de las hojas que tienden a ser más pequeñas y gruesas en áreas soleadas o secas, y grande en lugares húmedos; sin embargo, también pueden tener este comportamiento las hojas con poca luz (de sombra) y temperaturas moderadas en altas latitudes (Wolfe, 1985). También se ha postulado que el margen de la hoja serrado es típico de climas microtermales y disminuye en abundancia con temperaturas mayores. Este tipo de margen también está correlacionado con hojas delgadas deciduas (Givinish, 1979).

Finalmente, Wolfe a partir de 1978, propone un método para cuantificar la fisonomía. Este autor aplica un análisis de correspondencia canónica, a localidades actuales registrando 31 estados de carácter a un mínimo de 20 hojas diferentes, y registra también 10 variables climáticas. De esta manera conoce los datos de precipitación y temperatura, y los relaciona con los porcentajes de los 31 estados de carácter de las hojas. Mediante el empleo de este método si se conoce la fisonomía de hojas fósiles se puede pronosticar las variables climáticas

de la localidad que las contiene, con un intervalo de error de 1-2°C para la temperatura media anual y de hasta 12 mm para la precipitación media anual, siempre y cuando la precipitación sea menor a 1400mm (Wolfe, 1993, 1994, 1995). Otros autores han añadido caracteres de la anatomía de la hoja a los considerados por Wolfe. Por ejemplo, Davis y Taylor (1980) discuten el grosor de la lámina y, Roth (1984) el papel de los estomas. Estos caracteres son difíciles de cuantificar en los fósiles y dependen mucho del proceso de fosilización, por lo que no pueden considerarse en la base de datos como caracteres de no estar presentes en el total de las hojas. Herman y Spicer (1996,1997) añadieron dos clases de tamaño de la hoja, que han sido considerados por Wolfe (1998) y se utilizaron en este trabajo. Además desarrollaron una ecuación de regresión para calcular los valores esperados, haciendo más exactos los cálculos de los valores; en este estudio se ha utilizado esta ecuación de regresión. Otros trabajos que han utilizado análisis multivariados son los de Wing y Greenwood en Australia (1993). Gregory (1994) y Gregory y McIntosh (1996) aplicaron un análisis de regresión a los datos de Wolfe y solo utilizaron de 2-6 caracteres como predictores de variables, que tendría la ventaja de reducir el trabajo y acortar el tiempo del estudio, sin embargo se observó que los porcentajes de error en las variables esperadas se incrementaron.

Este trabajo es el primero que intenta hacer reconstrucciones de paleoclimas en México, considerando datos actuales de latitudes en el intervalo de 16°-28°. Y Trata de establecer que el método fisonómico es adecuado para este propósito.

De lo anterior se plantea: Al situarse temporalmente Los Ahuehuetes en el Oligoceno, se espera que su temperatura haya sido menor a la actual. Si el 70% de la variación fisonómica en las comunidades actuales es explicada por la temperatura media anual y estres hídrico se espera encontrar una comunidad con diferente fisonomía foliar a la que presenta el matorral xerófilo que crece actualmente en la zona de estudio y un clima con menor temperatura que el actual(seco-semicálido).

OBJETIVO

En este trabajo se pretenden conocer las variables climáticas que existieron en Los Ahuehuetes en el Oligoceno. Con base en la metodología propuesta por Wolfe (1991,1993,1995) y utilizando la base de datos CLAMP, que permita proponer el tipo de clima que existió en Los Ahuehuetes, así como el probable tipo de vegetación que se pudo haber desarrollado bajo estas condiciones.

También se pretende comprobar si el intervalo de error propuesto para los parámetros de temperatura media anual, mes más frío y precipitación en la estación de crecimiento en altas latitudes se mantiene para las latitudes de algunas localidades de México.

Otro objetivo fué el abordar el aspecto taxonómico, estudiando dos tipos de hojas que incrementan el registro de los géneros en Los Ahuehuetes.

MATERIAL Y METODOS GENERALES

Ubicación de la localidad

Las plantas fósiles fueron recolectadas de la localidad de Los Ahuehuetes ubicada a 4.5 km. al nor-noroeste del poblado de Tepexi de Rodríguez, en el sur del estado de Puebla, México, a los 18° 35' 30" N, 97° 55' 15" W (Fig. 1). Se encuentra en la zona que pertenece a la Provincia fisiográfica del sur de Puebla, correspondiendo al extremo oriental de la cuenca del río Balsas. La región está delimitada hacia el norte por el eje Neovolcánico Transversal, hacia el este por el sistema montañoso del norte de Oaxaca, y hacia el sur por la Sierra Madre del Sur.

Geología

OBJETIVO

En este trabajo se pretenden conocer las variables climáticas que existieron en Los Ahuehuetes en el Oligoceno. Con base en la metodología propuesta por Wolfe (1991,1993,1995) y utilizando la base de datos CLAMP, que permita proponer el tipo de clima que existió en Los Ahuehuetes, así como el probable tipo de vegetación que se pudo haber desarrollado bajo estas condiciones.

También se pretende comprobar si el intervalo de error propuesto para los parámetros de temperatura media anual, mes más frío y precipitación en la estación de crecimiento en altas latitudes se mantiene para las latitudes de algunas localidades de México.

Otro objetivo fué el abordar el aspecto taxonómico, estudiando dos tipos de hojas que incrementan el registro de los géneros en Los Ahuehuetes.

MATERIAL Y METODOS GENERALES

Ubicación de la localidad

Las plantas fósiles fueron recolectadas de la localidad de Los Ahuehuetes ubicada a 4.5 km. al nor-noroeste del poblado de Tepexi de Rodríguez, en el sur del estado de Puebla, México, a los 18° 35' 30" N, 97° 55' 15" W (Fig. 1). Se encuentra en la zona que pertenece a la Provincia fisiográfica del sur de Puebla, correspondiendo al extremo oriental de la cuenca del río Balsas. La región está delimitada hacia el norte por el eje Neovolcánico Transversal, hacia el este por el sistema montañoso del norte de Oaxaca, y hacia el sur por la Sierra Madre del Sur.

Geología

Litología

La secuencia sedimentaria continental Los Ahuehuetes está formada por horizontes de ceniza volcánica, lodolita, finos granos de arenisca y conglomerados con un espesor aproximado de 9 mts. (Fig. 2). Se piensa que esta secuencia es el resultado del acumulamiento de caída libre de ceniza de por los menos 3 eventos de erupción. En la unidad de Los Ahuehuetes los estratos de la base están compuestos por lodolita (Ahuehuetes 11, Fig. 2), con abundante material fósil de frutos y hojas así como un hongo (Magallón-Puebla y Cevallos-Feriz, 1993). Hacia la parte superior se localizan capas de arenisca tobacea con intercalaciones de toba y lodolita, de este estrato Ahuehuetes 13, se recolectó también material fósil. En la base de esta capa existe acumulación de óxidos y gran cantidad de restos de materia orgánica. La parte superior de la secuencia, corresponde a la unidad Axamilpa y está compuesta por estratos de conglomerados retrabajados, con ausencia de fósiles. Las plantas son conservadas como compresiones carbonosas y momificaciones. La existencia de un cuerpo de agua es apoyada por la presencia de restos de peces de la familia Poeciliidae (*Poecilopsis*, Espinosa-Pérez com. pers., 1997), conchas de bivalvos, diatomeas y ostracodos, característicos de agua dulce (Carreño-Ana Luisa, com. pers., 1998). Se propone que el lago correspondería a un cuerpo de agua somero de baja energía.

Las plantas fósiles recolectadas en Los Ahuehuetes, se han guardado sin importar su grado de conservación. Las observaciones morfológicas de las hojas fósiles fueron hechas con un microscopio estereoscópico Olympus SHZ y una cámara lucida. Algunas hojas fueron transferidas a acetato de celulosa y observadas usando un microscopio compuesto Olympus BH-2 en busca de cutícula o tejido.

El estudio taxonómico de las hojas fósiles incluyó la comparación con hojas de plantas actuales, una consulta exhaustiva de literatura y, observación directa de

ejemplares de herbario. Cuando alguna similitud con un taxón particular fue observada, éste y plantas relacionadas cercanamente fueron revisadas. La colección del Herbario Nacional de México (MEXU) fue especialmente útil, así como el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN). Dos técnicas numéricas usando el programa NTSYS fueron utilizadas para confirmar las relaciones del material fósil: UPGMA (unweighed pair-group method using arithmetic averages) para la clasificación y, ordenación (principal coordinates analysis) para entender el patrón de relaciones entre las unidades taxonómicas operacionales (OTU's).

Para el estudio paleoecológico se utilizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) del programa CANOCO versión 3.12. Este programa permite ordenar las localidades, estados de carácter y las variables climáticas simultáneamente en un espacio multidimensional. Los resultados del análisis se graficaron con el programa STATA versión 5.0.

Todos los fósiles examinados están depositados en la colección de paleobotánica de la Colección Nacional de Paleontología, del Instituto de Geología, UNAM.

Los resultados se organizaron en tres secciones, en la primera se realiza el estudio fisonómico de las hojas de la localidad de Los Ahuehuetes para conocer algunos parámetros ambientales que ayudan a entender las condiciones bajo las cuales se desarrolló la comunidad fósil. Y las dos últimas corresponden a la descripción de las hojas

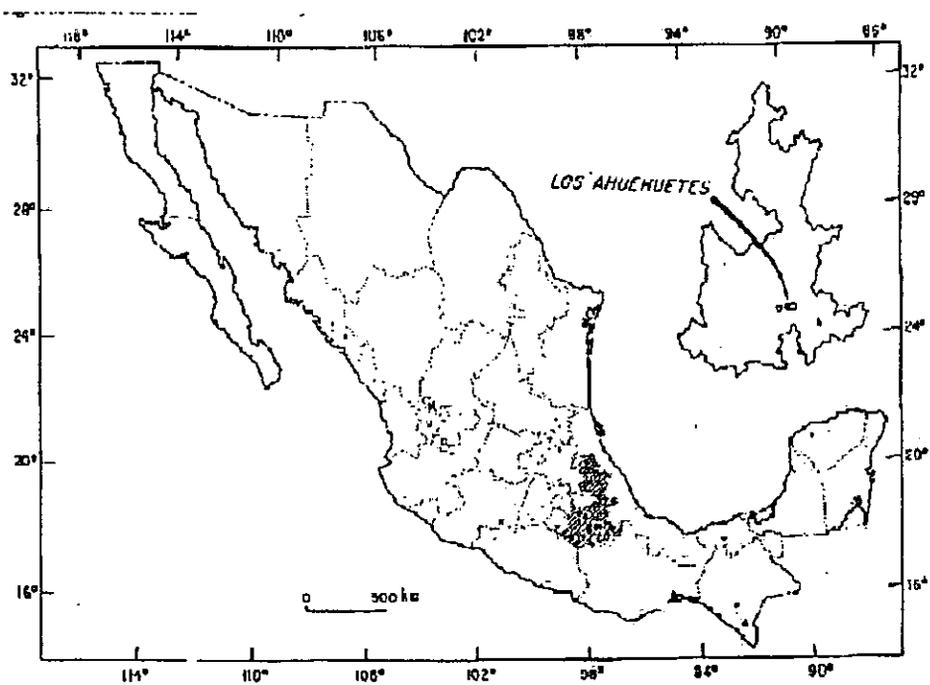


Fig. 1. Localización de la localidad Los Ahuehuetes, en el estado de Puebla.

COLUMNA ESTRATIGRÁFICA

MEDIDA EN LA "BALSA" LOS AHUEHUETES TEPEXI DE RODRIGUEZ

Por: Gilberto Silva Ramo y
Enrique Gonzalez Torres

SIMBOLOGÍA

Litología

	Arenisca
	Arenisca tobácea
	Caliza
	Caliza arenosa
	Caliza con pedernal
	Lodolito
	Lodolito calcárea con Pedernal
	Pedernal
	Toba

Espesor de estratos

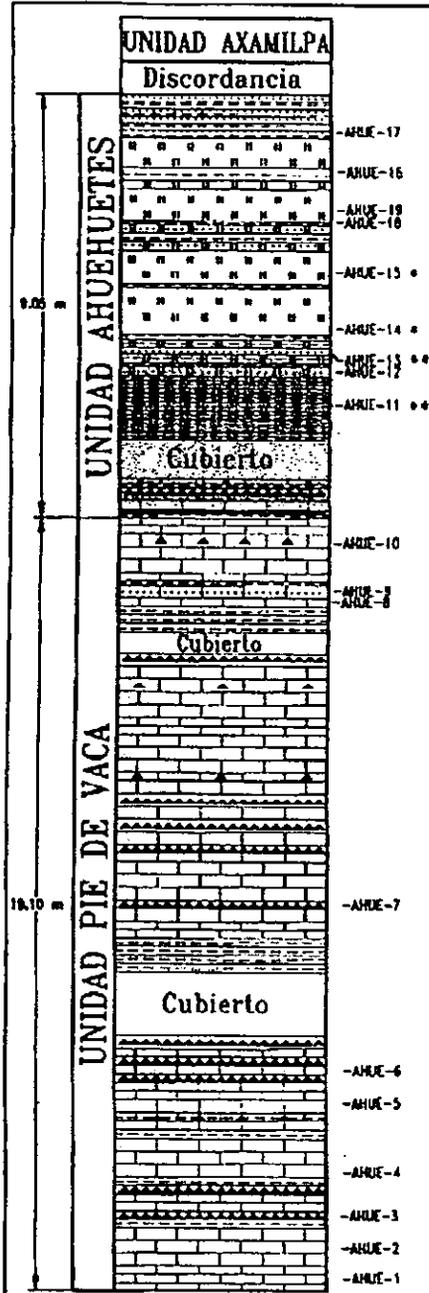
	Menores de 1 centímetro
	Entre 1 y 10 centímetros
	Entre 10 y 30 centímetros

* Con esquirlas de vidrio

•• Con flora fósil

-AHUE-4 Muestra

Fig. 2. Columna Geológica



ESTUDIO FISONÓMICO DE HOJAS DE ANGIOSPERMAS EN TEPEXI DE RODRIGUEZ, PUEBLA

Introducción

En el medio continental los datos paleoambientales utilizando plantas pueden obtenerse de forma indirecta por dos métodos. Uno de ellos, es el del viviente relativo más cercano y, el segundo es la expresión fisonómica, la cual es utilizada en este trabajo ya que se ha demostrado experimentalmente que el tamaño, forma y margen de las hojas representan estrategias evolutivas de las plantas para adaptarse a su ambiente (Givinish, 1979). Se considera que los dos métodos no necesariamente tienen que ser excluyentes.

En 1915 y 1916, Bailey y Sinnott, mostraron que algunos caracteres de las hojas de angiospermas se correlacionan adecuadamente con variables climáticas. Después de realizar estudios de floras regionales, concluyeron que el tipo de margen y la temperatura media anual, presentan una correlación significativa puesto que muchas especies de clima tropical tienen margen entero, y las hojas dentadas dominan a las regiones templadas. Con estas bases Chaney (1924) y Chaney y Sanborn (1933) documentaron un carácter templado para la flora de Bridge Creek del Oligoceno temprano, mientras que para la flora de Goshen del Eoceno tardío al Oligoceno temprano postulan un carácter subtropical. También mostraron que la textura coriacea se asocia a un hábito siempre verde. Raunkaier (1934) reconoció la correlación entre tamaño de las hojas, con la distribución de las especies y el clima, además, propuso una clasificación de clases con base al tamaño de las hojas. Esta clasificación fue modificada por Webb (1959), Wolfe (1993), y Herman y Spicer (1996) quienes añaden dos clases de tamaño.

En 1987 Wolfe y Upchurch encontraron ciertas similitudes en floras del Cretácico con plantas que hoy crecen en Fidji y Nueva Guinea. De su trabajo concluyen que la forma ovobada está relacionada con la temperatura elevada y

condiciones secas; mientras que las hojas elípticas lo están con la humedad alta, proponiendo que los porcentajes relativos de cada categoría son importantes en el análisis paleoclimático. A partir de este trabajo surge la idea de poder conocer algunas variables climáticas de las localidades fósiles utilizando la fisonomía foliar. En 1991 Wolfe publica una base de datos basada en la fisonomía foliar de 101 comunidades actuales y el registro de 10 variables climatológicas tomadas en la estación meteorológica más cercana a la localidad de recolecta. Esta base es nombrada CLAMP (Climate Leaf Analyses Multivariate Program) a esta base se adicionan los datos de la fisonomía foliar de la comunidad fósil a estudiar y mediante la aplicación de un análisis multivariado, se pueden estimar 10 variables paleoclimáticas.

De su trabajo en los bosques de Asia, Wolfe (1985) propone que estos bosques pueden ser clasificados acorde a su temperatura media anual (MAT) y al intervalo anual de temperatura (MART), reconociendo así a: la vegetación megatermal ($MAT > 20^{\circ}C$), con clima tropical ($25^{\circ}C$), que incluye a bosques lluviosos tropicales y paratropicales, con un porcentaje aproximado de 60% de hojas con margen entero, mesófilas principalmente con ápices alargados, venación fina con alta densidad, hojas anchas de base cordada y venación palmada, muchas de ellas coriáceas (indicativas de un hábito siempre-verde). Esta vegetación en el hemisferio sur posee de un 68-70% de especies con margen entero. La vegetación mesotermal MAT ($13-20^{\circ}C$), con clima subtropical ($13-20^{\circ}C$), corresponde a bosques de hojas anchas siempre verdes subdivididas de acuerdo a MART en hojas siempre verdes micrófilas y hojas siempre verdes notófilas. El porcentaje de margen entero se correlaciona con la disminución de temperatura. Los márgenes dentados se asocian a hojas deciduas. La vegetación microtermal ($MAT < 13^{\circ}C$), con clima templado ($10-13^{\circ}C$), paratemplado ($3-10^{\circ}C$) y, subtemplado ($< 3^{\circ}C$), está compuesta principalmente de bosques de coníferas mixtos y de maderas duras, incluye a plantas con hojas anchas, siempre verdes, lobadas, o dentadas; hojas pequeñas (notófilas a micrófilas), sin ápices

acuminados, venación fina con baja densidad, y hojas típicamente delgadas (indicativas de un hábito decíduo).

En los trabajos de paleoclimas Wolfe (1971,1979) únicamente utiliza dos variables climáticas la temperatura media anual y el intervalo anual de temperatura para proponer los climas y los tipos de vegetación arriba listados. Sin embargo como se pretende que este trabajo sea útil en otras áreas del conocimiento, se decidió utilizar la clasificación de Miranda y Hernández (1963) de 32 tipos de vegetación, debido a que es más específica en la división de las comunidades de plantas y la Köppen modificada por García (1964), para tipos de climas. Los tipos de vegetación anteriores se han definido fundamentalmente por su fisonomía, que es una expresión de factores edáficos, bióticos y climáticos. También se consideran como variables climáticas importantes aparte de la temperatura, la precipitación media anual, la época de los tres meses más secos, y tres meses más húmedos.

Las variables anteriores pueden ser cuantificadas usando las herramientas estadísticas apropiadas. El análisis de correlación canónica (CCA) es usado para ordenar los sitios, caracteres de las hojas y datos climáticos en un espacio multidimensional. Los vectores climáticos son calibrados usando sitios modernos con climas conocidos y los datos paleoclimáticos son derivados de los registros de los sitios de los vectores, aplicando una ecuación de regresión múltiple desarrollada por Herman y Spicer (1996). Las variables climáticas esperadas tienen intervalos de error. Por ejemplo, Wolfe (1994) concluye que la precipitación esperada en la estación de crecimiento puede ser estimada con un error de 120 mm, si la precipitación no excede de 1450 mm. En el caso de la temperatura media anual y mes más frío, el error es $<1^{\circ}\text{C}$ y $>-2^{\circ}\text{C}$ respectivamente. Kovach y Spicer (1996) han encontrado que el método propuesto por Wolfe funciona bien para temperaturas medias anuales en el intervalo de $10-20^{\circ}\text{C}$, pero que las temperaturas inferiores o superiores a este intervalo no son adecuadamente

estimadas. En los estudios realizados por Wieman et al., (1998) han encontrado un intervalo de error de 2.1°C-3.3°C al utilizar los 31 estados de carácter propuestos por Wolfe, cuando utilizan CCA. Ellos sugieren utilizar otro método, el de regresiones lineales múltiples (RLM), donde únicamente utilizan de 2-6 estados de carácter. Esta selección se fundamenta en que los coeficientes de correlación entre las variables climáticas son > de 0.7 para la temperatura media anual y para la precipitación en la estación de crecimiento los valores son mínimos. Los estados de carácter con mayor correlación son, margen dentado y entero, forma de la base y relación largo ancho < 1. Con este método el error en la temperatura predecible se reduce de 0.6°C a 2.8°C. Estos autores no calculan cual es el intervalo de error para la precipitación con su modelo, y sólo considera TMA, que es un inconveniente ya que para poder proponer una comparación con la clasificación de García (1964) son importantes los dos parámetros, así como el porcentaje de error que se puede tener en la precipitación, para proponer un tipo de comunidad. En este trabajo se considera más adecuada la metodología propuesta por Wolfe (1991, 1994, 1995), debido a que como ya se expuso existe una cercana correlación entre fisonomía de las hojas y clima.

Con base en lo anterior se utilizó el método de fisonomía foliar para obtener las variables climáticas de Los Ahuehuetes en el Oligoceno y con base en estas, proponer el tipo de clima y comunidad que existió en esta edad.

Material y métodos

Las observaciones morfológicas del material fósil fueron realizadas con un microscopio Olympus SZH. Con ayuda de la cámara lúcida se realizaron dibujos para poder observar los caracteres y efectuar el registro de los mismos. Se utilizaron 30 tipos de hojas fósiles separadas por su patrón de venación (Hickey, 1973). Se midieron 20 hojas de cada tipo y se obtuvo el promedio de sus caracteres cuantitativos registrándose 31 estados de carácter que incluyen: tipo de margen (7 estados), tamaño de la lámina (9 estados), tipo de ápice (4

estados), forma de la base (3 estados), relación largo-ancho (5 estados) y forma de la lámina (3 estados).; los estados de carácter son mostrados en las Láminas I y II. La metodología está descrita en Wolfe (1991), los porcentajes de las 153 comunidades están en la tabla 1.

Los datos de las hojas fósiles de Los Ahuehuetes se añadieron a la base de datos CLAMP (Climate leaf analysis multivariate program) que tiene la información fisiológica de 143 comunidades de Puerto Rico, Panamá, este y oeste de Estados Unidos, Japón, Alaska y México (Baja California y Sonora). Se añadió información de nueve localidades actuales de México en donde se recolectó para este estudio: Mineral del Monte, Calicanto y Mezquitlán Hidalgo; Gualacazar, San Luis Potosí; Chinantla y Nissanda, Oaxaca; Zapotitlán Salinas, Tepexí e Ixcaquixtla, Puebla. CLAMP tiene una segunda matriz con los registros de: temperatura media anual (TMA), temperatura del mes más cálido (TMC), temperatura del mes más frío (TMF), precipitación promedio total en la estación de crecimiento (PEC), estación de crecimiento en meses (ECM), precipitación promedio mensual en la estación de crecimiento (PMEC), precipitación total de los tres meses consecutivos más húmedos (P3MH), precipitación total de los tres meses consecutivos más secos (P3MS), humedad relativa (HR), humedad absoluta (HA) (Tabla 2), registrados de la estación meteorológica más cercana a las localidades actuales, (distancia no mayor de 1-5 hectáreas). Los datos para CLAMP fueron tomados de la obra "Reports of National Oceanic and Atmospheric Administrative NOAA".

Los registros de ambas matrices fueron analizados utilizando el análisis de correspondencia canónica (CCA) del programa CANOCO versión 3.12, mismo que ordena los sitios, estados de carácter y variables meteorológicas simultáneamente en un espacio multidimensional. Los valores proporcionados son: La correlación de caracteres-ambientes (Tabla 3), y el registro de los primeros cuatro ejes de las variables climáticas (Tabla 4). Se graficaron los dos

primeros ejes de los registros de los sitios (Tabla 5) y se obtuvo el acomodo de las 153 localidades por su fisonomía (Fig. 1). Otra gráfica obtenida muestra los registros de CCA para los estados de carácter (Tabla 6) y para las variables climáticas (Tabla 7) que se observan en las Figs. 2 y 3 respectivamente. Se aplicó una ecuación de regresión a cada una de las variables climáticas de las localidades actuales, para obtener las variables esperadas de todas las localidades incluyendo a Los Ahuehuetes que, a lo largo del análisis se ha considerado una muestra pasiva, junto con las otras localidades de México. En la (fig. 4) se representan los resultados de la ecuación de regresión para la temperatura media anual el mismo procedimiento se siguió para el resto de las variables climáticas. Esto se realizó con el programa STATA versión 5.0

Para comparar el grado de error que pueden tener las variables esperadas contra las observadas, se anexa la Tabla 8 con las variables climáticas esperadas y observadas, para la localidad actual de Los Ahuehuetes (Tepexi), Calicanto, y Meztitlán. Estas dos últimas localidades tienen valores cercanos para el primer y segundo eje.

Se incluye también el listado de los géneros actualmente identificados para la localidad de Los Ahuehuetes, siendo utilizado para la interpretación de la paleocomunidad (Tabla 9).

Resultados

Después de caracterizar a las hojas con base en su fisonomía, y aplicar el análisis estadístico, se obtuvieron valores cuantitativos, algunos de ellos se graficaron para facilitar la comprensión de los resultados. Se registraron los porcentajes de los estados de carácter (columnas) para cada localidad (filas) (Tabla 1). Los caracteres con mayores porcentajes, son el tamaño de hojas micrófilas 73%, margen dentado 51%, ápice agudo 47% y forma elíptica 60 %. Estos porcentajes al ser procesados por el CCA dan los valores de los cuatro primeros ejes (Tabla 5). Se utilizaron los dos primeros para elaborar una gráfica bidimensional que muestra (Fig. 1) el agrupamiento en función de la temperatura y estrés hídrico obtenidos. Los Ahuehuetes (cuadrado, 151) con una TMA de 17.2°C, y una PEC 780 mm, está cercana a la localidad de Meztlitlán (círculo, 143) con una TMA 16.8°C, PEC de 426 mm y Calicanto (triángulo, 150), con una TMA de 17°C, una PEC de 850 mm. En la primera localidad crece matorral inerte y en la segunda un encinar. En esta gráfica también se observa la localidad de los Ahuehuetes (actual) nombrada en este trabajo como Tepexi (152) con una TMA de 18.4°C y una PEC 649 mm. De este análisis se obtuvo la correlación carácter-ambiente que es muy alta para los dos primeros ejes mayor de 0.9, al igual que la varianza, ya que para los dos primeros ejes es mayor del 60% (Tabla 3). En la Tabla 4 se dan los valores de los registros de las variables climáticas, así como su relación con los dos primeros ejes.

