



Enseñar la explotación de la tierra,
no la del hombre

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES

**ESTUDIO ANATÓMICO Y PALEOCLIMÁTICO DE
LAS MADERAS FÓSILES DEL OLIGOCENO
SUPERIOR DE CUAYUCA DE ANDRADE, PUEBLA.**

T E S I

**QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS FORESTALES**

P R E S E N T A:

JULIANA DEL PILAR MÉNDEZ CÁRDENAS



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES



DIRECTOR: Dr. GABRIEL A. RODRIGUEZ YAM.
CODIRECTOR: Dr. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ.
ASESORA: Dra. MA. AMPARO BORJA DE LA ROSA

Chapingo, Estado de México

2013

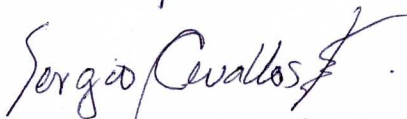
**ESTUDIO ANATÓMICO Y PALEOCLIMÁTICO DE LAS
MADERAS FÓSILES DEL OLIGOCENO superior DE CUAYUCA
DE ANDRADE, PUEBLA.**

Tesis realizada por **JULIANA DEL PILAR MÉNDEZ CÁRDENAS** bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES



DIRECTOR: Dr. GABRIEL A. RODRIGUEZ YAM.

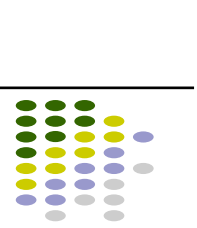


CODIRECTOR: Dr. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ



ASESORA: Dra. MA. AMPARO BORJA DE LA ROSA

Datos Biográficos



La autora de la presente tesis nació el 28 de abril del 1982 en Bogotá, D.C., Colombia. Realizó sus estudios en ingeniería en la Universidad Distrital Francisco José de Caldas de la misma ciudad y en convenio con el Laboratorio de Paleobotánica en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México en el 2007, realiza la tesis de Licenciatura por la cual le otorgan el título como Ingeniera Forestal. En el 2008, decide radicarse en México para continuar trabajando en el Laboratorio de Paleobotánica de la UNAM, donde realiza actividades de investigación que culminan en publicaciones en revistas científicas además de participar en diversos congresos. En enero de 2011, ingresa a la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo para iniciar estudios de Maestría en Ciencias Forestales.

*"Con alma apasionada navegaste lejos de tu casa paterna franqueando los
dobles peñascos del mar, y habitas una tierra extraña"*

Albert Camus

A Mauricio

Porque este largo viaje sin ti no sería lo mismo.

A mis padres

Por enseñarme desde su ejemplo la persona que debo ser.

A mi hermana y Memo

Por ser el punto de partida de esta historia.

Al sapito

Porque tu llegada fue la mejor de las sorpresas.

Agradecimientos



A los miembros del Comité Tutorial: Dr. Gabriel Rodríguez Yam, Dr. Sergio R.S. Cevallos Ferriz, Dra. Amparo Borja de la Rosa, por todo su apoyo a lo largo de mis estudios, la revisión y observaciones de mi tesis y del trabajo de investigación.

También quiero agradecer a la Universidad Autónoma Chapingo por haber puesto a mi alcance todo lo necesario para superarme académicamente.

Agradezco al Dr. Sergio R.S Cevallos Ferriz, por el apoyo incondicional y por brindarme su amistad. Gracias mostrarme que los fósiles tiene una historia que amerita ser contada. A Dra. Laura Calvillo Canadell, por la amistad, el apoyo constante y el tiempo compartido. Gracias de corazón.

Al Instituto de Geología de la UNAM, por el apoyo económico a través de la beca otorgada para la culminación de mi tesis.

También al Laboratorio de Paleobotánica y cada una de las personas que entregan su mente, alma y tiempo en la reconstrucción del pasado, porque el que sabe de dónde viene sabe para dónde va.

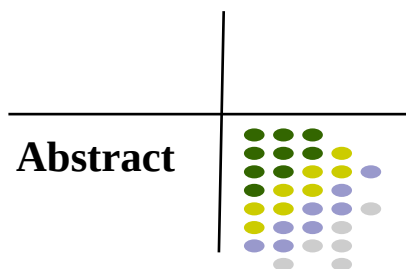
Agradezco profundamente a mi familia (abuelos, tíos, primos) que desde la distancia me han brindado amor, abrigo y apoyo. Siempre están en mi mente y en mis sueños.

Resumen



El reconocimiento de las plantas a través de las características anatómicas de las maderas permite determinar aspectos importantes de distribución temporal de los taxa, profundizar en cuanto a su variedad y variabilidad, además permite incorporarlas a procesos de evolución o biogeografía, facilitando la discusión del origen de la flora y la vegetación de México. Este es el caso de Coayuca de Andrade, Puebla, cuyas maderas han permitido determinar las condiciones ambientales bajo las cuales prosperaron las plantas. Para ello se describe un total de 25 maderas fósiles de las cuales se identifica *Loxopterygium andradensii* (Anacardiaceae), especie nueva para el Oligoceno de Puebla, con amplia distribución en América del Sur en la actualidad. Este mismo material permitió la realización de un análisis paleoclimático (correlación y ACP) que reconoce la asociación estrecha entre los caracteres de la madera con la temperatura, la evaporación y la precipitación. Este análisis permite proponer que en Coayuca de Andrade creció hace 32 millones de años un bosque tropical subcaducifolio, bajo la influencia de un clima semi-cálido húmedo, con TMA entre 21-24°C, PMA en 794-1621mm, PMMS de 333mm, LTS de 1-7 meses, E max de 154mm y E min de 24-65 mm. El abundante vulcanismo y tectonismo del Cenozoico modificó la fisiografía del Estado de Puebla generando espacios en donde diferentes comunidades florísticas que obedecen por ejemplo, a gradientes altitudinales con cambios de temperatura y

humedad, estableciéndose en este tiempo un mosaico vegetal importante para el establecimiento y diversificación de las especies en el estado, antes del gran intercambio biótico del Plio-Pleistoceno del que Puebla fue importante para el intercambio con América del Sur.



Recognition of plants through their wood anatomical characteristics helps to determine important aspects of temporal distribution of taxa, expand concepts in terms of their variety and variability, and allows their incorporation into the study of evolutionary processes and biogeography, facilitating discussion of the origin of the flora and vegetation of Mexico. This is the case of Coayuca de Andrade, Puebla, whose fossil woods contain information of the environmental conditions under which plants prospered. A total of 25 fossil woods were described, among which *Loxopterygium andradensii* (Anacardiaceae) was identified, a new species for the Oligocene of Puebla, widely distributed in South America today. This same material allowed insights into a paleoclimate analysis (correlation and ACP) that recognizes the close association of wood traits with temperature, evaporation and precipitation. This analysis suggests that the plant community at Coayuca de Andrade some 32 million years ago was a tropical semi-deciduous forest, under the influence of a semi-humid warm climate, mean annual temperature between 21-24 °C, mean annual precipitation 794-1621mm, mean precipitation of driest month 333mm, length of dry season 1-7 months, maximum evaporation

154mm, and minimum evaporation 24-65 mm. The abundant Cenozoic volcanism and tectonism altered the physiography of the State of Puebla creating spaces where different plant communities, obeying, for example, altitudinal gradients with temperature and humidity changes, created a mosaic of vegetation where important development and diversification of species occurred in the state before the great biotic Plio-Pleistocene interchange, for which Puebla was important in species exchange with South America.



Datos biográficos	i
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Resumen	v
Abstract	vi
Índice general	vii
Índice de figuras	ix
Índice de tablas	x
Índice de láminas	xii
Lista de abreviaturas	xiv
 Capítulo 1. Introducción	 1
1.1 Antecedentes	1
1.2 Hipótesis	5
1.3 Objetivo	5
 Capítulo 2. Fundamentos Teóricos	 6
2.1 Anatomía de la madera	6
2.2 Importancia del clima	9
2.3 Condiciones Paleogeográficas para el Oligoceno	10
2.4 Condiciones Paleogeográficas en México	11
2.5 Condiciones Geológicas de Coayuca de Andrade	14

2.6 Análisis Estadístico	17
2.6.1 Análisis de Correlación	17
2.6.2 Análisis de Componentes Principales	18
Capítulo 3. Metodología	22
3.1 Procedimiento de descripción del material fósil	22
3.2 Análisis estadístico	26
Capítulo 4. Resultados	29
4.1 Descripción de maderas fósiles	29
4.2 Identificación del material fósil.....	77
4.3 Análisis climático	81
Capítulo 5. Discusión	93
5.1 Los caracteres anatómicos y las variables ambientales.....	93
5.2 Condiciones climáticas de Coayuca de Andrade, Puebla para el Oligoceno	98
Capítulo 6. Conclusiones	104
Bibliografía	106



Figuras

Capítulo 2. Fundamentos Teóricos

Figura 1. Cortes o secciones de la madera de forma transversal, tangencial y radial (Raisman, 2000). 7

Figura 2. Mapa de la conformación paleogeográfica y tectónica del sur de Norteamérica y Centroamérica (tomado de Schellart, et al. 2010). 13

Figura 3. Mapa de localización de Cuayuca de Andrade, Puebla. 14

Figura 4. Columna estratigráfica, de la localidad de Cuayuca de Andrade, Puebla (modificado del SERVICIO GEOLOGICO MEXICANO, 2006). 15

Figura 5. Diagramas de correlaciones lineales. Las figuras indican las diferencias entre correlaciones positivas, negativas y no lineales (Vila et al. 2011). 18

Capítulo 4. Resultados

Figura 6. Gráfica de proyecciones de las comunidades en el espacio bidimensional de los tres componentes principales. 82

Figura 7. Gráficas de correlación circular, que muestran la correlación entre las variables y entre las variables y los componentes principales. a) Componentes principales I-II y b) Componentes principales I-III. 85

Figura 8. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la temperatura media anual (TMA). Siendo a= TMA > 20°C y b= TMA< 20°C.....87

Figura 9. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la precipitación media anual (PMA). Siendo selvas húmedas, h= pp>1500, selvas menos húmedas s= pp< 1500mm.....88

Figura 10. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la evaporación media anual (EMA). Siendo, h= EMA>1000 y s= EMA< 1000mm89

Capítulo 5. Discusión

Figura 11. Resumen del cambio topográfico en cuatro diferentes localidades de Puebla para el Oligoceno hace 33.9±0.9Ma 101

Tablas

Capítulo 3. Metodología

Tabla 1. Tabla de datos de las 25 maderas fósiles de Cuayuca de Andrade (caracteres vs. especies)24

Tabla 2. Matriz básica de datos de las comunidades actuales y fósiles empleadas en el análisis, muestra los promedios de las mediciones realizadas a los caracteres anatómicos de la madera.	26
--	----

Tabla 3. Matriz básica de datos de parámetros climáticos de las estaciones meteorológicas de las diferentes localidades arbóreas actuales y fósiles empleados en el análisis.....	27
--	----

Capítulo 4. Resultados

Tabla 4: Peso de los caracteres anatómicos de la madera en los tres componentes principales	84
--	----

Tabla 5. Porcentaje de variación explicada por los componentes principales.	86
---	----

Tabla 6. Variables ambientales significativamente correlacionadas con los componentes principales ($p < 0.05$).	86
---	----

Tabla 7. Variables ambientales significativamente intercorrelacionadas ($p < 0.05$).	86
--	----

Tabla 8. Ecuaciones de regresión para las variables climáticas usadas en el presente trabajo.....	90
--	----

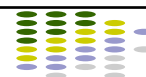
Tabla 9. Valores de predicción de las variables climáticas obtenidas a partir de las ecuaciones de regresión.....	91
--	----

Láminas

Capítulo 4. Resultados

Lámina 1. Madera tipo 1	30
Lámina 2. Madera tipo 2.	32
Lámina 3. Madera tipo 3	34
Lámina 4. Madera tipo 4	36
Lámina 5. Madera tipo 5.	38
Lámina 6. Madera tipo 6	40
Lámina 7. Madera tipo 7.	42
Lámina 8. Madera tipo 8	44
Lámina 9. Madera tipo 9	46
Lámina 10. Madera tipo 10.	48
Lámina 11. Madera tipo 11	50
Lámina 12. Madera tipo 12.	52
Lámina 13. Madera tipo 13	54
Lámina 14. Madera tipo 14	56
Lámina 15. Madera tipo 15.	58

Lámina 16. Madera tipo 16	60
Lámina 17. Madera tipo 17	62
Lámina 18. Madera tipo 18.	64
Lámina 19. Madera tipo 19	66
Lámina 20. Madera tipo 20	68
Lámina 21. Madera tipo 21	70
Lámina 22. Madera tipo 22	72
Lámina 23. Madera tipo 23	74
Lámina 24. Madera tipo 24	76
Lámina 25. Madera tipo 25	79
Lámina 26. Madera tipo 26.	80



Abreviaturas	CARÁCTER
Agp	Agrupamiento
FV	Frecuencia (v/mm ²)
DV	Diámetro vasos (μm)
PV	Pared vaso (μm)
LEV	Longitud elemento vaso(μm)
PPS	Placa de perforación simple
PPE	Placa de perforación escalariforme
DPV	Diámetro punteaduras v-v (μm)
Pva	Punteaduras v-v alternas
Pvo	Punteaduras v-v opuestas
Pve	Punteaduras v-v escalariformes
AD	Apotraqueal difuso
AA	Apotraqueal en agregados
BA	Bandas apotraqueales
PE	Paratraqueal escaso
V	Vasicéntrico
C	Confluente
A	Aliforme
BP	Bandas paratraqueales
M	Marginal
BC	Bandas concéntricas
FR	Frecuencia radios (r/mm)
Alm	Alto radios multiseriados (μm)
Acmc	Ancho radios multiseriados ©
Acm	Ancho radios multiseriados (μm)
Eumc	Extensiones uniseriadas en rm ©
Eum	Extensiones uniseriadas en rm (μm)
Aluc	Alto radios uniseriados ©
Alu	Alto radios uniseriados (μm)
Reu	Radios exclusivamente uniseriados
U	Uniseriados
RH	Radios heterocelulares
Rho	Radios homocelulares
Ft	Fibrotraqueidas
L	Libriiformes
FS	Fibras septadas
SF	Septos por fibra
PF	Pared fibra (μm)
Dlf	Diámetro lumen fibras (μm)
AC	Anillos crecimiento
E	Estratificación
EV	Engrosamiento en vasos
CR	Canales radiales

Capítulo 1

Introducción



1.1 Antecedentes.

La anatomía del xilema secundario ha sido de gran importancia para el reconocimiento de los caracteres útiles en la identificación taxonómica y como proxy ecológico, tanto en plantas actuales como fósiles. Los estudios están basados en que la madera es un tejido complejo, heterogéneo, altamente especializado, producido por un cambium vascular y formado por varios tipos de células, entre ellas las conductoras, de sostén y las de reserva (Guevara, 2001).

El entendimiento de cómo estas características se expresan y combinan permite definir su textura, tasa de crecimiento, tamaño de los elementos y junto con otras características se logra la diferenciación de especies y/o descifrar el ambiente en el que crecieron. Comprobándose que dan lugar a expresiones celulares en la morfología y/o anatomía de los diferentes órganos de las plantas (e.g., hojas y madera) donde se encuentran plasmadas adaptaciones a las condiciones ambientales (e.g., Wolfe, 1971, 1979; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist, 1975, 1988; Poole; 2000).

La anatomía ecológica se ha convertido en un recurso muy empleado para conocer los parámetros ambientales en que se desarrolló la biota del pasado. El estudio de las maderas fósiles es importante además, porque ayuda junto con otros órganos de plantas a la reconstrucción de la paleoflora de México.

El reconocimiento de las plantas a través de su identificación taxonómica introduce en aspectos de distribución temporal de los taxa, profundiza en su importante variedad y variabilidad, permite incorporarlas a procesos de evolución o biogeografía, y facilita la discusión del origen de la flora y la vegetación de México.

La evidencia fósil estudiada para la zona de Puebla está representada en mayor porcentaje por angiospermas, a través de órganos vegetativos (hojas) y reproductivos (flores, frutos y semillas) aislados que han permitido su comparación y discusión no solo con plantas actuales, sino con otros fósiles, facilitando establecer relaciones morfológicas entre las plantas del pasado y las actuales (e. g., Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000, 2002; Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000).

Recientemente se ha postulado que cuando menos 2 órganos de la misma planta, *Inga*, *Pithecellobium* (Leguminosae), *Cedrelospermum* (Ulmaceae), se han recolectado en la localidad de los Ahuehuetes lo que incrementa la importancia biológica de estas plantas (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005).

Los trabajos realizados en Puebla, en la localidad de Tepexi de Rodríguez, están basados en caracteres morfológicos y entre ellos se ha demostrado la presencia de Leguminosae representada por *Prosopis lazarri* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, *Mimosa tepexana* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, *Lysiloma mixteca* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, *Sophora sousae* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz y *Reinweberia ornothopioides* Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (Magallón-Puebla y

Cevallos-Ferriz, 1994). Posteriormente, Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz (2002) describen otro tipo de hoja, *Bauhcis moranii* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, que presenta características intermedias entre *Bauhcis* y *Cercis*.

De manera reciente, se discute la importancia de la flora Boreotropical en el desarrollo de las floras Neotropicales. (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005). Estas ideas se basan en trabajos anteriores y descripciones nuevas de frutos y hojas de Leguminosae como *Inga poblana* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, y *Pithecellobium grimesi* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz y *Mimosa estipulata* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, además foliolos de *Stryphnodendron emarginatum* Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005).

Otras plantas que respaldan este planteamiento; entre ellas se incluyen a representantes de la familia Berberidaceae, una especie de *Mahonia* y varias de *Berberis* (Ramirez y Cevallos-Ferriz, 2000) y, *Parymenium* (Asteraceae) que en conjunto surgieren la presencia de una comunidad con características xéricas.

En contraste, se han descrito hojas que sugieren la presencia de áreas con humedad relacionadas con Salicaceae (*Salix* y *Populus*), *Salix aranguthyirum* Ramirez y Cevallos-Ferriz, *S. poblana* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *S. mixteca* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *S. balsana* Ramirez y Cevallos-Ferriz, *S. alencasterae* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *S. perrilliatae* Ramirez y Cevallos-Ferriz y *S. carreñoae* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *Populus dentiaccuminata* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *P. mutrelloides* Ramírez y Cevallos-Ferriz, *P. silvae* Ramírez y Cevallos-Ferriz y *P. hernandezii* Ramírez y Cevallos-Ferriz, (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002).

Otras plantas que se han registrado y pudieran encontrarse en ambientes igualmente húmedos y/o “secos”, son miembros de Anacardiaceae, entre las que se pueden mencionar *Haplorhus*, *Rhus*, *Comocladia* y *Pistacia* (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002), además de miembros de Rosaceae, *Cercocarpus mixteca* Velasco de León y Cevallos-Ferriz (2000).

La presencia de plantas con afinidades ecológicas distintas en una sola localidad fosilífera apoya la idea de que la Flora Boreotropical se extendía en América del Norte hasta latitudes bajas, incluyendo cuando menos al centro de México (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005).

Este trabajo respalda la identificación de madera fósil y amplía la base de datos de las plantas que crecieron en los alrededores de Tepexi de Rodríguez y Coayuca de Andrade, Puebla. De la primera región se conocen hojas, flores y frutos, y de la segunda solo se conocen maderas. Ambas localidades son contemporáneas y se asumen como representantes de la misma comunidad, por lo que este nuevo trabajo ayudará a contar con más órganos descritos que se pueden asociar con otros órganos reconstruyendo plantas completas, generando que el material fósil sea comparado con las plantas actuales de forma más completa.

También, estas reconstrucciones permiten entender mejor la relación que estos fósiles presentan con las plantas y los ambientes actuales. El estudio paleoclimático basado en la anatomía de la madera servirá para entender mejor los parámetros ambientales bajo los cuales se desarrolló esta biota de la que cada vez conocemos a sus plantas de forma más completa, y que con base en los estudios de hojas recuerda a un

tipo de vegetación similar al chaparral, pero con especies que se esperarían en otras comunidades, haciendo a la comunidad fósil una comunidad semejante a una actual, pero diferente a la vez, lo que obliga a conocer los parámetros ambientales bajo los cuales se desarrolló.

1.2 Hipótesis.

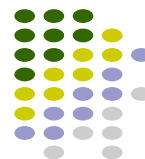
Si el xilema secundario tiene gran importancia por mantener y conservar características anatómicas de las plantas, entonces, los caracteres anatómicos de la madera permitirán identificar y describir las plantas fósiles de Coayuca de Andrade, Puebla, aspecto que facilitará entender como se integró parte de la flora de México. Además, esos caracteres permitirán deducir con base en comparación con comunidades actuales los parámetros ambientales bajo los cuales se desarrolló la comunidad.

1.3 Objetivo.

Describir anatómicamente las maderas fósiles del Oligoceno superior de la localidad de Coayuca de Andrade, Puebla, e identificar un tipo con el rigor científico. A partir de las descripciones deducir parámetros climático-ambientales que rigieron su desarrollo, para finalmente discutir su relación con la vegetación actual de la región, ampliando el conocimiento de la relación ancestro/descendiente de las comunidades vegetales actuales y del pasado.

Capítulo 2

Fundamentos Teóricos



2.1 Anatomía de la Madera

La madera es una sustancia o material orgánico, fibroso, organizado y heterogéneo, producto de las plantas leñosas, con una elevada resistencia si se tiene en cuenta su baja densidad. Además, la madera no tiene un patrón único y en consecuencia, se le estudia teniendo en cuenta no solo las propiedades que son comunes a todas, sino las que son propias de cada especie; por lo tanto, existe entre ellas grados de variabilidad y desde luego usos diferentes (Guevara, 2001).

En general, la madera cumple tres funciones en el árbol: soporte, conducción y almacenamiento. La función de soporte permite que el tallo se mantenga erecto a pesar de las grandes alturas que pueden alcanzar algunos árboles. La conducción permite el transporte de agua y sales minerales absorbidas por la raíz para llevarlas a las partes superiores de la planta. Finalmente, ciertas células leñosas se encargan de almacenar sustancias alimenticias las cuales están disponibles para cuando la planta las requiera (Thomas, 1981).

Para la descripción anatómica y paleoclimática, se deben observar los diferentes elementos anatómicos en tres cortes o secciones; transversal, tangencial y radial (Fig. 1). A continuación se hará una breve descripción de cada uno de los elementos anatómicos.

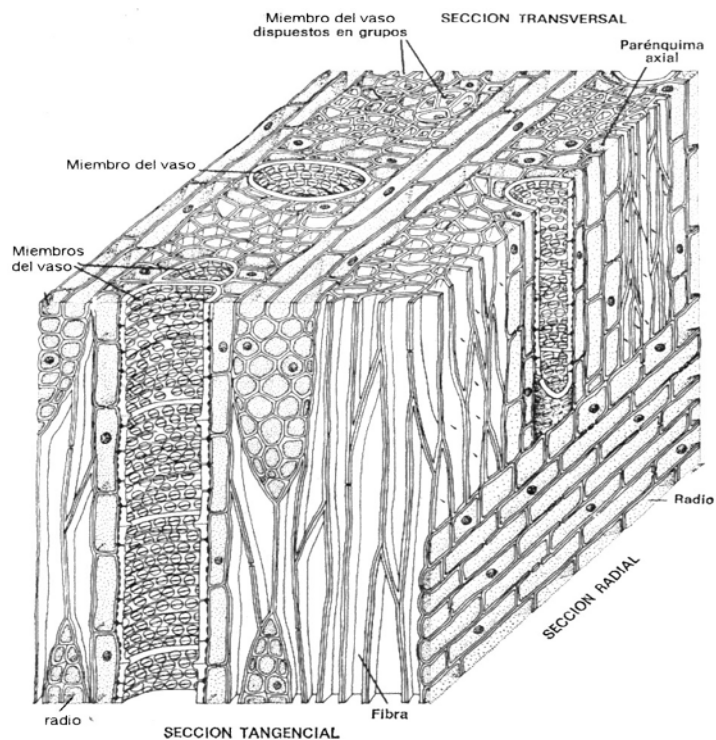


Fig. 1. Cortes o secciones de la madera de forma transversal, tangencial y radial (Raisman, 2000).

Elemento del vaso. Encargado de la conducción de agua y sales minerales, pueden constituir cerca del 50% del volumen total en algunas maderas. Los elementos del vaso se encuentran organizados unos sobre otros en dirección longitudinal del tallo. Dichas estructuras pueden variar tanto en tamaño como en forma. Para el estudio anatómico se deben tener en cuenta características como, porosidad (la cual se refiere a la variación del tamaño y distribución de los elementos de vasos a lo ancho de un anillo de crecimiento), la agrupación de los vasos (el grado de contacto o asociación que tienen los elementos de vaso), el diámetro, frecuencia del vaso por milímetro cuadrado, la placa de perforación (se encuentra en las paredes terminales del elemento del vaso y puede estar formada por una, dos o más aperturas), punteaduras intervasculares (cuya función es establecer la comunicación entre células contiguas, formando dos tipos básicos de

punteaduras, alternas y opuestas) y otra transicional (escalariforme), punteaduras vaso/radio (permiten la comunicación entre células de parénquima radial y los vasos).