También se obtuvieron los valores de los cuatro primeros ejes de los estados de carácter (Tabla 6), que al graficarse en dos dimensiones (Fig. 2) muestra la relación que guardan con la temperatura (eje 1) y con el estrés hídrico (eje 2). En la Tabla 7 se dan los valores de las nueve variables climáticas. Al representarse en dos dimensiones con respecto a los ejes 1 y 2 se observa la relación que tienen estas variables con los dos

dos ejes (Fig. 3). Por último, se obtuvieron las variables climáticas esperadas. La Fig. 4 corresponde a la temperatura media anual, cuyo valor para Los Ahuehuetes es de 17.2°C. Los valores de todas las variables para la localidad fósil, que según García (1964) corresponden a un clima templado subhúmedo, indican que en el Oligoceno estos parámetros eran diferentes a los actuales. Por otro lado, al observar los valores de la Tabla 8, valores esperados vs. observados (tomados de García, 1964), de las localidades de México, se tiene que para la TMA el error puede llegar hasta 4.1°C, en el caso de Meztitlán y es subestimado mientras que para Calicanto es sobreestimado. En la TMF el error es mínimo, para esta localidad, a diferencia de Tepexi y Meztitlán donde el error es de 8.5 y 9°C respectivamente. Para la variable precipitación en la estación de crecimiento que es la misma que la de PMA por tener temperaturas superiores a 10°C, los errores triplican a los que da el programa, sobre todo en el caso de Meztitlán, esto puede estar relacionado con el error que se tiene en la temperatura esperada de esta localidad.

En la Tabla 9 se enlistan los géneros identificados hasta la fecha para Los Ahuehuetes, que también se utilizan para la propuesta de la paleocomunidad.

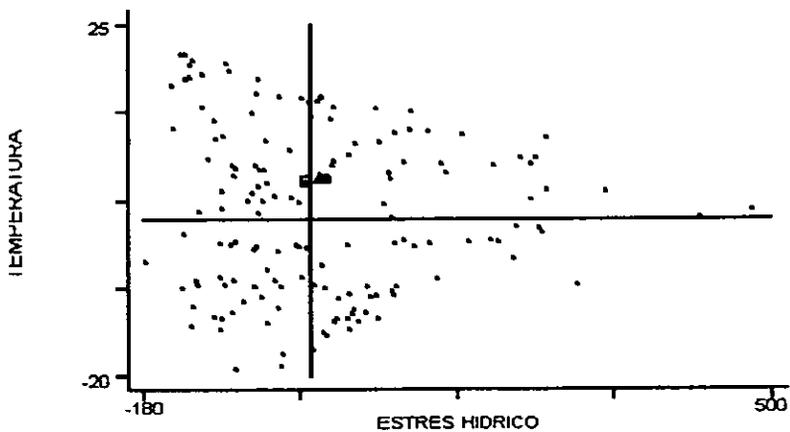
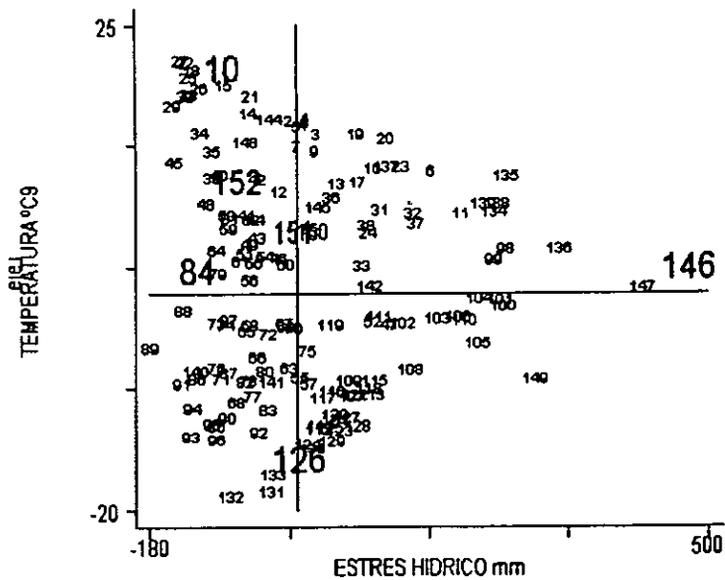


Fig. 1a En la parte superior. El arreglo de las comunidades está definida por la temperatura y el estrés hídrico ambos ejes representan el 70% de la

varianza fisonómica. El eje 1 está relacionado con la temperatura. Las localidades megatermales y mesotermiales (temperaturas $<13^{\circ}\text{C}$ y 20°C) reciben registros positivos (parte superior de la gráfica, por ejemplo la localidad 10 es megatermal). La localidad 126 con temperatura de 3°C tiene registros negativos. El eje 2 corresponde al estrés de agua a la derecha la localidad 146 tiene una precipitación anual promedio > 500 cm, la localidad 84 tiene una PEC < 68 cm. Con el número 151 Los Ahuehuetes, con una TMA de 17.2°C y una PEC de 78 cm. La localidad de Tepexi (152) con TMA de 18.4° y PEC de 64 cm. Con el número 150 Calicanto y 143 Meztlán. Fig 1b en la parte inferior solo se muestran para mejor observación las localidades de Los Ahuehuetes cuadro, Calicanto con triángulo y Meztlán con un círculo.

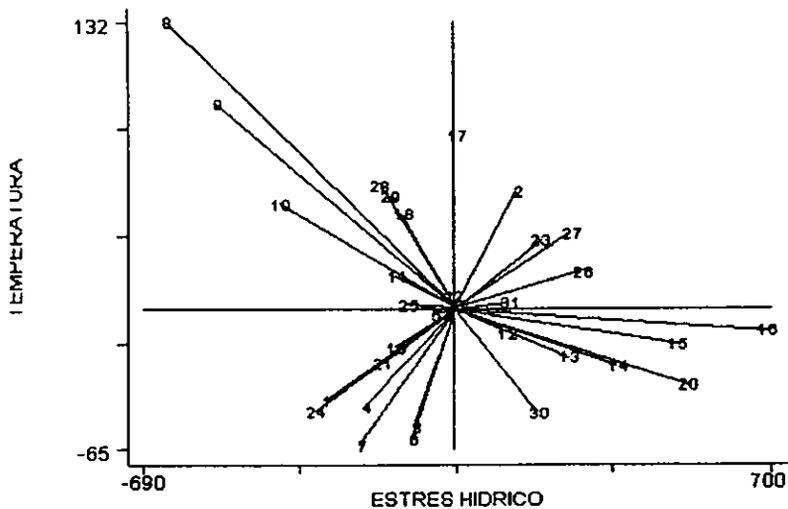


Fig. 2. Representación de los valores del análisis de Correspondencia Canónica, para los estados de carácter, y su relación con la temperatura. Por ejemplo: margen entero 2; hojas micrófilas 12; margen con dientes agudos 6; tienen estrecha relación con este parámetro, nótese el ángulo tan pequeño que tienen respecto a este eje. En el eje 2 estres hídrico, los estados de carácter 15 y 16 corresponden a hojas mesófilas. La longitud relativa de las flechas no necesariamente indica la importancia relativa de los estados de carácter.

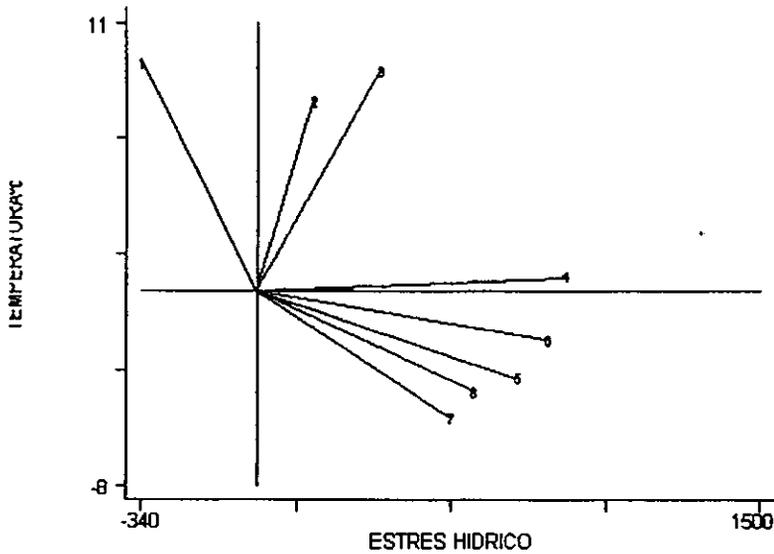


Fig. 3. Se observa la relación de las ocho variables climáticas con temperatura y estres hídrico. La longitud relativa de las flechas (vectores) indica la importancia relativa de los parámetros. Los estados de caracter más relacionados con temperatura como observamos son (1 temperatura media anual, 2 temperatura del mes más cálido, 3 estación de crecimiento en meses). La precipitación total estación de crecimiento 4, y los tres meses más húmedos 6, están relacionados con estres hídrico.

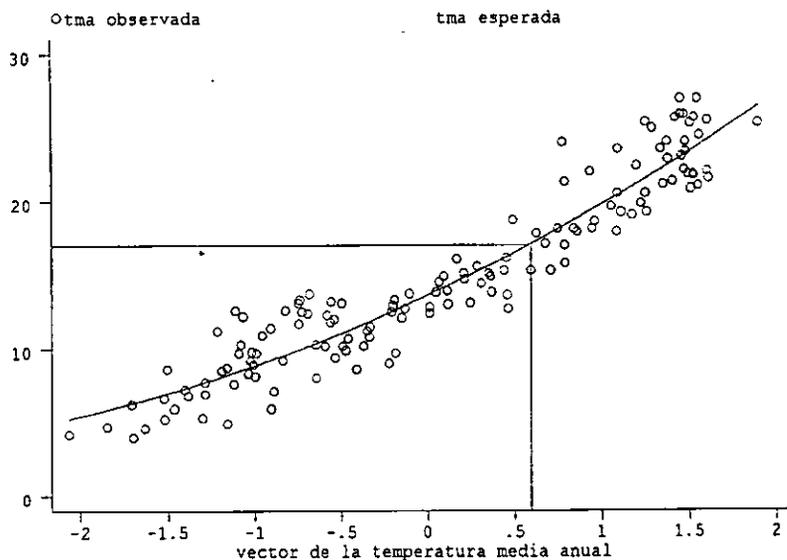


Fig. 4. Gráfica de regresión de temperatura. Regresión de segundo orden de las temperaturas observadas (O) y los vectores de la temperatura esperada (o). En el eje de las x están los registros de los vectores de temperatura. El vector de la localidad fósil es proyectada sobre la curva de regresión para derivar la variable climática predicha (punto x) El vector de Tepexi es 0.71081 y la temperatura media anual de 17.2°C.

Discusión

En los siguientes párrafos se utiliza la clasificación de climas propuesta por Wolfe (1979) por consistencia con la literatura paleobotánica y se compara con la de Köppen modificada por García (1964). Para la clasificación de comunidades se utiliza la propuesta por Miranda y Hernández, (1967).

Para realizar la reconstrucción paleoecológica es importante establecer el origen autóctono de los fósiles. Aunque este trabajo no tuvo un enfoque tafonómico se expondrán algunos elementos que permiten proponer el origen autóctono de la asociación de hojas. Las hojas se pudieron haber derivado de un solo individuo o varios, no afectando esto el análisis. La abundancia de las hojas puede ser influenciada por su carácter perenne o deciduo, ya que en Los Ahuehuetes se presentan ambos tipos, siendo mayor el número de géneros con hojas deciduas (Tabla 9). Spicer (1981) ha encontrado que existe una mayor tendencia para que se conserven las hojas perennes por su textura más gruesa y de esta manera sesgar el registro. La caída de hojas y otros órganos de la planta puede también ser provocada por traumatismo. Tales como, tormentas o caída de ceniza. Se sugiere que en Los Ahuehuetes se sucedieron tres eventos de caída de cenizas que pudieron provocar la abscisión de las hojas y frutos, e.g., de leguminosas, favoreciendo su rápido enterramiento.

Se observa en la base del afloramiento una lámina de color amarillo-verdosa (columna geológica), de unos 5 centímetros de espesor, con una gran cantidad de cristales y materia carbonizada no recuperable por el tamaño tan pequeño de los fragmentos. En esta zona probablemente el agente de transporte tenía mucha energía. La parte superior del afloramiento presenta una gradación en el tamaño de las partículas, en

donde las más grande se localizan en la parte superior y las más finas hacia la base (Fig. 2), que es donde se encuentran las hojas, en ceniza de grano muy fino y lutitas. Estos lodos arcillosos proveen un mínimo de espacio entre los interclastos a través de los cuales el oxígeno puede circular libremente, favoreciendo la conservación de la materia orgánica que se ve influenciada también por la composición, histología y química del órgano (Spicer, 1981; Ferguson, 1985). Lo anterior probablemente está relacionado con la abundancia de frutos de *Cedrelospermum* y *Eucommia*, y la alta representación de hojas de *Pseudoesmodingium* y *Cercocarpus*, algunas especies presentan hojas coriáceas.

Este arreglo de las partículas indica que cuando ocurrió el enterramiento de las plantas, la energía del agente de transporte era baja. Esta idea se respalda en la presencia de hojas enteras, y si bien algunas de ellas carecen de ápice, esto sucede aún en la hojarasca seca en las comunidades actuales. Estas observaciones sedimentológicas y biológicas sugieren poco transporte de las hojas y señalan como un probable agente de transporte al agua, debido a que algunos fragmentos de la parte superior se ven redondeados y podrían indicar tracción al momento de su viaje.

Otra posibilidad es que las hojas hayan sido transportadas por el viento. Ferguson (1985) reporta en investigaciones realizadas en hojas de plantas siempre verdes actuales, un mayor peso asociado a la textura coriácea, a diferencia de sus contrapartes deciduas (e.g., *Populus canadensis* y *Salix sp.*) que son más ligeras y podrían viajar mayores distancias. El tamaño y forma de la hoja también están relacionados con la distancia que pueden viajar. En general se puede comentar que las hojas grandes viajan una mayor distancia en comparación de las hojas de tamaño menor. Por ejemplo, los folíolos de las hojas compuestas, casi siempre caen debajo del árbol al que pertenecieron o a unos cuantos

metros (Ferguson, 1985). El tamaño micrófilo predomina en la localidad fósil. De acuerdo a lo comentado previamente es probable que el transporte haya sido mínimo.

Por otro lado, la presencia de ostrácodos y restos de peces en algunos estratos son evidencia para proponer que el ambiente de depósito fue lacustre. Se propone que la asociación de Los Ahuehuetes es de origen autóctono, respaldado por el grado de conservación de las hojas, altura probable de los árboles a los que pertenecieron, y por lo tanto está reflejando las condiciones locales bajo las cuales existió la paleoflora.

La fisonomía de los 30 tipos de hojas permitió establecer las condiciones climáticas que existieron cuando vivió esta asociación. En Los Ahuehuetes el 40% de las plantas presentó hojas con margen entero (Figs. 6 y 7). De acuerdo con Bailey y Sinnott (1916) y, Wolfe (1971, 1993) este estado de carácter está correlacionado con una temperatura baja. Los resultados del análisis de correspondencia dan una temperatura media anual esperada de 17.2 °C, temperatura del mes más cálido de 25.8°C y la temperatura del mes más frío de 6.6°C. Estudios realizados por Wolfe (1992) han concluido un intervalo de incertidumbre para la temperatura media anual de 1°C, y para la temperatura del mes más frío <-2°C. Si consideramos este error, tenemos que en Los Ahuehuetes el intervalo de TMA pudo ser de 16.2°C a 18.2°C y para el mes más frío de 4.6-6.6°C. Se ha definido como temperatura de crecimiento para las plantas aquella mayor a los 10°C, (Wolfe, 1993) por lo que las plantas de Los Ahuehuetes sólo pudieron haber crecido a lo largo de 9 meses.

Otro estado de carácter relacionado con la temperatura es el tamaño de la hoja, que también está correlacionado con la humedad. En general la longitud de la lámina disminuye al disminuir la temperatura y la humedad, debido a que la disponibilidad del agua tiene una fuerte influencia sobre el área de la hoja (Grier y Running, 1977; Waring et al.,

1978). En Los Ahuehuetes las hojas leptófilas¹ y 2 tienen un porcentaje de 28% (Figs. 1,2,3 y4) mientras que las micrófilas 1, 2 y 3 representan el 73% (Figs. 6,7,10 y 19), lo que permite inferir, que no había agua en abundancia, o que no la había a lo largo del año. El tamaño pequeño de la lámina se ha asociado en Asia (Wolfe, 1985, 1993) a temperaturas microtermales y mesotermas (temperaturas por debajo de los 20°C), e.g. bosques de coníferas, y bosques siempre verdes respectivamente. En Los Ahuehuetes la temperatura esperada es de 17.2°C y no se han encontrado hojas de coníferas en los fósiles, por lo que no fue posible la existencia de un bosque de coníferas en Los Ahuehuetes. Sin embargo, Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996) comentan que el conjunto palinológico de la región de Tepexi de Rodríguez, está dominado por gramíneas, pináceas, ephedraceas, y como codominantes ulmáceas y sapotáceas. El registro de macrofósiles sólo tiene en común con el registro palinológico frutos de Ulmaceae (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994b) y posiblemente algunas Juglandaceae no estudiadas aún, por lo que difiere mucho de los datos palinológicos. Es factible que la presencia de las familias en el registro palinológico sea debido al transporte tan grande que tienen algunas diásporas.

El tamaño micrófilo se asocia a un intervalo de temperatura entre 13-20 °C, que existe en los bosques micrófilos siempre verdes con hojas que pueden ser micrófilas o notófilas. En Los Ahuehuetes el tamaño micrófilo corresponde a un 73%, por lo que se pudo haber desarrollado una comunidad siempre verde micrófilo con la presencia de elementos deciduos. Aunque la mayoría de los géneros actuales que tienen representantes fósiles en Los Ahuehuetes, presentan un carácter decidido (por ejemplo, *Pseudoesmodingium*, *Salix*, *Cercocarpus*, *Populus*, *Prosopis* y *Eucommia*), otra posibilidad es que el tamaño micrófilo pueda ser consecuencia en parte a suelos pobres en nutrientes.

Otro estado de carácter que puede apoyar la probable baja temperatura existente en Los Ahuehuetes es el bajo porcentaje de forma ovada, (20%), ya que la expansión laminar en hojas con esta forma ocurre a alta temperatura y humedad primero y después cuando disminuye la temperatura y la cantidad de agua, la expansión de la lámina se vuelve lenta por disminución de la humedad.

El hábito deciduo se ha relacionado con periodos desfavorables para el crecimiento de las plantas. La pérdida de hojas es de valor selectivo para el rápido crecimiento de las plantas en ambientes desfavorables (Givinish,1979). Se ha observado que muchos géneros deciduos presentan márgenes serrados (Wolfe, 1987). En Los Ahuehuetes este carácter tiene un porcentaje del 51% (Figs. 10,12,14,17 y 18), y sugiere la presencia de una comunidad que se desarrolló con deficiencia de agua y marcada estacionalidad. En relación con la disponibilidad de agua, en Los Ahuehuetes la precipitación media anual esperada para la estación de crecimiento es de 780 mm, la precipitación de los tres meses más húmedos es de 340 mm, y la de los tres meses más secos 100 mm. Para la precipitación promedio anual Wolfe (1993) maneja un error de 125 mm que daría un intervalo para Los Ahuehuetes de 655-905 mm. El tamaño de la hoja no está únicamente influenciado por la precipitación, también es importante la disponibilidad de agua para la transpiración que a su vez está influenciada por el tamaño de la lámina foliar (Woodward, 1987). A menor tamaño se reduce la superficie de evapotranspiración y se optimiza la cantidad de agua, sobre todo en climas donde las temperaturas son elevadas en los meses más cálidos y la temporada de lluvias es en verano. El valor de la temperatura del mes más cálido en Los Ahuehuetes es de 25°C, esto implica una relación P/T (Precipitación/Temperatura) de tipo extremo. Es factible que en Los Ahuehuetes el régimen de lluvias fuera como el actual, ya que según Axelrod (1975) el régimen de lluvias

invernales surge después del Pleistoceno. Por último el porcentaje elevado de ápices atenuados o acuminados se relaciona a precipitaciones abundantes (Richards, 1952). En Los Ahuehuetes este estado de carácter tiene un valor del 6%, el único género que presenta este tipo de ápice es *Populus* (Fig. 10) que no es muy abundante en comparación con los otros tipos de hojas (e.g., *Pseudoesmodingium* y *Cercocarpus*) y se asocia a ambientes riparios al igual que las hojas de *Salix*, (Figs.14 y 15) género que es muy diverso en Los Ahuehuetes (Ramírez-Garduño, 1999). *Populus* y *Salix* en la actualidad crecen en los márgenes de cuerpos de agua, para el Oligoceno de Alaska presentan una importante diversificación y vienen a ser dominantes en las riberas de los ríos (Wolfe, 1992).

Considerando los valores esperados de las variables climáticas obtenidos por el análisis de correspondencia canónica de acuerdo a la clasificación de Wolfe (1993), Los Ahuehuetes corresponderían a un clima subtropical (13-20°C). Los mismos valores según la clasificación de Köppen modificado por García (1964) corresponden a un clima templado subhúmedo intermedio (temperatura media anual 12-18°; temperatura del mes más frío de -3°-18°C; temperatura del mes más caliente sobre 22°C; una precipitación media anual < a 1200 mm y régimen de lluvias en verano). Según García (1964) la época de lluvias en la mayoría del territorio es en la época caliente del año. Es importante hacer notar que al comparar los valores esperados contra los observados para las localidades que se asemejan fisonómicamente con Los Ahuehuetes, el intervalo de error para temperatura y precipitación es mayor al sugerido por Wolfe, sobre todo para la localidad de Calicanto, esto podría estar relacionado con el muestreo que se realizó, ya que en ocasiones no existía un estación meteorológica cercana y la altitud del sitio de muestreo no coincidía tampoco con la estación meteorológica,

(caso concreto el de Calicanto, estado de Hidalgo) por lo que se podría estar incrementado el error.

Comparación con condiciones climáticas del Oligoceno

Los resultados del análisis fisonómico indican que el clima que existió en el Oligoceno en los Ahuehuetes corresponde a un clima templado subhúmedo, (García, 1964). En la actualidad en la misma zona se registra un clima de tipo seco semicálido (García, 1967), donde crecen comunidades de matorral inerte y bosque tropical caducifolio. Estas diferencias sugieren que en el Oligoceno existió en Los Ahuehuetes menor temperatura y mayor cantidad de agua (precipitación). Esta diferencia de temperaturas es factible, ya que dataciones de paleotemperaturas que utilizan isótopos de oxígeno y la diversidad en el nanoplancton calcáreo (Wolfe, 1992) sugieren que a finales del Eoceno se inició un descenso de temperaturas que culminó en el Oligoceno. Algunos autores han asociado este cambio en temperatura a la gran actividad volcánica y emisión de ceniza volcánica. Por ejemplo, Abbot y Fowle (1913), y Humpreys (1913) han mostrado una correlación entre el vulcanismo explosivo y la disminución de temperatura en la superficie de la tierra por periodos de 2-3 años o más. Esta idea ha sido apoyada por algunos climatólogos, incluyendo a Brooks (1949), Wexler (1952, 1953), Lamb (1970, 1971, 1977), Bradley y England (1978), quienes comentan que la ceniza en la atmósfera superior intercepta la luz del sol, y puede reducir apreciablemente la cantidad de radiación sobre la tierra. Sear y Kelly (1980) han enfatizado que la distribución de partículas de ceniza volcánica depende de la altura de la inyección a la atmósfera, tamaño de las partículas, y estado de circulación estratosférica durante el desarrollo del velo. La litología de Los Ahuehuetes contiene algunos estratos de ceniza. Estudios recientes (Silva-Romo 1998) han encontrado litología

muy similar en un afloramiento más grande, pero sin fósiles, en las cercanías de Izúcar de Matamoros, y se ha supuesto que el probable foco volcánico que lanzó esta ceniza se localizó en esta localidad, por lo que el aporte de ceniza debió de haber sido de varios cientos de m³, en una extensión de 30 kilómetros como resultado de explosiones volcánicas, por lo que es factible que la ceniza arrojada haya podido disminuir la temperatura en Los Ahuehuetes.

Comparación con comunidades actuales

Relacionado con la propuesta de tipo de comunidad es importante mencionar que cada comunidad tiene un restringido intervalo espacial, y que la transición entre comunidades actuales es a veces muy difícil de determinar. En los yacimientos fósiles es común encontrar asociadas diferentes comunidades (Spicer, 1991). De acuerdo a la clasificación de Wolfe (1993) en Los Ahuehuetes se pudo haber desarrollado una comunidad de bosque de hojas anchas, micrófilas o notófilas, aunque en la actualidad los géneros representados en Los Ahuehuetes son en su mayoría deciduos.