Fibras. Son células alargadas y estrechas con terminaciones puntiagudas y cerradas, se encuentran en mayor proporción en la madera, su función principal es la de soporte. Se pueden reconocer dos tipos de fibras, libriformes y fibrotraqueidas, las cuales se pueden distinguir a partir de las punteaduras, las fibrotraqueidas poseen punteaduras areoladas y las fibras libriformes, punteaduras simples. También se debe tener en cuenta el diámetro de las fibras, diámetro del lumen, longitud de las fibras y si tienen o no septos.

Parénquima radial. Su función principal es el almacenamiento y la conducción transversal de las sustancias nutritivas. Los radios presentan en cuanto a su composición gran variedad en forma, tamaño y número de células. Por este motivo, junto con el parénquima axial (vertical) es uno de los elementos más eficaces en la diferenciación de maderas de angiospermas. Para su estudio, se debe tener en cuenta, el tamaño de los radios (ancho y altura), su composición celular (células procumbentes y erectas), distribución, inclusiones y perforaciones.

Parénquima axial. Sus células permiten la conducción y almacenamiento de sustancias alimenticias, no sólo en sentido transversal sino también en dirección longitudinal. Basándose en su asociación con los vasos se pueden distinguir dos tipos. El parénquima apotraqueal (tejido parenquimático axial que se presenta típicamente independiente a los vasos, es decir, no está asociado a ellos) y el parénquima

paratraqueal (las células que lo conforman se encuentran típicamente relacionadas con los vasos).

2.2 Importancia del clima.

El clima tiene una gran influencia sobre las estructuras anatómicas de la madera, debido a que sus células reaccionan a la influencia de los parámetros que la componen. Desde el siglo pasado se ha estudiado el impacto de las condiciones ambientales en la madera, resaltándose el trabajo realizado por Carlquist (1966), considerado la punta de lanza de la anatomía ecológica moderna, con especies de la familia Asteraceae, donde compara los factores climáticos con las características anatómicas de la madera. Él sugirió estadios de transición que pueden tener las células o sus agrupaciones en ambientes húmedos mésicos, o áridos. Por ejemplo, él señaló que al disminuir la cantidad de agua durante el crecimiento de las plantas, los elementos del vaso disminuyen en diámetro y longitud, de igual forma el número de vasos por milímetro cuadrado es menor si al agua disponible es limitada, además la escases de agua puede generar aumento en la proporción de engrosamiento en espiral de la pared y en el número de radios multiseriados de tipo homogéneos y estratificados.

Estudios posteriores no solo fueron enfocados a la disponibilidad de agua sino también a la relación con la temperatura, la altitud y la latitud con las características de anatómicas de la madera (Baas, 1973, 1982, 1986; Baas et.al., 1983; Barajas-Morales, 1985; Carlquist, 1975, 1980; Fahn et al., 1986; Graaff Van der y Baas, 1974; Den Outer et al., 1976; y Lindorf, 1994).

2.3 Condiciones Paleogeográficas para el Oligoceno.

Durante el Cenozoico el clima cálido se caracterizó por un momento geológico referido como Óptimo Climático del Eoceno Inicial (EECO) que alcanzó su máximo para el Eoceno hace 50 Ma (Uriarte, 2003). Este se ve afectado por una serie de eventos en cadena que culminan con la disminución de la temperatura y posterior formación de hielo en la Antártica. Haciendo que para el Eoceno medio, en Europa y Asia, el clima fuera más frío y seco, comenzando así el periodo conocido como de nevera (en inglés *ice-house period*), es decir la temperatura en la que aún estamos y con hielo de manera constante en los polos (Uriarte, 2003).

La tendencia a partir del Eoceno medio son los constantes cambios de la temperatura del fondo del mar, la cual hace 50 Ma era de 12°C y pasa a solamente 6°C hacia el final del Eoceno hace 35 Ma (Uriarte, 2003). Los cambios también afectan la concentración del vapor de agua y aumentan del albedo, debido a la formación de hielo marino (Uriarte, 2003).

Al final del Eoceno e inicio del Oligoceno, hace 34 Ma, la temperatura del fondo del mar desciende por debajo de los 3°C, teniendo como consecuencia la extinción de especies marinas (Ivany, 2000 citado por Uriarte, 2003). En los continentes, las zonas de bosque boreal se transforman en zonas de tundra. Los bosques de hoja ancha y caduca de los polos desaparecen, y hacia los largo de Asia, Norteamérica y Europa, en las altas latitudes, se instala una mezcla de bosques de coníferas y bosque templado caducifolio (<http://scotese.com/scotesepubs.htm>).

Australia que hace 49 Ma había empezado a separarse de la Antártica, para el Oligoceno medio forma el pasaje Drake Por otro lado, a finales de este mismo periodo, la India colisiona con el sur de Asia, dando inicio a la formación de la cordillera de los Himalayas; el mar Mediterráneo comienza su apertura por la separación de África de la placa Euroasiática. Norteamérica y Suramérica se van acercando, permitiendo la formación de la Corriente Circumpolar Antártica debido a la separación de Suramérica y la Antártica, la cual produjo un rápido enfriamiento del continente, al impedir que las aguas cálidas llegaran hacia el sur y por lo tanto se formaran los glaciares permanentes donde antes estaba cubierto por bosques, dando así como resultado el descenso en los niveles marinos a nivel mundial.

En el Hemisferio Norte los mares continentales que lo cruzaban como el Mar Turgai se seca para el Oligoceno temprano (Tiffney,1985b) de igual manera que se secó el mar epicontinental conocido como “*Mid-Continental Seaway*” hacia finales del Cretácico-Paleoceno al mismo tiempo que se levantaban las Montañas Rocallosas producto del desarrollo de la Orogenia Laramide (Tiffney, 1985b, Briggs, 1987, Graham,1993). Por otro lado, el bloque de Florida estuvo sumergido desde el Jurásico y emerge en el Oligoceno como parte final de la apertura del Golfo de México (Raven y Axelrod, 1974).

2.4 Condiciones paleogeográficas en México

México desde el Paleozoico hasta el Reciente se ha caracterizado por ser una zona con intensa actividad tectónica y volcánica con constantes choques de placas y bloques tectonoestratigráficos que han generando numerosos arcos de islas y zonas de

colisión que a la postre permitieron la formación del continente (Sedlock et al., 1993; Solari et al., 2007). Desde el Jurásico, la subducción ha estado presente en el límite sur de la placa tectónica de Norteamérica (Fig.2), dicha subducción se ha llevado a cabo con las placas Farallón, Cocos, Rivera y Pacífica (Ortega-Gutiérrez et al., 1994; Dickinson y Lawton, 2001; Morán-Zenteno et al., 2007; Hernández-Pineda, et al., 2011), con el vulcanismo asociado a estas y que ha sido continuo hasta el presente.

El Bloque de Chortís (actualmente Guatemala, Honduras y El Salvador, Fig.2, Ross y Scotese, 1988) que algunos autores consideran como la continuación de la Placa de Norteamérica y que fuera removido durante el Eoceno-Mioceno, dio origen a un sistema de fallas estructurales de desplazamiento lateral izquierdo en dirección Este-Oeste, así como el magmatismo (intrusivo y vulcanismo) que hoy en día domina la geología del sur de México (Nieto-Samaniego et al., 2006, Solari et al., 2007). A este evento tectónico se le atribuye, en conjunto con los cambios en el ángulo de subducción, al levantamiento de la Sierra Madre del Sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998).

Por otro lado, la Sierra Madre Oriental se origina por la deformación asociada a la Orogenia Laramide en el SE de Norteamérica (desde el Cretácico tardío hasta el Eoceno) y está constituida por secuencias sedimentarias mesozoicas fuertemente plegadas e imbricadas (Campa y Coney, 1983). Para el Terciario temprano y tardío inicia la evolución de la Faja Volcánica Transmexicana (actualmente activa), constituida por un arco volcánico continental de aproximadamente 8000 cuerpos volcánicos y que se extiende a lo largo de ~1000 km, teniendo anchos variables entre los 80 y 230 km (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998, Gomez-Tuena et al., 2007).

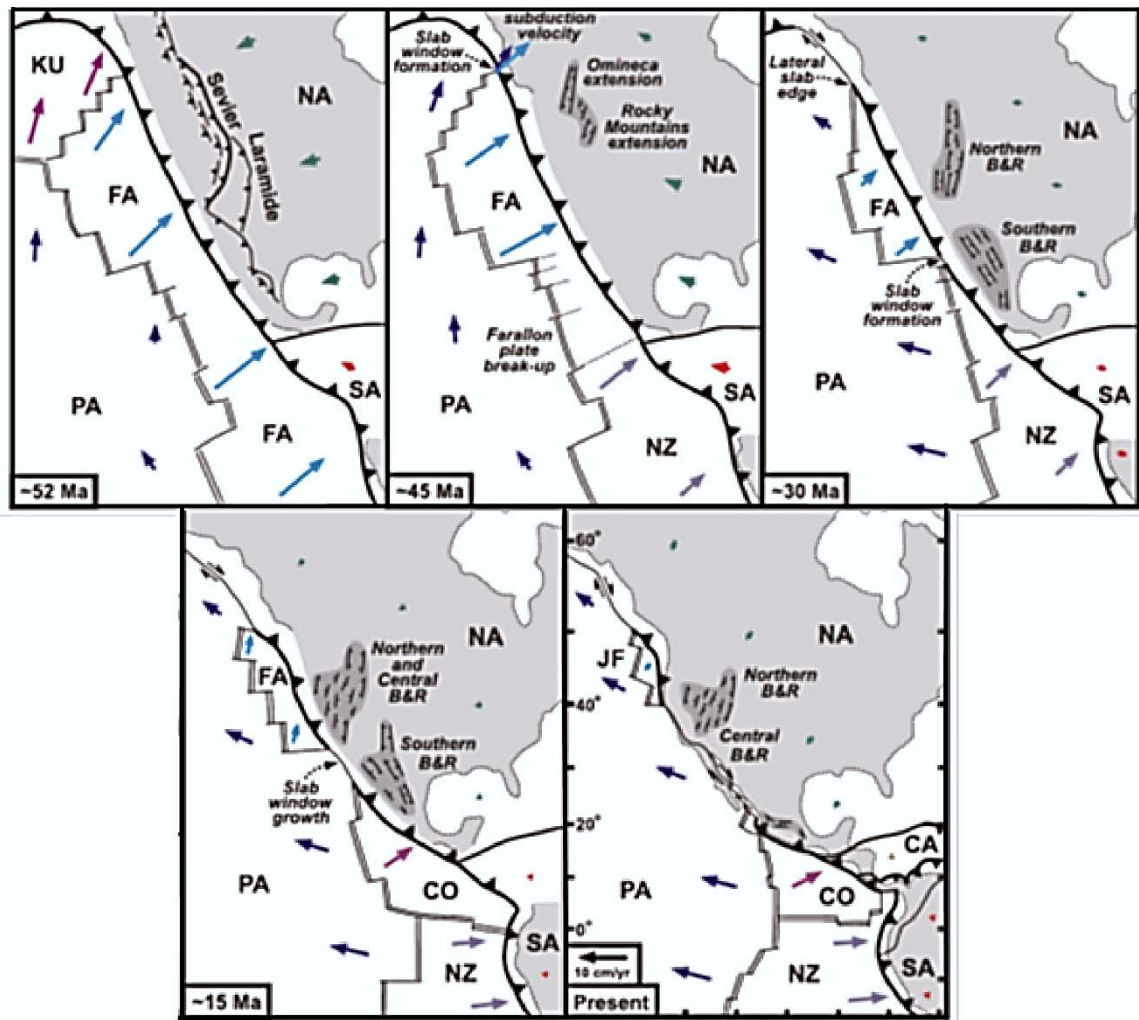


Fig. 2. Mapa de la conformación paleogeográfica y tectónica del sur de Norteamérica y Centroamérica (tomado de Schellart, et al. 2010)

2.5 Condiciones Geológicas de Coayuca de Andrade, Puebla.

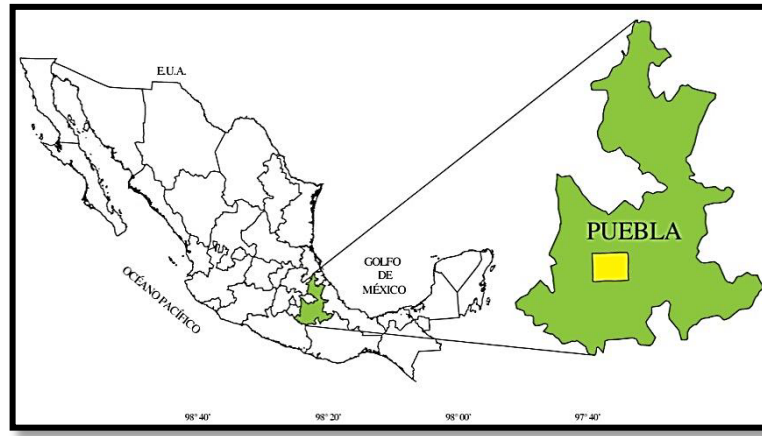
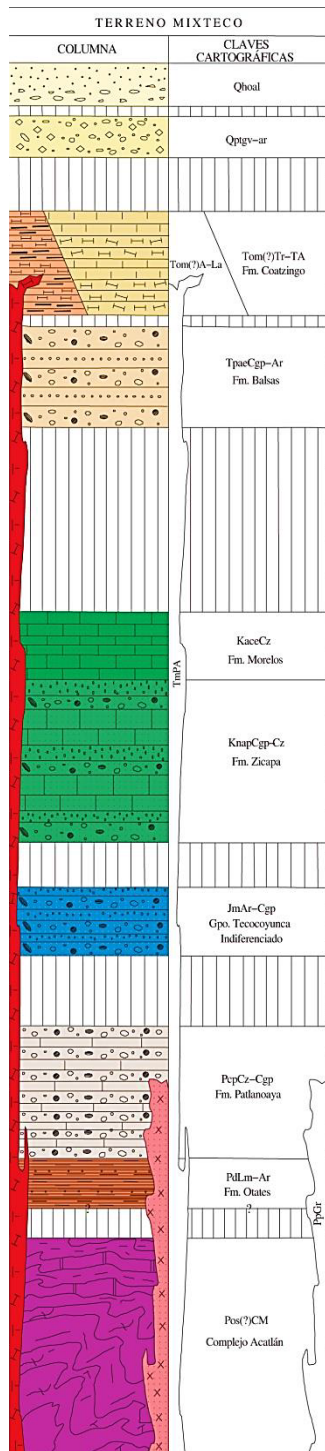


Fig. 3. Mapa de localización de Coayuca de Andrade, Puebla.

Coayuca de Andrade se localiza al suroeste del estado de Puebla, entre las coordenadas N 18° 24'42" y 18° 30'18", y entre W 98° 05'06" y 98° 17'24".

Estratigráficamente la región de Coayuca de Andrade tiene como basamento al Complejo Acatlán, compuesto por rocas metamórficas del Paleozoico y que se encuentran cubiertas por rocas sedimentarias fuertemente deformadas con edades que van del Paleozoico tardío al Jurásico (Ortega-Gutiérrez, et al., 1999; Keppie, 2004; Talavera-Mendoza, et al., 2005). Esta cubierta sedimentaria es parte de la cuenca Paleozoica de Puebla cuya unidad más antigua es la Formación Otates (PdLm-Ar), conformada por arenisca y arenisca conglomerática de edad Devónico, está se encuentra cubierta por conglomerado, brecha, arenisca conglomerática, limolita, lutita y marga de la Formación Patlanoaya (PcpCz-Cgp) (Servicio Geológico Mexicano, 2006).



El complejo Acatlán es afectado por fallas transformantes izquierdas relacionadas a la apertura del Golfo de México, durante el Triásico superior- Jurásico medio, que dio lugar a la generación de cuencas, donde ocurre el depósito de sedimentos continentales marinos (Servicio Geológico Mexicano, 2006).

El Grupo Tecocoyunca Indiferenciado (JmAr-Cgp) consiste de arenisca y conglomerado de cuarzo, y se ha asignado al Jurásico Medio. Estas unidades subyacen discordantemente a capas rojas de la Formación Zicapa (KnapCgp-Cz), que a su vez están cubiertas de manera concordante y transicional por calizas intercaladas con dolomías y bancos arrecifales de la Formación Morelos (KaceCz).

Fig.4. Columna estratigráfica, de la localidad de Coayuca de Andrade, Puebla (modificado del SERVICIO GEOLOGICO MEXICANO, 2006)

La Formación Balsas, de edad Paleoceno-Eoceno, cubre parcialmente y de manera discordante las unidades antes descritas con conglomerado polimíctico, toba, arenisca y limolita continental (Servicio Geológico Mexicano, 2006).

La maderas fósiles estudiadas fueron colectadas en Coayuca de Andrade, perteneciente a la Formación Coatzingo (Tom (?)Tr-TA), con edad Oligoceno-Mioceno, formada por areniscas, conglomerado polimíctico, toba y niveles esporádicos de yeso (Servicio Geológico Mexicano, 2006). Beraldi-Campesi y colaboradores (2006) hacen referencia a que la dicha formación puede ser dividida en dos unidades: la basal o inferior llamada Unidad Pie de Vaca conformada por calizas, rocas sílicas y calizas arenosas; la parte superior conocida como Unidad Ahuehuetes, está formada por rocas volcánicas. Ambas unidades son originarias de ambientes de depósito fluviales de baja energía.

En el estudio de sedimentología realizado en Tepexi de Rodríguez, Puebla, por Beraldi-Campesi (2003, 2006), el depósito es comparado con un ambiente continental en el que se distinguen tres subambientes: aluvial-fluvial, transicional y lacustre. Aparentemente todo esto se desarrolló en una cuenca con abanicos aluviales, donde el aporte de agua hacia la cuenca se debilitó debido a cambios climáticos y geomorfológicos, generando épocas de sequía, haciendo que el lago fuera cada vez más somero, promoviendo ambientes transicionales o de pantano. La reconstrucción permitió concluir que los periodos de sequía están asociados con la presencia de yeso y halita que indican evaporación, además de que en estos niveles estratigráficos son más evidentes grietas de desecación.

2.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

2.6.1 Análisis de Correlación

La correlación lineal “mide” el grado de variación conjunta existente entre dos o más variables, y está estrechamente vinculado con el de regresión lineal. El coeficiente de correlación toma valores entre -1 y 1 y carece de unidades. El coeficiente de correlación muestral, que se denota como r , es conocido como el *coeficiente de correlación de Pearson* (1896), se define como

$$r_{xy} = \frac{\sum x_i y_i}{n S_x S_y} ,$$

donde n es el número de observaciones y S_x, S_y son las desviaciones típicas de cada variable (Vila *et al.*, 2011). Si r está cercano a -1, a valores altos de una variable le corresponden valores bajos de la otra, y viceversa. En ese caso se estaría hablando de una relación lineal negativa (Fig. 4). Y si r está cercano a 1, a valores altos de una variable le corresponden también valores altos de la otra, y se le conoce como relación lineal positiva (Fig.4). Si r es pequeña, no existe asociación lineal entre las dos variables.

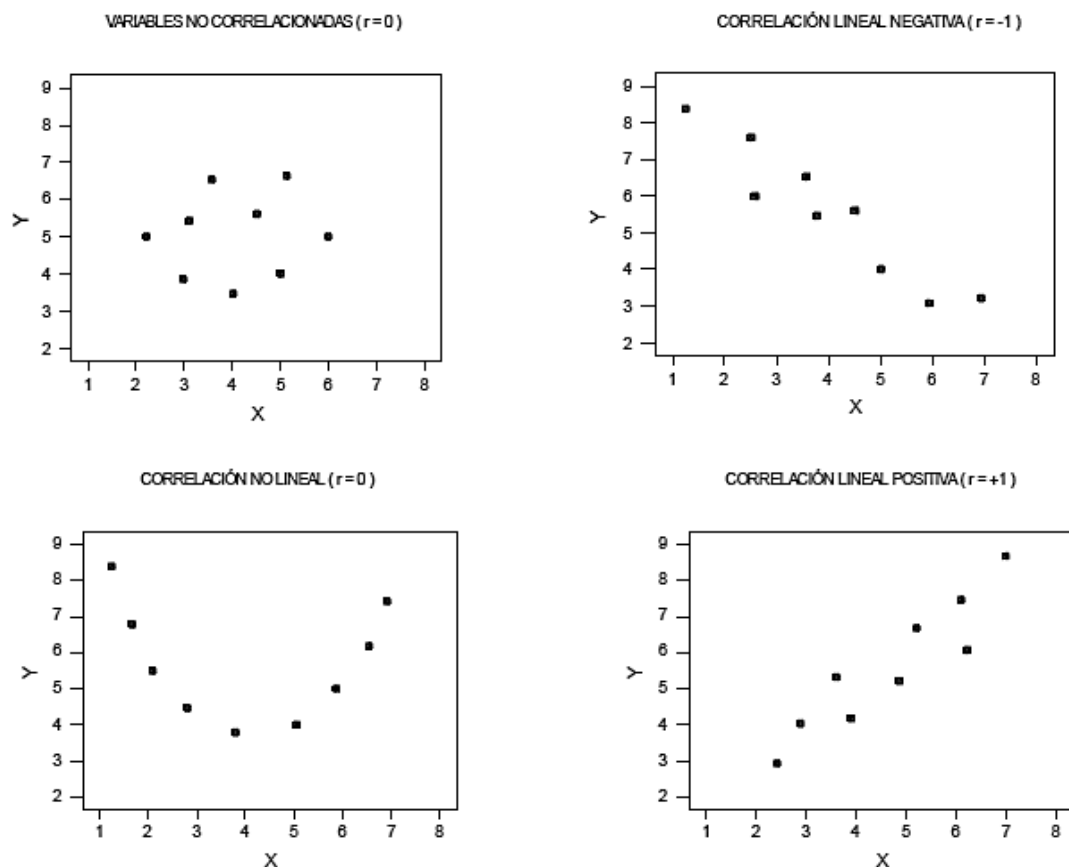


Fig. 5. Diagramas de correlaciones lineales. Las figuras indican las diferencias entre correlaciones positivas, negativas y no lineales (Vila et al. 2011).

2.6.2 Análisis de Componentes Principales (ACP)

Esta técnica fue inicialmente desarrollada por Pearson a finales del siglo XIX y posteriormente fueron estudiadas por Hotelling en los años 30. Dada una muestra de individuos en los que se miden p variables, el objetivo del análisis de componentes principales (ACP) es encontrar r nuevas variables, a las que se les denomina *componentes principales*, que son transformaciones lineales de las p variables originales, de tal manera que tengan una “estructura” simple, pero sin que se pierda “muchísima información” en este proceso. En ocasiones, r es mucho menor que p . En algunos

problemas, las componentes principales revelan relaciones entre las variables que de otra manera no se hubieran descubierto.

Más específico, considérese primero el caso poblacional. Es decir, sean μ y Σ , el vector de medias y la matriz de varianzas y covarianzas, respectivamente del vector aleatorio $X = [X_1, X_2, \dots, X_p]^T$. Si el vector de constantes $a = [a_1 \ a_2 \ \dots \ a_p]^T$ tiene norma 1, es decir $a_1^2 + a_2^2 + \dots + a_p^2 = 1$, a la variable aleatoria $\mathbf{a}^T X = a_1 X_1 + a_2 X_2 + \dots + a_p X_p$, se le denomina transformación lineal estandarizada (TLE) de X . Su varianza está dada por $\mathbf{a}^T \Sigma \mathbf{a}$. Sean $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_p \geq 0$, los valores característicos de Σ , y $\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_p$, los vectores característicos ortonormales asociados, se cumple que $\text{var}(\mathbf{a}^T X) \leq \lambda_1$.

La *primera componente principal* de X se define como aquella TLE con varianza máxima. Por definición, el vector característico $\mathbf{u}_1$ asociado a λ_1 , cumple $\mathbf{u}_1^T \mathbf{u}_1 = 1$, y por lo tanto $Y_1 = \mathbf{u}_1^T X$ es una TLE de X , cuya varianza es como sigue

$$\text{var}(Y_1) = \text{var}(\mathbf{u}_1^T X) = \mathbf{u}_1^T \Sigma \mathbf{u}_1 = \mathbf{u}_1^T \lambda_1 \mathbf{u}_1 = \lambda_1 \mathbf{u}_1^T \mathbf{u}_1 = \lambda_1$$

De aquí que la primera componente principal de X es $Y_1 = \mathbf{u}_1^T X$.