Por otro lado, de acuerdo a la fisonomía de las hojas. Los Ahuehuetes tiene valores de las dos primeras coordenada (Tabla 5), semejantes a la localidad de Calicanto (bosque de encino). Los estados de carácter en los que comparten mayor similitud son: margen entero, base redonda y aguda (tabla 1). El primer carácter está relacionado con la temperatura con un valor de .52 (Tabla 6). El segundo parámetro en importancia con respecto al eje 1 de la gráfica 1 es la temperatura del mes más cálido, esta variable para Los Ahuehuetes (cuadrado) es de 25.8°C y para Calicanto es de 25.9°C, como observamos en la tabla 8 esta variable tiene un error 9°C y para la TMA es error es de 11°C. Esto Explicaría porque a pesar de que en la figura 1 a y b aparecen cercanas estas

localidades en realidad son muy diferentes. Si bien el bosque de encino puede desarrollarse en diferentes climas templados, subcálidos (Miranda y Hernández, 1963). La probabilidad de que se haya desarrollado un encinar, en Los Ahuehuetes es muy baja, debido que no se han encontrado fósiles de este género en más de 600 hojas recolectadas a la fecha, por lo que se descarta esta opción. La segunda localidad cercana en la gráfica 1 a la localidad fósil es Meztitlán, Hidalgo (círculo), donde crece matorral subinermé, comparte similitud con Los Ahuehuetes en los porcentajes de 2 caracteres, el margen entero y los tamaños micrófilo 1, 2 y 3. Los dos estados de carácter están relacionados con la temperatura. La variable climática más semejante es la temperatura del mes más cálido, que tiene un error de 3°C (Tabla 8). En la actualidad el matorral subinermé se pueden desarrollar en climas de tipo tropical lluvioso y semiárido respectivamente (García, 1964, Miranda y Hernández, 1967). La temperatura media anual en la que crece esta comunidad es por arriba de los 20°C y la precipitación media anual requerida es menor a la esperada para Los Ahuehuetes. Finalmente se ha registrado la presencia de géneros que en la actualidad se asocian a ambientes riparios, e.g., *Populus*, que no es muy abundante en comparación con las hojas de *Salix*, el cual es muy diverso en Los Ahuehuetes (Ramírez-Garduño, 1999), esto último permite suponer que hubo una mezcla en el proceso tafonómico de estos elementos, pues como ya se mencionó al inicio de la discusión se habla de la presencia de un cuerpo de agua, en cuyas orillas pudieron haber crecido estos géneros.

Llama la atención que algunos de los géneros presentes en Los Ahuehuetes lo estén también en la flora de Florissant, por ejemplo *Cercocarpus*, *Mahonia*, *Populus*, *Prosopis*, *Rhus* y *Ephedra*. El clima propuesto para Florissant es de tipo medio sin heladas, con precipitación en la estación más cálida (Axelrod, 1956; McGinitie, 1969). Al considerar

información de los géneros hasta hoy registrados en Los Ahuehuetes (Tabla 9) existen por lo menos cuatro comunidades donde pueden estar presentes; por ejemplo: *Karwinskia*, en la actualidad se distribuye en diferentes comunidades (selva baja subperenifolia y matorrales xerófilos) al igual que *Cercocarpus*, pero junto con las pistáceas y *Berberis* son comunes en chaparrales. Se ha registrado la presencia de frutos de *Mimosa* y *Lysiloma* y aunque muchas especies actuales están adaptadas a la aridez, tienen un amplio intervalo de preferencias climáticas y ambientales al igual que *Sophora*. Las especies actuales de *Prosopis* son claramente afines a los climas secos y ambientes desérticos, el género se ha registrado de floras fósiles que se supone vivieron bajo condiciones de humedad (MacGinitie, 1953; Piel, 1971; Wolfe 1992). Con respecto a lo anterior las tolerancias fisiológicas de las especies pueden haberse modificado a través del tiempo, por lo que esta información es tomada con reservas. Los resultados del análisis fisonómico sugieren que en el Oligoceno existió en los Ahuehuetes menor temperatura y mayor cantidad de agua. Con respecto a la discusión anterior permite concluir que el tipo de clima que existió fue de tipo templado subhúmedo. La asociación de hojas fósiles pueden corresponder no a una comunidad climax, sino a un estado seral, con una gran diversidad y hojas de plantas de una vegetación riparia que se mezclaron en el proceso tafonómico. Si bien es factible decir el tipo de clima que prevaleció los tipos de vegetación actuales que se pueden desarrollar en este tipo de clima no corresponden a los datos que hemos encontrado en Los Ahuehuetes tanto del tipo de hábito, como al complementar con los géneros hasta hoy registrados, probablemente la asociación de hojas fósiles corresponde a un estado

seral, al que no le podemos asignar un nombre. El aumento de temperatura posterior a esta edad y a través del tiempo pudo haber seleccionado a otros tipos de vegetación, que se presentan en la zona, por ejemplo matorral inerme, bosque tropical caducifolio chaparral y encinares.

Cuadro que muestra las variables climáticas de Los Ahuehuetes

TMA ^o C	TMCC	TFF ^o C	ECM mes	PEC ^{cc} m	P3MH cm	P3MS cm	HR
16,2	25,8	6,6	9,4	78	10	11	61

TMA=temperatura media anual; TMC= temperatura mes más cálido; TMF=temperatura mes más frío; ECM=estación de crecimiento meses; PEC=precipitación estación de crecimiento total; P3MH=precipitación 3 meses más húmedos; P3MS= precipitación 3 meses más secos; HR=humedad relativa

FALTAN PAGINAS

De la:

40

A LA:

45

Tabla 1 Matriz con estados de caracter en las columnas y las 152 localidades en las hileras (los valores están en porcentajes). Las abreviaturas correspondientes son: Fo=forma, Di=dientes # labado, n=ninguno re=regular, ce=cerrado ag=agudo cm=compuesto, Ta=taño, na=naño, L1=leptófilo1, L2=leptófilo2, M1=micrófilo1, M2=micrófilo2, M3=micrófilo3 Ap=apce, em=emarginado, re=redondo, ag=agudo, at=atenuado, Ba=base, co=cordada, LW=relacion largorrancho, 1=1 1, 2=1-2 1 3=2-3 1, 4=3-4 1, 5=4-1 Ob=obovada

	Fo	Di	re			ce	ag	cm	Ta	L1	L2	M1	M2	M3	ms	Ma2	Ms
	l	n	re	ce	ag	cm	na	L1	L2	M1	M2	M3	ms	Ma2	Ms	3	
GUANICA	3	83	6	9	9	8	6	1	6	17	30	24	14	3	1	1	
CABOR	0	87	7	7	13	0	2	5	10	13	25	27	15	4	1	1	
MOCLUZ 1	2	74	5	5	26	0	3	17	8	17	18	17	13	6	4	4	
MOCLUZ 2	3	74	5	6	24	2	0	12	13	22	25	17	8	1	1	1	
BORINO	0	83	7	6	15	3	4	1	5	21	30	35	14	1	1	1	
CAMBAL	0	87	10	4	12	1	3	3	5	7	16	28	23	12	3	3	
SHERM	6	75	4	6	23	2	2	11	8	21	24	17	13	4	2	2	
SUSUAL	0	80	4	4	20	0	4	4	12	20	22	16	11	5	4	4	
QUIRIEG	4	71	9	13	23	5	4	17	9	15	17	19	11	7	4	4	
SAN LUC	6	82	7	8	15	3	5	23	24	22	19	6	3	10	0	0	
GUAJAT	1	72	14	8	19	9	4	1	2	3	10	19	26	21	10	10	
NURI	5	62	9	12	33	5	6	16	7	12	20	24	16	5	0	0	
ALAMOS	5	66	6	9	28	5	4	9	8	13	18	21	19	6	3	3	
SANTIAG	7	81	9	7	14	4	1	15	15	23	21	15	6	4	1	1	
EMPALM	0	77	10	14	17	6	6	24	24	26	16	9	2	0	0	0	
AVONPR	5	73	16	13	13	15	2	2	5	9	26	32	16	8	2	2	
ORLAND	6	68	16	17	26	4	3	2	5	14	17	33	22	6	1	1	
TODSAN	4	81	5	7	16	2	1	25	27	28	10	8	3	1	1	1	
BUENVIS	0	81	10	6	18	1	3	0	6	14	25	30	15	7	1	1	
SNBART	3	69	15	19	26	5	3	20	16	20	18	16	10	3	0	0	
LOSDIVI	0	78	4	2	12	18	16	22	14	9	5	2	1	52	85	85	
CNYMLK	2	78	7	10	18	3	0	41	29	16	9	6	0	0	0	0	
MARIACA	1	81	9	4	19	0	0	0	5	17	29	26	13	5	5	5	
LKGEOR	13	52	23	13	40	8	4	0	2	9	23	29	23	12	1	1	
BARTLET	0	80	10	13	10	10	5	30	20	24	16	6	2	0	0	0	
CASTLC	2	73	10	14	24	3	2	26	26	29	16	9	3	3	0	0	
SILVBEL	7	80	13	13	11	9	6	43	23	20	7	6	0	0	0	0	
SUPERIF	2	89	16	16	26	5	5	35	20	18	17	9	2	0	0	0	
SAGUAR	4	75	13	15	22	3	2	21	28	22	17	11	1	0	0	0	
LKROSE	7	9	11	25	3	2	24	30	22	13	8	2	1	0	0	0	
BRUNSVI	0	63	21	18	24	13	3	2	4	9	24	33	18	6	1	1	
MITGULAR	2	76	11	5	24	0	2	0	5	18	25	25	12	7	3	3	
BEAFORT	15	49	34	29	41	11	10	0	0	5	18	32	26	14	6	6	
PUNKIN	7	75	8	12	18	7	5	27	11	16	29	12	3	1	0	0	
CHILDS	6	63	19	19	27	10	6	27	13	19	18	10	6	4	3	3	
SIMINSV	23	66	18	16	24	10	5	1	4	11	21	27	21	8	6	6	
TORNEG	22	69	19	7	19	11	5	0	1	5	22	31	21	12	6	6	
KUREBEA	9	54	25	21	36	11	4	0	0	6	26	38	21	7	0	0	
SANTARI	9	64	16	21	29	7	9	16	13	18	24	22	5	2	0	0	
MIAMI	5	60	17	19	33	7	2	12	12	22	31	16	5	3	0	0	
CAMPAR	11	52	18	18	37	11	6	5	2	16	32	29	11	2	1	1	
PORTAL	9	54	13	12	39	8	5	11	11	18	24	25	9	1	1	1	
AUBURN	14	48	29	23	36	16	5	1	3	13	29	31	15	7	1	1	
SIERANC	6	63	19	26	27	10	7	7	8	16	24	28	12	3	1	1	
YAVA	4	80	23	27	31	10	6	17	24	10	4	1	0	0	13	13	
DOLFAX	16	44	24	22	35	20	6	1	2	7	23	30	22	9	3	3	
ZOZUSAN	14	50	3	27	20	30	9	0	0	2	9	39	33	12	4	4	
JEROME	13	46	27	27	39	15	10	11	15	17	29	21	10	0	0	0	
JASPERR	11	44	27	29	45	11	15	3	2	14	27	33	15	7	0	0	
NATRLBR	9	55	25	30	30	15	16	5	2	12	27	35	12	4	2	2	
LAKEPD	20	52	20	19	29	22	4	4	0	15	30	25	14	5	3	3	
KYOSUMI	6	47	42	34	25	28	16	0	3	9	20	34	22	10	2	2	
CAMELO	11	58	20	20	32	9	6	6	11	19	27	24	6	3	2	2	
SNTCRUZ	6	46	28	33	36	16	16	0	3	5	21	40	22	7	1	1	
SIERC	27	36	52	39	23	42	19	0	0	4	14	33	32	15	4	4	
PLCERVI	15	25	36	39	56	19	15	0	1	6	26	33	20	9	1	1	
BATLECR	20	29	57	46	32	38	21	0	0	4	19	32	26	14	4	4	
JUMPIN	15	32	43	49	32	37	20	1	5	10	24	33	16	7	1	1	
PAYSON	6	48	24	26	43	11	15	7	7	22	28	24	10	2	1	1	
PRESCOT	11	37	38	44	32	31	15	3	7	26	30	21	6	4	1	1	
CRWINKIN	8	44	32	27	36	20	14	0	5	17	29	34	10	4	1	1	
HALMOO	16	38	36	26	32	0	5	13	25	31	17	7	2	0	28	28	
FREDERI	23	34	55	39	25	41	21	0	05	14	28	31	19	3	0	0	
KITPEK	0	50	30	28	38	12	17	1	7	21	36	27	7	0	0	0	
POWERS	18	24	48	42	45	32	26	0	1	11	22	30	17	12	5	5	
TRPUTDL	16	21	54	55	41	38	35	0	2	5	16	34	26	8	0	0	
PORTOF	13	38	43	34	38	23	28	1	2	9	17	32	17	19	14	14	
ARENDTS	25	22	64	59	25	53	34	0	1	5	19	35	27	11	3	3	
NRHTBNO	15	38	41	36	42	21	27	0	0	11	20	25	23	14	5	5	
BANDON	10	40	40	35	36	30	26	1	4	10	12	34	25	10	3	3	
HOODOV	26	17	54	54	43	40	36	0	0	8	19	35	24	14	0	0	
PCBLNCO	17	39	39	36	37	25	29	0	4	8	19	29	23	14	2	2	
BLUECYN	26	37	48	38	37	26	22	0	4	18	31	26	11	7	1	1	
HASAYAN	14	27	48	51	39	34	21	0	4	12	28	38	18	1	1	1	
GRAYLAN	10	25	49	46	31	36	30	0	0	11	19	28	21	11	7	7	
THRLNK	18	16	57	56	37	47	40	0	4	8	21	35	18	11	3	3	
STROUDS	20	33	55	50	16	52	36	0	2	6	16	30	32	10	3	3	
CLRWATR	21	16	55	45	50	34	40	0	4	13	23	19	21	12	7	7	

Continuación. Tabla 1

	Fo	Di	re	ca	ag	cm	Ta	L1	L2	M1	M2	M3	ms	Ms2	Ms3
BWMAND	19	40	40	36	27	32	21	0	3	21	34	26	9	4	2
PTGRENV	11	18	53	46	34	47	43	0	2	13	21	28	21	8	6
LSALAMO	15	29	35	44	44	27	15	0	8	14	35	29	11	3	0
WINDRVR	24	21	57	55	38	41	41	0	2	5	18	28	27	14	5
CLALLAM	28	25	58	56	39	39	47	0	0	5	18	25	22	15	10
LKSPALD	18	40	47	45	27	33	26	4	9	20	28	23	11	3	1
TUNKHAN	27	20	66	59	32	58	45	0	1	3	17	33	26	15	4
PARKDAL	21	23	57	57	36	41	43	0	1	10	17	32	21	12	1
TROUTLK	18	20	54	47	43	37	41	0	0	8	26	27	13	2	1
SIERRAV	29	32	58	56	37	32	20	0	8	26	27	22	13	2	1
CHEESMA	26	17	57	57	52	32	28	0	10	22	36	23	6	3	0
MTOCCON	20	17	72	62	24	59	41	0	3	10	33	31	15	8	1
RIMROCK	18	18	66	66	34	46	56	0	1	11	28	38	14	5	1
RVERFAL	29	16	57	52	30	55	39	0	0	6	17	33	30	12	3
DANEMOR	12	13	70	70	30	57	52	0	1	8	20	35	26	8	2
RUBLIC	30	20	62	64	39	41	45	0	0	10	25	40	19	3	1
WANKENA	15	23	67	65	20	57	50	0	1	12	26	44	10	5	3
LKPLCID	23	10	71	68	25	65	58	0	7	10	25	30	21	5	3
CATALIN	26	28	41	33	56	17	26	2	2	12	26	32	18	6	1
ANBO	5	65	15	8	27	9	3	0	0	1	19	39	24	11	
NAGAKUB	3	55	16	10	32	14	9	0	1	2	13	31	31	20	2
YAKU260	4	45	30	18	44	11	9	0	0	0	13	30	33	19	3
YAKU420	3	50	25	16	34	16	11	0	1	1	12	38	28	14	4
TATSUTA	6	48	31	26	24	31	13	0	1	5	15	47	21	10	1
ARAKAWA	6	46	34	21	16	18	0	1	3	12	37	31	11	2	1
TOGATAK	2	44	24	8	33	23	5	0	0	4	18	34	33	10	0
YAKU800	6	38	40	26	33	17	0	2	3	13	38	28	12	4	2
NEKKO-1	0	44	39	21	19	37	12	2	5	5	8	41	26	8	3
NEKKO-2	14	36	55	48	14	50	29	1	2	8	18	29	31	9	2
YAKO80	12	37	48	29	19	44	19	0	0	3	18	42	27	9	1
UMEDAIR	8	26	56	41	28	46	28	0	2	4	19	37	25	9	1
SANNODA	7	47	27	19	26	24	11	0	0	1	11	47	31	9	1
KANNA-5	8	47	38	23	23	30	8	0	3	3	21	37	22	7	3
KIDOG-1	21	23	66	49	21	55	36	0	1	5	18	30	26	11	7
SANZE	7	21	60	43	39	41	18	0	1	1	9	32	31	18	4
AMAGITO	14	28	64	58	9	63	36	0	0	2	22	42	23	6	3
YAK1350	16	35	59	38	29	35	21	0	0	5	20	41	22	10	3
KIDOG-2	9	22	60	51	25	51	29	1	1	6	19	30	28	11	2
KANNA-2	17	25	60	48	24	48	26	1	2	8	24	41	16	8	1
TOKURA	11	24	57	36	34	42	21	0	2	5	12	30	28	14	5
NIKKIN	12	37	44	32	34	29	19	2	4	8	24	42	12	6	1
AOBA	14	25	67	54	28	45	31	0	1	3	13	26	24	16	7
NIBETSU	17	18	68	59	32	41	29	0	0	2	14	28	25	16	9
TAKINOS	16	26	60	47	26	46	21	0	2	2	12	35	26	17	3
TAZAWAK	14	23	62	53	22	54	34	0	0	2	8	26	29	21	6
CHUSENU	17	14	64	66	22	64	54	0	0	2	8	30	32	17	5
AKAGAWA	11	19	64	56	25	56	39	0	0	5	16	23	24	19	7
HANAWA	13	19	60	56	31	50	29	0	0	0	5	30	33	22	6
TESHO	12	15	65	58	31	54	40	0	0	2	25	24	23	15	
KOGAWA	14	19	64	61	22	59	44	0	0	2	6	30	30	16	10
TADENOJ	18	7	82	73	20	73	61	0	0	0	9	31	31	21	7
SUGANUM	12	0	94	91	18	82	71	0	0	0	12	39	30	14	3
NUKABIR	21	9	78	69	26	66	48	0	1	2	2	16	40	25	8
NATUA	0	79	15	9	18	4	2	0	0	1	8	21	21	23	15
KEKA	0	88	5	4	8	5	0	0	0	0	12	25	31	20	
SEOGA	0	61	18	11	38	2	7	0	0	0	8	16	17	17	26
MAGENTE	6	69	6	3	27	4	0	0	0	8	29	35	18	8	3
RBEVE	0	57	10	9	35	9	4	0	0	0	8	12	14	24	22
KOGHIS	0	62	19	12	26	5	4	0	0	2	7	15	19	23	18
SATJUSPS	30	18	50	49	40	42	38	0	2	9	20	37	21	8	1
NSTUCC	26	21	45	33	33	0	0	8	18	27	21	15	4	6	5
MINMON	15	35	38	12	0	5	8	0	8	12	50	15	4	12	0
ZIT	12	61	39	0	18	17	0	12	19	8	24	21	2	0	0
ZAPOT	4	63	8	4	0	6	0	16	12	22	36	14	0	0	0
SLP	0	70	18	6	5	19	0	0	19	12	41	37	15	0	0
CHINAN	9	0	71	24	6	18	0	0	0	0	0	6	18	44	
NISANDA	0	70	19	8	8	8	0	0	0	4	19	19	27	32	38
IXCAQUX	0	81	4	2	10	7	0	28	7	26	26	7	3	0	0
MOLANGO	25	50	20	25	20	25	0	0	0	3	3	15	25	13	
CALCANT	0	43	14	10	6	30	0	6	3	13	27	28	16	4	0
AHUEHUET	3	40	31	20	15	20	0	2	10	18	42	18	13	0	0
TEPEXI	0	58	2	3	10	27	0	15	2	13	31	17	14	4	0

Continuación Tabla 1

	Ap	re	ag	at	Co	re	ag	LW	1:1	2	3	4	5	6	obv	Eli	ova
GUANICA	4	76	89	9	2	8	53	39	2	59	31	5	4	32	44	23	
CABOR	1	55	85	11	4	18	52	30	3	61	26	5	5	30	41	29	
MOCUZ 1	2	36	58	22	20	14	42	45	3	41	32	11	13	24	42	33	
MOCUZ 2	1	36	64	15	21	15	41	44	2	40	43	10	6	28	36	38	
BORINO	0	71	85	10	5	9	62	29	4	62	29	2	2	26	44	31	
CAMBAL	3	38	55	13	33	4	35	0	45	45	6	5	5	21	51	27	
3HERM	1	38	57	24	19	19	34	46	4	50	32	9	5	24	32	43	
SUSUAL	3	57	71	23	6	11	52	37	0	60	31	5	4	26	46	28	
QUIRIEG	1	25	61	18	21	16	36	46	2	35	34	18	11	28	39	33	
SAN LUC	51	79	16	5	15	38	47	4	44	33	12	8	8	36	42	22	
GUAJAT	7	28	51	15	34	4	63	33	0	39	47	10	5	26	45	30	
NURI	0	27	48	26	28	26	53	21	3	50	28	11	8	26	28	48	
ALAMOS	2	35	60	8	32	28	47	24	3	47	32	13	5	23	38	39	
SANTIAG	1	46	78	19	5	17	43	40	6	48	28	11	6	25	42	33	
EMPALM	0	42	70	24	6	10	42	48	0	36	34	18	12	32	40	28	
AVONPR	0	42	55	26	19	5	21	74	0	44	31	16	9	38	46	17	
ORLAND	0	39	56	30	15	15	27	58	3	34	38	21	4	33	46	22	
TODSAN	0	37	91	9	0	11	56	33	4	57	32	5	0	31	42	27	
BUENVIS	1	54	74	17	9	8	42	50	1	48	9	4	4	32	50	19	
SNBART	0	36	73	23	5	16	57	27	2	56	21	10	12	22	35	44	
LOSDVI	12	4	18	47	36	3	60	18	8	12	26	43	12	26	43	31	
CNYNLK	0	23	77	23	0	12	43	45	0	48	29	16	9	23	50	27	
MARIACA	49	73	9	19	4	73	23	0	59	31	8	2	2	25	44	31	
LKGEOR	1	21	51	23	26	12	37	52	4	49	38	15	7	29	46	25	
BARTLET	0	35	91	6	3	10	53	38	0	54	25	12	10	31	36	33	
CASTLC	0	29	78	19	5	10	47	43	2	42	29	16	11	36	27	38	
SILVBL	0	30	74	24	2	2	39	59	0	37	28	17	18	36	36	28	
SUPERIF	0	17	62	16	2	5	47	48	2	41	29	13	15	32	39	30	
SAGUAR	0	29	80	16	4	23	44	33	6	47	28	10	10	33	36	41	
LKROSE	22	71	25	4	10	47	43	2	52	25	12	6	8	32	32	36	
BRUNSVI	1	32	49	27	24	12	24	65	3	38	39	19	2	32	50	18	
MTGULAR	24	59	12	30	12	58	30	5	54	33	6	1	1	14	48	39	
BEAFORT	2	32	52	20	27	27	31	42	4	42	41	10	2	33	44	23	
PUNJIN	0	13	68	31	1	16	46	39	7	41	25	14	14	25	40	35	
CHILDS	0	17	76	18	6	12	53	35	8	47	33	8	4	35	40	25	
SMINSV	2	36	61	37	2	11	24	65	5	42	41	10	2	41	49	10	
TORNEG	1	21	53	20	27	10	50	40	1	41	46	11	1	21	47	33	
KUREBEA	0	36	51	37	12	9	27	64	4		38	45	0	27	57	16	
SANTARI	0	35	65	27	10	26	58	17	6	37	30	18	8	18	25	57	
MIAMI	0	29	65	29	6	12	62	26	7	53	17	10	12	17	49	34	
CAMPAR	0	33	59	35	7	15	63	22	4	50	25	8	14	18	41	41	
PORTAL	1	31	56	33	10	11	46	44	8	43	29	12	9	23	39	39	
AUBURN	0	35	77	13	11	17	74	9	0	56	23	7	4	24	44	32	
SIERANC	1	7	67	26	7	13	69	19	4	51	27	14	4	20	39	41	
YAVA	72	24	5	8	63	29	2	59	17	13	10	32	10	36	32	36	
COLFAX	1	33	64	32	4	22	53	26	5	40	28	12	6	17	48	35	
ZOZUSAN	0	17	33	30	37	20	51	29	1	38	39	12	0	9	57	34	
JEROME	0	27	73	23	4	19	47	34	2	55	24	13	6	24	38	38	
JASPERR	0	28	73	22	5	16	53	31	6	61	18	10	6	20	48	31	
NATRLBR	0	18	53	35	12	17	57	26	1	49	25	11	5	16	32	52	
LAKEPO	3	17	57	39	4	17	60	24	1	51	13	9	16	14	49	38	
KYOSUM	0	6	28	30	42	6	58	36	4	39	46	7	4	11	52	38	
CANELO	0	13	58	35	8	21	53	26	7	43	27	16	8	19	32	49	
SNTCRUZ	0	8	70	28	2	22	62	16	0	53	29	11	1	16	42	42	
SIERC	0	3	27	48	24	17	59	23	3	56	28	2	1	15	57	29	
PLCERVI	0	13	72	24	4	10	71	19	2	58	24	9	6	24	47	30	
BATLECR	0	4	22	53	26	16	59	25	3	45	39	3	1	11	61	29	
JUNIPIN	1	11	49	35	16	14	56	30	9	53	26	9	3	19	37	43	
PAYSON	1	22	64	27	10	19	62	19	6	50	26	10	8	23	40	38	
PRESCOT	0	29	65	29	7	20	55	25	7	57	24	3	9	25	37	38	
CRWINKIN	1	20	57	35	7	20	56	24	4	54	27	7	7	23	35	43	
HALMOO	72	20	8	8	64	28	8	48	29	11	7	12	7	12	48	42	
FREDERI	0	48	39	13	23	45	32	3	57	30	0	0	0	16	64	21	
KITPEK	0	22	66	28	6	22	70	9	5	69	32	2	2	36	36	55	
POWERS	2	26	58	32	10	29	50	21	1	48	30	7	4	12	44	44	
TRPUTDL	10	55	31	14	22	52	20	7	54	31	6	3	3	47	47	33	
PORTOF	4	2	13	47	40	13	22	58	20	0	39	9	4	14	46	41	
ARENDTS	0	6	28	55	17	23	56	20	8	70	21	1	0	19	50	31	
NRHTBND	3	4	55	32	13	25	48	27	3	43	31	13	1	21	48	31	
BANDON	1	8	45	35	21	22	54	24	8	50	28	10	4	14	50	36	
HOOOOV	0	14	52	38	12	29	48	22	2	70	12	5	2	8	53	39	
POBLNCO	1	8	38	51	11	23	48	29	1	46	37	5	2	19	42	38	
BLUECYN	1	22	71	23	6	17	70	13	7	54	31	3	6	19	45	46	
HASAYAN	0	9	60	26	14	11	65	24	1	53	22	6	8	18	39	43	
GRAYLAN	3	5	45	25	30	20	50	30	5	51	31	11	1	24	44	32	
THRLNX	0	13	54	37	9	27	50	23	3	53	24	8	3	18	43	41	
STROUDS	0	10	31	47	22	30	45	25	7	62	21	0	0	6	51	42	
CLRWATR	2	5	35	43	22	32	50	18	1	47	36	4	2	11	46	43	