La *segunda componente principal* de X se define como aquella TLE $\mathbf{a}^T X$, no correlacionada con la primera componente principal, que tenga varianza máxima. Ya que $\text{cov}\{\mathbf{a}^T X, \mathbf{u}_1^T X\} = \mathbf{a}^T \Sigma \mathbf{u}_1 = \mathbf{a}^T \lambda_1 \mathbf{u}_1 = \lambda_1 \mathbf{a}^T \mathbf{u}_1$, asumiendo que $\lambda_2 \neq 0$, para que las 2 primeras componentes principales no estén correlacionadas, se obtiene que $\mathbf{a}^T \mathbf{u}_1 = \mathbf{u}_1^T \mathbf{a} = 0$. Además, $\text{var}(\mathbf{a}^T X) \leq \lambda_2$. Nótese que $Y_2 = \mathbf{u}_2^T X$ es una TLE de X , que no está correlacionada con Y_1 , pues $\mathbf{u}_1^T \mathbf{u}_2 = 0$. También,

$$\text{var}(Y_2) = \text{var}(\mathbf{u}_2^T X) = \mathbf{u}_2^T \Sigma \mathbf{u}_2 = \mathbf{u}_2^T \lambda_2 \mathbf{u}_2 = \lambda_2 \mathbf{u}_2^T \mathbf{u}_2 = \lambda_2$$

Y así, la segunda componente principal de $\mathbf{X}$ es $Y_2 = \mathbf{u}_2^T \mathbf{X}$.

Continuando con el proceso, se define la k ésima componente principal de $\mathbf{X}$, como aquella TLE de $\mathbf{X}$, no correlacionada con las componentes principales $Y_1, Y_2, \dots, Y_{k-1}$, con varianza mayor. Se obtiene que $Y_k = \mathbf{u}_k^T \mathbf{X}$, y $\text{var}(Y_k) = \lambda_k, k = 1, 2, \dots, p$.

Otra propiedad muy atractiva de las componentes principales es que la suma de las varianzas de las variables aleatorias $X_1, X_2, \dots, X_p$, coincide con la suma de las varianzas de las componentes principales. Es símbolos

$$\begin{aligned} \text{var}(X_1) + \text{var}(X_2) + \dots + \text{var}(X_p) &= \text{var}(Y_1) + \text{var}(Y_2) + \dots + \text{var}(Y_p) \\ &= \lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_p \end{aligned}$$

De aquí que la proporción de la variabilidad de las X 's explicada por las primeras k componentes principales sea

$$\frac{\lambda_1 + \dots + \lambda_k}{\lambda_1 + \dots + \lambda_p}$$

En algunos problemas de aplicación, esta proporción es alta para $k \ll p$.

En la práctica, los parámetros $\boldsymbol{\mu}$ y $\boldsymbol{\Sigma}$, no se conocen. Por lo que las componentes principales y sus varianzas se estiman en base a una muestra aleatoria $\mathbf{X}_1, \mathbf{X}_2, \dots, \mathbf{X}_n$ de $\mathbf{X}$. Más específicamente, los valores característicos $\lambda_1 \geq \lambda_2 \dots \geq \lambda_p \geq 0$ de $\boldsymbol{\Sigma}$ y sus vectores característicos $\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_p$ se estiman con los valores y vectores característicos de $\hat{\boldsymbol{\Sigma}} = \mathbf{S}_n$, la matriz de varianzas y covarianzas muestral obtenida con la muestra. Es decir, $\hat{\lambda}_1 \geq \hat{\lambda}_2 \geq \dots \hat{\lambda}_p \geq 0$ son los valores característicos de $\mathbf{S}_n$, y

$\hat{\mathbf{u}}_1, \hat{\mathbf{u}}_2, \dots, \hat{\mathbf{u}}_s$ son los vectores característicos ortonormales de $\mathbf{S}_n$. La k ésima componente principal muestral transforma la muestra como

$$Z_{1k} = \hat{\mathbf{u}}_k^T \mathbf{X}_1, Z_{2k} = \hat{\mathbf{u}}_k^T \mathbf{X}_2, \dots, Z_{nk} = \hat{\mathbf{u}}_k^T \mathbf{X}_n$$

y tiene varianza muestral

$$\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (Z_{ik} - \bar{Z}_k)^2 = \hat{\lambda}_k$$

máxima, entre todas las transformaciones lineales estandarizadas de la muestra, y no está correlacionada con las componentes previas, i.e.,

$$\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (Z_{ij} - \bar{Z}_j) (Z_{ik} - \bar{Z}_k) = 0, j = 1, \dots, k-1.$$

Capítulo 3

Metodología



3.1 Procedimiento de descripción del material fósil

Para el estudio anatómico de la madera fósil y su posterior identificación se llevó a cabo la elaboración de láminas delgadas que tuvieran un espesor aproximado de 30 μm . Las 15 preparaciones se hicieron para obtener los tres cortes convencionales, representados en las secciones tangencial, radial y longitudinal. Al tener la muestra con el espesor deseado se cubrió con un cubre objetos y Bálsamo de Canadá para su posterior observación en el microscopio. Este trabajo se hizo con apoyo del Sr. Enoch Ortiz Montejo.

La descripción taxonómica se realizó a partir de las observaciones hechas en un microscopio Olympus modelo BH-2 con objetivos de 4X, 10X, 20X, 40X y para el objetivo de 100X se utilizó aceite de inmersión. Se hicieron 25 mediciones de cada carácter anatómico del material fósil, calculándose los valores promedio, máximo y mínimo.

El trabajo de identificación se basó en tres procesos principalmente: comparación con maderas actuales, consultas bibliográficas y consultas a expertos en el tema. Los datos anatómicos usados para la identificación fueron, la frecuencia de los vasos (se tomó contando los vasos solitarios y a cada vaso del conjunto de múltiples radiales), el diámetro de los vasos se midió tomando el lumen del mismo, la longitud del elemento

del vaso, grosor de pared de fibras, la abundancia, ancho y alto del radio, fueron cuantificados según los criterios de Carlquist y Hoekman (1985). La terminología empleada sigue, en términos generales, los lineamientos sugeridos por el comité de la IAWA (1989). La identificación de los ejemplares se llevó a cabo mediante exhaustiva revisión bibliográfica (e.g., Metcalfe y Chalk, 1983; Détiene y Jacquet, 1983; Ilic, 1991) y, sólo después de ser ubicado el parecido a nivel familia, se comparó directamente con material de xiloteca. El material actual que sirvió para comparar con el fósil, así como el usado para los análisis ecológicos, está alojado en la Xiloteca Nacional del Instituto de Biología de la UNAM y en el National Herbarium Nederland ubicada en la Universidad de Utrecht. Los especímenes fósiles se localizan en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM.

La recopilación de los datos (tabla 1) se realizó en una base de datos de Excel 2010 (caracter vs. mediciones), hasta completar un total de 25 maderas fósiles.

Abrev.	Mad 1	Mad 2	Mad 3	Mad 4	Mad 5	Mad 6	Mad 7	Mad 8	Mad 9	Mad 10	Mad 11	Mad 12	Mad 13	Mad 14	Mad 15
Agp	1.60	1.20	1.20	1.31	1.25	1.40	1.75	1.65	1.60	1.02	1.60	1.76	1.50	1.20	1.76
FV	18	17	16	23	18	24.84	23.32	20.6	21.28	10.16	19.68	33.3	18.52	10.12	27.56
DV	149	110	119.2	164	162	103.2	124.8	150	110.2	154.4	135.6	166	122	159.6	107.6
PV	0.90	1.76	0.98	0.96	4	1.08	0.71	2.05	1.42	1.36	0.61	1.64	5.76	3.60	1.02
LEV	560	635	255	442	233	591	567	400	281	303	277.4	334	389.60	413.60	305.80
PPS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PPE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DPV	5.80	13.80	5.70	5.80	6.50	7.40	12.50	12.90	5.90	8.30	4.60	11.50	12.40	4.60	8.60
Pva	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pvo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
AD	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PE	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
V	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0
C	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BP	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
BC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FR	10.92	2.88	6.60	7.32	9.64	2.88	5.52	6.48	6.84	10.12	6.52	10.64	5.60	9.12	7.12
Alm	314.6	755.2	276	436	350.2	766.8	728	754	363.6	391.8	384.8	400.8	117.1	411.6	576.4
Acmc	3.08	3.88	3.20	3.24	2.96	3.04	4.88	4.08	4	3.08	4.56	3.48	4.32	3.44	4.08
Acm	33.20	101.6	40.60	38	52.80	66.80	81.20	85.2	54.20	54	73.60	55.60	12.20	36.80	61.60
Eum	12	6	0	9	9	0	0	7	0	0	11	5	0	0	4
Eumc	23	25.60	0	18	28	0	0	70	0	0	37	25	0	0	22
Aluc	15	18	0	14	10	15	0	38	13	17	9	25	0	27	19
Alu	130.6	495.6	0	215.8	188	462.8	0	499	222	128	200	319	0	281.2	186.8
Reu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
RH	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Rho	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ft	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1
L	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
FS	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
SF	3.40	4.88	2.60	1.76	3.40	2.36	3.48	2.92	2.92	5	2.80	2.96	2.96	3.72	2.36
PF	4	4	2	3	3	2.20	1.38	3.50	1.50	2.30	1.20	1.23	2.50	2.40	1.46
Dlf	4.50	5.50	1.22	6.70	1	1.34	2.80	1	3.40	1	1.12	0.78	1.34	1.88	2.90
AC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
CR	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0

Tabla 1. Tabla de datos de las 25 maderas fósiles de Coayuca de Andrade (caracteres vs. especies)

Continuación tabla 1.

Abrev.	Mad 16	Mad 17	Mad 18	Mad 19	Mad 20	Mad 21	Mad 22	Mad 23	Mad 24	Mad 25	Suma	Promedio
Agp	1.20	1.70	1.65	1.10	1.40	1.61	1.01	1.60	1.50	1.50	32.97	1.32
FV	13.24	31.56	23.12	11.44	28.64	19.36	8.52	21.48	17.88	15	458.72	18.35
DV	180.40	94.60	153.60	130.40	128.80	130	124.40	108	148.80	225	3086.30	123.45
PV	2.32	1.30	1.94	0.72	1.14	1.2	1.40	7.92	3.08	2	47.97	1.92
LEV	397.20	281.40	254.40	317.60	473.20	530.40	450.40	320.40	286.40	430	8736.40	349.46
PPS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23	0.92
PPE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.04
DPV	10.40	16	11.60	8.30	9.70	13.10	7.25	22	6.40	8	225.25	9.01
Pva	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23	0.92
Pvo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pve	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.04
AD	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	21	0.84
AA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BA	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0.04
PE	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	11	0.44
V	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	11	0.44
C	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	7	0.28
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0.12
M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.04
BC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FR	12.60	6.56	6.04	9.84	8.92	6.44	10.44	8.48	8.88	10	175.48	7.02
Alm	396.20	703.20	730.80	257.40	717.20	748	416.8	686	475.60	584	11843.5	473.74
Acmc	2.92	3.28	3.92	3.60	4.32	3.68	3.36	5.28	4.60	3.20	87.20	3.49
Acm	55.20	62.80	77.60	34.40	67	89.60	62.80	113.60	54.80	63	1432	57.28
Eum	0	0	5	0	8	0	9	0	0	10	73	2.92
Eumc	0	0	20	0	26	0	34	0	0	34.44	305.60	12.22
Aluc	24	0	10	21	18	0	31	30	9	14.08	348	13.92
Alu	260	0	150	246.60	316.40	0	408	381.60	170.80	405	5131.80	205.27
Reu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
U	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	17	0.68
RH	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	20	0.80
Rho	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	5	0.2
Ft	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	10	0.4
L	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	18	0.72
FS	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	19	0.76
SF	0	0	2.20	0	3.08	7	5	6	4.64	6	72.04	2.88
PF	2.34	1.20	1.30	1.50	1.25	1.60	1.70	1.80	0.90	3	45.26	1.81
Dlf	1.09	2.50	3	2.10	2.92	2.70	2.60	2.70	2.26	7	53.85	2.15
AC	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.04
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EV	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3	0.12
CR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0.2

Tabla 1: Tabla de datos de las 25 maderas fósiles de Coayuca de Andrade (caracteres vs. especies)

3.2 Análisis Estadístico

El análisis climático-ambiental se realizó a partir del procesamiento de los datos obtenidos de las maderas fósiles de Puebla (tabla 1), junto con los datos obtenidos (tabla 2) en trabajos anteriores por Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) y Castañeda-Posadas (2007).

Abrev.	OCUILÁN	TUXTLAS	MANAUS	PORTO VELHO	TEHUACÁN	CAMPECHE	CHAMELA	TAFEL BERG	PUEBLA	EL CIEN	PANOTLA	CHAJUL
Agp	1.66	1.79	1.65	1.56	2.57	1.65	1.88	1.55	1.44	1.49	1.40	1.71
FV	34.70	13.16	9.49	13.58	37.12	11.64	32.70	13.89	19.67	16.24	9.98	9.58
DV	75.63	120.85	107.55	104.57	101.67	143.69	87.56	90.88	138.39	126.67	127.10	133.04
PV	3.14	4.00	4.99	4.46	5.00	6.08	5.42	4.48	2.03	5.52	6.00	6.53
LEV	703.90	484.25	540.10	477.55	340.40	345.76	293.00	577.40	389.05	313.64	263.84	271.17
PPS	0.63	0.96	0.92	0.96	0.98	1.00	1.00	0.96	1.00	1.00	0.96	1.00
PPE	0.55	0.07	0.12	0.16	0.02	0.00	0.00	0.04	0.04	0.00	0.08	0.00
DPV	7.53	7.31	4.43	4.52	6.51	8.02	6.75	3.41	8.92	5.85	8.80	8.92
Pva	0.70	0.95	1.00	0.96	0.98	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Pvo	0.26	0.02	0.04	0.08	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.09	0.00	0.00
BA	0.04	0.22	0.52	0.44	0.10	0.40	0.15	0.36	0.08	0.09	0.12	0.13
PE	0.79	0.29	0.64	0.52	0.56	0.40	0.27	0.76	0.44	0.23	0.58	0.67
V	0.10	0.25	0.24	0.32	0.14	0.50	0.24	0.24	0.44	0.64	0.83	0.83
Acmc	4.67	3.78	2.72	2.36	1.50	2.69	2.93	2.64	3.74	2.68	1.46	2.41
Acm	60.44	50.36	40.30	26.99	7.00	37.97	39.36	37.81	61.13	36.20	27.19	32.24
Eumc	2.84	2.36	2.00	1.66	2.00	1.49	1.59	1.83	3.80	1.99	0.18	0.08
Eum	160.46	103.36	77.36	84.59	86.00	46.32	51.59	85.78	14.52	71.26	3.49	1.11
Reu	0.04	0.07	0.20	0.24	0.00	0.10	0.13	0.24	0.00	0.18	0.23	0.19
U	1.00	0.96	0.96	0.92	0.00	0.90	0.81	1.00	0.76	1.00	0.63	0.67
RH	0.78	0.80	0.84	0.80	0.76	0.40	0.52	0.88	0.88	0.59	0.38	0.33
Rho	0.22	0.22	0.20	0.20	0.27	0.50	0.50	0.12	0.20	0.41	0.67	0.75
L	0.67	0.98	1.00	1.00	0.70	0.60	0.98	1.00	0.80	1.00	0.96	1.00
PF	4.54	3.20	5.26	4.54	133.83	5.20	3.84	4.62	2.09	3.04	4.08	4.02
Dlf	25.75	21.83	8.82	8.45	15.17	10.59	15.70	8.61	2.61	9.01	12.94	12.39
E	0.00	0.09	0.00	0.08	0.20	0.30	0.29	0.04	0.00	0.05	0.37	0.29
EV	0.26	0.02	0.00	0.08	0.29	0.30	0.00	0.08	0.12	0.05	0.11	0.05

Tabla 2. Matriz básica de datos de las comunidades actuales y fósiles empleadas en el análisis, muestra los promedios de las mediciones realizadas a los caracteres anatómicos de la madera.

Los datos que se utilizaron para realizar el presente estudio se pueden dividir en dos matrices, la primera es una matriz básica de datos (tabla 2) que presenta 26 caracteres anatómicos de las maderas versus 13 comunidades (8 actuales y 4 fósiles).

Para la segunda matriz básica de datos se incluyó a las comunidades con variables ambientales conocidas (tabla 3).

	TMA (°C)	TMMF (°C)	IMAT (°C)	PMA (mm)	PMMS (mm)	LTS (meses)	EMA (mm)	IMAE (mm)	E máx. (mm)	E mín (mm)
OCUILAN	15.67	13.2	4.97	1311.9	5.42	0	1400.7	70.3	170.3	100
TUXTLAS	22.84	19.3	6.23	4555.7	95.74	0	1023.4	80.24	126.97	46.72
MANAUS	26.6	26	1.6	2275.4	56.6	0	812.1	60.5	102	42.2
PORTO VELHO	25.1	23.5	2.5	2355.5	17.8	0	793	60	110	50
TEHUACÁN	17.7	5.3	5.9	408.2	3.4	6	506	29	66	37
CAMPECHE	26.8	19.3	6.2	1377	17.3	0	619.65	138	166	28
CHAMELA	24.59	21.98	4.98	798.4	0.61	3	1322.15	185.54	202.69	17.1
TAFELBERG	24.97	27.558	1.016	1917.989	25.603	-0.554	777	55	106	51.11
EL CIEN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
PANOTLA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CHAJUL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
PUEBLA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Tabla 3. Matriz básica de datos de parámetros climáticos de las estaciones meteorológicas de las diferentes localidades arbóreas actuales y fósiles empleados en el análisis.

El procedimiento que se siguió para la obtención del estudio paleoclimático de Puebla, fue:

- a) Un análisis de componentes principales (PCA, según sus siglas en inglés), donde se utilizó la matriz básica de datos (Tabla 2), este análisis permitió ordenar y comparar los caracteres anatómicos y las comunidades ecológicas. Permitiendo así obtener la distribución de las diferentes comunidades ecológicas con respecto al comportamiento de su estructura anatómica (Sokal y Sneath, 1973; Martínez-Cabrera, 2004). Este análisis nos permite conocer a manera de aproximación el grado de dependencia de entre los patrones de asociación y la similitud taxonómica de las comunidades.

- b) El análisis de correlación incluyó la matriz básica de datos del clima (tabla 3) y los resultados de las coordenadas de las comunidades que se obtuvieron del análisis PCA. Permitiendo obtener r correspondiente para los componentes y las variables climáticas que presentan la más alta relación lineal. Las variables climáticas que se emplearon en este análisis son, la temperatura media anual (TMA), temperatura del mes más frío (TMMF), intervalo medio anual de temperatura (IMAT), precipitación media anual (PMA), precipitación del mes más seco (PMMS), la longitud de la temporada seca (LTS), evaporación media anual (EMA), intervalo media anual de evaporación (IMAE), evaporación máxima (E máx.) y evaporación mínima (E mín).
- c) Por último, se utilizan las ecuaciones de regresión para las variables climáticas obtenidas por Wiemann *et.al.* (1998,1999), Martínez-Cabrera (2008) y Castañeda-Posadas (2007), como soporte para inferir las condiciones climáticas que prevalecieron en Coayuca de Andrade, Puebla para el Oligoceno. A partir de los modelos estadísticos desarrollados por Wiemann *et.al.* (1998,1999) para el material fósil, permite inferir el clima de una selección de caracteres anatómicos de madera.



4.1 Descripción de Maderas Fósiles.

Madera tipo 1 (Lámina 1)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad anular. En corte transversal los vasos son circulares a ovales, solitarios en un 40% y agrupados radialmente en 2, 3 y mayores de 4 vasos en 26%, 16% y 18% respectivamente, ocasionalmente en racimos (Lam. 1, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 148 (110-210) μm , su longitud promedio es de 559 (400-730) μm , y la pared tiene grosor promedio de 0.9 (0.5-1) μm , su frecuencia promedio es de 3 (2-7)/ mm^2 , arreglados oblicuamente (Lam. 1, Fig. 1). La placa de perforación es exclusivamente simple, de 105 (50-150) μm (Lam. 1, Fig. 2), sus punteaduras intervasculares son alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 6 (2.5-10) μm (Lam. 1, Fig. 3 y 4), mientras que las punteaduras vaso-radio son semejantes, alternas, con diámetro promedio de 6 (5-7.5) μm (Lam. 1, Fig. 5). El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 11 (8-15)/ mm , tienen pocos radios uniseriados y mayor número de multiseriados homogéneos miden en promedio 33 (20-70) μm ó 2-4 células de ancho, y 315 (200-470) μm de alto (Lam. 1, Fig. 6); su cuerpo está formado por células procumbentes, aunque algunas de ellas son más cortas (Lam. 1, Fig. 7). La madera tiene traqueidas vasicentricas y fibras libriformes con o sin septos y longitud promedio de 172 (195- 213)

μm . No se observaron punteaduras en sus paredes. Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

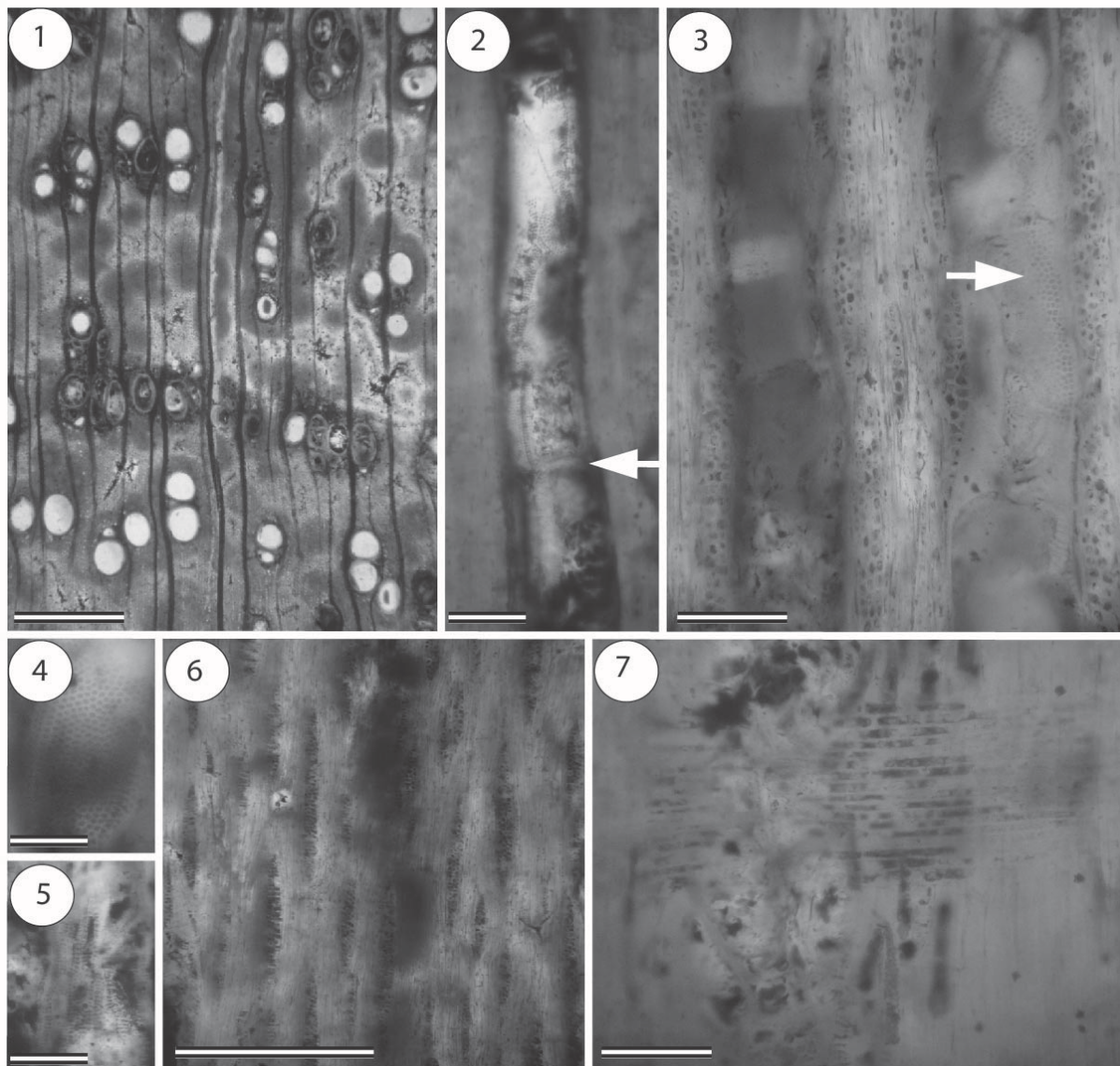


Lámina 1: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala= 500 μm . Fig. 2-3 y 6, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovals, areoladas, Escala 2 y 3= 100 μm , Escala 6= 10 μm . Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados homocelulares y pocos uniseriados, Escala= 100 μm . Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados homocelulares formados por células procumbentes y punteaduras vaso-radio alternas. Escala= 100 μm y 10 μm .