Continuación Tabla I

	Aa				Ba				Ia				av			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
ISALMO	0	21	60	33	8	15	59	26	6	47	34	7	6	21	44	35
WADRIR	4	14	47	39	18	31	43	26	7	54	23	4	2	20	44	36
CLALAM	5	0	35	35	30	31	44	25	5	47	27	6	0	11	50	39
IKSPALD	1	23	66	27	7	16	63	21	6	49	26	5	4	25	46	30
TJUNKHAN	0	3	28	55	17	34	45	20	7	67	13	2	2	15	48	37
PARKON	0	11	53	36	11	36	40	16	6	61	16	5	2	16	33	51
TRCIIJK	2	7	49	42	9	28	38	34	5	61	22	2	0	15	43	43
SIEBRAV	1	13	21	21	9	19	56	24	0	44	23	6	8	31	46	24
CHESNA	0	0	50	50	0	24	48	28	0	40	21	10	8	14	43	43
MIBCCON	0	0	24	46	30	28	36	17	7	50	20	11	3	9	57	43
RIMBOCK	1	12	59	33	9	26	54	20	3	61	19	2	4	15	30	45
RVEREA	0	0	17	40	33	34	43	23	1	52	18	7	2	9	55	36
DANEMOR	0	7	20	65	15	37	58	5	2	73	13	1	5	5	45	50
RELUIC	1	4	41	41	18	30	57	13	5	51	18	4	1	7	41	52
WAKENSA	0	0	20	58	27	25	65	10	7	57	19	6	2	7	51	47
IKELCID	0	0	18	45	37	40	34	26	6	63	19	3	1	14	51	35
CAPAIN	0	19	49	41	10	25	41	34	5	51	28	4	1	11	41	48
ANFO	1	10	37	15	53	4	49	48	0	26	47	21	1	17	62	21
NAGAKUB	1	20	43	10	47	9	51	40	0	26	54	16	7	11	69	20
YAKUHO	2	8	22	16	62	8	55	38	1	25	47	18	4	6	68	26
YAKUHO	3	5	23	21	56	11	55	34	0	20	48	28	10	11	68	21
TATSUTA	1	6	35	26	39	9	69	22	3	38	46	13	6	3	63	34
ARAKAWA	6	24	29	49	9	54	37	1	31	37	21	9	1	66	66	26
ITOGATAK	0	0	39	77	43	3	61	26	2	24	57	19	9	5	78	17
YAKUHO	0	23	16	64	11	36	53	7	28	49	17	5	3	75	75	20
NEKOH	2	4	34	72	44	0	64	37	0	30	59	7	5	4	85	12
NEKOH	1	2	18	26	55	23	62	17	8	45	36	9	0	2	64	36
YAKHO	1	4	15	39	46	15	56	29	6	25	54	15	0	4	71	25
UMIDOR	2	7	31	20	49	27	42	31	5	52	32	8	0	3	59	38
SANNOTA	0	3	38	14	48	7	68	26	3	35	47	15	2	0	82	18
KANNAS	4	13	39	29	31	15	87	18	7	47	33	12	1	0	78	27
KITOG-1	3	2	18	30	52	26	52	13	3	55	30	3	2	2	64	35
SANDE	4	9	24	27	55	30	43	77	8	64	23	4	1	7	61	37
ABUCHIO	2	0	13	45	42	25	48	77	4	4	2	35	0	1	66	22
YAKUHO	0	0	21	32	47	18	53	29	9	43	33	13	1	3	82	15
KITOG-2	3	4	26	33	40	17	54	29	6	53	33	4	1	6	70	24
KANNA-2	2	0	20	33	46	26	56	18	2	18	2	48	2	9	77	10
IKIURA	5	8	14	30	56	22	49	29	5	65	31	1	4	6	55	39
NIKKIN	1	12	35	38	27	13	52	35	6	49	34	11	2	6	75	19
ACBA	9	6	20	26	54	30	47	23	0	77	18	1	1	6	56	38
MEITSU	9	6	22	34	44	32	40	28	7	59	24	3	0	4	71	25
TAKINOS	5	12	20	77	40	34	2	61	24	3	1	4	0	4	60	35
TAZAWAK	7	4	16	29	55	33	38	27	2	69	14	4	0	3	55	42
CHUSEM	0	15	37	48	37	47	16	2	69	14	4	1	1	55	42	27
AKAGAWA	6	3	20	33	47	23	40	37	1	46	33	6	1	8	63	20
HANAWA	4	0	19	25	56	28	47	26	8	64	22	1	0	8	60	31
TESHO	1	4	21	24	55	46	26	19	5	64	14	4	1	7	46	47
KOGAWA	5	2	17	27	55	41	38	21	8	62	16	1	4	5	48	47
TAFENTU	1	0	9	48	43	43	52	5	0	52	14	5	4	4	71	25
SUGANIM	2	0	6	67	32	44	50	6	9	56	18	6	3	3	56	41
N KARR	5	0	12	47	41	46	37	17	4	52	18	1	0	3	49	48
NAHIA	1	23	61	15	24	13	29	47	0	33	52	12	6	13	54	33
KEKA	7	35	64	14	23	8	26	56	0	29	59	9	5	19	62	10
SECROA	6	14	46	9	45	10	37	53	0	28	54	15	3	7	68	25
MAGENTA	4	42	80	13	7	8	44	48	0	49	41	8	3	17	54	29
BELEV	0	31	25	12	13	2	40	59	2	35	53	8	4	17	63	20
KOCHS	6	21	64	19	17	10	17	77	0	32	38	21	2	27	51	77
SATLSES	1	16	53	39	9	25	49	21	6	68	13	1	3	12	42	46
NETILOP	37	25	31	50	19	1	46	24	7	2	12	10	3	28	50	38
MINMON	0	8	77	15	8	23	69	9	38	31	23	0	1	42	31	31
ZU	0	0	12	26	12	6	24	71	0	52	53	25	2	12	59	29
ZAPOT	0	4	41	41	4	0	41	56	13	15	17	21	0	23	65	0
SIP	0	0	45	50	0	8	38	60	10	48	38	10	0	20	25	5
CHINAN	30	9	0	9	0	0	20	38	0	21	29	0	34	21	79	0
NSANDA	0	12	27	58	58	10	10	56	0	13	57	3	10	7	67	17
DCACIIV	0	0	20	31	0	0	56	44	31	44	44	6	0	9	74	17
MOLAND	43	0	5	10	80	33	33	20	18	98	15	5	0	0	53	48
CALICANT	0	0	45	55	0	12	45	43	0	42	49	6	29	29	47	13
ALHLE	0	3	36	47	3	3	43	47	0	35	29	21	4	13	60	17
THEEM	0	0	35	29	35	8	42	50	22	26	13	10	0	18	50	33

Tabla 2. Variables climáticas. Para la localidad fósil los datos son extrapolados. TMA=temperatura media anual; TMC= temperatura mes más cálido; TMF=temperatura mes más frío; ECM=estación de crecimiento de crecimiento meses; PEC=precipitación estación de crecimiento total; P3MH=precipitación 3 meses más húmedos; P3MS= precipitación 3 meses más secos; HR=humedad relativa,*=fósil.

Localidad	TMA° C	TMC° C	TMF° C	ECM mes	PEC° m	3MH cm	3MS cm	HR
1Guanica, Puerto R	28,	28,	25,	12	75	30		66
2CaboRojo, Puerto R	26,	28,	25,	12	75	23	6	70
3Mocuzari A, Sonora	25,	32,	19	12	70	45	2,3	50
4Mocuzari-B, Sonora	25,	32,	19	12	70	45	2,3	50
5Borinquen, Puerto R	25,	27,	24,	12	75	23	6	70
6Cambalache, Puerto R	25,	26,	23,	12	14	44	35	79
7Treshermanos, Sonora	25,	31,	18,	12	58	41	1	53
8Susua Alta, Puerto R	25,	27,	23,	12	12	50	7	71
9Quirego, Sonora	24,	31,	17,	12	65	48	1,3	51
10Cabo S. L, Baja Cal.	24,	29,	20,	12	24	15,	0,4	55
11Guejatica, Puerto R	24	25,	21,	12	19	59	27	82
12Nuri, Sonora	24	31,	16	12	65	43	1,7	50
13Alamos, Sonora	23,	30,	16,	12	64	44	1,1	54
14Santiago, Baja Cal.	23,	29,	16,	12	30	2,5	0,3	57
15Empalme, Sonora	23,	29,	17,	12	18	14	0,5	68
16Avon Park, Florida	22,	28,	17,	12	14	61	14	72
17Orlando, Florida	22,	28,	15,	12	12	55	14	70
18Todos Sta, Baja Cal.	22,	27,	18,	12	18	11,	0,4	65
19Buenavita, Puerto R.	22	23,	21	12	26	80	23	83
20San Bctolo, Baja Cal.	22	28,	16,	12	32	23,	0,2	58
21Los diaderos, B Cal	21,	26,	17,	12	42	31	0,3	55
22Canyon ake, Arizona	21,	33	11,	12	35	11,	2,4	41
23Maricao, Puerto R.	21,	22,	20,	12	26	80	23	78
24LakeGeorge, Florida	21,	27,	14,	12	13	58	18	73
25Barlettesvr, Arizona	21,	32,	11,	12	33	0,7	2,5	40

Localidad	TMA* C	TMC* C	TMIF* C	ECM mes	PECc m	3MH cm	3S cm	HR
26 Caselle Cr., Arizona	21	32	11	12	38	23	1,5	34
28 Superior, Arizona	20	30	19	12	45	14,8	3,1	43
28SaguariLake,Arizona	20,5	32,2	10,2	12	31	10,1	2	41
30RooseveltLk, Arizona	19,8	31,5	8,7	11,2	32	11,8	2,8	42
31 Brunswick, Georgia	19,6	27,7	10,7	12	130	51	20	70
32MonteGularte,PuertoR.	19	20,5	17	12	231	70	24	86
33Beaufort South arolina	18,7	27,1	9,5	10,9	119	48	19	69
34 Punikin Center, Arizona	18,6	30,7	7,3	9,6	32	15	3,3	42
35Simmonsaville,Southrol	18,1	26,9	8,4	10	114	48	24	66
36 Childs, Arizona	18,1	28,9	7,7	9,7	33	16,4	4,3	39
37 Toro Negro, Puerto R.	17,9	19,7	16,6	12	222	67	25	86
38KureBeach,NorthCaroli	17,9	26,9	8,8	9,5	114	51	28	66
39 Santa Rita, Arizona	17,8	26,5	9	10,4	44	27,3	4,2	43
40 Miami, Arizona	17,1	28,7	6,7	8,9	31	18,3	3	46
41CampPardee, California	16,2	25,8	7,4	9,1	29	16,1	1	50
42 Pontai, Arizona	15,8	25,3	5,5	7,9	39	18,3	3,8	44
43 Auburn, California	15,6	25,1	7,1	8,9	41	22,2	1,6	45
44 Sierra Ancha, Arizona	15,3	25,5	5,9	8,1	38	22	5,1	29
45 Yava, Arizona	15,3	26,7	6,1	7,9	22	13,8	3,8	36
46 Colfax, California	15,1	25,3	6,9	8	29	19,9	2,4	35
47 Zozu-san, Shtokoku	14,9	27	4	8	186	63	69	74
48 Jerome, Arizona	14,9	25,7	5,1	7,9	30	18,9	5,4	26
49JasperRidge, California	14,7	22	9,1	9,9	35	24,8	0,5	67
50 Natural Bridge, Arizona	14,5	25,1	5,1	7,7	34	21,2	5,8	35
51 Lakeport, California	13,9	23,3	5,7	7,7	17	10,4	1,3	53
52 Kyeaumi, Honahu	13,8	24,4	3,8	7,4	213	104	52	74
53 Camelo, Arizona	13,8	23,2	5,2	7,7	34	27	2,9	44
54 Santa Cruz, California	13,7	17,4	9,4	11,1	56	28	1,2	77
55 S.I.E.R.C., Maryland	13,3	25,3	1,8	7	65	30	33	69
56 Placerville, California	13,3	23,1	5,1	7	22	12,6	1,8	57
57 Battle, Cr., Maryland	13,1	24,4	1,4	7,1	68	33	32	75

Continuación Tabla 2

Localidad	TMA ^a C	TMC ^a C	TMP ^b C	ECM mes	PECc m	P3M H cm	P3M S cm	H _R ^d
56 Junipine, Arizona	13,1	23,7	3,9	7	34	19,1	9,7	48
58 Payson, Arizona	13,1	24,2	3,6	7	30	20,9	4,8	42
60 Prescott AP, Arizona	12,9	24,2	2,8	6,8	22	16,4	3,4	42
61 Crown King, Arizona	12,8	21,8	2,6		34	27,3	5,8	28
62HailMooBay,California	12,5	15,2	10,2	12	64	34	1,5	88
63 Frederick, Maryland	12,4	24,2	-0,4	6,7	82	27,6	28	70
64 Kitt Peak, Arizona	12,4	21,2	5,1	6,9	36	30	11	52
65 Powers, Oregon	11,8	17,8	6,3	6,9	40	17,8	5	75
66 Troutdale, Oregon	11,7	19,6	3	6,6	28	14,4	7,8	70
67 Port Orford, Oregon	11,5	15,4	6,2	7,6	63	44	10	82
68Aretdeville, Pennsylv	11,2	23,7	-0,8	6,4	60	27,1	28	70
69 North Bend, Oregon	11,2	15,4	7,2	6,8	44	27,3	6,9	82
70 Bandon, Oregon	10,8	14,4	7,4	6,6	38	26,9	6,3	88
71 Hood River, Oregon	10,3	18,3	0,9	5,8	12	9,1	3,6	65
72 Cape Blanco, Oregon	10,2	12,7	7,7	6	41	34	6,5	93
73 Healympa, Arizona	10,2	20,4	1,2	5,7	31	25,6	12	44
74BlueCanyon,allornia	10,2	20,2	2,8	5,6	19	13,6	4,3	32
75Crayland2S, Washingt	9,9	14,5	5	5,9	57	32	15	85
76 Three Lynx, Oregon	9,8	17,9	1,9	5,6	39	20,7	11	72
77Clearwater, Washingt	9,7	15,1	4,2	5,5	74	50	24	85
78Stroudsburg, Pennsylv	9,7	22,1	-3,4	6	64	32	31	77
79BowmanDam, Washing	9,7	19,3	2,2	5,4	21	12,3	5,2	29
80Pt. Grenville, Washing	9,2	13,4	4,8	5,4	50	36	18	90
81Lestlamoe, NewMead	9	20,2	-1,6	5,5	30	22,2	10	35
82WindRiver, Washing	8,9	17,7	-0,1	5,3	37	21,8	10	78
83ChathamBay, Washing	8,7	13,6	3,5	5	34	21,3	14	86
84Tunkhannock, Penns	8,6	21,1	-3,3	5,5	56	29,3	27	77
85LakSpaling, Californi	8,6	17,7	1,2	4,9	13,5	8,3	5	40
86 Paridale, Oregon	8,5	17,3	-0,8	5,3	10,4	8,6	4,6	65
87 Trout Lake, Washing	8,1	18,4	-2,1	5	12,1	7,6	5,3	66

Continuación Tabla 2

Localidad	TMA* C	TMC* C	TMP* C	ECM mes	PECc m	PSM H cm	PSM S cm	HR
88 Sierraville, California	8	18,1	-1,8	5	8	4,1	3,2	47
89 CheamanRvr., Colorado	7,6	18,9	-2,8	4,9	23,8	15,7	15,7	40
90 Mt. ocono, Pennsylvania	7,2	18,7	-5,7	5,4	51	35	38	74
91 RimcookLake, Washington	6,9	17,4	-3,4	4,8	8,2	5,3	4,3	61
92 River Falls, Wisconsin	6,8	21,9	-12	5,6	54	28,6	24	87
93 Danmemora, New York	6,2	20,2	-8,4	5,6	43	25,6	24	53
94 Republic, Washington	5,9	17,4	-8,5	4,8	13	8,1	6,4	77
95 Warakena, New York	5,2	18,4	-8,8	4,7	47	32	29	70
96 Lake Placid, New York	4,6	17,8	-9,6	4,4	41	29,4	28	65
97 Sta. CatalinaMts., Arizona	9,4	18	1,8	5,5	37	27,4	16	53
98 Anbo-west, Yakushima	19,2	27	11,1	12	428	159	75	75
99 Nagakubo, Yakushima	19,2	27	11,1	12	428	159	75	75
100 Yala/280m, Yakushim	18,1	25,6	10,2	12	428	159	75	75
101 Yala/420m, Yakushima	17	24,2	9,3	11	385	158	81	75
102 Tabu-a-yama, Kyushu	18,1	27,4	4,8	8,1	168	99	35	76
103 ArakawDa, Yakushima	15,1	21,8	7,8	9	348	158	94	75
104 Toga-take, Kyushu	15,3	27	3,5	8	172	94	42	75
105 Yaku/600m, Yakushima	14,4	21,2	6,9	8,8	337	158	94	75
106 Nekko 1, Honshu	13,6	24,8	3,5	7,7	245	113	84	72
107 Nekko 2, Honshu	13,7	24,7	3,7	7,7	245	113	84	72
108 Yakusugi 1080 m,	12,5	18,6	4,5	8	308	158	91	75
110 Umedara, Honshu	13,2	24,9	2,3	7,3	111	51	44	73
111 Sanno-dake, Kyushu	12,7	23	1,8	7,3	247	152	63	76
112 Kannami 1, Honshu	13	24,2	2,8	7	236	115	88	72
113 Kibogawa 1, Honshu	12,6	24,3	2,4	6,8	118	80	46	73
114 Sarza, Honshu	12,3	25	1	6,8	118	62	51	73
115 Amagi-toge, Honshu	12,2	23,4	2,1	6,8	229	113	94	72
116 Yatsug 1360, Yakushim	10,7	18	2,2	7,2	310	153	91	73
117 Kibogawa 2, Honshu	12,5	24,2	2,2	6,8	115	80	46	73
118 Kannami 2, Honshu	12,6	23,8	2,1	6,8	227	115	98	72
119 Mt. Tokura, Honshu	12	24,5	1,3	6,5	87	50	34	71

Localidad	TMA ^a C	TMC ^o C	TM ^o C	ECM mes	PEC ^c m	P3M H cm	P3M S cm	HR
120 Nikkin Shrine, Honshu	12,1	23,4	1,7	6,6	225	115	100	72
121 Aoba, Honshu	11,4	24	1,2	6,3	85	50	36	71
122 Nibetsu, Honshu	10,9	24,2	-0,7	6,3	119	69	50	74
123 Takinosawa, Honshu	10,3	24,1	-2,7	6	90	55	40	75
124 Tazawa-ko, Honshu	9,2	22,9	-2,9	5,7	113	79	56	75
125 Toya-ko, Hokkaido	7,7	21,5	-5,2	5,5	71	47	36	75
126 Namafukwa, Hokkaido	6,3	21,4	-3,6	5	88	49	37	75
127 Chuzenji-ko, Honshu	5,6	18,5	4,4	4,8	134	97	77	70
128 Akagawa, Honshu	7,1	21,1	-5,6	5	105	74	59	74
129 Akagawa-W, Honshu	5,9	19,9	-6,9	4,3	90	74	59	74
130 Tesho, Hokkaido	4,9	19,3	-10,4	4,5	59	46	34	77
131 Kogawa, Hokkaido	5,3	19,	101	4,5	75	51	51	76
132 Tadenoumi, Honshu	4,7	16,8	6,4	3,8	113	95	88	70
133 Suganuma, Honshu	4,2	16,3	6,9	3,5	107	95	90	70
134 Nukabira, Hokkaido	4	18,7	10,7	4,3	76	54	50	76
135 Natua, Fiji	25,6	26,7	24,3	12	290	105	22	74
136 Keka, Fiji	25,2	26,7	23,6	12	251	100	33	75
137 Seqaqa, Fiji	24	25,5	22,4	12	280	115	23	84
138 Baed Mag, N Caledonia	23	26,1	19,9	12	101	35	16	71
139 Riv. Beue, N Caledonia	21,5	24,7	18,2	12	230	93	19	79
140 Mt. Koghis, N Caledonia	21	24,1	17,9	12	174	81	21,1	80
141 Forestdale, Arizona	9,2	20,3	-0,7	5,4	29	20,7	9,5	54
142 Miraflores, Hgo Mex	12,1	14,4	10	12	85,9	41	5,2	70
143 Meztitan, Hidalgo Mex	20,9	23,1	16,7	12	42,6	23,9	1,61	61
144 Zapotitlan, Puebla Mex	16,8	26	7,6	12	88	37	11,1	61
145 Guadalupe, S.L. Mex	18,1	22,2	13,7	12	72,2	34,7	6,17	69
146 Chumantla, Oaxaca Mex	16,7	19,5	13,9	12	578,	243,	89,1	90
147 Nisaca, Oaxaca, Mex	28,2	29,9	26,2	12	81,4	19,6	2,26	70

Localidad	TMA° C	TMC° C	TMF° C	ECM mes	PECc ft	P3M H cm	P3M S cm	HR
148boquibla,Puebla, Mex	17,1	19,7	14,5	12	79,	15,	2,1	54
149Molango,Hidalgo, Mex	12	16	9	9	146	303	41,	67
150 Calicanto,Hgo Mex	12	14	10	12	85	39	5	68
151 Ahuehueter, Puebla/ Mex*	16,2	25,8	6,6	9,4	78	10	11	81
152 Tepedl Puebla, Méx	20,	23,	16,	12	64,	3,8	9,6	54

Tabla 3. Correlación caracteres-ambiente, mide la relación entre los estados de carácter y el ambiente para un eje en particular.

Ejes	1	2	3	4	V. T
Eigenvalores	0.146	0.42	0.12	0.006	0.304
Correlación Caracts/ambient	0.954	0.919	0.751	0.698	
%varianza acumida/caractr	48.0	61.8	65.9	76.8	
%varianza acumulada caracts/ambiente	69.2	89.1	95.0	97.8	

VT= varianza total

Tabla 4. Registro de las variables climáticas. Observamos que los valores más altos en el eje 1 corresponden a la temperatura media anual, estación de crecimiento en meses y mes más cálido; para el eje 2 la precipitación total promedio y la precipitación mensual promedio en la estación de crecimiento tienen los valores más altos.