Madera tipo 2 (Lámina 2)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Los vasos en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 32% y agrupados radialmente en 2, 3 y mayores de 4 en 40%, 15% y 13% respectivamente, raramente en racimos (Lam. 2, Fig. 1 y 2). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 110 (80-150) μm , la longitud promedio es de 635 (440-780) μm , y la pared tiene grosor promedio de 2 (1-2.5) μm . Su frecuencia promedio es de 17 (11-23)/ mm^2 , y tiene arreglo diagonal (Lam. 2, Fig. 2). La placa de perforación es exclusivamente simple, mide 113 (80-150) μm de diámetro (Lam. 2, Fig. 3), las punteaduras intervasculares son alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 14 (10-20) μm (Lam. 2, Fig. 5 y 7), mientras que las punteaduras vaso-radio son alternas, poligonales con diámetro promedio de 17 (10-25) μm (Lam. 2, Fig. 6). El parénquima axial es paratraqueal escaso, y apotraqueal difuso. La frecuencia promedio de radios es de 3 (2-5)/ mm , son multiseriados heterogéneos tipo I, su cuerpo está formado por células procumbentes y erectas al final de la única cola que poseen (Lam. 2, Fig. 7). Los radios miden en promedio 102 (80-130) μm ó 2-6 células de ancho, y 755 (520-1000) μm de alto (Lam. 2, Fig. 8). La madera tiene traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas con longitud promedio es de 434 (300- 550) μm y 4 (3-6) μm de pared. No se observaron punteaduras en sus paredes. Las fibras septadas presentan de 4-6 septos por fibra.

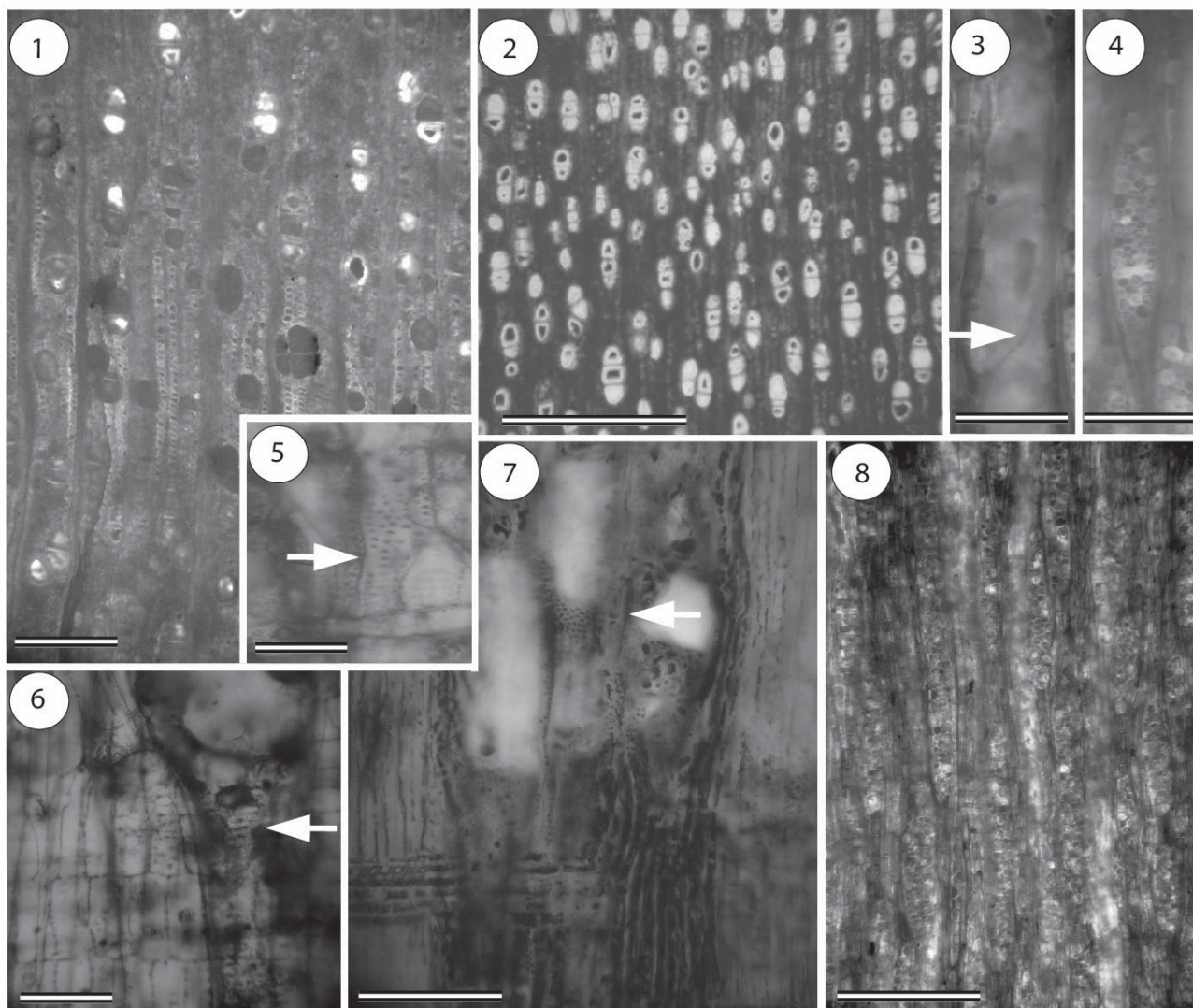


Lámina 2: Fig.1-2, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Escala 1-2= 300 μm y 500 μm . Fig. 3, Corte tangencial, placa de perforación simple. Escala 2 y 3= 100 μm , Escala 6= 10 μm . Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados, Escala= 100 μm . Fig. 5, Corte transversal, punteaduras intervasculares alternas, ovals, areoladas, alternas. Escala= 60 μm . Fig. 6, Corte radial, punteaduras vaso radio alternas y poligonales. Escala= 50 μm . Fig. 7, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes. Escala= 100 μm . Fig. 8, Corte longitudinal, son multiseriados heterogéneos tipo I. Escala= 200 μm .

Madera tipo 3 (Lámina 3)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad anular. Vasos redondos a ligeramente ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 58% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 17% y 13% y mayores de 4 en 10% respectivamente, raras veces en racimos (Lam. 3, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 119 (95-150) μm , su longitud promedio es de 255 (175-450) μm , la pared tiene grosor promedio de 0.98 (0.5-1) μm ; con frecuencia promedio de 16 (11-21)/ mm^2 , arreglados diagonal. Placa de perforación es exclusivamente simple de 89 (50-100) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas (Lam. 3, Fig. 2 y 3), con diámetro promedio de 6 (2.5-10) μm , mientras que las punteaduras vaso-radio mucho más pequeñas que las punteaduras del vaso, alternas, con diámetro promedio de 2 (1-4) μm (Lam. 3, Fig. 7). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 7 (5-10)/ mm , los radios miden en promedio 41 (25-55) μm ó 2-4 células de ancho, y 276 (150-390) μm de alto (Lam. 3, Fig. 4 y 5). En general son radios multiseriados homogéneos tipo I, el cuerpo formado por células procumbentes, aunque algunas de ellas más cortas (Lam. 3, Fig. 7). Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas cuya longitud promedio es de 159 (113- 213) μm (Lam. 3, Fig. 6). Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

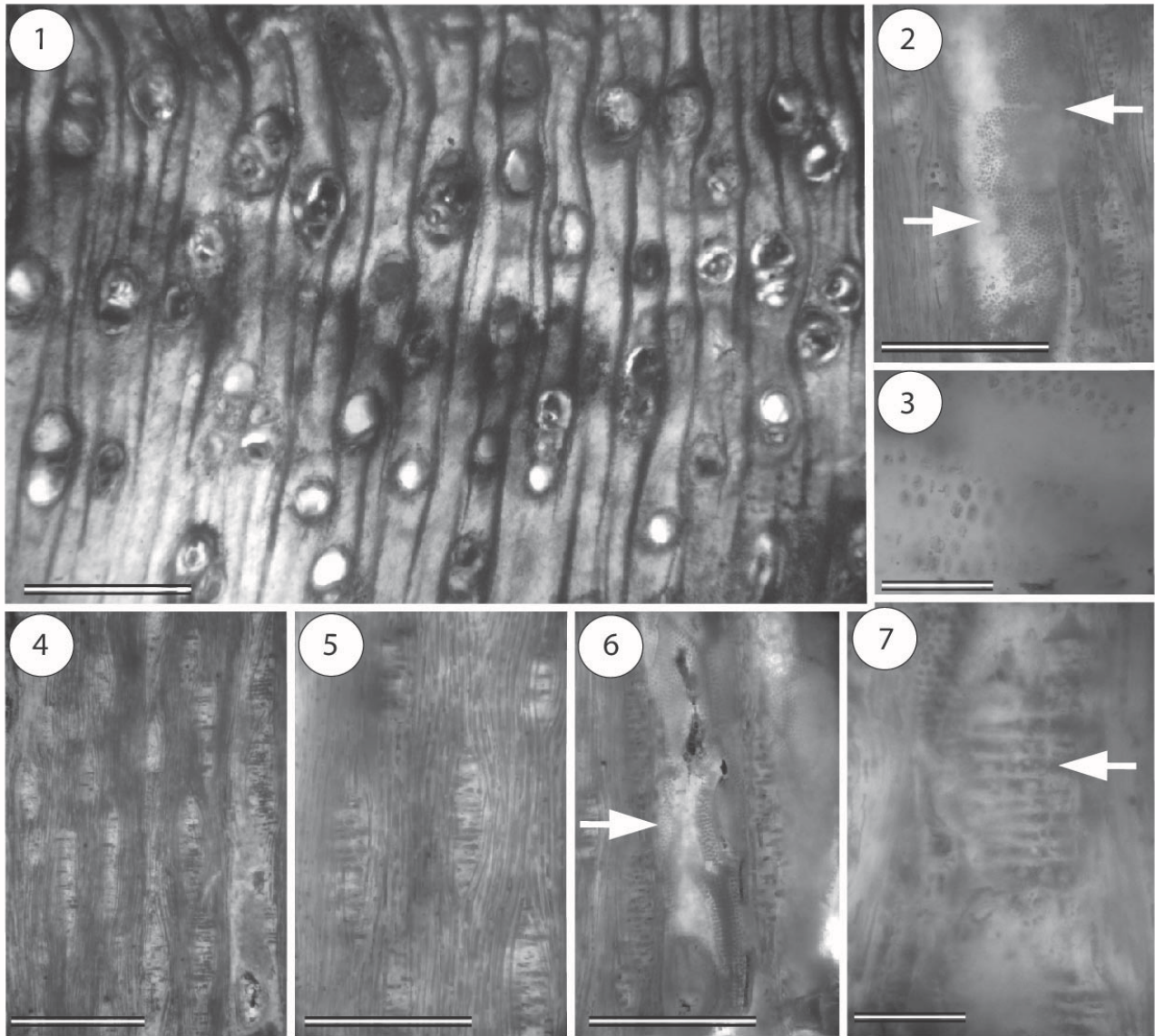


Lámina 3: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala= 500 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, Escala 2 y 3= 100 μm , Escala 6= 10 μm . Fig. 4-5, Corte tangencial, radios multiseriados homocelulares y pocos uniseriados, Escala= 100 μm . Fig. 6, Corte tangencial, traqueidas vasicentricas. Escala= 200 μm . Fig. 7, Corte radial, radios multiseriados formados por células procumbentes y punteaduras vaso-radio alternas. Escala= 10 μm .

Madera tipo 4 (Lámina 4)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad anular. Vasos redondos a ligeramente ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 59% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 18% y 12% y mayores de 4 en 12% respectivamente, también se pueden encontrar en racimos. El diámetro tangencial promedio del vaso es de 164 (110-210) μm , su longitud promedio es de 442 (200-730) μm , la pared tiene grosor promedio de 1 (0.5-1) μm ; con frecuencia promedio de 23 (17-31)/ mm^2 , arreglados diagonal. Placa de perforación simple de 106 (50-150) μm (Lam 4, Fig. 2) y escalariforme (Lam. 4, Fig. 4), punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 6 (2.5-10) μm (Lam. 4, Fig. 3), mientras que las punteaduras vaso-radio mucho más pequeñas que las punteaduras del vaso, alternas, con diámetro promedio de 4 (2.5-5) μm . Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 7 (5-9)/ mm , radios multiseriados heterogéneos tipo II, el cuerpo formado por células procumbentes y 2-3 hileras de células erectas (Lam. 4, Fig. 5). En general los radios multiseriados miden en promedio 38 (30-50) μm ó 2-4 células de ancho, y 276 (150-390) μm de alto. Y los radios uniseriados miden en promedio 251 (175-250) μm de alto. Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas con longitud promedio es de 161 (105- 250) μm . Las fibras septadas presentan de 1-3 septos por fibra y una pared de que mide en promedio 3 (2-5) μm .

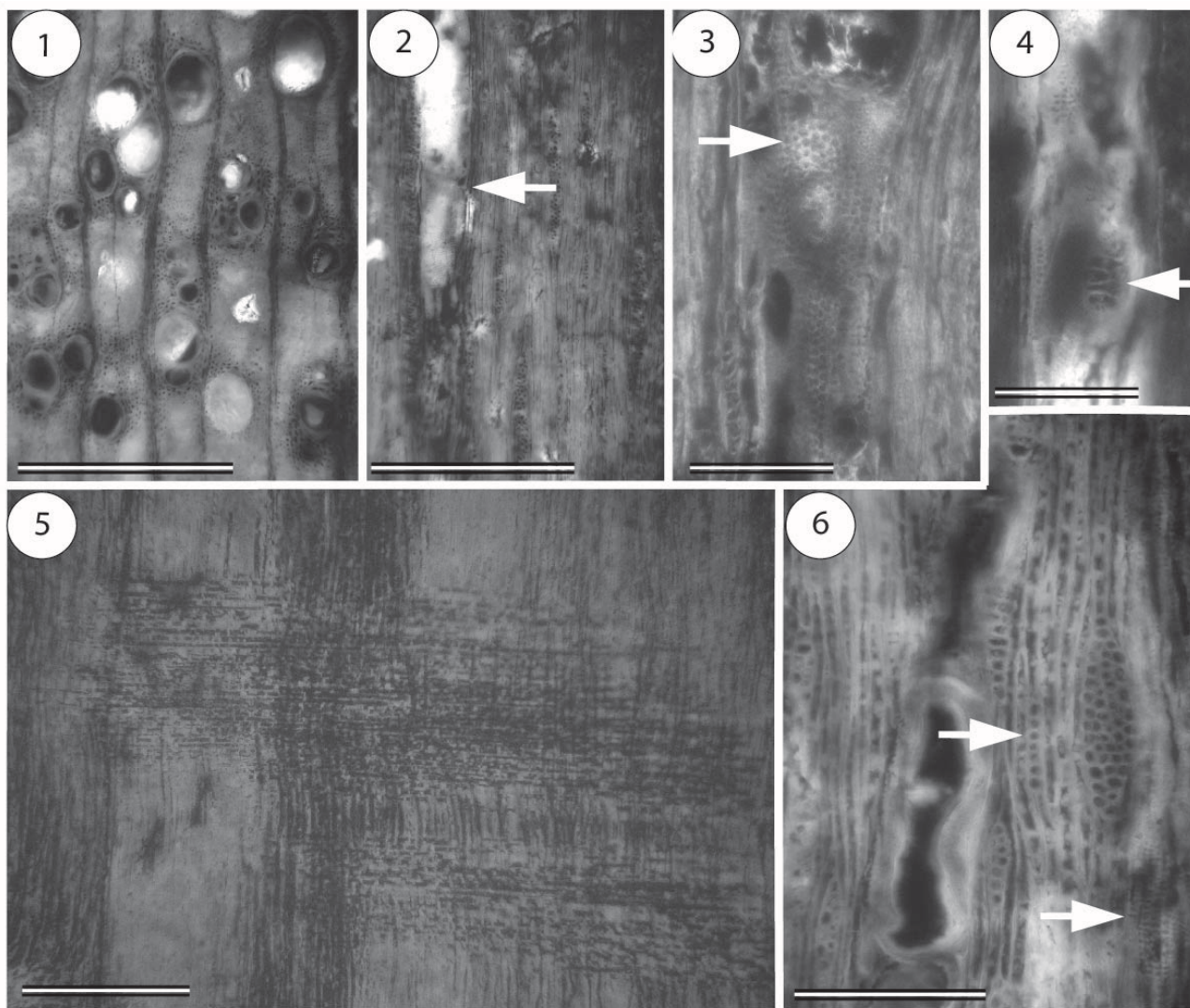


Lámina 4: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala= 1 mm. Fig. 2,3 y 4, Corte tangencial, placa de perforación simple y escalariforme, punteaduras intervasculares alternas, ovals, areoladas, Escala 2, 3 y 4= 100 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados formados por células procumbentes y erectas, Escala= 500 μ m. Fig. 6, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados. Escala= 200 μ m.

Madera tipo 5 (Lámina 5)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad anular. Vasos redondos a ligeramente ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 47% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 25% y 17% y mayores de 4 en 11% respectivamente, también se pueden encontrar en racimos (Lam. 5, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 162 (140-200) μm , su longitud promedio es de 232 (135-250) μm , la pared tiene grosor promedio de 1 (0.5-1) μm (Lam. 5, Fig. 2); con frecuencia promedio de 18 (12-23)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 100 (60-175) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 7 (5-13) μm (Lam. 5, Fig. 3-4), mientras que las punteaduras vaso-radio, alternas, con diámetro promedio de 11 (5-15) μm (Lam. 5, Fig. 8-9). Con presencia de tilosis Parénquima axial paratraqueal en bandas asociadas al vaso, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 10 (5-12)/ mm , radios multiseriados heterogéneos (Lam. 5, Fig. 5-6), el cuerpo formado por células procumbentes y con colas cortas compuestas por células erectas (Lam. 5, Fig. 7). En general los radios miden en promedio 53 (35-70) μm ó 2-4 células de ancho, y 350 (270-475) μm de alto, las colas presentan una extensión uniseriada de 188 (125-275) μm de alto. Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes. Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra. Y una pared de 3 (1-3) μm de ancho.

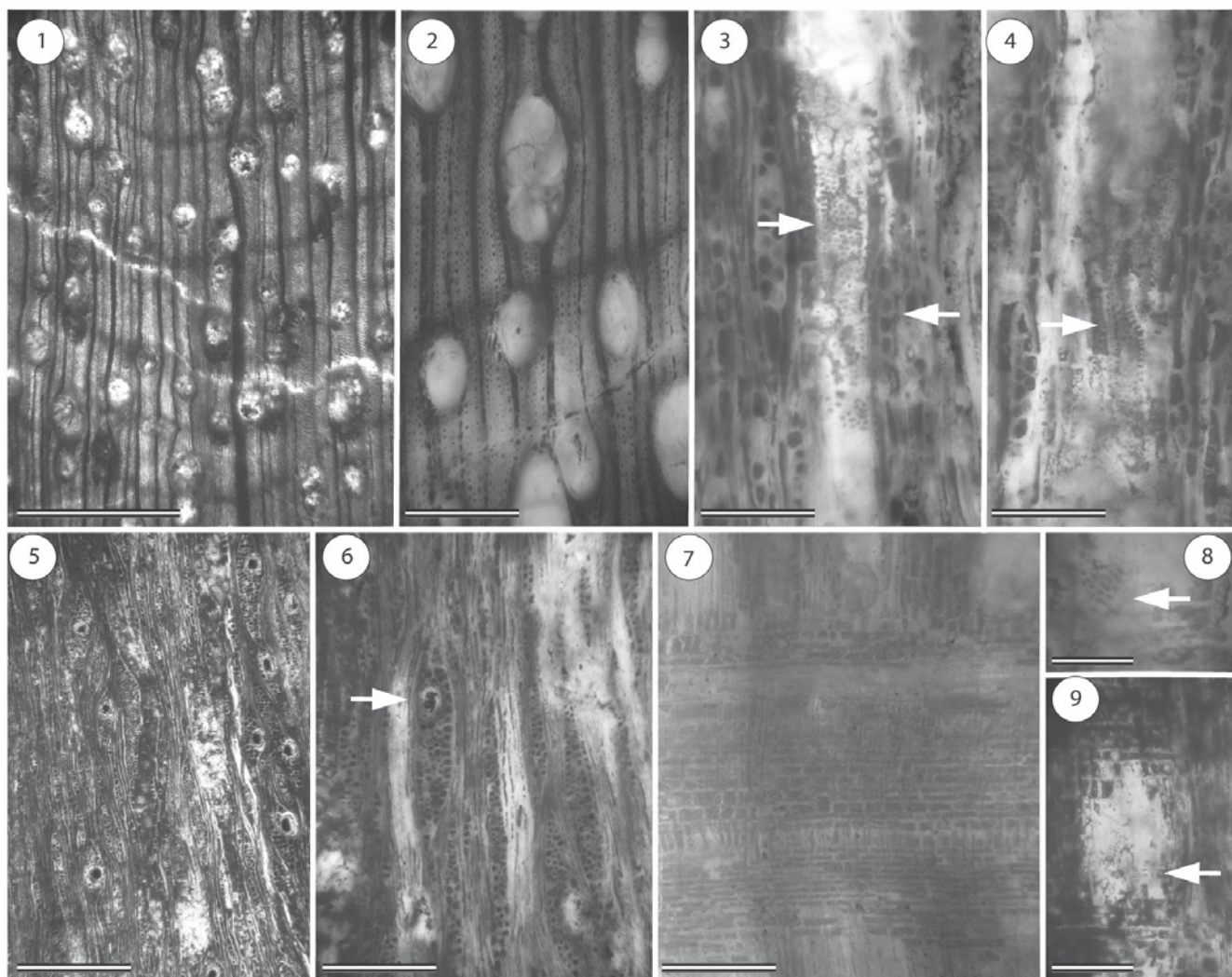


Lámina 5: Fig.1-2, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal en bandas asociadas a los vasos y apotraqueal difuso. Escala 1= 500 μm . Escala 2 = 1 mm. Fig. 3-4, Corte tangencial, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, traqueidas vasicentricas, radios uniseriados. Escala 3-4= 100 μm , Fig. 5-6, Corte tangencial, radios multiseriados homocelulares y uniseriados con canales radiales. Escala 5= 500 μm . Escala 6= 200 μm . Fig. 7, Corte radial, radios multiseriados heterocelulares formados por células procumbentes y erectas. Escala= 180 μm . Fig. 8-9, punteaduras vaso-radio alternas. Fig. 8-9, 20 μm .

Madera tipo 6 (Lámina 6)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 34% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 39% y 16% y mayores de 4 en 10% respectivamente, y raras veces en racimos (Lam 6, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 103 (80-150) μm , su longitud promedio es de 590 (400-750) μm , la pared tiene grosor promedio de 1 (0.5-1) μm ; con frecuencia promedio de 24 (16-37)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 99 (75-140) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 7.4 (5-10) μm (Lam. 6, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio de dos tamaños, alternas, con diámetro promedio de 29 (20-40) μm (Lam. 6, Fig. 6). Parénquima axial paratraqueal difuso, y apotraqueal escaso. Frecuencia promedio de radios es de 3 (1-6)/ mm , radios uniseriados y multiseriados heterogéneos tipo IIA con el cuerpo formado por células procumbentes y con colas largas compuestas por células erectas. En general los multiseriados miden en promedio 66 (50-90) μm ó 2-4 células de ancho, y 766 (420-950) μm de alto, algunos pueden alcanzar hasta los 1000 μm . Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 462 (300-800) μm de alto. Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 7 (3-11) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 5 (3- 6) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

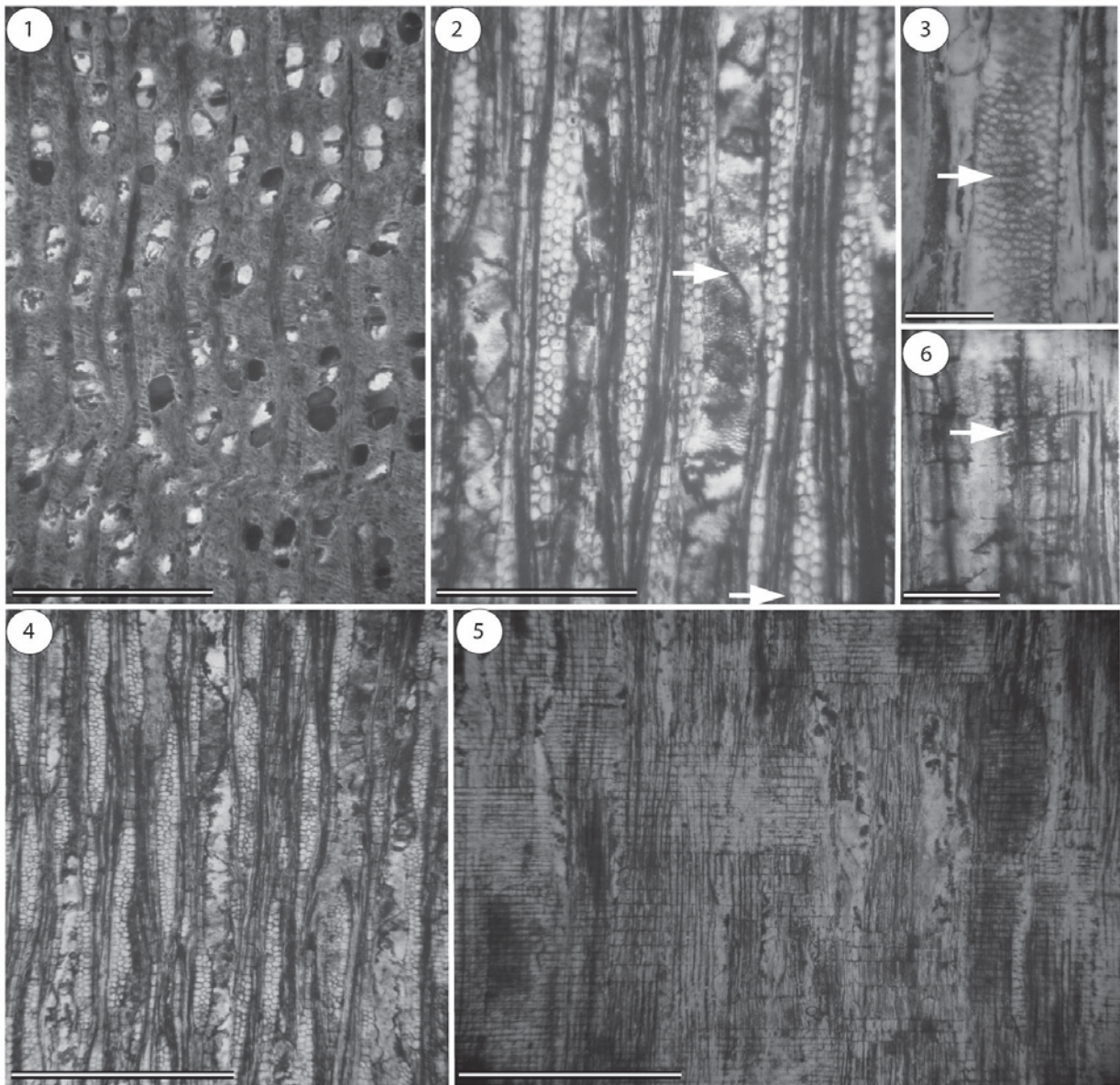


Lámina 6: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal escaso. Escala= 500 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, Escala 2= 150 μm , Escala 3= 10 μm . Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y pocos uniseriados, Escala= 300 μm . Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y células eréctas. Escala= μm . Fig. 6, punteaduras vaso-radio alternas. Escala= 10 μm .