<i>NOMBRE</i>	<i>EJE 1</i>	<i>EJE 2</i>	<i>EJE 3</i>	<i>EJE 4</i>
1 Temperatura media anual	879	317	2	-79
2 Mes más cálido	727	159	328	-70
3. Estación de crecimiento en meses	857	340	41	-21
4. Precipitación total promedio estación crecimiento	-45	848	117	95
5. Precipitación mensual estación crecimiento	-354	724	242	-2
6 Tres meses más húmedos	-211	804	223	68
7 Tres meses más secos	-519	534	332	-58
8 Humedad relativa	-416	524	-153	-246
9 Humedad específica	505	599	-249	-270

Tabla 5. Valores de los 4 ejes del análisis de correspondencia para las localidades

	Localidad	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
1	GUANICA, PUERTO R.	1.6041	0.115	-2.6801	-3.4153
2	CABORO, PUERTO R.	1.5778	0.088	-1.6249	-2.4533
3	MOCUZ-A, SON.MEX	1.4527	0.246	0.8671	-0.18
4	MOCUZ-B, SON.MEX	1.5409	0.076	0.5115	-0.0299
5	BORINQU, PUERT R	1.5184	.0076	-2.5734	-2.5954
6	CAMBALA,PUERTOR.	1.1022	1.647	-0.466	-1.414
7	3HERMAN,SON.MEX.	1.3336	0.002	-0.0947	-0.6659
8	SUSUALT,PUERTO R.	1.5675	0.102	-1.5157	-2.4652
9	QUIRIEG,SON.MEX.	1.2931	0.223	1.3016	0.6522
1	SANLUC,B.CAL.MEX.	2.0005	0.901	1.6148	-2.044
1	GUAJATA,PUERTO R.	0.7223	2.009	-1.0027	-1.1642
12	NURI,SON.MEX.	0.9154	0.229	0.9915	0.665
13	ALAMOS,SON.MEX.	0.9903	0.471	0.0621	-0.6283
14	SANTIAG,B.CAL.MEX.	1.644	0.584	0.3012	-1.6246
15	EMPALME,SON.MEX.	1.9083	0.885	2.4438	-0.6089
16	AVONPRK,FLORIDA	1.1308	0.91	-0.5931	-0.4476
17	ORLANDO,FLORIDA	1.0082	0.738	-0.8398	0.695
18	TODSAT,B.CAL.MEX.	2.0463	1.279	1.8156	-2.4766
19	BUENVIS,PUERTO R.	1.4454	0.716	-1.8852	-1.3447
20	SNBART,B.CAL.MEX.	1.4043	1.084	1.1896	-0.3457
21	LOSDIV,B.CAL.MEX.	1.8048	0.561	-0.1187	-2.2353
22	CNYONLK, ARIZONA	2.1301	1.354	4.9318	-0.6908
23	MARICAO,PUERTOR.	1.1544	1.277	-2.3951	-1.8403
24	LKGEORG, FLORIDA	0.5277	0.852	-0.8658	1.8832
25	BARTLET, ARIZONA	1.9847	1.301	2.5204	-1.5053
26	CASTLCR, ARIZONA	1.8787	1.172	2.5045	0.1614
27	SILVBEL, ARIZONA	2.1335	.3996	4.675	-0.4955
28	SUPERIR, ARIZONA	1.8218	1.313	3.5013	0.9631
29	SAGUARO, ARIZONA	1.725	1.505	1.8465	-0.6246
30	LKROSEV, ARIZONA	1.8092	1.348	2.772	-0.1955
31	BRUNSWI, GEORGIA	0.7546	1.008	-0.4088	0.5041
32	MTGULAR,PUERTO R.	0.7242	1.427	-1.3389	-0.6211
33	BEAFORT, S.CAROLIN.	0.231	0.795	-1.4581	-0.1173
34	PUNKINC, ARIZONA	1.4635	1.179	2.3088	1.4136
35	CHILDS, ARIZONA	1.2876	1.037	1.8775	-0.1131
36	SIMINSV, S.CAROLIN.	0.8564	0.415	-1.8493	-0.4135
37	TORNEGR, PUERTO R.	0.6174	1.462	-0.8626	0.2748
38	KUREBEA, N.CAROLIN	0.6054	0.849	-1.3032	1.091
39	SANTARI, ARIZONA	1.0521	1.030	0.6241	0.9618
40	MIAMI, ARIZONA	1.0785	0.949	0.4106	1.0771
41	CAMPPAR, CALIFORN.	0.7074	0.603	-1.037	1.828
42	PORTAL, ARIZONA	1.0289	0.488	0.1306	1.4301
43	AUBURN, CALIFORN.	0.4839	0.476	-1.7967	0.484

Contin. Table 5

44	SIERANC, ARIZONA	0.6576	0.506	-0.0677	1.9856
45	YAVA, ARIZONA	1.189	1.487	1.7146	1.1734
46	COLFAX, CALIFORN.	0.3021	0.213	-1.6867	0.7706
47	ZOZUSAN, SHIKOKU	0.3186	1.124	0.1577	-0.0626
48	JEROME, ARIZONA	0.8016	1.112	0.1673	1.0006
49	JASPERR, CALIFORN.	0.4369	-.564	-1.4968	1.2634
50	NATRLBR, ARIZONA	0.2667	0.517	-0.7152	1.4174
51	LAKEPOR, CALIFORN.	0.3539	0.628	-0.8922	1.6016
52	KIYOSUM, HONSHU	0.2889	0.918	0.7405	1.2977
53	CANELO, ARIZONA	0.7103	0.850	0.2322	2.2705
54	SNTCRUZ, CALIFORN.	0.0325	.3861	-1.4659	1.7954
55	SIERC, MARYLAND	0.8049	0.040	-0.073	-0.0763
56	PLCERVI, CALIFORN-	0.0104	0.571	-1.5933	2.9247
57	BATLECR, MARYLAND	0.8545	0.147	0.0877	0.702
58	JUNIPIN, ARIZONA	0.3151	0.579	-0.3914	1.02
59	PAYSON, ARIZONA	0.5706	0.833	-0.4805	1.6497
60	PRESCOT, ARIZONA	0.2519	1.251	-0.8017	0.1259
61	CRWNKNG, ARIZONA	0.2695	0.684	-1.1925	1.3952
62	HALFMOO, CALIFORN.	0.066	0.548	-1.2819	1.024
63	FREDERI, MARYLAND	0.7082	0.085	-0.461	-0.4272
64	KITTPEK, ARIZONA	0.375	0.969	-1.27	1.1325
65	POWERS, OREGON	0.3727	0.615	-1.5035	0.3032
66	TROUTDL, OREGON	0.6186	0.476	-0.8257	0.5547
67	PORTORF, OREGON	-0.3	0.148	-0.8583	1.0921
68	ARENDTS, PENSSILV.	1.0237	0.731	-0.1895	-0.5959
69	NRTHBND, OREGON	0.3284	0.126	-1.193	1.3052
70	BANDON, OREGON	0.3439	0.040	-0.1258	0.7433
71	HOODRVR, OREGON	0.8066	0.923	-0.9623	0.1774
72	CPBLNCO, OREGON	0.3932	.3641	-0.8032	0.8835
73	BLUECYN, CALIFORN.	0.0291	.9847	-1.4627	0.9888
74	HASAYMP, ARIZONA	0.3102	0.865	-0.6423	1.9637
75	GRAYLND, WASHIN.	0.5521	0.124	-0.377	0.3234
76	THRLYNX, OREGON	0.7177	0.984	-0.7637	0.2862
77	STROUDS, PENSSILV.	0.9664	0.531	-0.0352	-1.6401
78	CLRWATR, WASHIN.	0.8312	0.596	-0.5845	0.824
79	BWMANDM, WASHIN.	0.1596	0.959	-1.4644	0.2098
80	PTGRENV, WASHIND.	0.7485	0.390	-0.0318	0.2737
81	LSALMOS, N. MEXICO	0.0673	0.820	-0.9331	1.9479
82	WNRDRVR, WASHIN.	0.8427	0.623	-0.957	-0.7465
83	CLALLAM, WASHIN.	1.1049	0.350	-0.7319	-0.3173
84	LKSPALD, CALIFORN.	0.0122	1.213	-0.5581	-0.1543
85	TUNKHAN, PENSSILV.	1.2418	0.969	-0.1953	-1.1162
86	PARKDAL, OREGON	0.8115	1.225	-1.0639	-0.1211
87	TROUTLK, WASHIN.	0.7555	0.830	-1.1724	-0.0362
88	SIERRAV, CALIFORN.	0.1763	1.376	-0.8623	1.1031
89	CHEESMA, COLORA.	0.5272	1.790	-0.5316	3.0583

Cont. Table 5

90	MTPOCON, PENNSILV.	1.1769	0.853	0.6439	0.5863
91	RIMROCK, WASHIN.	0.8536	1.363	-0.9801	-0.0185
92	RVERFAL, WINSCONS.	1.3004	0.467	0.3687	0.0123
93	DANEMOR, N. YORK	1.3417	1.267	-0.064	-0.8726
94	RPUBLIC, WASHIN.	1.0834	1.277	-0.7449	0.8668
95	WANKENA, N. YORK.	1.2294	1.040	0.3644	0.0613
96	LKPLCID, N. YORK	1.3755	0.964	0.6647	-1.0703
97	CATALIN, ARIZONA	0.2997	0.621	-1.3645	1.6365
98	ANBO, YAKUSHI.	0.3911	2.564	0.7901	2.6817
99	NAGAKUB, YAKUSHI.	0.2923	2.409	0.322	1.2796
100	YAKU28Q, YAKUSHI.	0.1393	2.526	1.1569	2.6263
101	YAKU420YAKUSHI.	0.0629	2.496	1.3298	2.9733
102	TATSUTA, KYUSHU	0.2952	1.280	0.7354	1.6807
103	ARAKAWA, YAKUSHI.	0.2609	1.713	1.3011	2.5283
104	TOGATAK, KYUSHU	-0.075	2.237	1.3234	3.4791
105	YAKUB0Q, YAKUSHI.	0.4906	2.207	1.6602	1.5833
106	NEIKO-1, HONSHU	0.2390	1.963	1.6415	0.4862
107	NEIKO-2, HONSHU	0.9768	0.656	1.5006	-0.4048
108	YAK10BQ, YAKUSHI.	0.7295	1.377	1.4363	1.2399
109	UMEDAIR, HONSHU	-0.829	0.623	0.9734	-0.1468
110	SANNOA, KYUSHU	0.2658	2.048	1.1741	1.9844
111	KANNA-1, HONSHU	0.2451	1.001	0.4352	0.3582
112	KIDOG-1, HONSHU	1.2774	0.255	0.9141	-1.2949
113	SANZE, HONSHU	0.9523	0.694	0.6913	-1.1662
114	AMAGITO, HONSHU	1.2413	0.264	1.2651	-0.7105
115	YAK135Q, YAKUSHI.	0.8336	0.931	1.2162	1.2239
116	KIDOG-2, HONSHU	0.9332	0.423	1.0303	-0.2863
117	KANNA-2, HONSHU	0.9605	0.303	1.4096	0.3996
118	TOKURA, HONSHU	0.9007	0.871	0.8111	-1.0055
119	NIKIN, HONSHU	0.3077	0.406	0.553	1.1145
120	AOBA, HONSHU	1.1375	0.462	0.4348	-2.2077
121	NEBETSU, HONSHU	1.1877	0.451	0.1681	-1.7514
122	TAKINOQ, HONSHU	0.9529	0.708	0.7707	-1.6642
123	TAZAWAK, HONSHU	1.2651	0.519	0.7484	-2.3979
124	TOYAKO, HOKKAIDO	1.4205	0.136	0.6021	-1.7672
125	NAMARIK, HOKKAIDO	1.2545	0.406	0.2561	-1.59
126	CHUZENJ, HONSHU	1.6296	0.018	0.8622	-2.6706
127	AKAGAWA, HONSHU	1.1707	0.601	0.7185	-1.2967
128	HANAWA, HONSHU	1.2363	0.734	0.9056	-1.3875
129	TESHO, HOKKAIDO	.3876	0.418	0.1456	-2.837
130	KOGAWA, HOKKAIDO	1.4526	0.177	0.6167	-2.5575
131	TADENOU, HONSHU	1.8526	0.313	1.0014	-2.1906
132	SUGANUM, HONSHU	1.8991	0.615	1.1048	-1.4922
133	NUKABIR, HOKKAIDO	1.6658	0.304	0.5158	-2.2661
134	NATUA, FLI	0.7331	2.413	-1.6309	-1.5938
135	KEKA, FLI	1.0695	2.569	-1.3495	-1.8464

Contin. Tabla 5

136	SEQAQA, FIJI	0.3838	3.212	-1.1202	-0.84
137	MAGENTA	1.1551	1.078	-2.433	-0.2324
138	RBLEUE	0.8109	2.448	-2.9542	-2.4495
139	KOGHIS	0.8067	2.290	-1.8912	-1.0046
140	SATUSPS	0.7477	1.237	-1.267	-0.0838
141	NESTUCC	0.8382	0.319	-0.8716	0.6051
142	MINMON, MEXICO	0.0478	0.877	0.4711	1.7508
143	MEZTI, MEXICO	0.542	0.106	3.1455	1.9578
144	ZAPOT, MEXICO	1.5132	0.335	1.8996	-2.9566
145	SLP, MEXICO	0.7852	.2497	0.8013	0.9977
146	CHINAN, MEXICO	0.149	4.782	2.8047	2.2171
147	NISSAN, MEXICO	0.0388	4.226	0.1135	-2.2363
148	IXCAQU, MEXICO	0.1378	0.635	1.0319	0.2225
149	MOLANGO, MEXICO	0.8191	2.903	-0.3251	-5.1833
150	CALICAN, MEXICO	0.5189	0.186	0.3484	1.6739
151	AHUEHUET, MEXICO*	0.4998	0.478	0.2984	1.8553
152	TEPEXI, MEXICO	0.7127	.2390	2.9221	2.5892

Tabla 6. Valores del análisis de correspondencia de los dos primeros ejes para los estados de caracter.

Registros de los estados de caracter	Eje 1	Eje2
1 Margen lobado	-.4087	-.2840
2 Margen entero	.5247	.1420
3 Dentición regular	-.5061	-.0875
4 Dentición cerrada	-.4792	-.1956
5 Dientes redondos	-.0443	-.0426
6 Dientes agudos	-.6253	-.0912
7 Dientes compuestos	-.6590	-.2080
8 Nanófilo	1.3160	-.6354
9 Leptófilo I	.9370	-.5254
10 Leptófilo II	.4610	-.3834
11 Micrófila I-	.1330	-.1271
12 Micrófila II	-.1340	.1197
13 Micrófila III	-.2422	.2560
14 Mesófila I	-.2807	.3636
15 Mesófila II	-.1832	.4959
16 Mesófila III	-.1267	.6954
17 Apice emarginado	.7824	.0071
18 Apice redondeado	.4201	-.1112
19 Apice agudo	-.2054	-.1295
20 Apice atenuado	-.3725	.5193
21 Base cordada	-.2761	-.1616
22 Base redonda	.0401	-.0019
23 Base aguda	.3041	.1935
24 Largo:ancho <1	-.4964	-.3089
25 Largo:ancho 1-2	-.0012	-.1029
26 Largo:ancho 2-3	.1583	.2881
27 Largo:ancho 3-4	.3345	.2650
28 Largo:ancho >4	.5530	-.1676
29 Obovada	.5055	-.1429
30 Elíptica	-.5081	.1892
31 Ovada	.0091	-.1265

Tabla 7. Valores del análisis de correspondencia canónica para los dos primeros ejes de las variables climáticas.

VARIABLES METEOROLOGICAS	Eje 1	Eje2
1 Temperatura media anual	.9214	-.3456
2. Mes más cálido	.7621	.1729
3. Estación de crecimiento	.8981	.3705
4. Promedio de precipitación estación de crecimiento	.0474	.9234
5. Precipitación mensual de la estación de crecimiento	-.3711	.7880
6. Tres mese más húmedos	-.2212	.8756
7. Tres meses más secos	-.5442	.5810
8. Humedad relativa	-.4358	.6523

Tabla 8. Datos de las variables esperadas E y de las variables observadas O.
 TMAE= temperatura media anual esperada. TMFE= temperatura media del mes más frío. PECE=precipitación estación de crecimiento esperada. ERROR SOB= error sobrestimado. ERROR SUB= error subestimado.

TEPEX		ERROR	MEZTITLA	ERROR	CALICA	ERRC
TMAE	18.4°	25°SUB	16.8°	4.1° SUB	16.8°	4.7° S
TMAO	20.9°		20.9°		14°	
TMCE	26.5°	3.2SOB	26°	3°SOB	25.9	9.5°S
TMCO	23.3°		23.1°		14.4°	
TMFE	9.7°	8.5°SUB	7.6°	9.1°SUB	7.8°	2° SU
TMFO	18.2°		16.7°		10.0°	
PECE	970	321 SOB	880	151 SOB	940	90 SO
PECO	649		426		850	

Tabla 9. Lista de los géneros, registrados de Los Ahuehuetes

Géneros	Siempre verdes	Deciduos	árbol	arbustos
<i>Lysiloma</i>		X	X	
<i>Prosopis</i>		X	X	
<i>Cedrelospermum</i>			X	
<i>Sophora</i>	X	X		
<i>Eucomia</i>		X	X	
<i>Pseudoesmodingium</i>		X	X	
<i>Haplofhus</i>		X	X	
<i>Rhus</i>	X	X	X	X
<i>Comocladia</i>	X	X	X	
<i>Salix</i>		X	X	
<i>Pistacia</i>		X		X
<i>Populus</i>		X	X	
<i>Mahonia</i>	X		X	X
<i>Berberis</i>	X		X	X
<i>Karwinskia</i>		X	X	X
<i>Cercocarpus</i>	X	XX	
<i>Holodiscus</i>	X			X



Lamina I

Figs 1-9 Hojas y foliolos de tamaño micrófilo de Berberidaceae, Anacardiaceae, Rosaceae, y Rhamnaceae.

Fig.1 y 2 *Berberis sp1* lámina de forma obovada, base aguda y margen dentado, relación largo-ancho 4:1 *Berberis sp2* hoja con margen entero, base redonda.

Fig. 4 foliolos de *Mahonia* hoja de forma orbicular, base redonda y margen dentado.

Fig. 5 foliolo de *Rhus* base redonda, margen lobado, forma de la lámina ovada.

Figs. 6 y 7 *Karwinskia axamipense* hoja de forma elíptica, base y ápice agudo, margen entero.

Fig. 8 *Cercocarpus* forma de la hoja obovada, ápice redondo, base aguda y margen dentado.

Fig. 20 *Pistacia* foliolo de forma elíptica margen entero y base aguda, relación largo-ancho 5:1



LAMINA II

Figuras 10-20. Diferentes hojas registradas en la localidad de Los Ahuehuetes, donde se observan los estados de caracter y variabilidad de las láminas.

Fig.10 *Populus* hoja de ápice acuminado, forma ovada y base redonda;

Figs. 11 y 12 *Populus*. lámina con base redonda, margen dentado y forma de la lámina ovada y elíptica. Fig. 13 *Pistacia marqueziae* foliolo margen entero, forma elíptica y base aguda.

Fig.14 *Salix* hoja de forma elíptica, base redonda, margen dentado

Fig.15 *Salix*. hoja de forma elíptica, margen entero y base redonda.

Fig. 16 *Haplorhus* forma elíptica, margen entero, base aguda y relación largo-ancho de 9:1.

Figs. 17, 18 y 19 *Magdanelophyllum* muestra variación en la forma elíptica y ovada, al igual que en la base de tipo agudo y redondo.

Fig.20 *Salix* hoja de forma elíptica con base redonda y margen dentado.

PALEOBOTANICA SISTEMATICA

Rhamnaceae*¹

Introducción

Recientemente se ha desarrollado en el Instituto de Geología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) un proyecto de investigación para estudiar las angiospermas del Terciario. Sus contribuciones ayudan a entender la flora del Terciario del sur de Norte América con base en macrofósiles. La localidad de Los Ahuehuetes, en donde se centra este proyecto se localiza en el estado de Puebla, sin embargo, otros afloramientos descubiertos y aun no estudiados en los estados de Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Jalisco, Nuevo León, Oaxaca, y Veracruz han sugerido fuertemente un potencial considerable para estos estudios. El trabajo de Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1993, 1994a, 1994b, 1994c), basado principalmente en estructuras reproductivas, ha dado nueva luz dentro de la composición y relaciones de las floras del Terciario de México. Ellos han mostrado que para el Oligoceno algunos géneros, incluyendo *Cedrelospermum* (Ulmaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Sophora*, y *Prosopis* (Leguminosae), que forman parte de la flora boreotropical estuvieron presentes en México. Otras plantas, como *Lysiloma* (Leguminosae), previamente desconocidas en el registro fósil a causa de su distribución geográfica restringida, han sido documentadas con base en frutos. Un grupo final de plantas del Oligoceno, tal como *Reinweberia* (Leguminosae) y *Statzia* (insertae sedis), no pueden ser acomodadas con taxa existentes y pueden representar grupos endémicos extintos.

La investigación sobre la localidad de Los Ahuehuetes ha continuado con la identificación de hojas (Velasco de León y Cevallos-Ferriz 1995;

*1 Una versión en inglés fue publicada en la Revista *Canadian Journal of Botany* 76:410-419 (1998)

Ramírez-Garduño y Cevallos-Ferriz 1995). La diversidad de plantas de la localidad basada sobre tipos de hojas es moderada, con cerca de 35 plantas con flor y 2 pteridofitas. Entre esas hojas hay algunas con un patrón distintivo de glándulas distribuidas en sus áreas intercostales. Esas hojas son asignadas a la familia Rhamnaceae, distribuida en las regiones tropicales y subtropicales de América, incluyendo las Antillas. *Karwinskia*, género al que esta nueva planta fósil es asignada tiene su principal distribución en México, donde 11 de las 15 especies están ampliamente distribuidas, de Baja California a Yucatán y de Tamaulipas a Chiapas. Crece naturalmente en los bosques tropicales deciduos, pastizales y matorrales xerófitos. La nueva especie, *Karwinskia axamilpense* Velasco de León et al., 1998 está aparentemente relacionada a dos plantas previamente reportadas del Terciario de Norte América, *Karwinskia californica* Axelrod y *Berhamniphyllum claibornense* (Jones y Dilcher 1980).

Material y métodos

Fueron comparadas con el material fósil de Los Ahuehuetes 11 especies de *Karwinskia* que crecen naturalmente en México, así como con *Karwinskia caloneura* Urban endémica de las Antillas (Liogier 1981), y *Karwinskia colombiana* Dugand y Johnston que crece hacia el sur de México (Dugand y Johnston, 1966) El género fósil *Berhamniphyllum* (Rhamnaceae) fue también comparado con el material nuevo de Puebla. Jones y Dilcher (1980) discutieron algunas similitudes de esta planta fósil con *Rhamnus*, *Berchemia* y *Karwinskia*, los tres géneros fueron incluidos en este análisis.

El análisis taxonómico numérico usando el programa NTSYS fue realizado considerando 41 estados de carácter para 18 OTUs, 15 especies actuales, y tres especies fósiles (Tabla 1). Las especies revisadas, con el número de ejemplares de herbario consultados son: *Karwinskia mollis*

Schlectend. (18), *K. calderoni* Standley (9), *K. humboldtiana* (Romer y Schultes) Urban (15), *K. umbellata* Schlectend. (7), *K. subcordata* Schlectend. (5), *K. rzedowskii* Fernández Nava (6), *K. venturae* Fernández-Nava (8) *K. tehuacana* Fernández-Nava (5), *K. venturae* Fernández-Nava (17), *K. latifolia* Fernández Nava(10), *Rhamnus californica* Eschsch. (6), y *Berchemia scandens* (Hill) K. Kocj (5). De cada ejemplar de herbario, 10 hojas fueron medidas para obtener un promedio de cada caracter. Datos para *K. colombiana* y *K. caloneura*, y las especies fósiles *Berhamniphyllum claibomense* Jones y Dilcher, y *K. californica* Axelrod fueron tomadas de su descripción original. Cuando los estados de caracter no se conocían, se utilizó el número 9 en la matriz, de acuerdo con el programa de NTSYS. La técnica aplicada fue la aglomerativa con ligamiento promedio, el cual produce menos distorsión cuando se genera el fenograma (Crisci y López 1983). Se utilizó el coeficiente de Jaccard para obtener la matriz de similitud (Tabla 2). Los fenogramas obtenidos permiten soportar las identificaciones y relaciones de similitud discutidas.

Una técnica de ordenación (análisis de coordenadas principales) se basó en una matriz básica de 12 caracteres, 34 estados de caracter y 18 Otu's (Tabla 3). La reducción en el número de estados de caracter, comparada con el análisis numérico, es debido al hecho que los caracteres cuantitativos fueron promediados para usar un solo valor. Los eigenvectores, eigenvalores, valores acumulativos de los componentes, y su representación gráfica fueron usados para entender las relaciones de los Otu's. Se obtuvieron las coordenadas principales y el coeficiente de correlación. La Tabla 4 muestra la contribución de los primeros 18 estados de caracter en los primeros tres componentes principales, y la fig. 10 es una gráfica bidimensional de los dos primeros componentes, donde el 27% de varianza es encontrado (Tabla 5).

Descripción Sistemática

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Rosidae

Orden: Rhamnales

Familia: Rhamnaceae

Tribu: Paliureae

Genero: *Karwinskia* Zuccarini

Especie: *Karwinskia axamilpense* sp. nov. Velasco de León, Cevallos-Ferriz y Silva-Pineda

Diagnosis: Hojas ovadas a elípticas, 4.5 cm (4.0-4.6) de longitud por 2.1 cm (1.7-2.2) ancho, margen entero. Venación eucamptodroma; vena media recta a ligeramente curvada y atenuada hacia el ápice de la hoja; venas secundarias 7 pares (5-8) divergiendo en ángulo agudo de la vena media; venas terciarias percurrentes bifurcándose o algunas veces reticuladas con un ángulo oblicuo con respecto a la vena media; venas cuaternarias cercanamente espaciadas con patrones irregulares formando areolas. Pecíolo con 1.3 cm longitud y 0.3 cm ancho.

Holotipo: Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, catálogo No. IGM-PB 2573.

Localidad: Los Ahuehuetes, de la Formación Pie de Vaca, al sur del río Axamilpa, al noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, a 18° 35'15"N y 97°55'30"W.

Edad: Oligoceno

Números de ejemplares examinados: Tres completos (número de catálogo IGM 981, 1021, 1022) y cinco fragmentos (número de catálogo IGM-PB 982, 1023, 1024, 1025, 1026).

Etimología: El epíteto específico hace referencia al río Axamilpa a lo largo del cual los fósiles fueron recolectados.

Descripción: Hojas de ovadas a elípticas, con relación largo-ancho de 2:1 (Figs. 2 y 3). La base es simétrica y obtusa; ápice ligeramente asimétrico y obtuso (Fig. 2). El margen es entero, algunas veces revoluto, venación pinada y simple eucamptodroma (Figs. 3 y 4); venas secundarias forman ángulos agudos con respecto a la vena media; hacia el ápice el ángulo de 30°, en la zona central de la lámina los ángulos de 40°, en la base de la hoja este ángulo varía de 45° a 50°; venas secundarias espaciadas regularmente al final del margen de la hoja, ligeramente curvadas en el primer tercio de su curso (Fig. 4). Venas terciarias formando ángulos rectos con respecto a las secundarias, tienen un patrón percurrente y, se bifurcan (Fig. 5) para producir un patrón reticulado, donde las venas de cuarto orden (Fig. 6) forman areolas de forma irregular y carecen de venillas. Todos los ejemplares tienen glándulas irregularmente distribuidas en el área intercostal. El peciolo es delgado y recto, con 1.3 cm de longitud y 0.3 cm de ancho (Fig. 2).

Discusión

Las hojas fósiles descritas tienen caracteres morfológicos que permiten su identificación como miembros de la familia Rhamnaceae. Entre estos caracteres se incluyen las hojas simples con margen entero, venación pinnada, venación secundaria eucamptodroma, distancia entre las venas secundarias generalmente uniforme a través de la longitud de la hoja; así como las venas terciarias espaciadas irregularmente y percurrentes (Weberbauer 1895; Standley 1923; Hutchinson 1926; Standley y Steyermark 1946; Suessenguth 1953 y Brizicky 1964).