Madera tipo 7 (Lámina 7)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 31% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 33% y 17% y mayores de 4 en 17% respectivamente, y pocos en racimos (Lam. 7, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 124 (80-150) μm , su longitud promedio es de 590 (400-750) μm , la pared tiene grosor promedio de 1 (0.5-1) μm ; con frecuencia promedio de 23 (15-34)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 99 (75-140) μm (Lam. 7, Fig. 2), punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 7.4 (5-10) μm (Lam. 7, Fig. 3). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, y apotraqueal escaso. En general los multiseriados miden en promedio 66 (50-90) μm ó 2-4 células de ancho, y 766 (420-950) μm de alto, algunos pueden alcanzar hasta los 1000 μm (Lam. 7, Fig. 4 y 5). Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 462 (300-800) μm de alto. Frecuencia promedio de radios es de 3 (1-6)/ mm , radios uniseriados y multiseriados heterogéneos tipo IIA con el cuerpo formado por células procumbentes y con colas largas compuestas por células erectas (Lam. 7, Fig. 6). Presentan punteaduras vaso-radio de dos tamaños, alternas, con diámetro promedio de 29 (20-40) μm (Lam. 7, Fig. 7). Con traqueidas vasicéntricas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 1.3 (1-2) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 6 (5-9) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

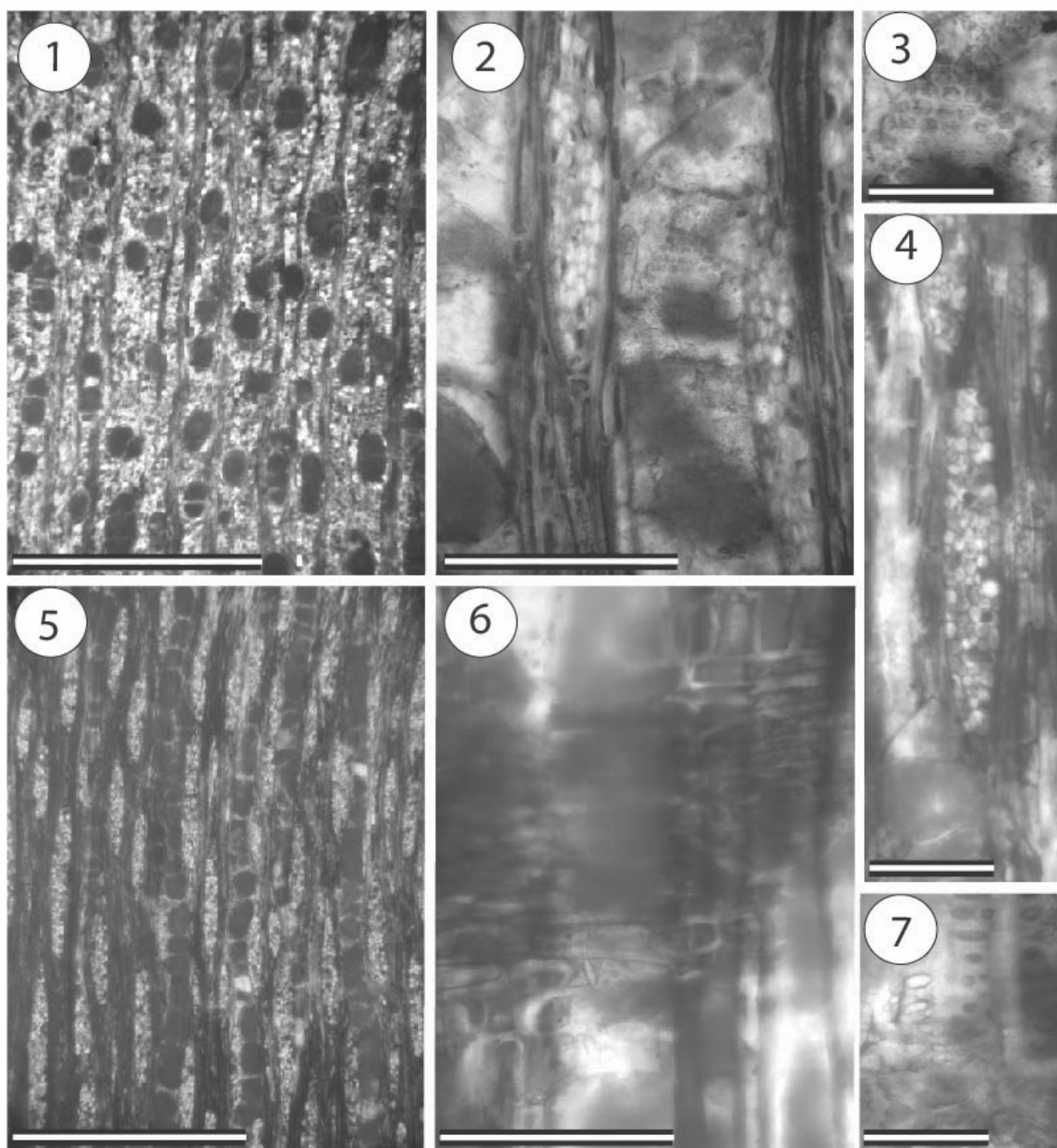


Lámina 7: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Escala= 500 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, Escala 2= 100 μm , Escala 3= 10 μm . Fig. 4-5, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y pocos uniseriados, Escala 4= 100 μm . Escala 5=500 μm . Fig. 6 Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y erectas. Escala= 100 μm . Fig. 7, Corte radial, punteaduras vaso-radio alternas de dos tamaños. Escala = 10 μm

Madera tipo 8 (Lámina 8)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad anular. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovals, solitarios en un 33% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 42% y 12% y mayores de 4 en 11% respectivamente, y pocos en racimos (Lam. 8, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 150 (130-200) μm , su longitud promedio es de 400 (300-550) μm , la pared tiene grosor promedio de 2 (1-3) μm ; con frecuencia promedio de 20 (11-29)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 134 (85-185) μm , punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas, con diámetro promedio de 13 (7.5-15) μm (Lam. 8, Fig. 2 y 4), mientras que las punteaduras vaso-radio de dos tamaños, alternas, con diámetro promedio de 13 (10-15) μm (Lam. 8, Fig. 7). Parénquima axial paratraqueal ausente, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 6.5 (5-8)/ mm , pocos radios uniseriados, en su mayoría radios multiseriados con una combinación de uniseriados y biseriados. En general los multiseriados miden en promedio 85 (50-150) μm ó 3-5 células de ancho, y 754 (600-950) μm de alto, algunos pueden alcanzar hasta los 1000 μm . Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 499 (350-650) μm de alto (Lam. 8, Fig. 5). Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y con 3 hileras de células cuadradas (Lam. 8, Fig. 6). Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (2- 5) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 6 (5- 9) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

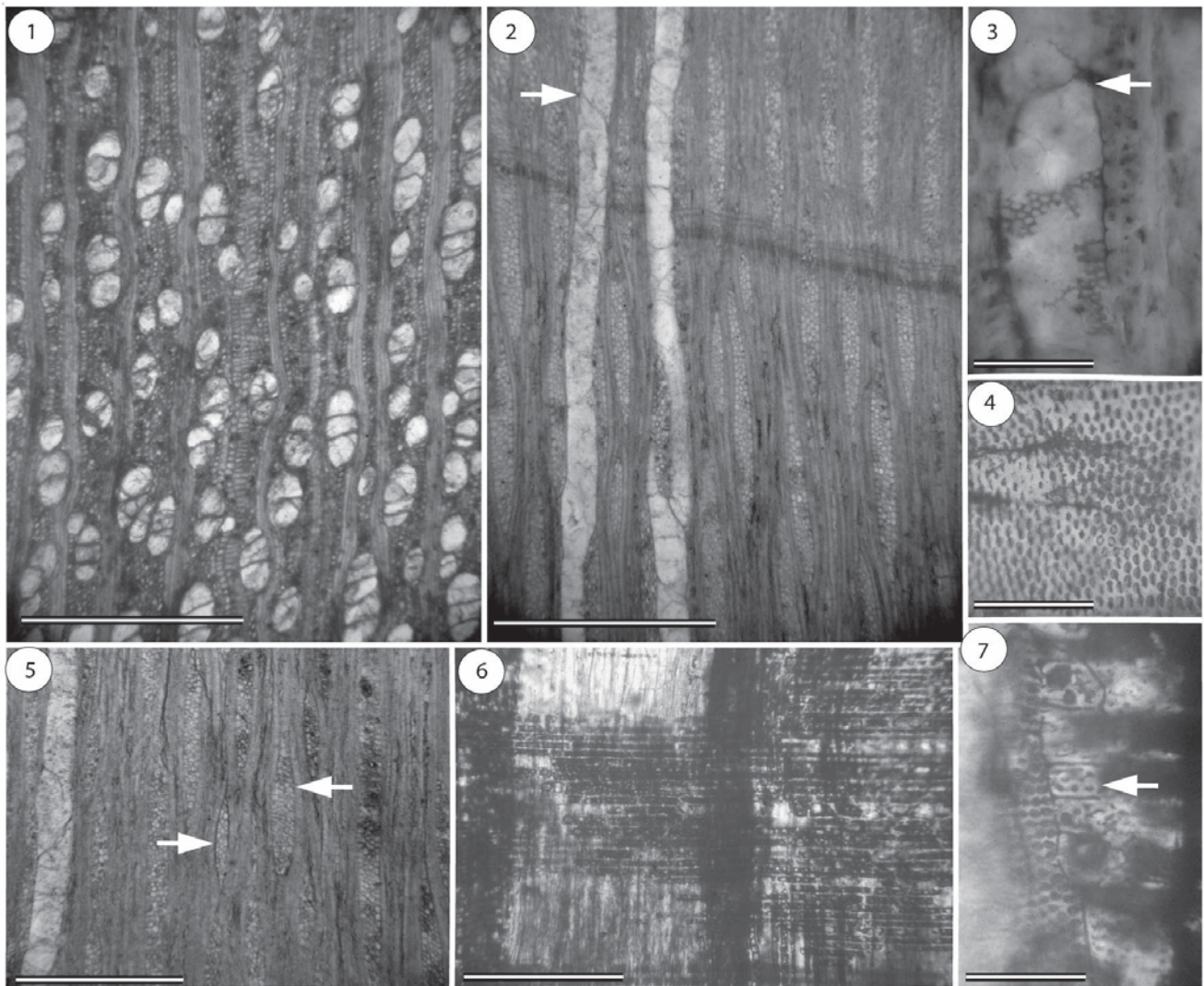


Lámina 8: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad anular, parénquima axial paratraqueal ausente y apotraqueal difuso. Escala= 500 μm . Fig. 2-3-4, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, poligonales, ornamentadas, Escala 2= 500 μm , Escala 3= 100 μm . Escala= 10 μm . Fig. 5, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados. Escala 200 μm . Fig. 6 Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y 3 hileras de células cuadradas. Escala= 100 μm . Fig. 7, Corte radial, punteaduras vaso-radio alternas de dos tamaños. Escala = 10 μm

Madera tipo 9 (Lámina 9)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 64% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 16% y 11% y mayores de 4 en 7% respectivamente, y raras veces racimos (Lam. 9, Fig. 1 y 3). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 110 (60-150) μm , su longitud promedio es de 280 (220-400) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.5 (1-2) μm ; con frecuencia promedio de 21 (16-27)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 80 (40-113) μm , punteaduras intervasculares alternas y ovales, con diámetro promedio de 5.9 (5-7.5) μm (Lam. 9, Fig. 2 y 4), mientras que las punteaduras vaso-radio son escalariformes, con diámetro promedio de 17 (7-18) μm (Lam. 9, Fig. 7). Parénquima axial paratraqueal en bandas, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 7 (5-10)/ mm , presencia de radios uniseriados y en su mayoría radios multiseriados. En general los multiseriados miden en promedio 54 (30-80) μm ó 3-6 células de ancho, y 363 (250-475) μm de alto. Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 222 (150-310) μm de alto (Lam. 9, Fig. 5). Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y con una hilera de células erectas (Lam. 9, Fig. 6). Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 7 (3- 9) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 4 (2- 6) μm y una longitud promedio de 362 (300-450) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

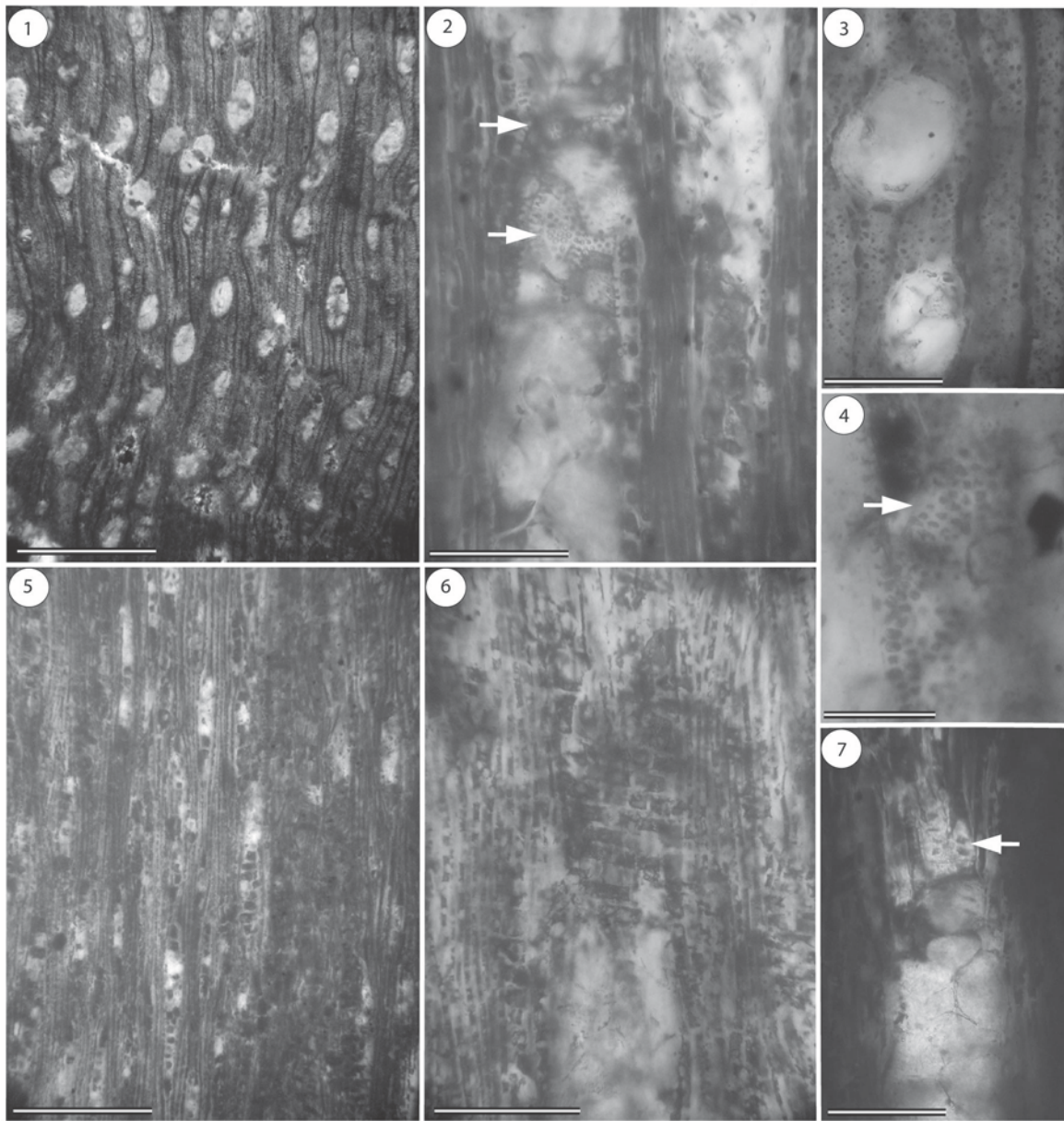


Lámina 9: Fig.1 y 3, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal en bandas y apotraqueal difuso. Escala 1= 250µm. Escala 3=10 µm. Fig. 2 y 4, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y ovals, Escala 2= 100 µm, Escala 4= 10 µm. Fig. 5, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados. Escala 200 µm. Fig. 6 Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y una hilera de células erectas. Escala= 100 µm. Fig. 7, Corte radial, punteaduras vaso-radio escalariformes. Escala = 20 µm

Madera tipo 10 (Lámina 10)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 63% y agrupados radialmente en 2 vasos en 36% y en menos proporción en 3 y 4 vasos (Lam. 10, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 154 (130-200) μm , su longitud promedio es de 302 (150-475) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.3 (1-2) μm ; con frecuencia promedio de 10 (6-13)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 127 (75-160) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales y ornamentadas, con diámetro promedio de 8.3 (5-10) μm (Lam. 10, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio son opuestas, con diámetro promedio de 6.4 (5-7.5) μm (Lam. 10, Fig. 6). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 10 (8-12)/ mm , presencia de radios uniseriados y en su mayoría radios multiseriados heterogéneos. En general los multiseriados miden en promedio 54 (30-100) μm ó 3-5 células de ancho, y 391 (230-700) μm de alto. Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 129 (85-160) μm de alto (Lam. 10, Fig. 4). Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y con 4 hileras de células erectas (Lam. 12, Fig. 5). Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 7 (4- 9) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 5 (2- 6) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

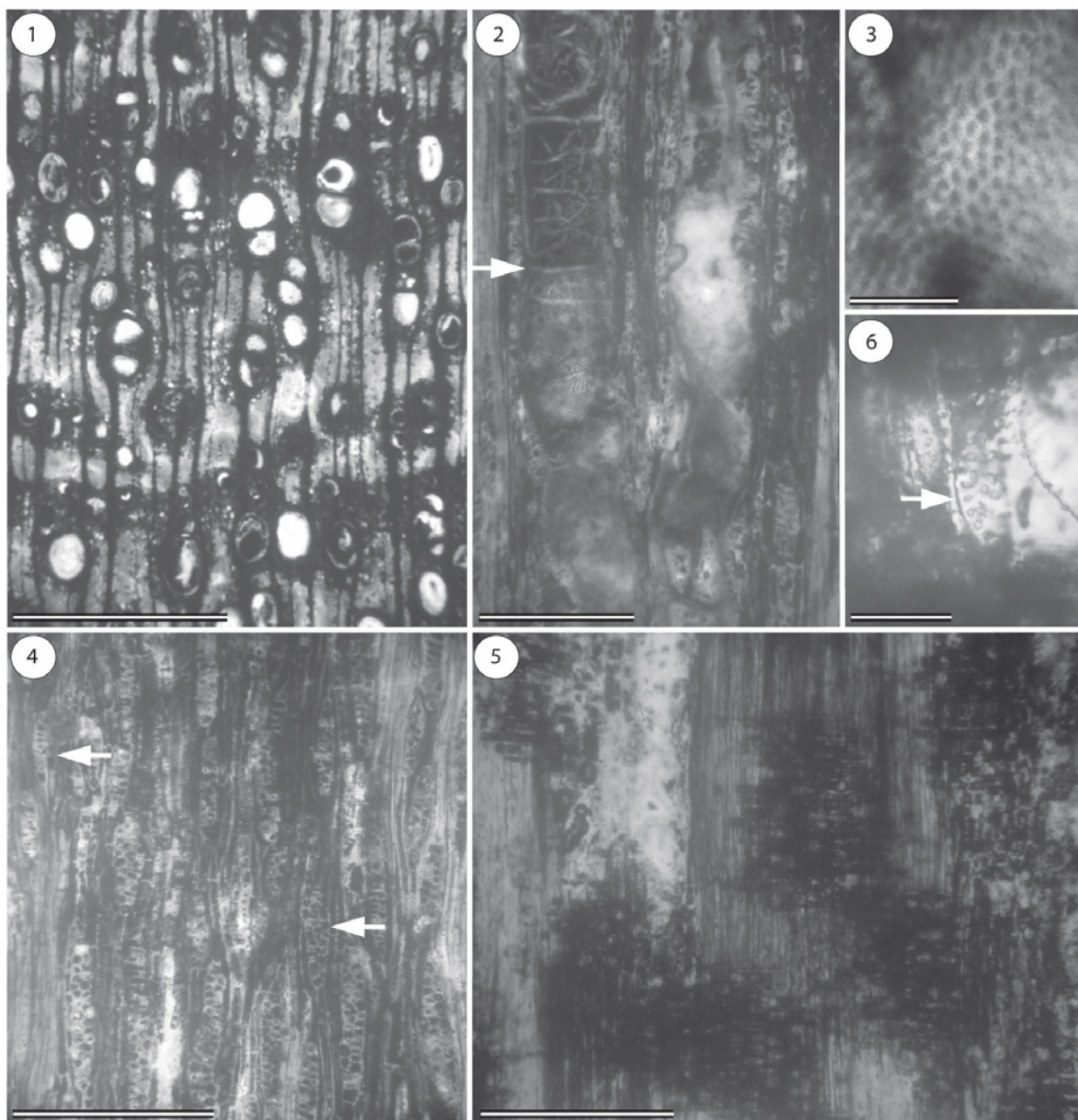


Lámina 10: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal difuso. Escala 1= 500µm. Fig. 2 y 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y ornamentadas, Escala 2= 100 µm, Escala 3= 10 µm. Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados. Escala 200 µm. Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y 4 hileras de células erectas. Escala= 200 µm. Fig. 6, Corte radial, punteaduras vaso-radio opuestas. Escala = 20 µm

Madera tipo 11 (Lámina 11)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 48% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 24% y 14% y mayores de 4 en 12% respectivamente, y raras veces racimos (Lam. 11, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 135 (110-160) μm , su longitud promedio es de 277 (175-375) μm , la pared tiene grosor promedio de 3 (1-5) μm ; con frecuencia promedio de 20 (13-35)/ mm^2 , en arreglo diagonal. Placa de perforación simple de 80 (45-120) μm , punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas, con diámetro promedio de 4.6 (3-6) μm (Lam. 11, Fig. 2 y 5), mientras que las punteaduras vaso-radio alternas, con diámetro promedio de 10 (5-10) μm (Lam. 11, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 6.5 (5-10)/ mm y canales radiales. En general los multiseriados heterogéneos miden en promedio 73 (25-110) μm ó 3-7 células de ancho, y 384 (250-500) μm de alto (Lam. 11, Fig. 3). Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y 1-2 hileras de células erectas (Lam. 11, Fig. 6). Con fibras libriformes, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 5 (3- 7) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 2 (1- 5).