Entre las Rhamnaceae, Suessenguth (1953) reconoce cinco tribus basado en las características del fruto. Las características de las hojas de la tribu Paliureae, con 19 géneros, permiten la división de la tribu en dos grupos: El primero sin venación actinodroma y la segunda, donde las hojas

presentan venación pinnada camptodroma e incluyen a los géneros: *Condalia*, *Microrhamnus*, *Lamellisepalum*, *Reynosia*, *Auerodendron*, *Doerpfeldia*, *Berchemia* y *Karwinskia*. *Condalia* tiene hojas pequeñas (7-15 mm) con tres a cuatro dientes (Standley 1923; Fernández-Nava, 1986). *Microrhamnus* también tiene hojas pequeñas (5-7 mm) y tiene margen revoluto (Standley, 1923) que lo distinguen del material de Los Ahuehuetes. Las hojas de algunas especies de *Reynosia* tienen una espina apical formada por la prolongación de la vena media, el ápice de la hoja puede ser acuminado o truncado, la vena media está hundida en la lámina, y la forma de la hoja varía de oblonga a subtriangular (Lioger, 1981), haciendo evidente la diferencia entre ésta y la hoja de la planta fósil. Las hojas de *Berchemia* tienen ápice mucronado, vena media recta que llega al ápice, venas secundarias eucamptodromas que se adelgazan para llegar al margen y típicamente presenta 11 pares (9-12) de venas secundarias (Brizzicky, 1964). Estos caracteres no han sido observados en *K. axamilpense*. No se realizaron observaciones directas de las hojas de *Doerpfeldia*, *Lamellisepalum*, y *Auerodendron*, sin embargo, Jones y Dilcher (1980) mencionan que la primera tiene venación de alto orden, distinguiéndose de las hojas de la nueva planta de Los Ahuehuetes.

El último género de este grupo es *Karwinskia*, caracterizado por tener hojas con margen entero, venación eucamptodroma, con 5-7 venas secundarias, venación percurrente, y glándulas irregularmente distribuidas en la lámina (Fernández-Nava, 1988). Todos estos caracteres se observan en las hojas de la planta de Los Ahuehuetes.

Comparación con plantas actuales de *Karwinskia*.

El género está compuesto de 15 especies, 11 de las cuales son nativas de México, las otras 4 son endémicas de América Central y Sudamérica, y el Caribe (Fernández-Nava y Waksman, 1992). Desafortunadamente, los caracteres usados para describir las especies actuales no están

conservados en el material fósil o no son considerados en este trabajo, pues ellos pueden estar influenciados por el ambiente. Por ejemplo, el color de la hoja no puede ser comparado con los especímenes fósiles. La identificación de las especies está basada principalmente con base en la presencia o ausencia de tricomas y por la longitud de la lámina. Estos caracteres reflejan influencia ecológica más que una relación natural, ya que se ha demostrado que existe variación en la pubescencia de plantas del mismo taxón que viven en sitios xéricos o méxicos (Mortenson, 1973; Ehleringer y Clark, 1988). De manera similar, la longitud de la hoja puede ser modificada por los nutrientes, humedad, temperatura, y/o radiación solar (Dilcher, 1993; Givinish 1979; Wolfe, 1993).

Para minimizar las diferencias en la interpretación de ciertos caracteres y para unificar criterios al establecer relaciones entre las plantas, 41 estados de carácter basados en la arquitectura foliar fueron usados (Tabla 1) en la comparación de 18 especímenes actuales y fósiles. Utilizando esos caracteres las relaciones fenéticas de *K. axamilpense* con *K. parvifolia* y *K. colombiana* se hicieron evidentes. Estos taxa tienen en común la forma del ápice y la base, la relación de longitud y ancho, número de venas secundarias, y tipo de venación de tercer orden (Figs. 7 y 8).

La comparación fenética está basada en un solo órgano de la planta, por lo que fue preferible usar tantos caracteres como fue posible. El análisis numérico generó un solo fenograma (Fig. 9). En el fenograma se observan cinco grupos mayores, tres de los cuales están compuestos de especies actuales de *Karwinskia*, y un cuarto grupo de plantas actuales y fósiles incluye a la nueva especie de Los Ahuehuetes. El quinto grupo incluye especies de dos géneros actuales, *Berchemia* y *Rahmnus*, y la planta fósil *Berhamniphyllum*.

El porcentaje de similitud entre los Otu's es de 45%; (Fig. 9) lo cual es bajo si se compara con los porcentajes usados en estudios sistemáticos

actuales donde otra información es utilizada. En estos casos el 90% de similitud es sugerida para agrupar datos cuando se estudian caracteres morfológicos de plantas actuales, aunque el 80% de similitud es considerada como significativa. Sin embargo el aplicar estos criterios a plantas fósiles es difícil, dado lo incompleto del material. Los tres géneros actuales *Karwinskia*, *Rahmnus*, y *Berchemia*, están siempre organizados en el fenograma como Otu's diferentes, pero los últimos dos junto con *Berhamniphyllum* del Eoceno medio forman un grupo que está localizado entre los grupos actuales de *Karwinskia*, sugiriendo probablemente alguna relación morfológica entre ellos.

El arreglo básico de las diferentes especies de *Karwinskia* en el fenograma contrasta con la relación sugerida por Fernández-Nava (1986,1988). El trabajo de la arquitectura foliar sugiere la presencia de dos grupos, uno compuesto solamente de especies actuales, en el que tres subgrupos son reconocidos, *K. latifolia* y *K. tehuacana* forman una unidad cercanamente relacionada; *K. humboldtiana*, *K. caloneura*, y *K. rzedowskii* componen al segundo grupo y, *K. venturae* y *K. calderonii* representan al tercero. Las dos últimas unidades están ligadas a través de *K. umbellata*.

El segundo gran grupo incluye dos especies fósiles. En este, *K. subcordata* y *K. mollis*, que forman una unidad que es agrupada con otra unidad compuesta de *K. johnstonii* y *K. californica* (fósil). Un segundo subgrupo está formado por *K. axamilpense* (fósil) y *K. parvifolia* que se une con *K. colombiana*. Las hojas de la nueva planta de Los Ahuehuetes sugieren la presencia de otra especie de *Karwinskia* porque anida entre especies actuales del género. Los porcentajes de similitud entre las especies actuales de *Karwinskia*, como en *K. axamilpense*, son siempre por arriba de 50%, excepto para *K. caloneura*, *K. calderonii*, y *K. umbellata*, los cuales son alrededor de 40%. Un análisis de caracteres que considera la venación de alto orden y areolas de *K. axamilpense* con *K. parvifolia* y *K.*

colombiana muestra que difieren en el 50% de los estados de carácter analizados.

Un tercer grupo está compuesto de tres géneros de Rhamnaceae, cada uno representado por una sola especie en el estudio, *Berhamniphyllum*, *Rhamnus* y *Berchemia*. Este arreglo de los Otu's coincide con la sugerencia de que los caracteres de las hojas de los tres géneros y *Karwinskia* se traslapan (Jones y Dilcher, 1980). Sin embargo, la división de *Karwinskia* en dos grupos distintivos, y el anidamiento de dos de las especies fósiles de *Karwinskia* dentro de un solo grupo, sugieren fuertemente que ambas pertenecen a este género.

Para comprobar la similitud sugerida por el fenograma se realizó un análisis de ordenación. Es claro de este análisis que *K. axamilpense* es más afín a *K. parvifolia* y *K. colombiana*, como fue sugerido por el fenograma; sin embargo, alguna afinidad es también sugerida con *K. rzedowskii*, *K. caloneura*, y *K. humboldtiana*. Como era de esperarse *Rahmnus* y *Berchemia* son graficados juntos, sugiriendo una cercana similitud entre ellos, y más distante de las especies de *Karwinskia*. Su distinción es apoyada por la forma de la base y configuración de la vena media. En contraste *Berhamniphyllum* es más parecido a *K. californica*, sugiriendo como lo proponen Jones y Dilcher (1980) que esta planta del Eoceno comparte caracteres con más de un género actual.

Comparación con especies fósiles de *Karwinskia*.

Solamente una especie de *Karwinskia* ha sido reportada del registro fósil, *K. californica*, conocida del Mioceno de California (Axelrod, 1939). En este análisis, *K. californica* siempre anida entre especies actuales de *Karwinskia*. No obstante las diferencias con *K. axamilpense* (Fig. 9) ambas especies fósiles están agrupadas en el grupo fenético mayor. Ambos fósiles tienen índices altos de similitud para considerarlos aliados a las especies actuales de *Karwinskia*. El análisis de ordenación agrupa a *K. californica*

con *K. jonhstonii*, *K. subcordata*, y *K. mollis*, mientras que *K. axamilpense* está unida a otro grupo de especies (Fig. 10). Desafortunadamente, la conservación y disponibilidad de datos de estas dos especies fósiles (cf. Axelrod, 1939; Jones y Dilcher, 1980) limitan su comparación. Los resultados apoyan la idea de que ambas especies fósiles de *Karwinskia* pueden anidar dentro del género, y deben por lo tanto ser tratadas como taxa distintos.

Al describir a *Berhamniphyllum*, Jones y Dilcher (1980) concluyeron que después de estudiar muchas hojas de varias especies de *Berchemia*, *Rahmnus* y *Karwinskia* (usando cutículas y venación), era imposible distinguir entre esos tres géneros sobre la base del material de hojas solamente. Por lo tanto, ellos propusieron un nuevo nombre genérico para el fósil. El fenograma de la Fig. 9 apoya su interpretación. Es interesante, sin embargo, ver que *B. claibomense* y *K. californica* están cercanos en el análisis de ordenación. Con base a los datos de la morfología de la hoja y los resultados de las técnicas fenéticas y de ordenación, la similitud más probable sugerida para *Berhamniphyllum* es, que representa un taxón extinto que presenta un mosaico de caracteres encontrados hoy en diferentes géneros. Los resultados sugieren que estos tres fósiles pueden permanecer hasta tener más información de otros órganos, como especies y géneros distintos dentro de las Rhamnaceae.

La presencia de *K. axamilpense* en la América tropical, además de lo documentado por la amplia distribución geográfica y estratigráfica de otros taxa (e.g., *Prosopis*, *Mimosa*, *Tapirira*, *Eucommia*, *Cedrelospermum*) en Norte América, apoya que hubo un importante movimiento de taxa de latitudes medias a bajas en Norte América durante el Terciario (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994a, 1994b, 1994c; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales 1994). Hasta el momento poco se conoce acerca de las angiospermas del pre-Oligoceno de México, y la influencia de las mismas

en latitudes bajas de Norte América de la flora Boreotropical durante el Paleogeno. La presencia de estas plantas puede ser explicada por extensión de la flora Boreotropical a áreas tropicales de Norte América durante el Terciario por cambios del clima durante el Eoceno u Oligoceno. Otra hipótesis puede ser propuesta sólo a través del trabajo futuro en México.

Tabla 1.

Las letras se refieren a las especies usadas en el análisis: A, *Karwinskia axamilpense*; B, *Berchemia scandens*; Be, *Berhamniphyllum claibornense*; C, *K. calderonii*; Co, *K. caloneura*; Co, *K. colombiana*; H, *K. humboldtiana*; J, *K. johnstonii*; Ka, *K. californica*; L, *K. latifolia*; M, *K. mollis*; P, *K. parvifolia*; R, *K. rzedowskii*; Rh, *Rhamnus californica*; S, *K. subcordata*; T, *K. tehuacana*; U, *K. umbellata*; V, *K. venturata*.

L	U	S	V	C	P	H	J	M	R	T	B	Rh	Ka	A	Be	Co	C L		
1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	longitud (L)/ancho (W) 3:1	
1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	L/W 2:1	
0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	L/W 1:1	
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L/W 4:1	
1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	Apice redondeado	
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	Apice acuminado	
1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	Apice obtuso	
0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	Apice agudo	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	Apice mucronado	
1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	Base redonda	
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	Base obtusa	
0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	Base cordada	
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Base cuneada	
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	9	1	Margen entero	
0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	9	0	Margen dentado
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	9	0	Margen revoluto	
1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	9	1	Vena media recurrente	
0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	9	0	Vena media curva	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	Vena media subcda	
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	Venación eucamptodroma	
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	V. brochidodroma	
0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	Longitud 1-5-3.0	
1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	Longitud 3-1-5.0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	Longitud 5.0-10	
0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	Ancho .6-1.8	
0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	Ancho 1.9-3.0	
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Ancho 3:1	
0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	# de venas 2°, 6-9	
0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	# de venas 2°, 10-12	
1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	# de venas 2° + 12	
1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	Angulo apice 20-30°	
0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	Angulo medio 35-45°	
1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	Angulo. base 45-50°	
0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	Angulo. + 50°	
0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	9	0	1	0	9	percurrentes s/bifurcar	
1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	9	1	1	1	9	percurrent c/bifurcación	
0	1	1	9	9	0	1	9	0	1	1	1	9	0	1	9	9	9	areolas, venillas libres	
0	0	9	9	9	1	1	0	9	0	1	1	0	9	1	1	9	9	areolas, s/venillas libres	
1	0	0	9	9	0	0	0	1	0	0	0	0	9	0	0	9	9	Sn areolas	
0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	Manchas oscuras	
1	1	0	0	0	1	0	9	0	0	0	0	0	0	1	0	9	9	Venas 3° reticuladas	

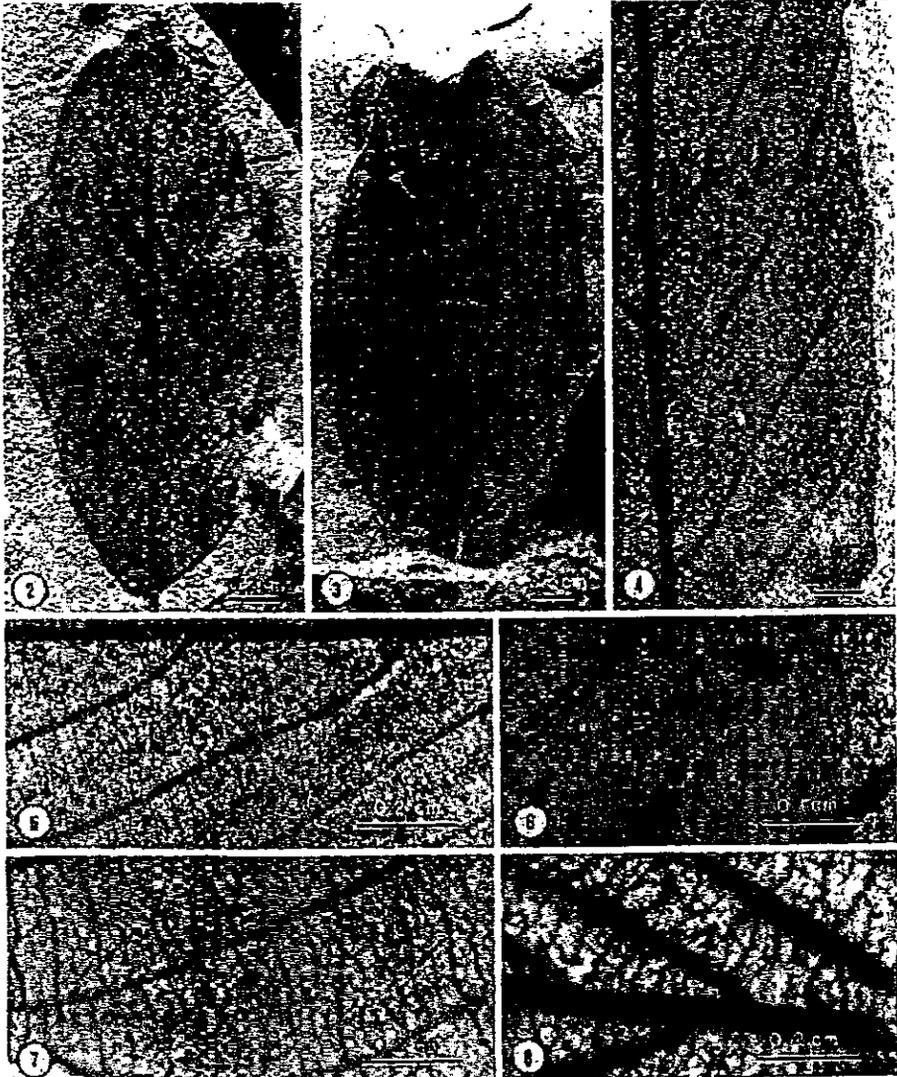
Tabla 4. Valores de las tres primeras coordenadas para los 35 caracteres.

	1 Coordenada	2 Coordenada	3 Coordenada
Longitud (L)	0.063	0.025	0.000
Ancho	0.063	0.025	0.000
Venas 2°	0.063	0.025	0.000
Long:ancho L/A 3:1	0.063	0.025	0.000
L/A 2:1	0.128	0.243	0.667
L/A 1:1	0.099	0.068	-0.000
L/A 4:1	0.151	-0.889	-0.000
Apice redondo	0.063	0.025	0.000
A. acuminado	-0.843	-0.026	0.000
Apice obtuso	0.063	0.025	0.000
Apice agudo	0.063	0.025	0.000
A. mucronado	0.128	0.243	-0.667
Base cordada	-0.886	-0.028	-0.000
Base redonda	0.063	0.025	0.000
Base obtusa	0.099	0.068	-0.000
Base cordada	0.128	0.243	-0.667
Base cuneada	-0.886	-0.028	-0.000
Margen entero	0.063	0.025	0.000
Margen dentado	0.063	0.025	0.000
Margen revoluto	0.063	0.025	0.000
V. media recurrente	0.063	0.025	0.000
V media curvada	0.063	0.025	0.000
V media sulcada	0.151	-0.889	-0.000
V. Eucamptodroma.	0.128	0.243	0.667*
V. Brochidodroma	0.112	0.107	0.000
Ang. apical 20-30°	0.063	0.025	0.000
Ang medio 35-45°	0.063	0.025	0.000
Ang base 45-50°	0.063	0.025	-0.000
Percurrente s/bifurcar	0.063	0.025	0.000
Percurrente bifurcada	0.063	0.025	-0.000
Areolas s/venas libres	0.063	0.025	0.000
Areolas, s/venillas	0.063	0.025	-0.000
Sin areolas	0.063	0.025	0.000

Manchas oscuras	0.112	0.107	0.000
Venas 3*reticuladas	0.063	0.025	0.000

Tabla 5. Valores de la varianza acumulada de los primeros tres componentes.

	Eigen-valor	Porcentaje	Acumulativo
1	1.137691	15.4946	15.4946
2	0.886820	11.8055	27.3000
3	0.789563	10.7533	38.0533
4	0.711746	9.6935	47.7468
5	0.619015	8.4305	56.1774
6	0.542352	7.3865	63.5638
7	0.509144	6.9342	70.4986
8	0.420149	5.7212	76.2201
9	0.336312	4.5803	80.8005
10	0.273355	3.7229	84.5234
11	0.223329	3.0416	87.5650
12	0.205898	2.8042	90.3692
13	0.188672	2.5696	92.9387
14	0.166763	2.2712	95.2099
15	0.151590	2.0645	97.2745
16	0.110090	1.4993	98.7738
17	0.090037	1.2262	>100%
18	-0.000004	-0.0001	100.000



Figs. 2-6 Hojas de *Karwinskia axamilpense*. Figs. 7 y 8 hojas de *K. parvifolia*

Figs. 2-6. Hojas de *Karwinskia axamilpense*. Fig. 2. Hoja completa, con base y ápice obtuso y vena media ligeramente curvada antes de llegar al ápice. IGM-PB 981 (x3). Fig. 3. Hoja incompleta, con margen entero y glándulas irregularmente distribuidas sobre la lámina. IGM-PB 1021 (x3). Fig. 4. Porción de hoja fósil mostrando el ángulo agudo de las venas secundarias con respecto a la vena media y, espacios irregulares entre ellas. IGM-PB 1022 (8x3). Fig. 5. Venas terciarias con patrón percurrente, bifurcándose una vez. IGM-PB 1023 (x2). Fig. 6. Transferencia de ejemplar con areolas irregulares que carecen de venillas libres. IGM-PB-1024 (x18). Figs. 7 y 8. Hojas de *K. parvifolia*. Fig. 7. Patrón reticulado de venas terciarias (flechas); comparar con ejemplar en la Fig. 6 (x18). Fig. 8. Patrón reticulado en áreas cercanas a la vena media; comparar con la Fig. 5.

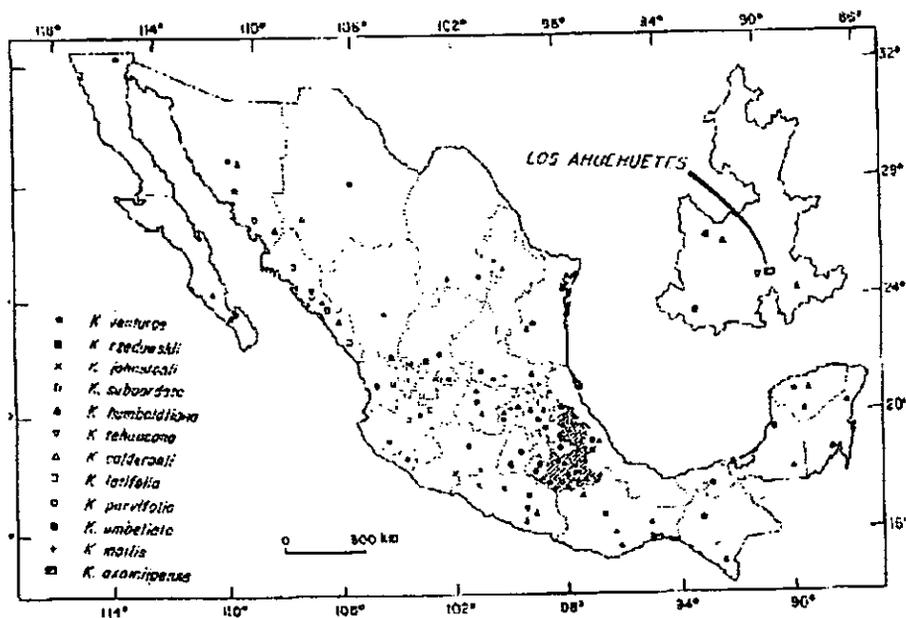


Fig.7. Distribución de las especies actuales de *Karwinskia* en México.

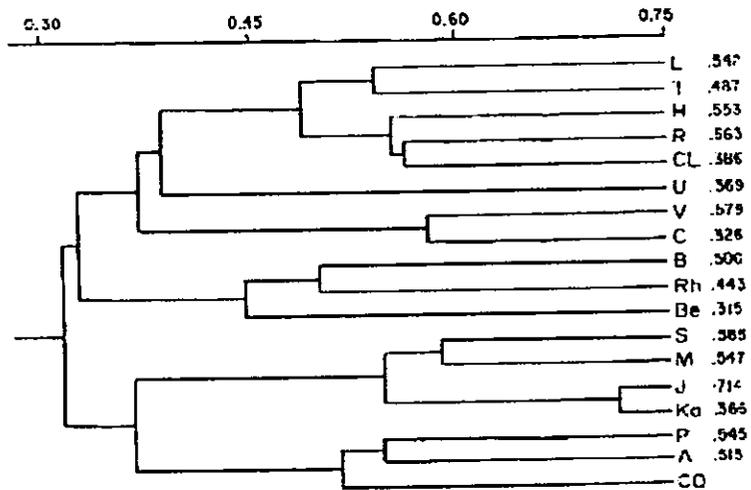


Fig. 9. Fenograma mostrando el agrupamiento de *Karwinskia axamilpense* con *K. parvifolia* y *K. colombiana*. Las letras se refieren a las especies usadas en el análisis: A, *Karwinskia axamilpense*; B, *Berchemia scandens*; Be, *Berhamniophyllum claibornense*; C, *K. calderonii*; C, *K. caloneura*; Co, *K. colombiana*; H, *K. humboldtiana*; J, *K. johnstonii*; Ka, *K. californica*; L, *K. latifolia*; M, *K. mollis*; P, *K. parvifolia*; R, *K. rzedowskii*; Rh, *Rhamnus californica*; S, *K. subcordata*; T, *K. tehuacana*; U, *K. umbellata*; V, *K. venturae*

ROSACEAE*

Introducción

Aunque, el conocimiento de los registros paleobotánicos del Terciario en México están lejos de estar completos, se ha generado una lista de taxa presentes a través del tiempo en esta área geográfica. En años recientes se ha realizado un intenso trabajo morfológico y anatómico, no sólo para la identificación de algunas plantas fósiles, con base en órganos vegetativos y/o reproductivos, sino para el entendimiento y discusión de la historia biogeográfica de la vegetación actual. Esto permite discutir sobre un fuerte nexo florístico durante el Terciario entre las altas y bajas latitudes de Norte América, que ha venido a ser evidente por la presencia en ambas áreas geográficas de *Cedrelospermum*, *Eucommia* (*Eucommiaceae*), *Karwinskia* (*Rhamnaceae*), *Salix* y *Populus* (*Salicaceae*) entre otras plantas. Por otro lado, la presencia de *Statzia* y en particular el morfotipo de hoja de *Pistacia*, que es muy similar a *Pistacia chinensis*, que sólo han sido reportadas de Alemania y Tepexi, de Rodríguez México sugieren fuertemente un intercambio entre las plantas de Europa con las provenientes de bajas latitudes de Norte América, ocurrida durante el Terciario. Las relaciones florísticas existentes, durante este tiempo, entre las bajas latitudes de Norte América, Asia y África también pueden ser documentadas y apoyadas por algunos taxa como *Berberis* (*Berberidaceae*), *Salix* (*Salicaceae*), *Copaifera* (*Leguminosae*) y *Chlorophora* (*Moraceae*) (Ramírez-Garduño, 1998; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994).

- Una versión en inglés de 3er capítulo fue sometida a *Review Of Paleobotany and Palynology*.
-

Además, se ha documentado otro grupo de plantas fósiles del Terciario que sugieren un intercambio de plantas entre las bajas latitudes de Norte América y lo que hoy es el Caribe y América Sur. Por ejemplo, algunas hojas semejantes a la actual *Comocladia* (Anacardiaceae) que crece solamente en México y las Antillas, han sido recolectadas de los sedimentos del Terciario, cerca de Tepexi de Rodríguez. El registro fósil de *Tapinira* (Anacardiaceae) proveniente de América del Norte, sugiere su desplazamiento a través del tiempo de Norte a Sur (Ramírez-Garduño, 1998; Cevallos-Ferriz y Silva-Pineda, 1995). De especial interés para el entendimiento del intercambio de plantas entre Norte y Sur América resulta la presencia de *Haplorhus* en el Terciario de Tepexi de Rodríguez. En la actualidad esta planta es endémica de las áreas xéricas de Perú (Ramírez-Garduño, 1998).

El esquema emergente de las relaciones de la vegetación de México durante el Terciario, así como la diversidad de las plantas de la Formación Pie de Vaca requieren de reconocimiento de otros taxa y, de una amplia discusión sobre el significado biogeográfico, taxonómico, y/o evolutivo de las floras en bajas latitudes del Terciario de Norte América. La discusión sobre cómo las plantas de las bajas latitudes de Norte América enriquecieron otras áreas geográficas esta fuera de los propósitos de este trabajo, pero alguna luz a este problema puede ser encontrado en Tifney (1985) y Cevallos-Ferriz y Silva Pineda, 1995). En los siguientes párrafos un muy común y distintivo morfotipo de hoja de la localidad de Los Ahuehuetes, de Tepexí de Rodríguez, Puebla, es comparado con los mismos órganos de plantas actuales y extintas dentro de las Rosaceae. Su identificación como *Cercocarpus mixteca* Velasco de León y Cevallos-

Ferriz apoya el nexa entre las plantas de bajas y altas latitudes de Norte América, en su región oeste y, ayuda a apoyar la larga historia de la flora Mexicana endémica actual.

Material y métodos

Se revisó material paleontológico del género *Cercocarpus* de la Universidad de Berkeley, (*Cercocarpus ovatifolius* Axelrod, *C. eastgatensis* Axelrod y *C. antiquus*, Lesquereux). Además se compararon bibliográficamente *C. nevadensis* Lesquereux, *C. henricksoni* Wolfe y Schom, *C. bea-anae* Becker, *C. orestesi* Knowlton, *C. nanophyllus* Wolfe y Schom y, *C. linearifolius* Axelrod.

Para el análisis de taxonomía numérica se utilizó la versión 1.8 del programa NTSYS. Se construyó una matriz básica de datos con 10 caracteres, 33 estados de carácter y 21 Otu's de tipo doble estado. El fenograma obtenido (Fig. 1) sirvió para confirmar la identificación basada en las observaciones morfológicas.

Descripción Sistemática

Clase: Magnoliopsida

Subclase: Rosidae

Orden: Rosales

Familia: Rosaceae

Subfamilia: Rosoideae

- Una versión en inglés de 3ste capítulo fue sujeta a Review Of Paleobotany and Palynology.
-

Tribu: Roside

Género: *Cercocarpus* Kunth

Especie: *Cercocarpus mixteca* sp. nov. Velasco de León y Cevallos-Feriz

Holotipo: Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, número de catálogo IGM-PB 1159 (Fig.2).

Localidad: Los Ahuehuetes, de la Formación Pie de Vaca, al sur del Río Axamilpa, al noroeste de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. 18°35'30"N, 97°55'15"W.

Edad: Oligoceno

Etimología: El epíteto específico, *mixteca*, se refiere al nombre dado al área geográfica donde aflora la Formación Pie de Vaca.

Diagnos: Hojas obovadas, ápice obtuso a redondeado; base cuneada a decurrente; margen serrado irregularmente en el primer cuarto de la lámina, con 2-4 dientes rosoides; venación pinnada simple, craspedodroma, con una vena media recta hacia el ápice, de 2-4 pares de venas secundarias que se originan en ángulos de 10-20° a partir de la vena media, areolas arregladas al azar, mal desarrolladas.

Descripción: Treinta hojas completas y 100 fragmentos son conocidos. Hojas obovadas, con longitud de 1.3 (1.1-1.8) cm y ancho de 0.5 (0.4-0.7) cm; relación largo-ancho de 3:1. lámina simétrica, base cuneada a decurrente, ápice obtuso a redondeado. Margen serrado en su primer cuarto, serración irregular, presentando de dos a cuatro dientes en la mayoría de los ejemplares, aunque en dos de ellos sólo se notan dos dientes, sinuos angulares y dientes agudos (Fig. 3 y 4). Vena media recta llegando al ápice de la hoja. Venas secundarias 2-4 terminando en los dientes y originándose de la vena media con ángulo que varía de 10-20°. En la mayoría de los ejemplares no se observa claramente la definición de venas terciarias de recorrido curvo; areolas de contorno irregular más o

menos cuadrangulares y con disposición al azar.

Discusión

Las hojas fósiles pueden ser asignadas a la familia Rosaceae basados en la presencia de dientes primarios del tipo rosoides, venas terciarias que forman ángulos agudos con las secundarias y tienden a adelgazarse en el área intercostal y, venas terciarias débiles (Fig. 2, Wolfe, J. com. pers., 1998). Dentro de las Rosaceae, la tribu Roside está caracterizada por tener hojas con margen entero o serrado, dentición primaria, y venación pinnada craspedodroma o camptodroma. *Cercocarpus mixteca* comparte con esta tribu y, especialmente con *Cercocarpus* la forma de las hojas, el margen serrado en el primer cuarto de la longitud, dientes primarios, venación pinnada simple craspedodroma así como 3-20 pares de venas secundarias. Así mismo tiene venas terciarias con ángulos agudos respecto a las secundarias y transversas en el área intercostal, con un patrón de débil a fuertemente percurrente (Lis, 1992).

El género *Cercocarpus* ha sido revisado sistemáticamente tres veces en esta centuria (Rydberg, 1913; Martin, 1950; Lis, 1992), sin embargo, no ha habido consenso en la delimitación infragenérica. Por ejemplo, Rydberg (1913) reconoce 21 especies, Martin (1950) distingue 6 especies, y Lis (1992) propone el reconocimiento de 10 especies con algunas variedades. En todas estas monografías los caracteres de las hojas han sido usados para circunscribir especies y variedades. La arquitectura de la hoja fue usada en la revisión de *Cercocarpus* por Lis (1992) y los caracteres observados en el material fósil son de este tipo, por lo que su esquema taxonómico es seguido en un análisis fenético. Dos especies

actuales, *Cercocarpus rzedowskii* Henrickson y *Cercocarpus mexicanus* Henrickson, son añadidas ya que la autora no tuvo acceso a este material, al momento de llevar a cabo su revisión. El análisis fenético realizado con las plantas actuales conserva, en general, los cuatro complejos propuestos por Lis (1992), *C. rzedowskii* y *C. mexicanus* se agrupan con el complejo *C. betuloides*. El material fósil de Los Ahuehuetes fue comparado con las especies fósiles del mismo género. *Cercocarpus bea-annae* Becker fue primero reportada para la flora de Ruby, Montana (Becker, 1961; 1969); Sin embargo, Axelrod (1987) sugiere que esta especie es un sinónimo de *C. linearifolius* Axelrod. Otras especies fósiles en la comparación son *C. nanophyllus* Wolfe y Schorn del Oligoceno de Creed, *C. orestesii* Knowlton del Eoceno de Colorado, *C. ovatifolius*, y *C. eastgatensis* Axelrod del Mioceno de Eastgate en Nevada, y *C. antiquus* Lesquereux del Mioceno de Midlegate, Nevada. Finalmente, *C. cuneatus* Dorf no es incluido aquí ya que en una revisión reciente es considerado un miembro de *Holodiscus* (Wolfe y Schorn, 1990).

Comparación con especies actuales.-

El género está compuesto de 12 especies actuales, de estas 7 crecen en México. No todos los caracteres foliares usados por Lis (1992) están conservados en el material fósil, por lo tanto solamente 33 de los 40 estados originales de Lis (1992) fueron usados en este estudio. Un ensayo usando estos 33 estados de carácter produce un fenograma similar al obtenido utilizando 40 caracteres, sugiriendo que la comparación fenética es válida. A partir del análisis de agrupamiento un solo fenograma fue obtenido en el cual dos grupos mayores son reconocidos, cada uno tiene especies actuales y fósiles (Fig. 2). En el primer grupo mayor se observan dos subgrupos *C. mixteca* está ligada a *C. paucidentatus*, basado en la serración restringida del primer cuarto distal, ángulo de sus venas secundarias y al poco desarrollo de sus areolas; sin embargo, ellas

difieren en la forma de las areolas y el número de venas secundarias. En este primer subgrupo fenético el complejo *C. betuloides*, *C. montanus* var. *montanus* y *C. fothergilloides*, tienen hojas más grandes y con más dientes que *C. mixteca* y, en los dos primeros taxa, estos dientes pueden estar presentes hasta la mitad distal de la hoja. El segundo subgrupo con 7 especies actuales está muy alejado de *C. mixteca*.

Dentro de este subgrupo *Cercocarpus mexicanus* y *C. rzedowskii* están caracterizados por su margen revuelto y entero y la presencia de criptas estomáticas, las cuales están ausentes en *C. mixteca*. De las siguientes especies del complejo *C. fothergilloides*: *C. minutiflora* y *C. mojadensis* difieren en el número de venas con *C. mixteca*; *C. nanophyllus*, *C. traskiae* y *C. pringlei* forman otro el otro subgrupo y están completamente alejados de *C. mixteca*. Finalmente, el complejo *C. ledifolius* que en el fenograma corresponde al otro grupo mayor presenta venación reticulodroma y cladodroma, por lo que se encuentra separado del resto de las especies actuales.

Comparación con fósiles.

Cercocarpus bea-annae del Oligoceno de Montana está fenéticamente ligado a *C. mixteca* (49 % índice de similitud), ya que ambos presentan margen serrado en el cuarto distal de la lámina de la hoja. Sin embargo, estas especies son diferentes con respecto a la longitud, número de venas secundarias y forma de la lámina y ápice de la hoja. Asimismo existen diferencias de las hojas de la nueva planta de Tepexi de Rodríguez, con respecto a las hojas de otras plantas fósiles. En *C. henricksonii* la hoja tiene más dientes y el margen serrado se prolonga hasta la mitad de la lámina. En el fenograma se agrupan *C. ovatifolius* (Fig.7), *C. eastgatenis*

(Fig. 8), *C. antiquus* (Fig. 6) y *C. orestesi* los cuales tienen más venas secundarias y difieren en la forma y tamaño de la lámina comparado a *C. mixteca*. *Cercocarpus nevadensis* se agrupa a una especie actual (*C. Minutiflora*) y, presenta diferencia con *C. mixteca* en la forma, y tamaño de la hoja, porcentaje de serración, y venas secundarias. La especie fósil más alejada de *C. mixteca* en el fenograma es *C. nanophyllus*, que presenta margen entero y venación cladodroma. Después de comparar los estados de carácter de *C. mixteca* con los de las plantas actuales y fósiles, los resultados indican que se trata de una nueva especie. De acuerdo con Sneath and Sokal (1973) el índice de similitud entre un par de Otu's debe de ser de 0.80 o mayor, y el índice de similitud obtenido es de 0.70. Por lo tanto *C. mixteca* es una nueva especie, relacionada con *C. paucidentatus* del complejo *C. montanus* que se encontraba diferenciado en las bajas latitudes de Norte América para el Oligoceno.

La subfamilia Rosoideae está representada desde el Eoceno medio por hojas de *Cercocarpus*, *Rubus*, aff. *Kernia* y, aff. *Duchesnea* de la flora de Republica, Washington (Wolfe y Wher, 1988). Después, durante el Oligoceno *Cercocarpus* presentaba ya una importante diversificación, basado en el incremento de su área de distribución. El complejo *C. montanus* estuvo representado por *C. henricksonii* y *C. mixteca*, el complejo *C. ledifolius* estuvo representado por *C. nanophyllus*.

Dentro del complejo *C. fothergilloide*, las hojas de *C. ovatifolius*, y *C. eastgatenisis* han sido interpretadas como plantas que vivieron en ambientes más méxicos, mientras que las de *C. antiquus* representan una planta que creció bajo condiciones más secas (Axelrod, 1985). Este cambio en los caracteres, de méxicos a xéricos, encontrados en las hojas fósiles, con base en la reducción en el tamaño de las hojas, en el número de dientes y, en el grado de pubescencia, puede tener su contraparte en los taxa actuales. Por ejemplo, gran plasticidad de variación morfológica

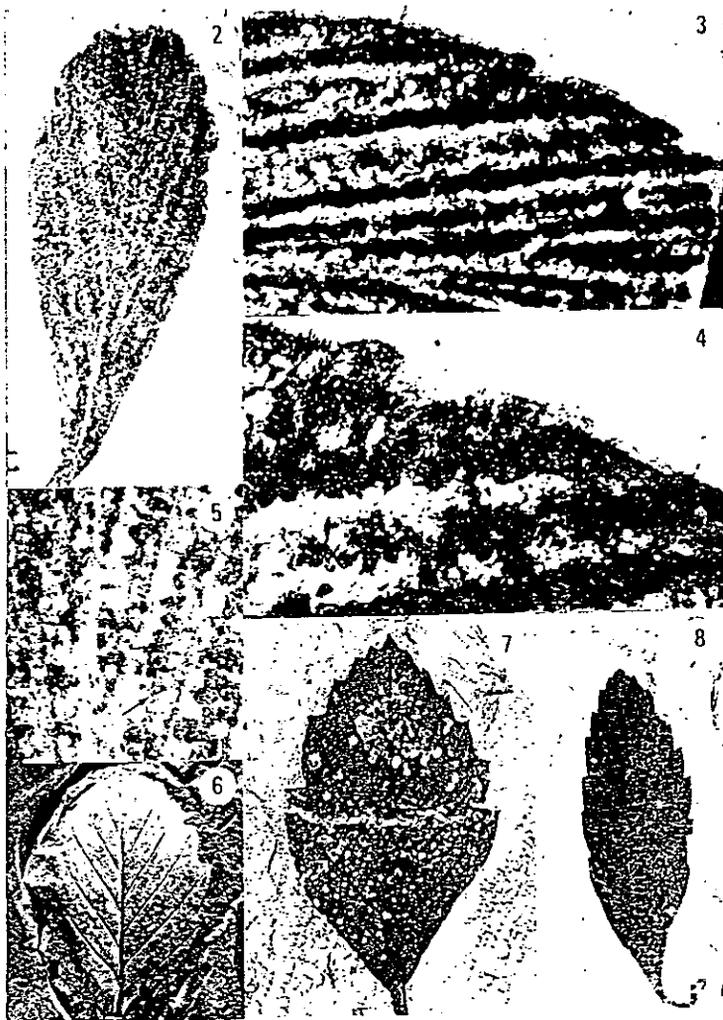
puede ser encontrada en el complejo *C. fothergilloides*. *Cercocarpus macrophyllus* y *C. pringlei* crecen bajo condiciones húmedas en bosques de *Quercus-Pinus* en el norte, centro este y sur de México. En contraste *C. fothergilloides* y *C. mojadensis* crecen en vegetación esclerófila y chaparral en norte y sur de México.

La morfología de *C. mixteca*, especialmente sus hojas micrófilas y el margen serrado, sugiere que la planta creció en un ambiente subhúmedo. Esta información está de acuerdo con interpretaciones ambientales previas de la localidad de los Ahuehuetes. Al cambiar las condiciones ambientales, estas plantas o sus descendientes, pudieron radiar a nuevos habitats, como los matorrales esclerófilos en el centro de México o en bosques de *Pinus-Quercus* en el noreste y noroeste de México, donde los miembros actuales del complejo *C. montanus* crecen. Nuevos estudios de *Cercocarpus* en bajas latitudes de Norte América pueden ayudar a documentar su distribución actual.

TABLA 1 Matriz de datos para análisis aglomerativo. 0 = ausencia, 1= presencia, 9 = desconocido.

Mo	Pa	Bet	Mi	Tr	Fo	Pr	Mj	Mp	Le	Mix	He	Na	Or	Be	Ov	Es	An	Me	Rz
0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0
0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0
1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1
0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	9	9	1	1	0	9	9
1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9	9	1	1	1	9	9
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	9	9	0	0	1	9	9

Las letras se refieren al epíteto específico de las especies *Cercocarpus*.
 Ant = antiquus, Be = bea annae, Bet = betuloides, Eas = eastgatensis, Fo = fothergilloides, He = henricksonii, Le = ledifolius, Mp = macrophyllus, Mi = minutiflorus, Mix = mixteca, Mex = mexicanus Mj = mojadensis, Mo = montanus, Na = nanophyllus, Ne = nevadensis, Or = orestesi, Ova = ovatifolius Pa = paucidentatus, Pr = pringlei, Rz = rzedoswkii, Tr = traskiae.



Figs. 5-8 Hojas de *Cercocarpus mixteca*. Fig. 6 *Cercocarpus antiquus* Fig.
 7 *Cercocarpus ovatifolius* Fig. 8 *Cercocarpus eastgatensis*.

Figs. 2-8. Hojas de *Cercocarpus mixteca*. Fig. 2. Hoja completa con ápice obtuso a redondeado, base cuneada y margen irregularmente serrado en el cuarto distal de la lamina. IGM-PB 1159 (x 7). Fig. 3 Venas secundarias con ángulo 10-20° de la vena media. IGM-PB 1160 (x 10). Fig. 4. Diente rosado y venas terciarias débiles. IGM-PB 1161 (x .30). Fig. 5 Areolas que tienden a ser cuadrangulares. IGM-PB 1162 (x 50). Fig. 6. Hoja de *C. antiquus*. UCMP 1187 (x 1). Fig. 7. *C. ovatifolius*. UCMP 7039 (x 7). Fig. 8. *C. eastgatensis*. UCMP 7029 (x 2).

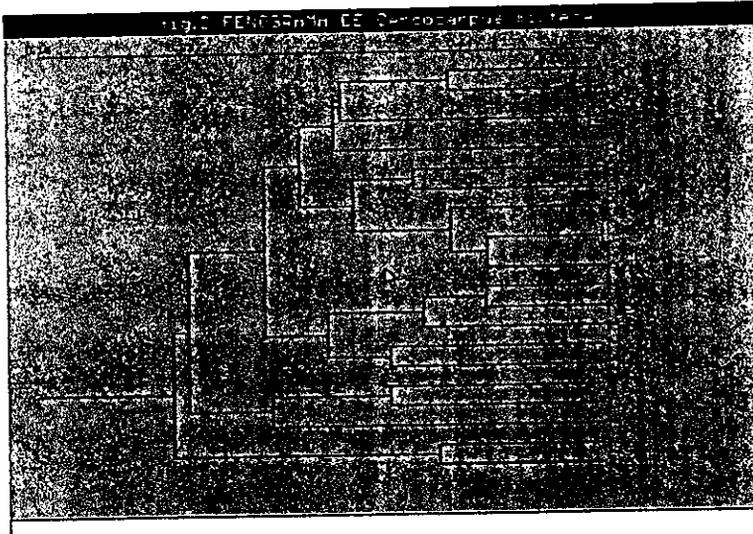


Fig.2. Fenograma mostrando el agrupamiento de *Cercocarpus mixteca*. Las letras se refieren al epíteto específico de las especies *Cercocarpus*. Ant = *antiquus*, Be= *bea annae*, Bet = *betuloides*, Eas = *eastgatensis*, Fo= *fothergilloides*, He = *henricksonii*, Le = *ledifolius*, Mp = *macrophyllus*, Mi = *minutiflorus*, Mix = *mixteca*, Mex = *mexicanus* Mj= *mojadensis*, Mo = *montanus*, Na = *nanophyllus*, Ne= *nevadensis*, Or = *orestesi*, Ova = *ovatifolius* Pa = *paucidentatus*, Pr= *pringlei*, Rz = *rzedoswkii*, Tr = *traskiae*.

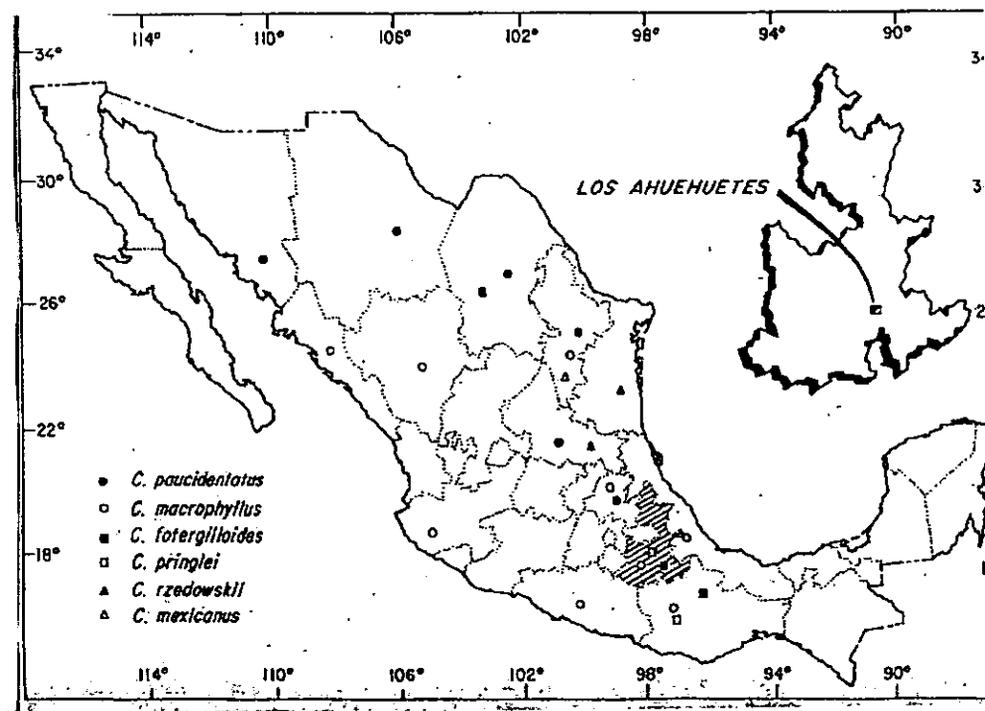


Fig. 3 Mapa de la distribución de las especies de *Cercocarpus*

Apendice

Ejemplares revisados del Herbario nacional (Mexu), de los cuales las hojas fueron aclaradas.

Cercocarpus fothersgilloides var. *pringlei*.- Oaxaca, Guadalupe Coatepec, # 3674; Oaxaca, Nochistlán, # 540943; Oaxaca, Nochistlán, San Miguel, Huautla 54276; Oaxaca, Tamazulapan; Oaxaca, Teposcolula-Yucunama; Puebla, Cuicatlán, Tonaltepec. Oaxaca, Chila-Huajuapán de León; Puebla, Ixcaquixtla-municipio de Atenayuca; Puebla, Cerro Yultepec; Puebla, Zapotitlán Salinas; Oaxaca, cerro del Obispo, Distrito de Zimatlán: Sierra las Vigas, cañón de Jame, 12 km. al noreste de Jame: Sierra del Burro, al oeste de Villa Acuña. Tamaulipas, Rincon de las Vacas 7 km al noreste de Miquihuana.

C. ledifolius. Parque Nacional San Pedro Mártir. A 1 de milla al este de puente de inspiración. Pine mountains.

C. rzedowskii Tamaulipas, noroeste de Jaumave: 10 km al noroeste de Miquihuana; San Luis Potosí, Guadalcázar. 3 km al norte de la Joya de Herrera, Municipio Bustamante; San Luis Potosí 4 km al este de Santa Ana Pozas, Municipio de Guadalcázar; Tamaulipas el cargadero 15 km al noroeste de estanque de los valles, Municipio de Miquihuana.

C. macrophyllus. Oaxaca, 13 km. Al norte de Telixtlahuaca. Puebla, Municipio de Quiotepec. Municipio de Bolaños, 3 km al oeste del cruce Tuxpan de Bolaños; Durango, Municipio de Pueblo Nuevo (cuesta colorada); Nuevo Leon Cerro el viejo, Municipio de Arramberri; Zacatecas, Cerro de Piñones, Municipio de Juchipila; Michoacán, Cerro el Calvario. Colima 32 km al suroeste de Colima; Jalisco, Talimán; Hidalgo, Parque Nacional el Chico; Veracruz, Huayacocotla.

C. paucidentatus. Nuevo León, 5 km al este de la estación de Morena, Municipio de 14; camino de Cieneguillas a Padilla cerca de Galena; Querétaro, Ladera noroeste de la sierra Peña Azul 6.5 km al suroeste de Vizarrón, Municipio de Cadereyta.

C. mojadensis. Coahuila, Sierra de Parras; Nuevo León, poblado de San Rafael

Ejemplares Fósiles revisados de Berkeley, California.

C. eastgatensis.-7016,7021, 7026, 7027, 7029, 7030, 7032
(Eastgate,Nevada)

C. ovatifolius.- 7043, 7039, 7052, 7048, 7042 (Eastgate, Nevada)

C. antiquus.- 1888, 1885, 1888, 1882, 1886, 1884, 1883) Buchanan
Tunnel, California

DISCUSION GENERAL

Si bien es importante realizar estudios taxonómicos para conocer la diversidad en el registro fósil, no es menos importante tratar de determinar bajo que condiciones ambientales, climáticas, ecológicas, etc. surgieron los taxa presentes. Este aspecto involucra estudios paleoecológicos que no habían sido abordados para angiospermas en México. Se necesitan conocer diferentes aspectos de la biología de los taxa, así como de los ambientes donde ellos vivieron y evolucionaron, para realizar una propuesta del tipo de comunidad que pudieron integrar. Por esta razón en la primera parte de la tesis se trabajó con el aspecto taxonómico de *Karwinskia* y *Cercocarpus* para entender problemas de variación dentro de los individuos y la variación ligada a respuestas al ambiente.

Un aspecto importante en la taxonomía, fué la elección de los tipos de caracteres que se utilizaron en la comparación de las diferentes hojas, así como el método a emplear. A diferencia de los trabajos botánicos, no se utilizaron estructuras reproductoras sino órganos vegetativos, por ser estos últimos más abundantes en el registro paleontológico y, como han propuesto Hickey y Wolfe (1975) estos caracteres también tienen importancia filogenética. La herramienta que se utilizó fué la taxonomía numérica, que permite comparar un mayor número de caracteres para establecer la similitud global. La utilización de la arquitectura foliar en estudios de este tipo presenta cierta dificultad, ya que la mayoría de las revisiones taxonómicas se basa en caracteres morfológicos y hay que empezar a formar una colección de referencia de hojas aclaradas para

crear una base de datos de la arquitectura foliar de especies actuales, como en el caso de *Karwinskia*. En este género se han utilizado algunos caracteres como tamaño y color de la lámina para la separación de especies actuales. En contraste los caracteres usados en las hojas fósiles, incluyen venación de alto orden, presencia y disposición de glándulas, etc. Los estudios de arquitectura foliar con órganos de plantas fósiles aportan información al conocimiento de las plantas actuales. En el caso de *Cercocarpus* las últimas revisiones taxonómicas del género utilizan la arquitectura foliar y esto "facilitó" la comparación, aunque desafortunadamente no todos los caracteres utilizados con las especies actuales se conservan en los fósiles, se utilizó el mayor número posible. El número de especies actuales y fósiles de *Cercocarpus* es mucho mayor, que, por ejemplo el de *Karwinskia*, aquí se aprovechó las ventajas de la técnica numérica que permite trabajar con muchos Otu's y procesa los datos con rapidez. Se realizan mayor cantidad de ensayos en poco tiempo, es decir, se utilizan diferentes coeficientes de similitud para encontrar el más adecuado en la obtención de fenogramas. El uso de este método se consideró adecuado, pues utilizando los mismos caracteres, sin ser evaluados numericamente diferentes personas pueden llegar a resultados distintos.