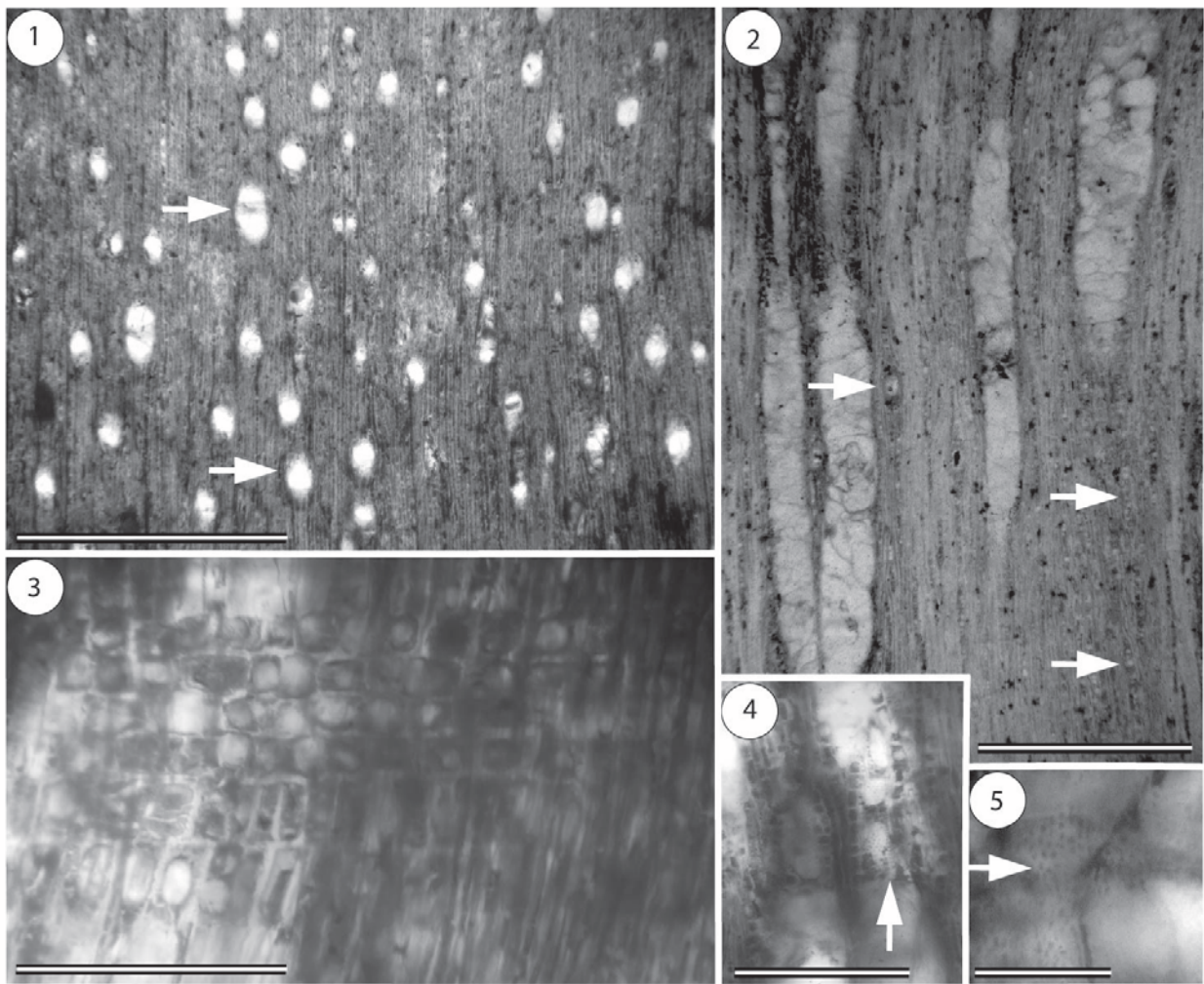


Lámina 11: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal difuso, vasos solitarios y en múltiples radiales. Escala 1= 500µm. Fig. 2, Corte tangencial, placa de perforación simple, canales radiales, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados. Escala 2= 200 µm. Fig. 3, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y 1-2 hileras de células erectas. Escala 3= 200 µm. Fig. 4, Corte radial, punteaduras vaso-radio alternas Escala 4= 20 µm Fig. 5, Corte tangencial, punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas. Escala = 10 µm.

Madera tipo 12 (Lámina 12)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 71% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 15% y 7% y mayores de 4 en 5% respectivamente, (Lam 12, Fig. 1 y 2). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 165 (140-220) μm , su longitud promedio es de 334 (250-475) μm , la pared tiene grosor promedio de 2 (1-3) μm ; con frecuencia promedio de 33 (25-50)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 129 (80-175) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, y escalariformes con diámetro promedio de 11 (7-15) μm y 18 (13-25) μm , respectivamente (Lam.12, Fig. 3 y 6), mientras que las punteaduras vaso-radio, pequeñas, alternas, con diámetro promedio de 7 (5-9) μm (Lam. 12, Fig. 7). Parénquima axial paratraqueal ausente, y apotraqueal en bandas marginales, con punteaduras en la células. Frecuencia promedio de radios es de 10 (8-14)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 55 (35-100) μm ó 2-4 células de ancho, y 400 (225-500) μm de alto (Lam. 12, Fig.4). Los radios uniseriados, miden en promedio 319 (200-475) μm de alto y 25 (15-30) μm de ancho, con el cuerpo formado por células procumbentes y una hilera de erectas y multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y con colas largas compuestas por células erectas (Lam. 12, Fig. 5) Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas con punteaduras pequeñas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 5 (3-7) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 3 (2- 5) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

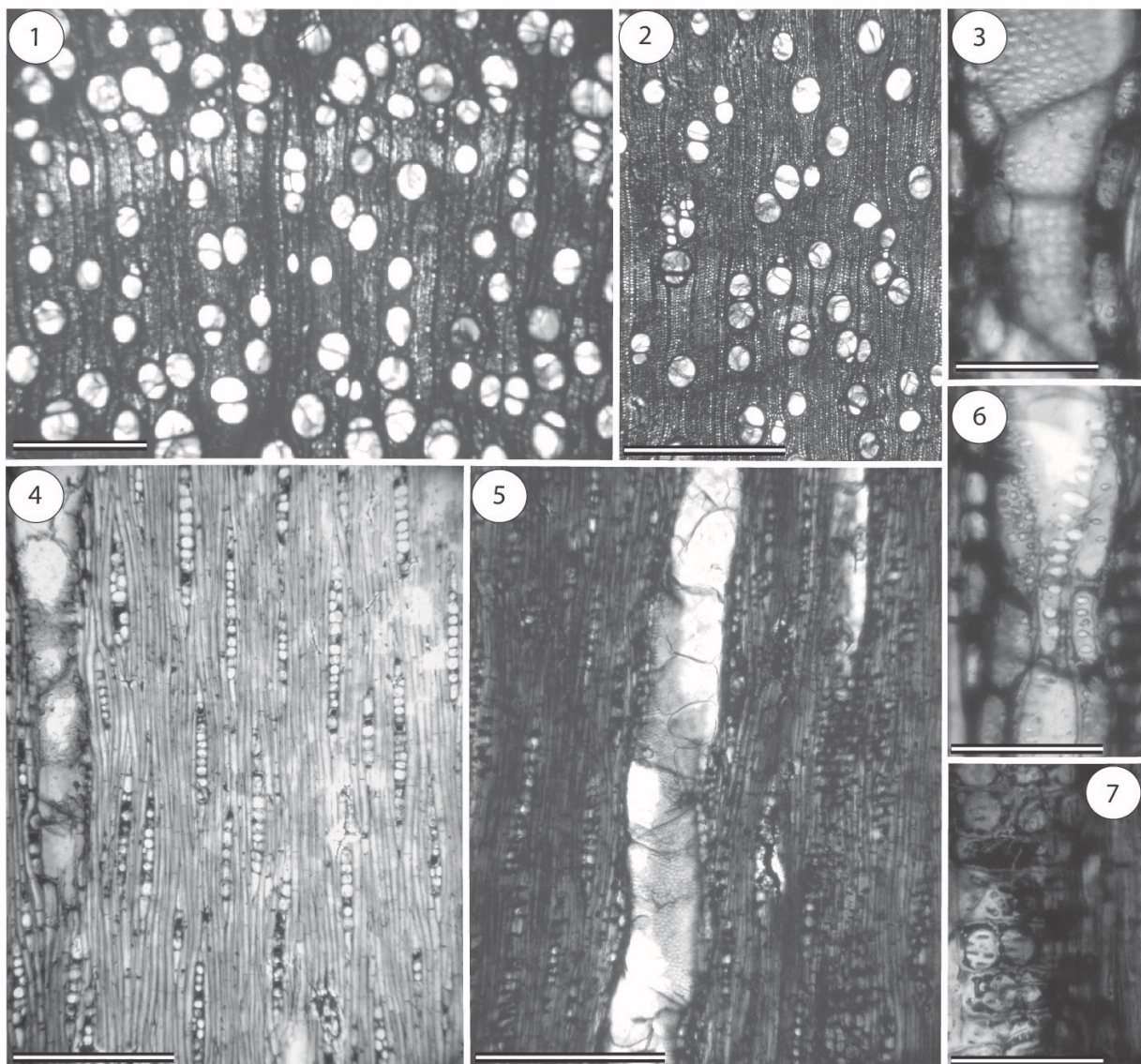


Lámina 12: Fig.1-2, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal ausente y apotraqueal en bandas marginales. Escala 1= 200 μ m. Escala 2= 500 μ m Fig. 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas. Escala 3= 10 μ m. Fig. 4, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados. Escala 4= 200 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes y 1-2 hileras de células erectas. Escala 5= 200 μ m Fig. 6, Corte tangencial, punteaduras intervasculares escalariformes. Escala 6= 10 μ m. Fig. 7, punteaduras vaso-radio alternas. Escala = 10 μ m.

Madera tipo 13 (Lámina 13)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 31% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 26% y 25% y mayores de 4 en 17% respectivamente, (Lam 13, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 122 (90-220) μm , su longitud promedio es de 389 (260-580) μm , la pared tiene grosor promedio de 6 (2-10) μm ; con frecuencia promedio de 19 (10-25)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 116 (70-160) μm , punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas, con diámetro promedio de 12 (10-15) μm , respectivamente (Lam.13, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, pequeñas, alternas, con diámetro promedio de 9.5 (8-10) μm (Lam. 13, Fig. 6). Parénquima axial paratraqueal ausente, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 6 (3-7)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 12 (10-15) μm ó 3-5 células de ancho, y 117 (87-150) μm de alto (Lam. 13, Fig. 4). Además, los radios multiseriados heterogéneos presentan el cuerpo formado por células procumbentes y con dos hileras de células cuadradas (Lam. 13, Fig. 5) Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 6 (4-7) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 5 (3- 7) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

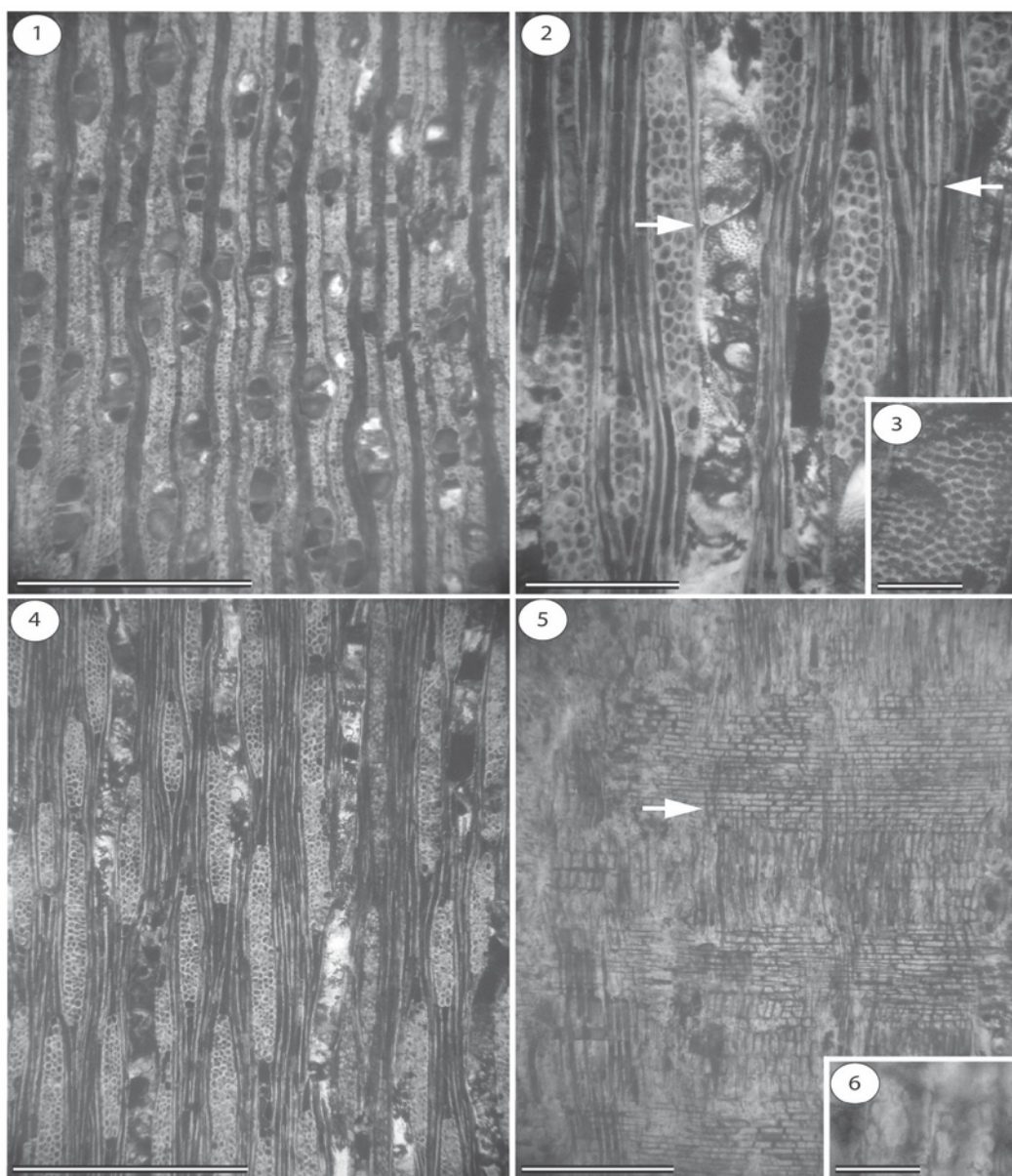


Lámina 13: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal ausente y apotraqueal difuso. Escala 1= 200 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas. Escala 2: 100 μm . Escala 3= 10 μm . Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos. Escala 4= 200 μm . Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 2 hileras de células cuadradas. Escala 5= 250 μm . Fig. 6, punteaduras vaso-radio alternas. Escala = 10 μm .

Madera tipo 14 (Lámina 14)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 43% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 43% y 13%, respectivamente, (Lam 14, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 159 (140-180) μm , su longitud promedio es de 413 (300-510) μm , la pared tiene grosor promedio de 4 (2-5) μm ; con frecuencia promedio de 10 (7-14)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 123 (80-150) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 4.6 (4-5) μm (Lam.14, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, opuestas y redondas, con diámetro promedio de 12 (10-17.5) μm (Lam. 14, Fig. 5). Parénquima axial paratraqueal escaso, vasicéntrico, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 9 (6-10)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 37 (20-70) μm ó 2-5 células de ancho, y 411 (350-550) μm de alto (Lam. 14, Fig. 6). Los radios uniseriados, miden en promedio 281 (200-400) μm de alto. El cuerpo de los radios uniseriados está formado por células procumbentes y erectas y los radios multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. (Lam. 14, Fig. 7) Con traqueidas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 7 (4-9) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 3 (2- 5) μm . Las fibras septadas presentan de 2-5 septos por fibra. Con cristales en las células erectas de los radios (Lam. 14, Fig. 4). Y con 1-3 canales radiales por radio.

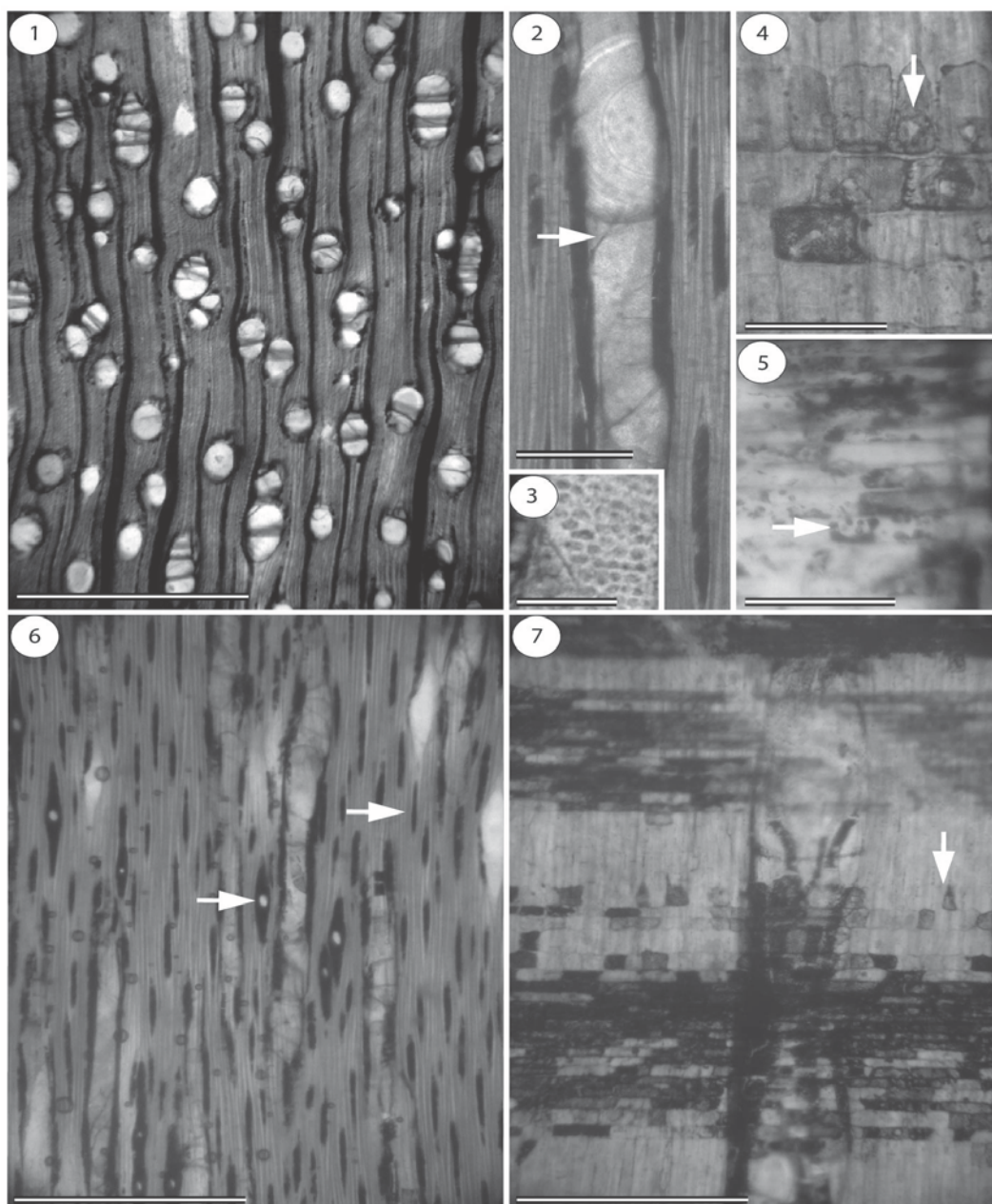


Lámina 14: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal escaso, vasicéntrico, apotraqueal difuso. Escala 1= 200 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, poligonales y ornamentadas. Escala 2: 100 μm . Escala 3= 10 μm . Fig. 4, Corte radial, Cristales en células erectas del radio. Escala 4= 50 μm . Fig. 5, punteaduras vaso-radio opuestas y redondeadas. Escala = 10 μm . Fig. 6, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados heterogéneos, con canales radiales. Escala 6= 200 μm . Fig. 7, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 2 hileras de células erectas. Escala 7= 250 μm .

Madera tipo 15 (Lámina 15)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados y en arreglo diagonal, en corte transversal son circulares, solitarios en un 23.7% y agrupados radialmente en 2, 3 y 4 vasos en 27.6 %, 24.1 y 24.4%, respectivamente, (Lam 15, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vaso es de 107.6 (80-140) μm , su longitud promedio es de 305 (150-400) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.02 (0.5-1.5) μm ; con frecuencia promedio de 27 (17-36)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 104 (60-145) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 8.6 (7.5-10) μm (Lam.15, Fig. 2), mientras que las punteaduras vaso-radio, opuestas y redondas, con diámetro promedio de 11.5 (7.5-20) μm (Lam. 15, Fig. 5). Parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 7.1 (5-10)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 61.6 (40-80) μm ó 3-5 células de ancho, y 576.4 (450-700) μm de alto, con una extensión uniseriada de 22 μm (Lam. 15, Fig. 3). Los radios uniseriados, miden en promedio 186.8 (150-280) μm de alto. El cuerpo de los radios uniseriados está formado por células procumbentes y erectas y los radios multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. (Lam. 15, Fig. 4) Con traqueidas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (1.5-4) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 2 (0.5- 2.5) μm . Las fibras septadas presentan de 2-3 septos por fibra.

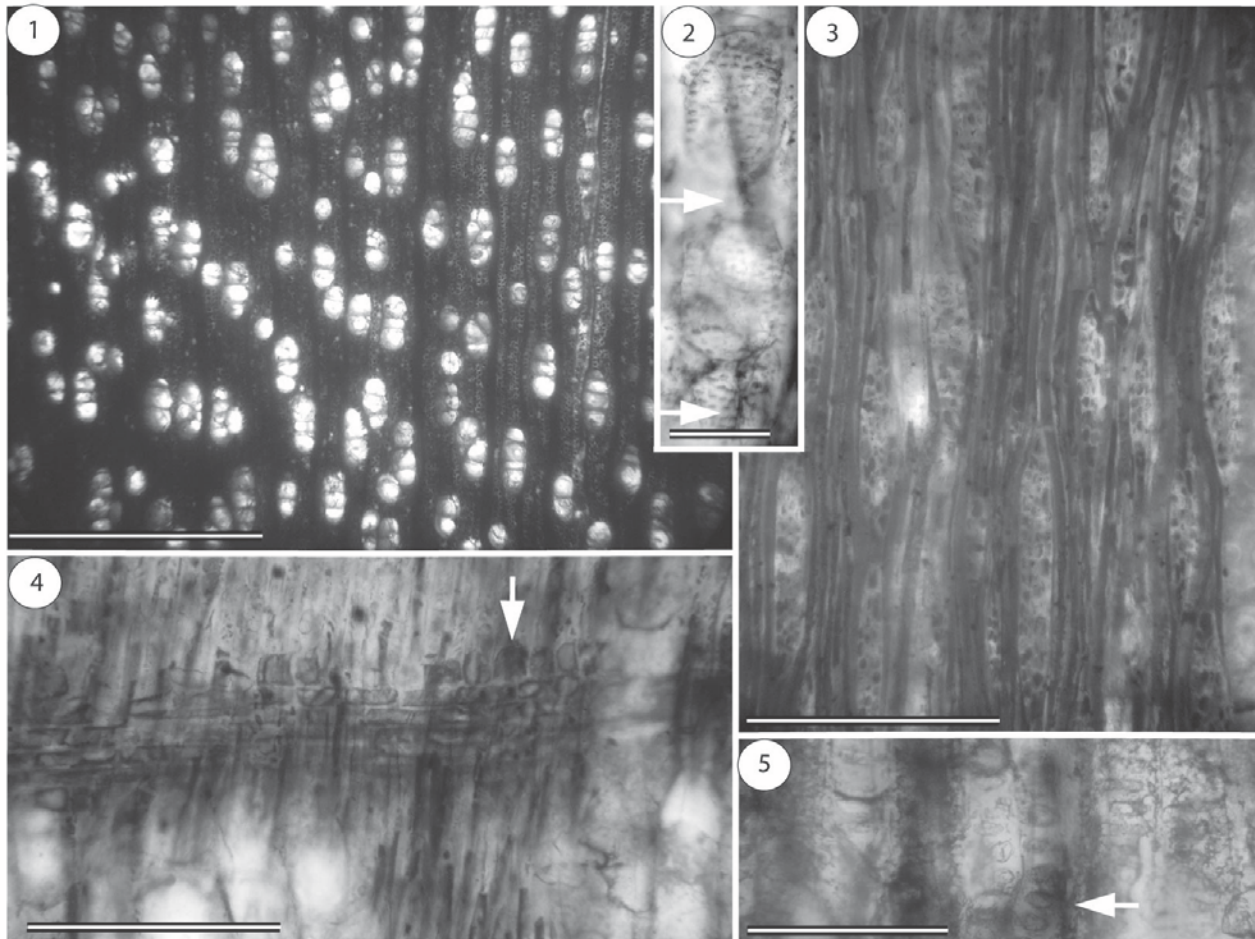


Lámina 15: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal escaso, apotraqueal difuso. Escala 1= 200 μm . Fig. 2, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas. Escala 2= 10 μm . Fig. 3, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados heterogéneos, y fibras septadas. Escala 3= 200 μm . Fig. 4, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. Escala 4= 250 μm . Fig. 5, punteaduras vaso-radio opuestas y redondeadas. Escala 5 = 10 μm .