Relacionado con la distribución de las dos especies nuevas, se discute la distribución actual y la probable área de origen y de radiación, así tenemos para *Karwinskia* que si bien en la actualidad el mayor número de especies se encuentra en México, y presentan dos especies en Sur América, el registro fósil que se conoce la sitúa en una área más norteña donde a la fecha no se ha propuesto un paleoambiente, que permita analizar los cambios en este taxa con respecto a los ambientes donde en la actualidad crece. Para *Cercocarpus* se tiene un mayor registro paleontológico y, se ha propuesto que el género cambió de vivir en

condiciones más mésicas a más xéricas (Axelrod, 1985) y aun en la actualidad posee gran plasticidad en la variación morfológica, por ejemplo, el complejo *C. fothergilloides*. Se podría seguir ejemplificando con el resto de los géneros que han sido identificados en las comunidades donde se ha registrado su crecimiento, pero se estaría en un error al estudiar a los taxa de forma aislada, ya que se debe considerar que uno de los enfoques que ha privado por mucho tiempo y ha obstaculizado el enfoque paleoecológico es tratar de comparar el listado de alguna asociación fósil con la composición actual. Ya que se ha supuesto que las condiciones ambientales han permanecido iguales a través del tiempo, o que los taxa han permanecido inmutables y así se han realizado reconstrucciones basadas en el número de géneros comunes. A través de esta metodología cada investigador al utilizar dichos listados puede llegar a resultados y conclusiones diferentes.

Otra enfoque usado en los estudios paleoecológicos es tratar de reconocer patrones de las comunidades con respecto al clima, en este caso su fisonomía, que es independiente de la composición florística. De ahí la importancia de aplicar una metodología que permita conocer las condiciones en las que se desarrollaron las comunidades. Wolfe y Upchurch (1986) fueron de los primeros en utilizar una metodología estadística para crear una base de datos y tratar de extrapolar los valores de las variables climáticas de localidades actuales, a las variables de paleocomunidades actuales mediante modelos matemáticos. El mismo Wolfe (1994, 1995) ha variado su método de utilizar al principio el análisis de componentes, después un análisis de correspondencia, para llegar finalmente al uso del CCA. También ha modificado el número de

caracteres empleados, desde 2 caracteres hasta 31, encontrando que el utilizar CCA y 31 estados optimiza los resultados, debido a los intervalos de error son mínimos. Otros autores han realizado críticas a sus modelos y número de caracteres usados (Dolph y Dilcher, 1980). Sin embargo han usado la base de CLAMP, modificando el número de localidades y han utilizado también métodos diferentes, por ejemplo los trabajos de (Wieman, et al., 1998; Wing y Greenwood, 1993; Gregory, 1994; Gregory y McIntosh, 1996) quienes en lugar de utilizar una regresión lineal, usan una regresión múltiple, los % de error para las variables esperadas por estos investigadores son diferentes. La mayoría de estos trabajos tienen en común que utilizan la misma base que como ya se mencionó, está basada en plantas y comunidades que se distribuyen en latitudes altas. Para México en este trabajo se adicionan localidades más hacia el sur y encontramos que en la temperatura y precipitación los errores en ocasiones son mayores a los citados por Wolfe y otros autores, por lo que es necesario realizar recolectas en mayor número de localidades y comunidades para entonces evaluar con mayor precisión cuál es intervalo de error en las diferentes variables climáticas esperadas.

Otro aspecto importante al tratar de proponer el tipo de clima y la comunidad que pudo haber existido en Los Ahuehuetes es el número de clasificaciones existentes para ambos. La clasificación propuesta por Wolfe (1985), se fundamenta en que los coeficientes de correlación entre estados de carácter y variables tienen valores superiores a 0.70 para la variable temperatura, y como se expuso se utiliza para uniformizar con la clasificación utilizada por la literatura paleobotánica después de los 80s.

Otras clasificaciones para las comunidades consideran la estructura. En nuestro estudio es difícil considerarla ya que al faltar datos de la estructura que pudo haber tenido la localidad es difícil discutir por ejemplo cuanto ha cambiado con respecto a comunidades que hoy viven en la

zona. Estudios realizados por Valiente-Banuet *et al.*, 1998, proponen que el chaparral que hoy existe en el Valle de Tehuacán pudo haberse originado desde el Terciario, debido a la tendencia a la aridez que se inicia a partir de los cambios climáticos del límite Eoceno-Oligoceno y explican por ejemplo que la diversidad que hoy existe, 90+6 especies, se puede deber a la mezcla de especies del Terciario y a las que se desarrollaron posteriormente en el Cuaternario. En relación a los matorrales xerófitos que se desarrollan en la zona no existe nada escrito acerca de su probable origen.

Por otro lado si bien existe un porcentaje de error al utilizar la fisonomía foliar, hasta ahora es el método más apropiado para conocer el paleoclima. Si se relaciona esta información con caracteres que en ocasiones quedan conservados en los fósiles como tipo de estomas y, cantidad y tipo de tricomas y, forma y tamaño de areolas que también son una respuesta más fina al tipo de ambiente (Hickey, 1977), nuestros resultados serán más ricos y confiables. Estudios más "finos" de tipo tafonómico como los realizados por Burham (1993), permiten inferir la edad de las paleocomunidades y aún proponer su estructura. La evaluación de manera conjunta de los datos proporcionados por los fósiles, con los de otros paleoindicadores como minerales, estructuras primarias y secundarias de las rocas acercan más a una propuesta de paleoclima mejor fundamentada.

En el caso de México los estudios paleobotánicos son pocos, y los paleoecológicos son nulos. El área por estudiar del territorio es muy extensa. Por ejemplo sería importante conocer condiciones climáticas más específicas de edades previas a la de Los Ahuehuetes (Paleoceno y

Eoceno) en los estados del norte de México, que nos permitan confirmar la migración propuesta a finales del Eoceno de floras del sureste de Estados Unidos hacia el sur en busca de condiciones más propicias. Ya que si bien se conoce de géneros en común con la flora de Estados Unidos y Asia, también existen elementos nuevos que evolucionaron en nuestro territorio.

Perspectivas

Una de las dificultades para realizar estudios comparativos con comunidades actuales es la cantidad de datos (especies) y factores que se va a comparar y, si bien el factor climático es muy importante actúa de manera conjunta con factores edáficos y topográficos. Respecto a la información sobre estos aspectos el conocimiento en muchas localidades fósiles de México es escaso o nulo, por lo que se necesita el conocimiento del marco geológico para comprender como estos cambios en la geomorfología han impactado a las comunidades además del clima.

Otro aspecto que no ha sido desarrollado en México es la investigación tafonómica que permite realizar inferencias más detalladas dentro de una localidad y entender si la asociación de fósiles corresponde a una sola comunidad o mezcla de ellas. Además, un estudio de este tipo, permite conocer acerca de la diversidad y abundancia de los taxa presentes, que nos dan más elementos en la proposición de una paleocomunidad. Este aspecto puede sesgar mucho los datos en un estudio paleoecológico si no es considerado.

Es importante efectuar estos estudios en el mayor número de localidades donde existen macrofósiles de plantas independientemente a si existe ya una "propuesta" de paleoambiente como resultado por ejemplo, de estudios polínicos, para poder comparar los resultados y

poder enriquecer el conocimiento de los cambios en el clima en un número cada vez mayor del territorio mexicano. De lo anterior podemos concluir que si bien en México no existen estudios de este tipo, es necesario empezar a efectuarlos y utilizar datos ya existentes para poder integrarlos en los resultados, porque como se mencionó en la introducción, el utilizar la técnica de fisonomía foliar no necesariamente excluye a otra información como anatomía y, aún el considerar el ambiente donde vive el taxa más cercano con sus debidas "restricciones". Los estudios paleoecológicos son de tipo integrativo.

Al conocer mejor las condiciones en las que han surgido las comunidades se podrán entender mejor los procesos evolutivos de éstas y probablemente se sabe que impacto pueden tener los cambios climáticos que se están dando sobre las diferentes comunidades de plantas.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Abbott, C.G., y Fowle, F.E., 1913. Volcanes and climate: Smithsonian Institution Miscellaneous Collections 60 (29): 1-24.
- Axelrod, D. I. 1939. A Miocene flora from the western border of the Mohave desert. Carnegie Institution of Washington Publication 516: 1-129.
- Axelrod D.I. 1985. Miocene floras from Middlegate Basin, west-central Nevada: University Of California Publications in Geological Sciences129, 279 p.
- Axelrod D.I. 1987. The Late Oligocene Creede flora, Colorado. University . California Publication Geological Science. 130: 1-235.
- Bailey, J. W., y Sinnot, E.W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. Science 41:831-834
- Bailey, J.W., y Sinnot, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of Angiosperm leaves. American Journal of Botany .3:34-39.
- Becker, H.F. 1961. Oligocene plants, from the upper Ruby River Basin, southwestern Montana Memoir Geological Society American 82. 127 pp
- Becker, H.F. 1969. Fossil plants of the Tertiary Beaverhead basins in southwestern Montana, Palaeontographica Abt.B. 127:1-142, pl.1-44.
- Bradley, R.S, y England, J. 1978. Volcanic dust influence on glacial mass balance at high latitudes Nature :271: 736-738.
- Brizicky, G.K. 1964. The genera of *Rhamnaceae* in the southeastern United States. Journal Arnold Arboretum 45: 439-463.
- Brooks, C.E.P. 1949. Climate through the ages. New York, McGraw-Hill, 395 p.
- Cavalier, C.1979. La limite Eocène- Oligocène en Europe occidentale. Mémoir Science Géology, 54:280 pp
- Burham, R. 1993. Taphonomic approaches to time resolution in fossil assemblages. In: Short courses of Paleontology Kidwell Susan y Ana K.

- Behrensmeyer. (ed). A Publication of the Paleontological Society. Pp 57-78.
- Cavalier, C., Châteauneuf, J.J., Pomerol, C., Rabussier, D., Renard, M. y Vergnaud-Grazzini, C. 1981. The geological events at the Eocene/Oligocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 36:223-248.
- Chaney, R. W. 1924. Quantitative studies of the Bridge Creek flora. *American Journal of Science* 8:127-144.
 - Chaney, R.W., y Sanborn, E.I. 1933. The Goshen flora of West-Central Oregon Carnegie Institution Washington Publication 435, 103p.
 - Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Barajas-Morales, J. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: *Leguminosae*. *IAWA Journal* 15 (3): 229-245
 - Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Silva-Pineda, A. 1996. Aspectos de la historia de la vegetación de México con base en macrofósiles de angiospermas. *Boletín Sociedad Botánica de México* 58:99-111.
 - Crisci, J.V., y López, M.F.A. 1983. Introducción a la Teoría y práctica de la Taxonomía numérica. Washington, D.C.: Organization of Americas States. Serie de Biología #26.
 - Davis, J.M., y S.E. Taylor. 1980. Leaf physiognomy and climate: a multivariate analyses. *Quaternary Research* 14:337-348
 - Dilcher, D.L. 1993. A Paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of Southeastern North America. In: Graham, (ed.), *Vegetation and Vegetational - History of Northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam. pp 39-59
 - Dolph, G.E. y D.L. Dilcher. 1980. Variation in leaf size with respect to climate

- in Costa Rica. *Biotropica* 12:91-99.
- Dorf, E. 1930. Studies of the Pliocene Paleobotany of California. Carnegie Inst. Wash. Publ. 412
 - Dugand, A. y Johnston, M.C. 1966. A new *Karwinskia* (*Rhamnaceae*) from Northern Colombia. *Phytologia* 13: 377-379.
 - Ehleringer, R.J. y Clark, C. 1988. Evolution and adaptation in *Encelia* (ASTERACEAE) *In*: Leslied G. y S.K. Jain (eds.), Plant Evolutionary biology, Pp 221-248. Chapman and Hall, New York, NY.
 - Everdern, J.F. y James, G. T.1964. Potasium-Argon dates and the Tertiary floras of North America. *Journal Science*. 262:945-974.
 - Fernández, N. R. 1986. Rhamnaceae. In Flora de Veracruz. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. Fasc. 50 Pp 36-41.
 - Fernández, N. R. 1988. El Género *Karwinskia* Zuccarini (Rhamnaceae) en México. M. Sc. Thesis Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México, D.F. 89p.
 - Fernández, N. R. y Waksman, N. 1992. Una especie nueva de *Karwinskia* (Rhamnaceae) de Tehuacan, Puebla, México. *Phytologia* 73: 435-438.
 - Ferguson, D.K. 1985. The origin of leaf-assemblages, new lighth on an old problem. *Review Palaebotany and Palynology*. 46: 117-188.
 - García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Ed Indianapolis. México Pp 217
 - Gastaldo, R.A. 1991. Plan Taphonomic character of the Late Carboniferous Hamilton Quarry, Kansas, USA: preservation modes of Walchain conifers and implied relationships for residency time in aquatic environments. *In*: J. Kovar-Eder, (eds), Paleovegetational Development in Europe and region Relevant to its Paleofloristic evolution. Museum of Natural History, Vienna. Pp 393-399
 - Givinish, T. J. 1979. On the adaptative significance of leaf form. *In* Solbrig,

- O.T., S. Jain, G.B. Johnson, y P.H. Raven (eds.), Topics in plant population biology, Columbia Univ. Press. New York. Pp 375-407.
- Givinish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forest. In E. Medina, H.A. Mooney, y C. Vázquez-Yáñez (eds), Physiological ecology of plants of the wet tropics Dr. W. Junk, The Hague, Pp51-84.
 - Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In T.P. Ramamorthy, R. Bye, A. Lot. y J. Fa (eds.), Biological diversity of Mexico: origins and distribution, Oxford University Press. Pp109-127
 - Grier, C.C. y Running, S.W. 1977. Leaf area of mature north estem coniferous forest: relation to site water balance. Ecology 58:893-899
 - Gregory, K.M.1994. Palaeoclimate and palaeoelevations of the 35ma Florissant flora, Front Range, Colorado. Palaeoclimates 1:23-57
 - Gregory K.M. y C. McInstohs 1996. Paleoclimate and palaeoelevation of the Oligocene Pitch-Pinnacle flora, Sawatch Range, Colorado. Geological society of American Bulletin 108:545-561
 - Henrickson, J. 1987. Two New species of *Cercocarpus* (Rosaceae) from Mexico. Systematic Botany 12(2): 293-298.
 - Herman, A.B., y Spicer, R.A. 1996. Paleobotanical evidence for a warm Cretaceous Artic Ocean. Nature. 380: 330-332.
 - Herman, A.B. y Spice, R.A. 1997. New quantitative paleoclimate data for the Late Cretaceous Arctic; evidence for a warm polar ocean. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 128:227-251.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. American Journal Botany. 60:17-33
- Hickey, L.J. 1977. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of western North Dakota. The Geological Society of

America. Memor 150: 62-162.

- Hickey, L.J. y J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny vegetative morphology. *Annals Missouri Botanical Garden* 62:538-589
- Hill, R. S. 1980. A numerical Taxonomic approach to the study of angiosperm leaves. *Botanical Gazette* 141: 213-229.
- Humpreys, W.J., 1913. Volcanic dust as a factor in the production of climatic changes. *Washington Academy of Sciences Journal* 3:365-371.
- Hutchinson, J. 1926. The families of flowering plants I. Dycotiledons. London, Macmillan and Company.
- Jones, J.H. y Dilcher, D.L. 1980. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: *Rhamnus marginatus* (Rhamnaceae) reexamined. *American Journal of Botany* 67: 959-967.
- Kennet, J.P. y Shackleton, N.J. 1976. Oxygen isotopic evidence for the development of the psychrosphere 38 m.y. ago. *Nature* 260:513.
- Kennett, J.P. et al.,. 1985. Paleotectonic implications of increased late Eocene-Early Oligocene volcanism from south Pacific DSP sites. *Nature* 316: 507-511.
- Knowlton, F.H. 1917. Raton Mesa and other regions in Colorado and New Mexico. Professional Paper 101
- Kovach, W.L., y R.A. Spicer. 1996. Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy; a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Palaeoclimates* 2:125-138.
- Lamb, H.H. 1970. Volcanic dust in the atmosphere with a cronology and assesment of its meterorolgical significance. *Royal Society of London Philosophical Transactions, Ser. A* 10:425-533
- Lamb, H.H. 1971. Volcanic activity and climate: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaecology 10:203-230.
- Lamb, H.H. 1977. Climate :past, present, and future, Sulfo, methuen and Co., 1256 p

- Leopold, E.M. y MacGinitie, H.D. 1972 Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains, in floristic and paleofloristica of Asia and Eastern North North America (ed. A. Graham), Elsevier, Amsterdam, 197-200.
- Lesquereux, L. 1878. List of recently identified fossil plants belonging to the United States National Museum with descriptions of several new species: U. S. National Museum Proceedings 10: 21-46
- Liogier, A. 1981. Antillean Studies. Flora of Hispaniola. I. Phytologia Memoirs 3: 33-49.
- Lis, R.A. 1992. Leaf architectural survey of *Cercocarpus* (Rosaceae) and its systematic significance. International Journal Plant Science 153(2):258-272
- MacGinitie, H. D.1953. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. Carnegie Institute Washington Publication 599:1-188.
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1993. A fossil earthstar from the Late Cenozoic Pie de Vaca formation, Puebla, México. American Journal of Botany 80: 1162-1167
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteri* from Mexico. Review of Palaeobotany and Palynology 81.115-128.
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994b. *Eucommia constans* n.sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, México: morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. International Journal of Plant Sciences 155:80-95.
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994c. Fossil legume fruits from

- the Tertiary strata of Puebla, México. *Canadian Journal of Botany* 72: 1027-1038.
- Martín F.L. 1950. A revisión of *Cercocarpus*. *Brittonia* 7:2 pp 91-111
 - Martínez -Hernández, E., y Ramírez-Ariaga, E. 1996. Paleocología de angiospermas de la flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín Sociedad Botánica de México* 58:87-98.
 - Masson, H.L. 1947. Evolution of certain floristic associations in Western North America. *Ecol. Mono.*17:201-210
 - Miranda, F., y Hernández, X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
 - Mortenson, T. H. 1973. Ecological variation in the leaf anatomy of selected species of *Cercocarpus*. *Aliso* 8: 19-48.
 - Mosbrugger, V., y H. D. Chilling. 1992. Terrestrial paleoclimatology in the Tertiary: a methodological critique: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99:17-29.
 - Piel, K.M. 1971. Palinology of Oligocene sediments from central British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 49:1885-1920.
 - Ramírez-Garduño, 1998. Análisis foliar de Anacardiaceae-Berberidaceae y Salicaceae en Los Ahuehuetes (Oligoceno) Tepexi de Rodríguez, Puebla. M en Sc Tesis Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
 - Ramírez-Garduño, J. L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1995. Leaves with *Anacardiaceae Sapindaceae* affinity from Tertiary strata near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *American Journal of Botany* 82 (Suplement):90.
 - Raunkier, C.1934. The life forms of plants and statistical plant geography: Being the Collected Papers of C. Raunkier. Oxford: Clarendon Press.
 - Retallack, G.J. 1983. A Paleopedological approach to the interpretation of terrestrial sedimentary rocks. The Mid-Tertiary fossil soils of Badlands

- National Park. South Dakota. Geological Society of America Bulletin 94:823-840.
- Richards, P.W. 1952. The Tropical Rainforest: an Ecological Study. Cambridge. Cambridge University Press.
 - Roth, I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. Dr.W. Junk, The Hague
 - Rydberg, P. A. 1913. *Cercocarpus*. North America Flora 22(5):418-424.
 - Sear, C.B., and Kelly, P.M. 1980. Eruption of Mt. St. Helens. Effects on climate Nature 285:533-535.
 - Standley, P. C. 1923. Rhamnaceae. In Trees and shrubs of Mexico. Contr. U. S. National Herbarium 23: 715-717.
 - Standley, P.C. y Steyermark, J. A. 1946. Rhamnaceae. In Flora of Guatemala. Fieldiana, Bot. 24: 286-287.
 - Spicer, R.A. 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. United States Geological Survey Professional Paper 1143.
 - Shackleton, N.J. y Kennet, J.P. 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: oxygen and carbon isotope analyses in D.S.D.P. sites 277,279 and 281. Init. Rep.Deep Sea Drill. Proj. 29:743-755.
 - Sneath, P.H.A. y R.R.Sokal. 1973. Numerical Taxonomy, W.H. Freeman and Co. San Francisco, 573pp
 - Silva-Romo, Gilberto, C. Cristina Mendoza-Rosales y Cruz-Casas Alejandra, V. 1998. Evolución tectonosedimentaria de la cuenca Cenozoica Izucar de Matamoros -Tepechi de Rodríguez Pue. Coloquio La investigación en la Facultad de Ingeniería

- Spicer, R.A., 1990. Feuding over the nearest living relatives. *Journal Biogeography* 17:335-336.
- Spicer, R.A. y Parrish, J. T. 1986. Fossil woods from northern Alaska and climate near the middle Cretaceous North Pole. *Geological Society of America, Abstracts of 1986 Annual Meeting*.
- Suessenguth, K. 1953. Rhamnaceae. In: Hams, H: (ed), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Bd. 20. p. 7-145. Duncker and Humblot, Berlin.
- Taggart, R.E., A.T. Cross y L.Satchell. 1982. Effects of piroclastic volcanism on Miocene vegetation distribution in Eastern Oregon and Western Idaho. In B. Mamet M.J. Copeland (eds.), *Third North American Paleontological Convention*, Montreal.
- ter Braak C.J.F., 1986. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of unimodal response model. *Ecology* 67:1167-79.
- Tifney, B.H. 1985. The Eocene north Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* 66:243-273.
- _____ 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.
- Valiente-Banuet, A., N. Flores-Hernández, Verdú, M. y P. Dávila. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: The convergence and Madrean-Tertiary Hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany* 85 (10):1398-1408.
- Velasco de León, P. Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Silva-Pineda A. 1998. Leaves of *Karwinskia axamilpense* sp. nov.(Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Canadian Journal of Botany* 76: 410-419.
- Velasco de León, P. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1995. Leaves similar to those of

- Karwinskia* (Rhamnaceae) from the Tertiary strata near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. American Journal of Botany. 82 (suppl.): 94.
- Velasco de León, P. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1998. Estudio fisonómico de una asociación de hojas fósiles de angiospermas del Oligoceno en Tepexi de Rodríguez, Puebla. VI Congreso Nacional de Paleontología. UNAM Pp74-75
 - Webb, L.J. 1959. Physiognomic classification of Australian rain forest. J. Ecol.47:551-570
 - Weberbauer, A. 1895. Rhamnaceae. In: Engler and Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Edited by A. Engler and a. Prantl. Wilhelm Engelmann. Leipzig, Germany, Pp400-408.
 - Wexler, H. 1952. Volcanos and world climate. Scientific American 186 (4): 74-80.
 - Wexler, H., 1953. Radiation balance of the earth as a factor of climatic change, in Shapley, H., de. Climatic change evidence, causes, and effects. Cambridge, Harvard University Press, P p 73-105.
 - Wieman M.C., Steven Manchester, David L. Dilcher, Luis Felipe Hinojosa, y Elizabeth A. Wheeler. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological character of Dicotyledoneus leaves. 1998. American Journal of Botany 85(12): 1796-1802.
 - Wing, S.L., y D.R.Greenwood. 1993 Fossil and fossil climate. The case for equable continental criteria in the Eocene. Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Serie B 342:243-252
 - Wood, C.E. Jr. 1972. Morphology and phytogeography: The classical approach to the study of disjunctions. Annals Missouri Botanical Garden 59:107-124

- Wolfe J. A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 9:27-57
- Wolfe, J. A. 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. U.S. Geol Survey Professional Paper, 997:108 pp
- Wolfe, J. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forest of eastern Asia and their relation to forest of other areas of the northern Hemisphere and Australasia. U.S. Geological Survey Professional Paper 1106, 27p
- Wolfe, J. 1980. Tertiary climates and floristic relationship at high latitudes in the Northern Hemisphere. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 30: 313-323.
- Wolfe, J. A. 1985. 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. 1987. North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 61:33-77
- Wolfe, J., 1990. Paleobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature* 343: 153-163
- Wolfe, J 1991. CLAMP: a method of accurately estimating palaeoclimatic parameters from leaf assemblages. Geological Society American Annual Meeting Abstracts. 23(5) A179
- Wolfe, J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin 2040: 1-70.
- Wolfe, J. 1994 An analysis of Neogene climates in Beringia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108:195-205
- Wolfe, J. 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary Leaf assemblages.

Annual Review Earth Planet Science 23:119-142-

- Wolfe, J.A. y Hopkins, D.M. 1967. Climatic changes recorded by Tertiary land floras in northwestern North America. In K. Hatai, (ed). Tertiary Correlation and climatic Changes in The Pacific: Tokyo, Sasaki Printing and Publishing
- Wolfe, J. A., y H.E. Schom. 1990. Taxonomic revision of the spermatopsida of the Oligocene Creede flora, southern Colorado. U.S. Geological Survey Bulletin 1923. 40 pp
- Wolfe, J. y Upchurch, G.R. Jr. 1986. Vegetation, climatic and floral changes at the Cretaceous- Tertiary boundary, Nature. 324: 148-152.
- Wolfe, J. y W. Werh. 1988. Rosaceous Chamebataria-like foliage from the Paleogene of western North America. Aliso 12(1): 177-200
- Szfer, W. 1964. General Plant Geography. Polish Publ., Warsaw. Pp 430

Stata corp. 1999. Statatistical software : Release 60 college station, TX: Statacorporation