Madera tipo 16 (Lámina 16)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados y en arreglo diagonal, en corte transversal son circulares, solitarios en un 78.75% y agrupados radialmente en 2 vasos en 21.2 % (Lam 16, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vaso es de 180.4 (120-260) μm , su longitud promedio es de 397 (250-600) μm , la pared tiene grosor promedio de 2.32 (1-4) μm ; con frecuencia promedio de 13 (9-20)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 117 (62-150) μm (Lam.16, Fig. 2), punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 10 (7.5-15) μm (Lam.16, Fig. 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, opuestas y redondas, con diámetro promedio de 8.5 (5-10) μm (Lam. 16, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal confluyente, vasicéntrico y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 12 (9-16)/ mm , el cuerpo de los radios uniseriados y multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes con 1-2 hileras de células erectas (Lam. 16, Fig 5). Los multiseriados miden en promedio 55 (35-85) μm ó 2-5 células de ancho, y 396 (250-500) μm de alto, los radios uniseriados, miden en promedio 260 (150-350) μm de alto (Lam. 16, Fig. 6). Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (1-5) μm .

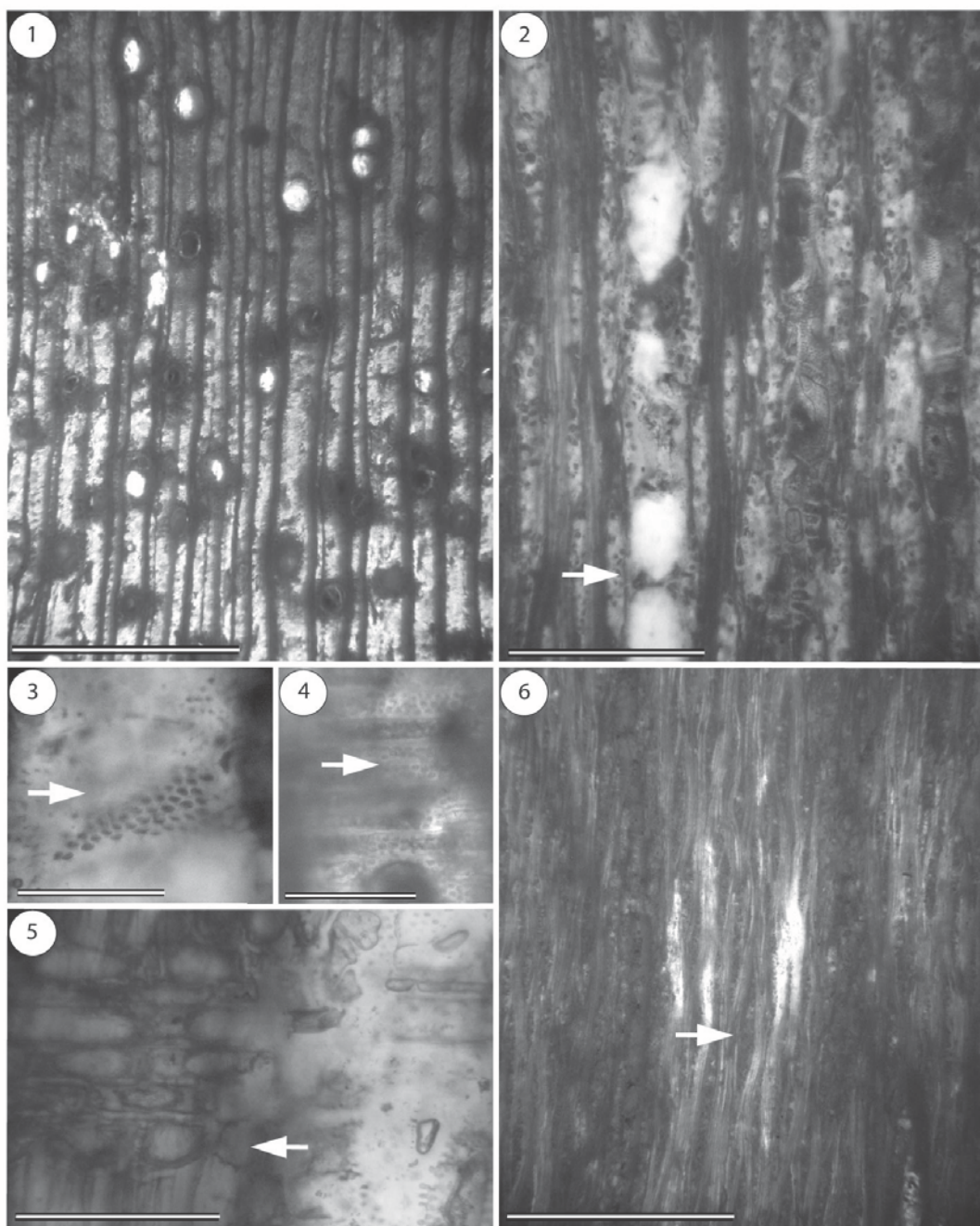


Lámina 16: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal confluyente, vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala 1= 250 μ m. Fig. 2 y 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervascuales alternas, ovales y areoladas. Escala 2= 150 μ m. Escala 3=15 μ m. Fig. 4, punteaduras vaso-radio opuestas y redondeadas. Escala 5 = 10 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. Escala 5= 250 μ m. Fig. 6, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados heterogéneos. Escala 6= 200 μ m.

Madera tipo 17 (Lámina 17)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 19% y agrupados radialmente en 2, 3 y 4 vasos en 36%, 27% y 16% respectivamente (Lam. 17, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 94 (75-120) μm , su longitud promedio es de 281 (200-400) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.3 (1-2) μm ; con frecuencia promedio de 31 (21-39)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 98(60-125) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas, con diámetro promedio de 16 (10-20) μm (Lam. 17, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio son escalariiformes, con diámetro promedio de 12 (7.5-18) μm (Lam. 17, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 7 (6-8)/ mm , presencia de radios uniseriados, biseriados y multiseriados heterogéneos. Los radios multiseriados miden en promedio 63 (50-80) μm ó 3-4 células de ancho, y 703 (500-900) μm de alto. Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 180 (80-200) μm de alto y los biseriados miden en promedio 403 (300-500) μm de alto compuesto de células procumbentes y una hilera de erectas (Lam. 17, Fig. 5). Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y con 4 hileras de células erectas (Lam. 17, Fig. 6). Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (2- 6) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 1.5 (0.5- 4) μm . Las fibras septadas presentan de 2-5 septos por fibra.

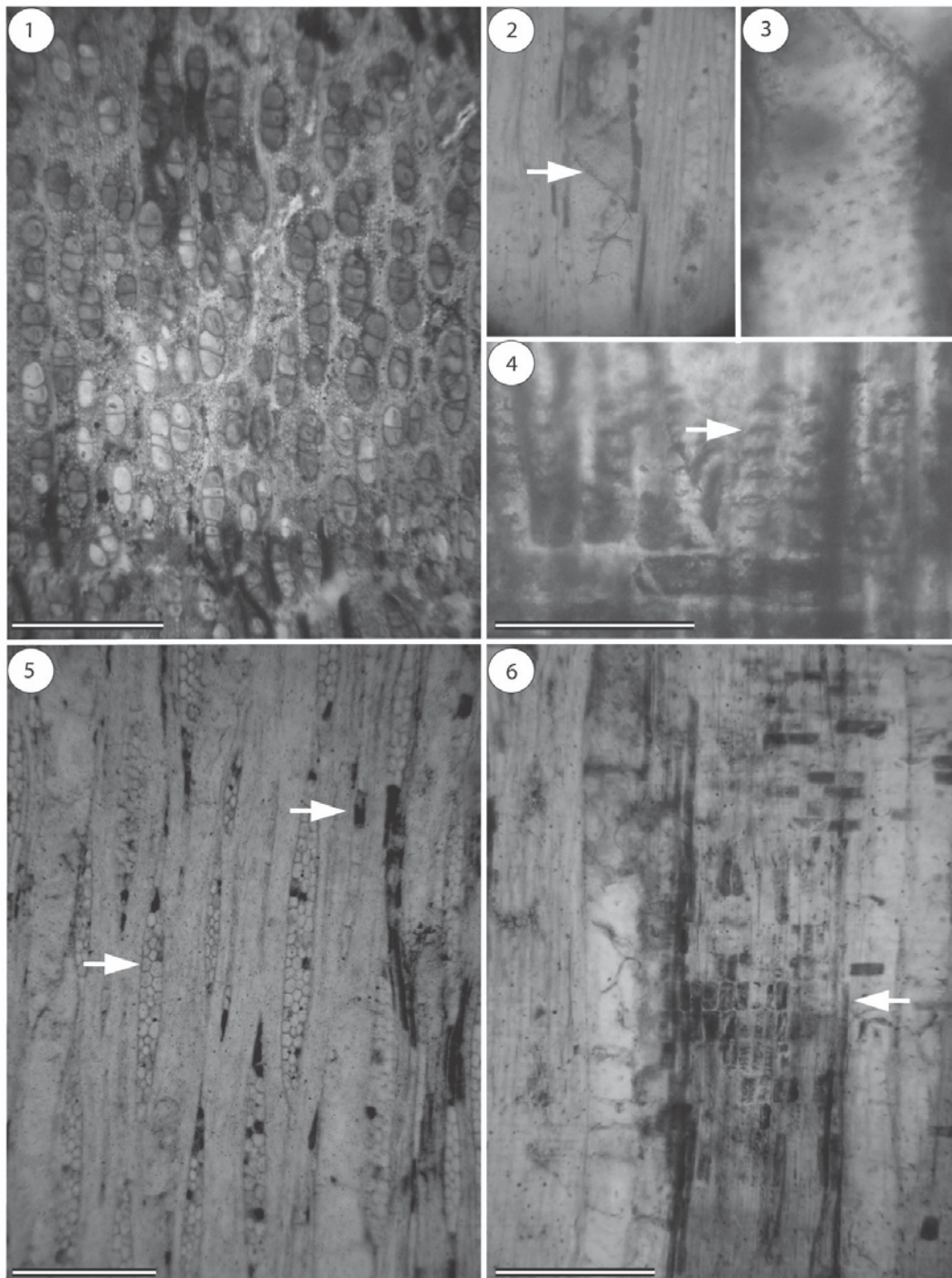


Lámina 17: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala 1= 250 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas. Escala 2: 50 μm . Escala 3= 10 μm . Fig. 4, punteaduras vaso-radio alternas. Escala 4= 10 μm . Fig. 5, Corte tangencial, radios uniseriados, biseriados y

multiseriados heterogéneos. Escala 5= 200µm. Fig. 6, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 4 hileras de células erectas. Escala 6= 250 µm.

Madera tipo 18 (Lámina 18)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 41% y agrupados radialmente en 2, 3 y 4 vasos en 30%, 15% y 13% respectivamente, (Lam 18, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 153 (130-180) µm, su longitud promedio es de 254 (150-450) µm, la pared tiene grosor promedio de 2 (1-3) µm; con frecuencia promedio de 23 (17-33)/mm². Placa de perforación simple de 138 (80-190) µm (Lam.18, Fig. 2), punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 12 (10-15) µm (Lam.18, Fig. 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, opuestas y redondas, con diámetro promedio de 13 (10-25) µm (Lam. 18, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 6 (4-7)/mm, en general los multiseriados miden en promedio 77 (70-90) µm ó 3-6 células de ancho, y 731 (480-900) µm de alto y con extensión radial uniseriada de 20 (16-25) µm (Lam. 18, Fig. 5). Los radios uniseriados, miden en promedio 208 (170-250) µm de alto. El cuerpo de los radios uniseriados está formado por células procumbentes y cuadradas y los radios multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y con 2-4 hileras de células cuadradas. (Lam. 18, Fig. 6) Con presencia de engrosamiento helicoidal, traqueidas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (2-6) µm, mientras que la pared tiene grosor promedio de 1.3 (1- 3) µm. Las fibras septadas presentan de 2-3 septos por fibra.

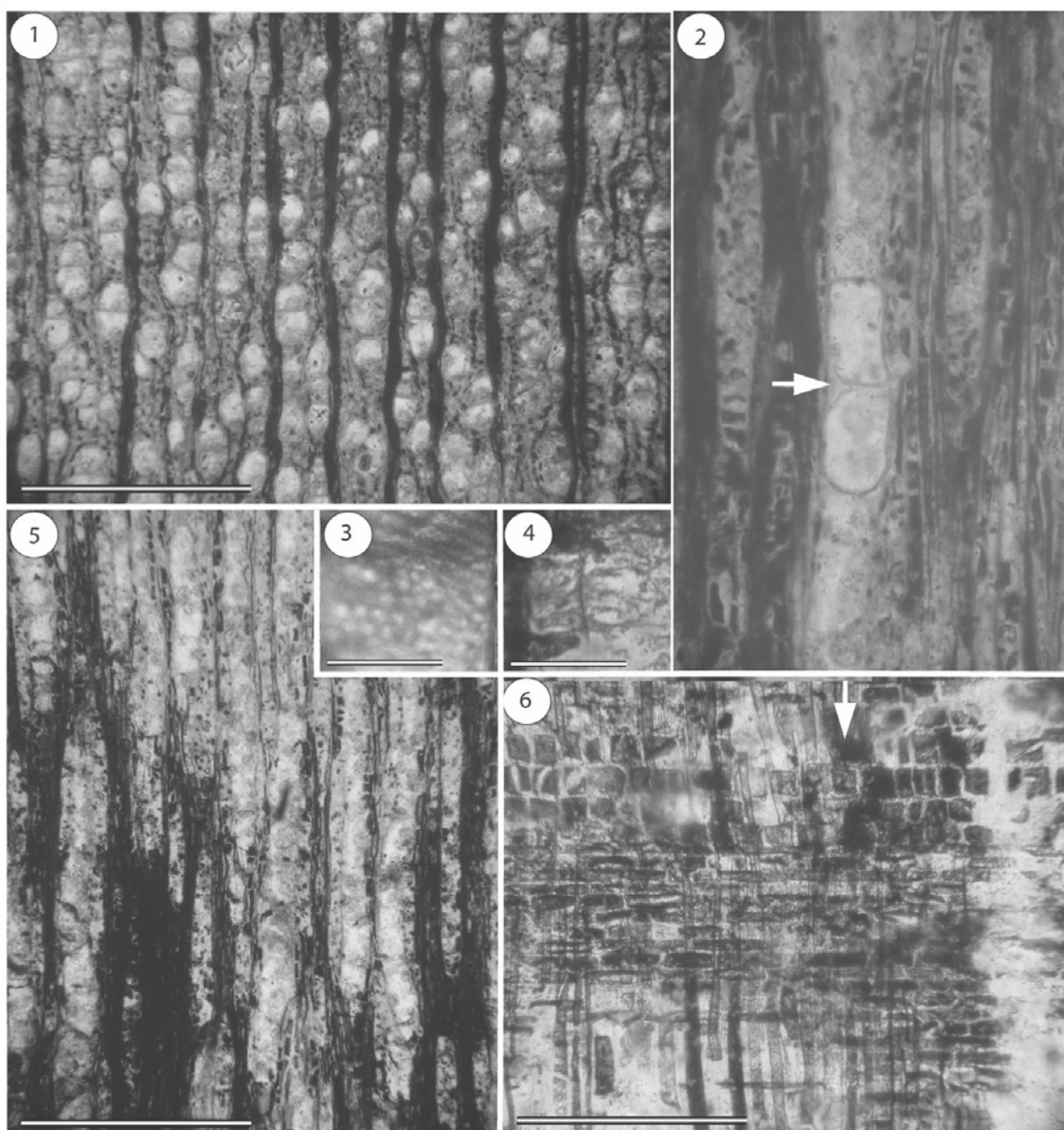


Lámina 18: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala 1=300 μm . Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas. Escala 2= 100 μm . Escala 3= 10 μm . Fig. 4, punteaduras vaso-radio alternas. Escala 4= 10 μm . Fig. 5, Corte tangencial, radios uniseriados y multiseriados heterogéneos. Escala 4= 200 μm . Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 4 hileras de células cuadradas. Escala 5= 250 μm .

Madera tipo 19 (Lámina 19)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 81% y agrupados radialmente en 2 vasos en 20%, (Lam 19, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 130 (80-170) μm , su longitud promedio es de 318 (210-550) μm , la pared tiene grosor promedio de 0.8 (0.5-1) μm ; con frecuencia promedio de 12 (7-18)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 116 (80-150) μm , punteaduras intervasculares alternas, de ovales a redondas, areoladas con diámetro promedio de 8.3 (7.5-10) μm (Lam.19, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, pequeñas, alternas, con diámetro promedio de 3.4 (2-4) μm (Lam. 19, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente, y apotraqueal en bandas marginales. Frecuencia promedio de radios es de 10 (8-12)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 34 (25-45) μm ó 3-4 células de ancho, y 258 (175-350) μm de alto. Los radios uniseriados, miden en promedio 247(200-275) μm de alto y 18 (15-20) μm de ancho (Lam. 19, Fig. 5). Radios multiseriados y uniseriados homocelulares, con el cuerpo formado por células procumbentes (Lam. 19, Fig. 6) Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes sin septos, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 6 (4-9) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 3 (2- 5) μm .

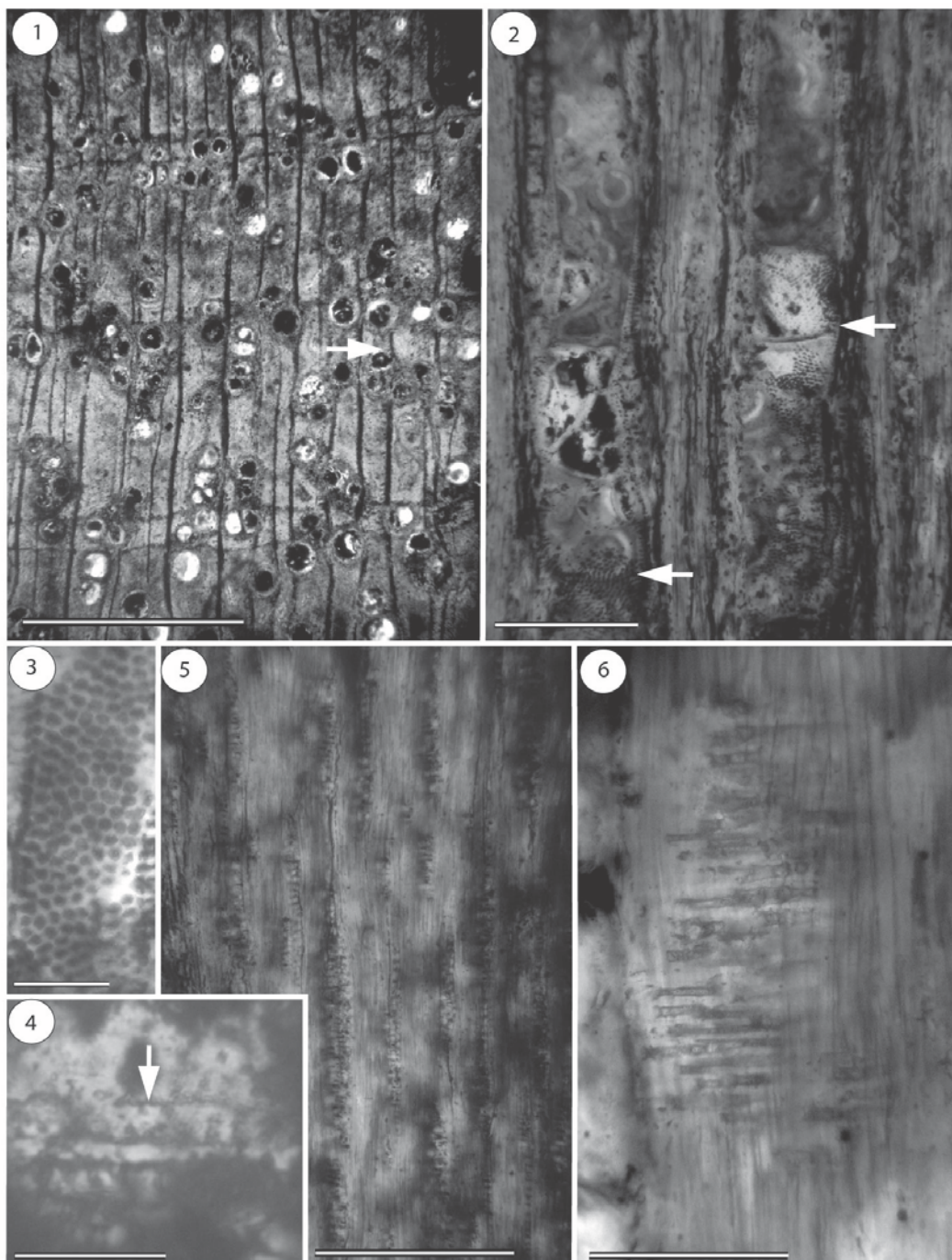


Lámina 19: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal en bandas. Escala 1=300 μ m. Fig. 2-3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, de redondos a ovales y areoladas. Escala 2= 150 μ m. Escala 3= 10 μ m. Fig. 4, punteaduras vaso-radio alternas. Escala 4= 10 μ m. Fig. 5, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados homocelulares. Escala 4= 200 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes. Escala 5= 200 μ m.

Madera tipo 20 (Lámina 20)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 31.7% y agrupados radialmente en 2, 3 vasos en 44% y 15% y mayores de 4 en 8% respectivamente, raras veces agrupados en racimos (Lam. 20, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 128 (100-170) μm , su longitud promedio es de 473 (300-650) μm , con frecuencia promedio de 29 (19-37)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 90 (55-115) μm , punteaduras intervasculares alternas de circulares a ovales, con diámetro promedio de 10 (7.5-13) μm (Lam. 20, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio son opuestas, con diámetro promedio de 10.2 (7.5-13) μm (Lam. 20, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal ausente, y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 9 (7-12)/ mm . Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes y células cuadradas intercaladas hacia las colas (Lam. 20, Fig. 5). Los radios uniseriados compuestos por células erectas, miden en promedio 316 (170-450) μm de alto. En general los multiseriados miden en promedio 67 (55-85) μm ó 3-6 células de ancho, y 717 (520-900) μm de alto, algunos pueden alcanzar hasta los 1000 μm . Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (2- 4) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 4 (2- 5) μm . Las fibras septadas presentan de 2-3 septos por fibra.

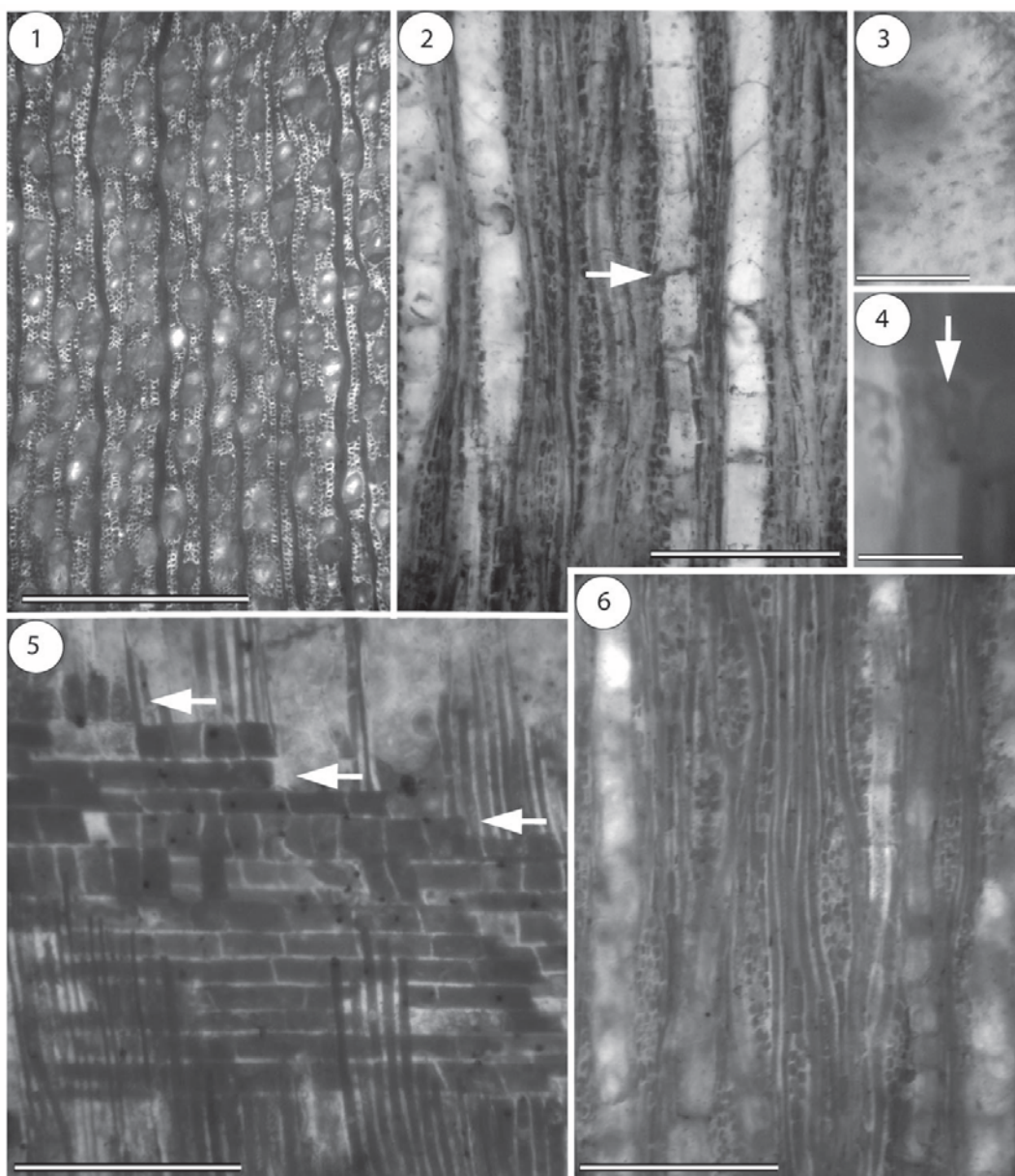


Lámina 20: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal confluyente, vasicéntrico y apotraqueal difuso. Escala 1= 250 μ m. Fig. 2 y 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas. Escala 2= 150 μ m. Escala 3=15 μ m. Fig. 4, punteaduras vaso-radio opuestas y redondeadas. Escala 5 = 10 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. Escala 5= 250 μ m. Fig. 6, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados heterogéneos. Escala 6= 200 μ m.

Madera tipo 21 (Lámina 21)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 50% y agrupados radialmente en 2, 3 y 4 vasos en 33%, 9% y 7% respectivamente (Lam. 21, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de 130 (100-170) μm , su longitud promedio es de 530 (400-800) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.3 (1-2) μm ; con frecuencia promedio de 19 (14-27)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 129(100-150) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas, con diámetro promedio de 13 (10-17) μm (Lam. 21, Fig. 2), mientras que las punteaduras vaso-radio son alternas, con diámetro promedio de 21 (10-30) μm (Lam. 21, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 6 (5-9)/mm, presencia de radios biseriados y multiseriados homogéneos. Los biseriados miden en promedio 403 (300-500) μm de alto compuesto de células procumbentes (Lam. 21, Fig. 3). Los radios multiseriados miden en promedio 89 (70-120) μm ó 3-6 células de ancho, y 748 (550-950) μm de alto. Los radios multiseriados tienen el cuerpo formado por células procumbentes (Lam. 21, Fig. 5 y 6). Con fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 5 (2- 7) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 4 (1- 5) μm . Las fibras septadas presentan de 2-4 septos por fibra.

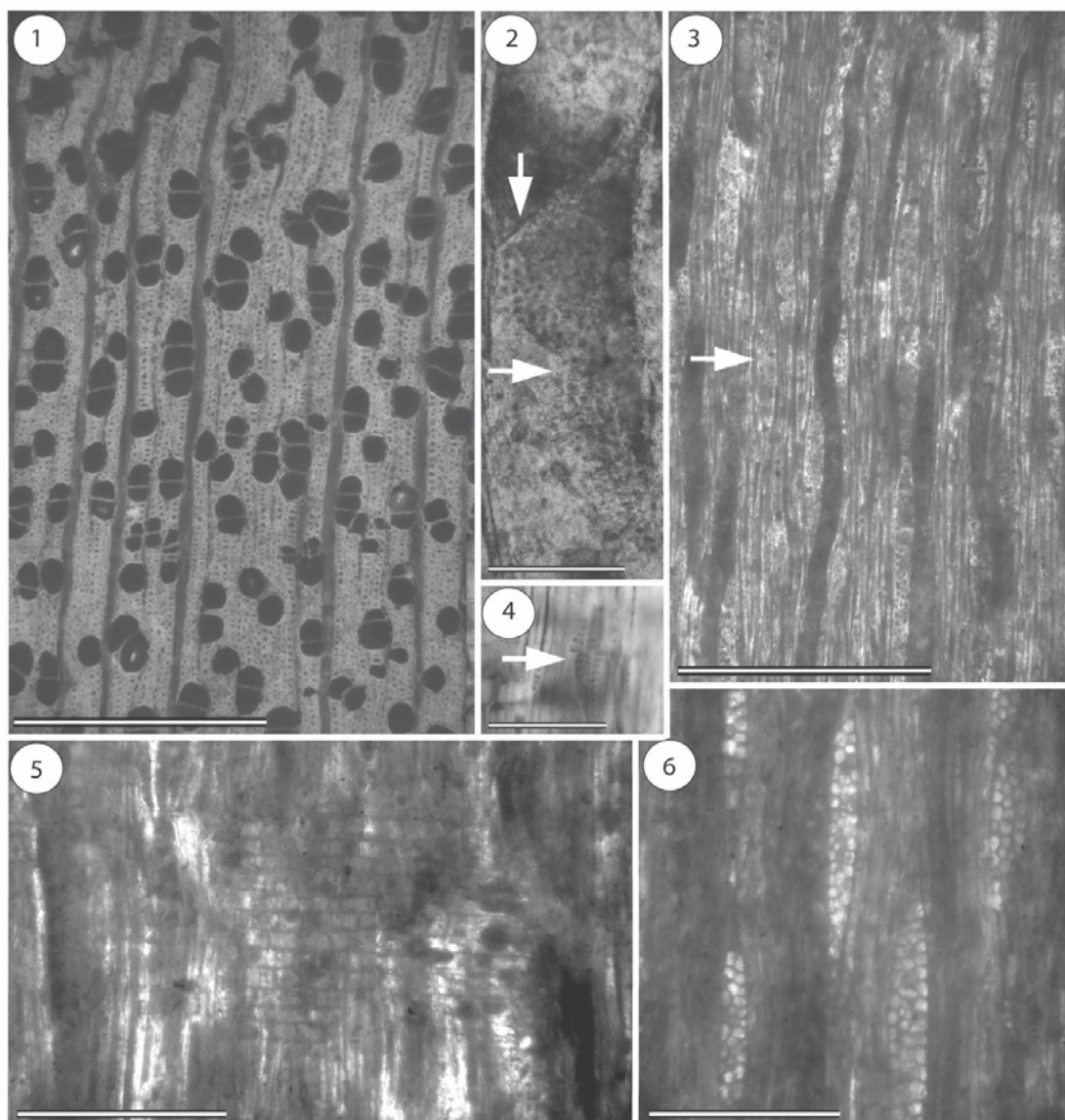


Lámina 21: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Escala 1= 250 μ m. Fig. 2, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales y areoladas. Escala 2= 15 μ m. Fig. 3, corte tangencial, radios biseriados y multiseriados. Escala 3=250 μ m. Fig. 4, punteaduras vaso-radio alternas y redondas. Escala 4 = 10 μ m. Fig. 5, Corte radial, radios formados por células procumbentes Escala 5= 250 μ m. Fig. 6, Corte tangencial, radios multiseriados y biseriados homogéneos. Escala 6= 200 μ m.

Madera tipo 22 (Lámina 22)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados y en arreglo diagonal, en corte transversal son circulares, solitarios en un 82% y agrupados radialmente en 2 vasos en 18 %, (Lam 22, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vaso es de 124 (90-170) μm , su longitud promedio es de 450 (300-600) μm , la pared tiene grosor promedio de 1.4 (1-2) μm ; con frecuencia promedio de 8 (6-12)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 163 (100-220) μm , punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 7 (5-10) μm (Lam.22, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, escalariformes (Lam. 22, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 10 (7-15)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 62 (40-130) μm ó 2-6 células de ancho, y 416 (200-660) μm de alto, los radios uniseriados, miden en promedio 408 (0-280) μm de alto (Lam. 22, Fig. 5 y 6). El cuerpo de los radios uniseriados está formado por células procumbentes y los radios multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y con 1-2 hileras de células erectas. (Lam. 22, Fig. 7) Con traqueidas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 6 (2-8) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 2 (1- 4) μm . Las fibras septadas presentan de 2-3 septos por fibra.

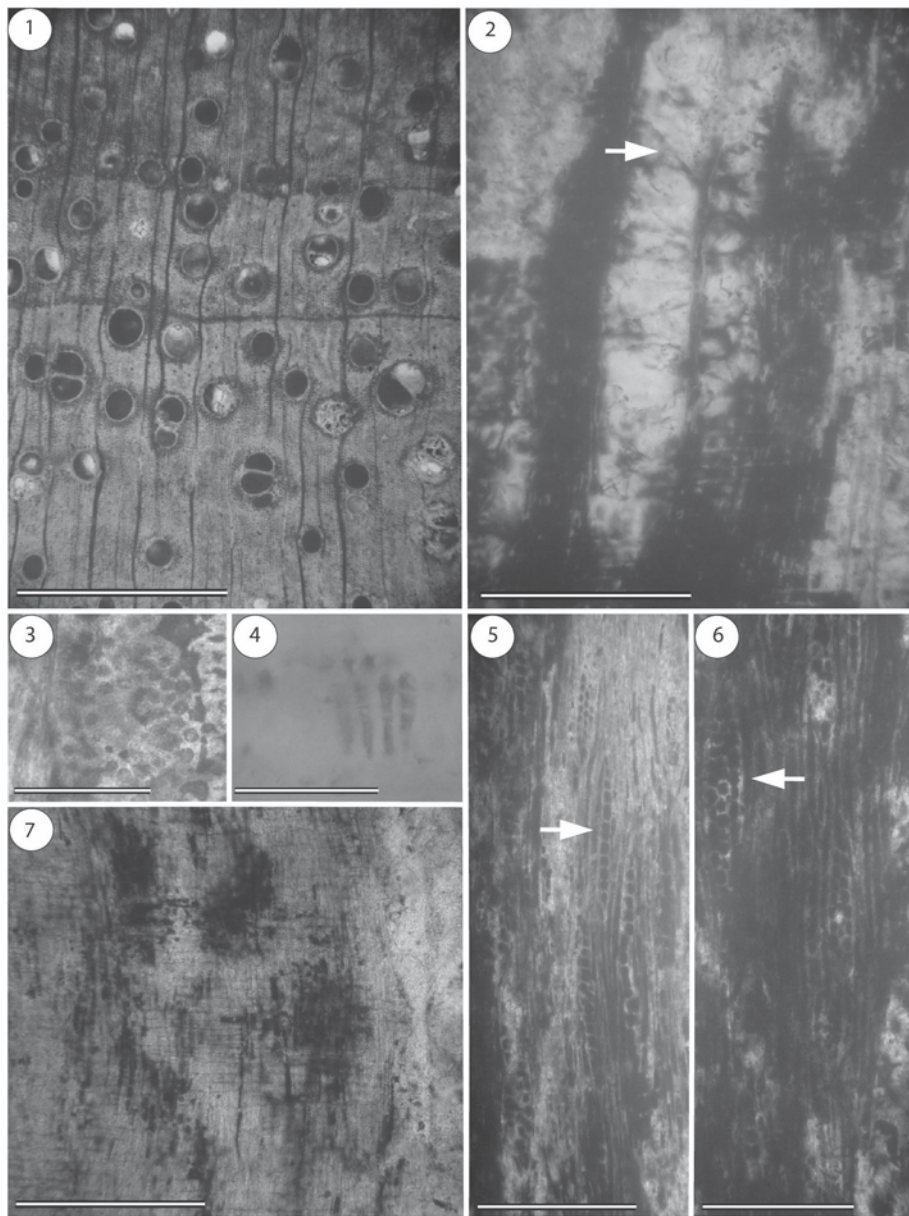


Lámina 22: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y apotraqueal escaso. Escala= 250 μ m. Fig. 2 y 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovals, areoladas, Escala 2= 150 μ m, Escala 3= 10 μ m. Fig. 4, Corte radial, punteaduras vaso-radio escalariformes. Escala 4= 10 μ m. Fig. 5 y 6, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y pocos uniseriados homogéneos, Escala= 150 μ m. Fig. 7, Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y células eréctas. Escala= 200 μ m.

Madera tipo 23 (Lámina 23)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 56% y agrupados radialmente en 2 vasos en 44%, en arreglo diagonal (Lam 23, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 108 (80-140) μm , su longitud promedio es de 320 (200-400) μm , la pared tiene grosor promedio de 7 (4-10) μm ; con frecuencia promedio de 22 (17-26)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 118 (75-175) μm (Lam.23, Fig. 3), punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, con diámetro promedio de 22 (15-30) μm (Lam.23, Fig. 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, opuestas y ovaladas y en dos tamaños con diámetro promedio de 2 (2-3) μm y de 6 (4-8) μm respectivamente (Lam. 23, Fig. 4). Parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Frecuencia promedio de radios es de 9 (7-10)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 113 (90-150) μm ó 4-7 células de ancho, y 686 (500-950) μm de alto (Lam. 23, Fig. 2). Los radios uniseriados, miden en promedio 381 (260-500) μm de alto. El cuerpo de los radios uniseriados está formado por células procumbentes y los radios multiseriados homocelulares con el cuerpo formado por células procumbentes. (Lam. 23, Fig. 5) Con presencia de fibras libriformes sin septos, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 7 (3-10) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 2 (1- 4) μm .

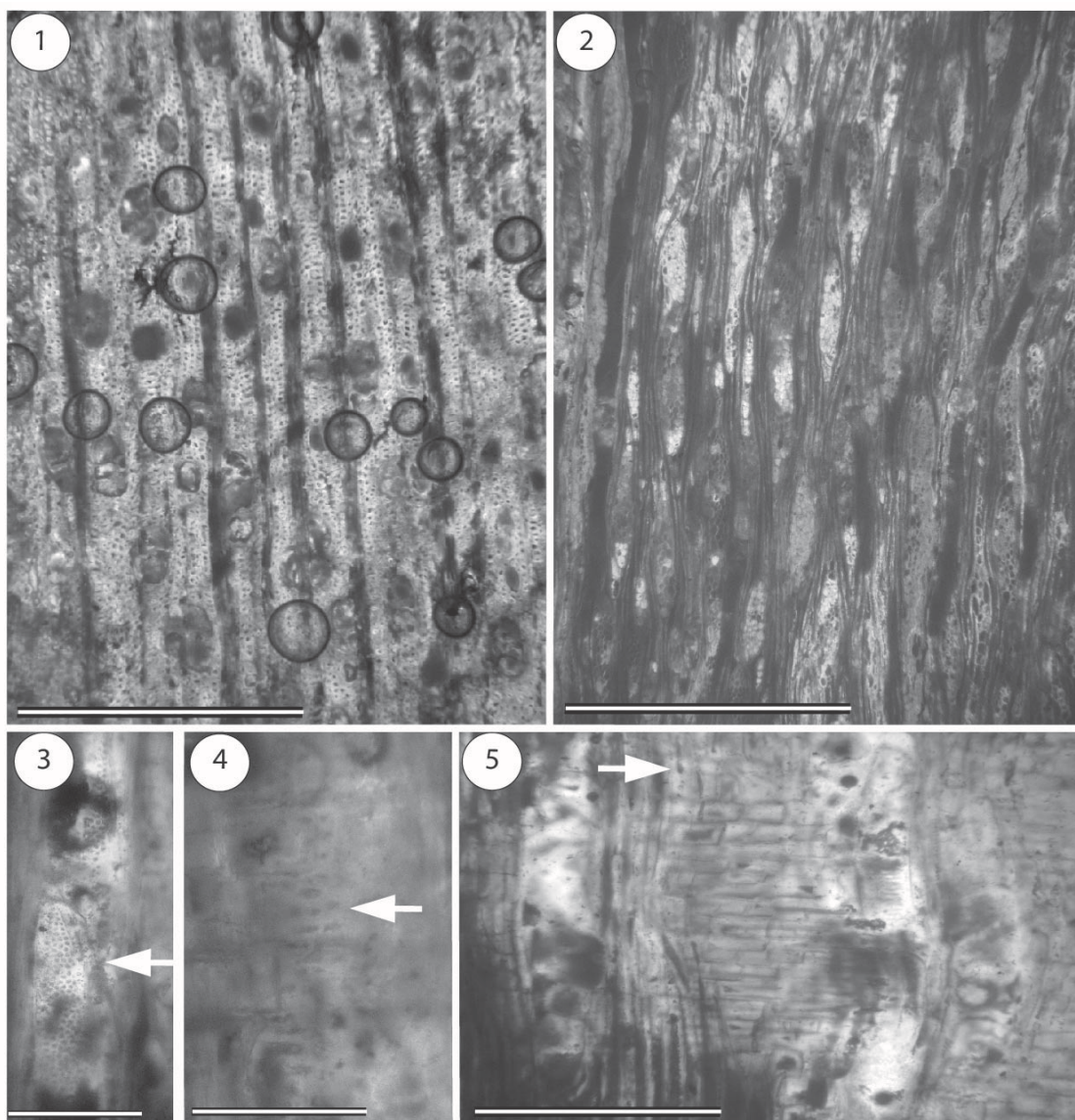


Lámina 23 Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso. Escala= 250 μm . Fig. 2, Corte tangencial, radios multiseriados y uniseriados homogéneos, Escala= 150 μm . Fig. 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas, Escala 3= 10 μm . Fig. 4, Corte radial, punteaduras vaso-radio en dos tamaños, opuestas y ovaladas. Escala 4= 10 μm . Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados homogéneos formados por células procumbentes. Escala= 200 μm .

Madera tipo 24 (Lámina 24)

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa. Vasos redondos a ovalados, en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un 31% y agrupados radialmente en 2, 3 y 4 vasos en 22%, 27% y 19% respectivamente (Lam 24, Fig. 1). El diámetro tangencial promedio del vasos es de 148 (90-170) μm , su longitud promedio es de 286 (200-400) μm , la pared tiene grosor promedio de 3 (1-4) μm ; con frecuencia promedio de 18 (13-22)/ mm^2 . Placa de perforación simple de 114 (75-1) μm , punteaduras intervasculares alternas, de ovales a redondas, areoladas con diámetro promedio de 6.4 (5-7.5) μm (Lam.24, Fig. 2 y 3), mientras que las punteaduras vaso-radio, no pudieron ser observadas. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y en bandas apotraqueales de 2-3 células. Frecuencia promedio de radios es de 9 (7-12)/ mm , en general los multiseriados miden en promedio 54 (40-80) μm ó 3-6 células de ancho, y 476 (350-750) μm de alto, y extensiones uniseriadas que miden en promedio 150 (100-200) μm . Los radios uniseriados, miden en promedio 170 (140-200) μm de alto (Lam. 19, Fig. 5). Radios multiseriados heterogéneos con el cuerpo formado por células procumbentes y de 2-4 células cuadradas (Lam. 24, Fig. 5). Los radios uniseriados homocelulares, con el cuerpo formado por células procumbentes. Con traqueidas vasicentricas y fibras libriformes septadas, cuyo promedio de diámetro tangencial del lumen es 3 (1-4) μm , mientras que la pared tiene grosor promedio de 3 (2- 5) μm .

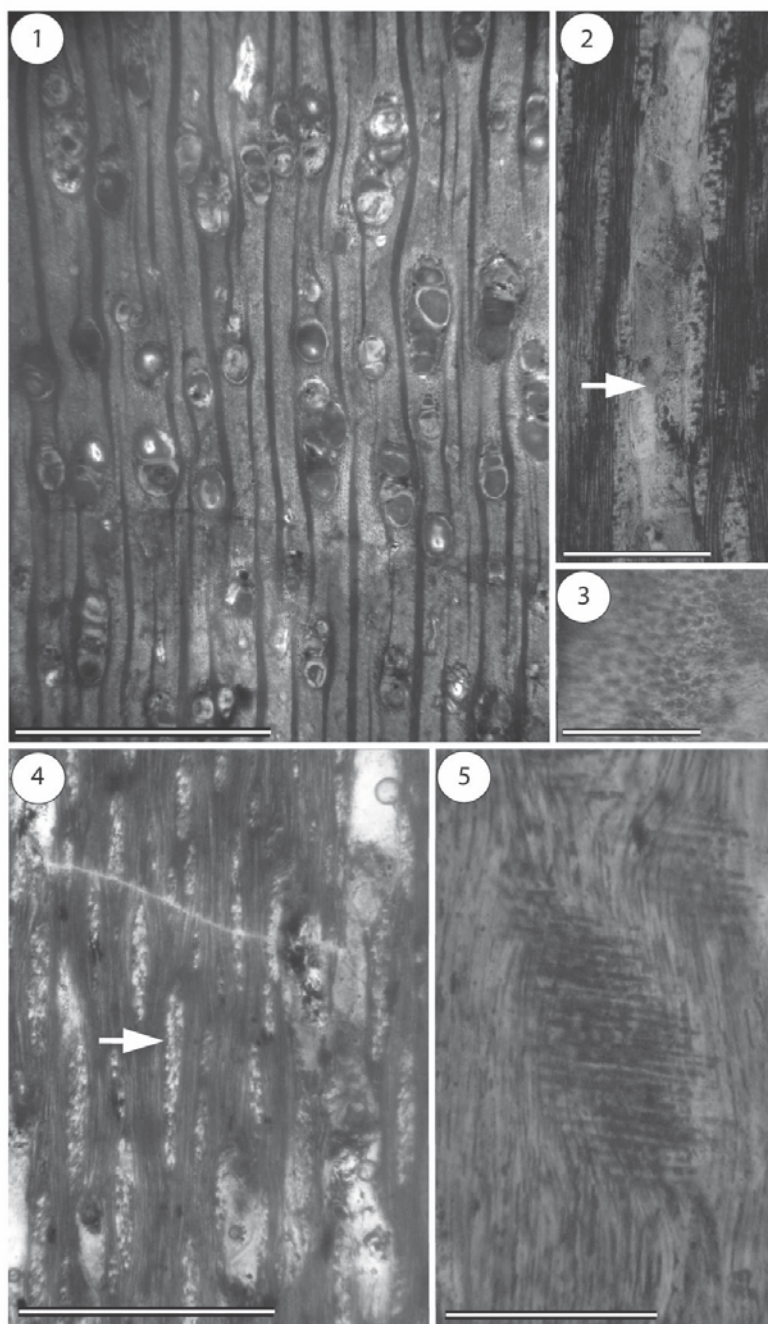


Lámina 24: Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente y en bandas apotraqueales de 2-3 células. Escala= 250 μm . Fig. 2 y 3, Corte tangencial, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas, ovales, areoladas. Escala 2 = 150 μm . Escala 3= 10 μm . Fig. 4, Corte tangencial, radios multiseriados heterogéneos y uniseriados homogéneos, Escala 4= 250 μm . Fig. 5, Corte radial, radios multiseriados heterogéneos formados por células procumbentes y de 2-4 células cuadradas. Escala 5= 200 μm .

4.2 Identificación del Material Fósil

Madera tipo 25 (Lámina 25 y 26)

Familia: Anacardiaceae

Tribu: Rhoideae

Género: *Loxopterygium* Hook.f.

Especie: *Loxopterygium andradensii* sp. nov. Méndez-Cárdenas, Cevallos-Ferriz, Calvillo-Canadell, Rodríguez-Yam, Borja y Martínez-Cabrera.

Holotipo: Colección Nacional Paleontológica, Instituto de Geología, UNAM.

Localidad: Coayuca de Andrade, Puebla. 18° 28' 47" Norte, 98° 11' 4" Oeste.

Formación: Formación Coayuca

Edad: Oligoceno

No. de especímenes examinados: Uno

Etimología: El epíteto específico hace referencia a la localidad de Coayuca de Andrade, Puebla.

Diagnosis: Madera de porosidad difusa, con vasos solitarios y múltiples radiales de 2, 3 y 4. En arreglo diagonal, placa de perforación exclusivamente simple, punteaduras intervasculares alternas y ovales. Con traqueidas vasicentricas y punteaduras vaso-radio alternas y escalariformes. Radios heterogéneos y heterocelulares tipo II.

Descripción: Madera con anillos de crecimiento indistintos y porosidad difusa (Lam.25, Fig. 1). Los elementos de vaso en corte transversal son circulares a ovales, solitarios en un

54% y múltiples radiales de 2, 3 y mayores de 4 en un 22%, 13% y 12% respectivamente. El diámetro tangencial promedio de los elementos de vaso es de 225 (140-310) μm , su longitud promedio es de 430 (320-580) μm , y su pared tiene grosor promedio de 2 (1-3) μm ; tienen frecuencia promedio de 15 (12-20)/ mm^2 , y arreglo en diagonal (Lám. 25, Fig. 2-3). La placa de perforación es exclusivamente simple, las punteaduras intervasculares son alternas, ovales (Lám. 25, Fig. 4), con diámetro promedio de 8 (6-10) μm , con traqueidas vasicentricas (Lám. 25, Fig. 5), mientras que las punteaduras vaso-radio son alternas y simples, con diámetro promedio de 6 (4-7) μm y escalariformes 7 (5-8) μm (Lám. 26, Fig. 9-11). El parénquima axial paratraqueal unilateral, y apotraqueal difuso y bandeado, compuesto por 2 a 3 células de ancho (Lám. 25, Fig. 1). La frecuencia promedio de radios es de 11 (8-15)/ mm , son heterogéneos y heterocelulares tipo II con ligera tendencia a estratificación y presencia de canales radiales con diámetro promedio de 52.7 (37-75 μm) (Lám.26, Fig. 6-7), los radios miden en promedio 63 (10-100) μm ó 2-6 células de ancho, y 584 (360-980) μm de alto. El cuerpo de los radios está compuesto por células procumbentes y sus colas cortas están compuestas por células erectas (Lám. 26, Fig. 8). Fibras libriformes septadas, con diámetro tangencial del lumen de 7 (3-11) μm en promedio, mientras que la pared tiene grosor promedio de 8 (5- 11) μm , y su longitud promedio es de 600 (460- 790) μm . No se observaron punteaduras en sus paredes. Las fibras septadas presentan de 4-8 septos por fibra.

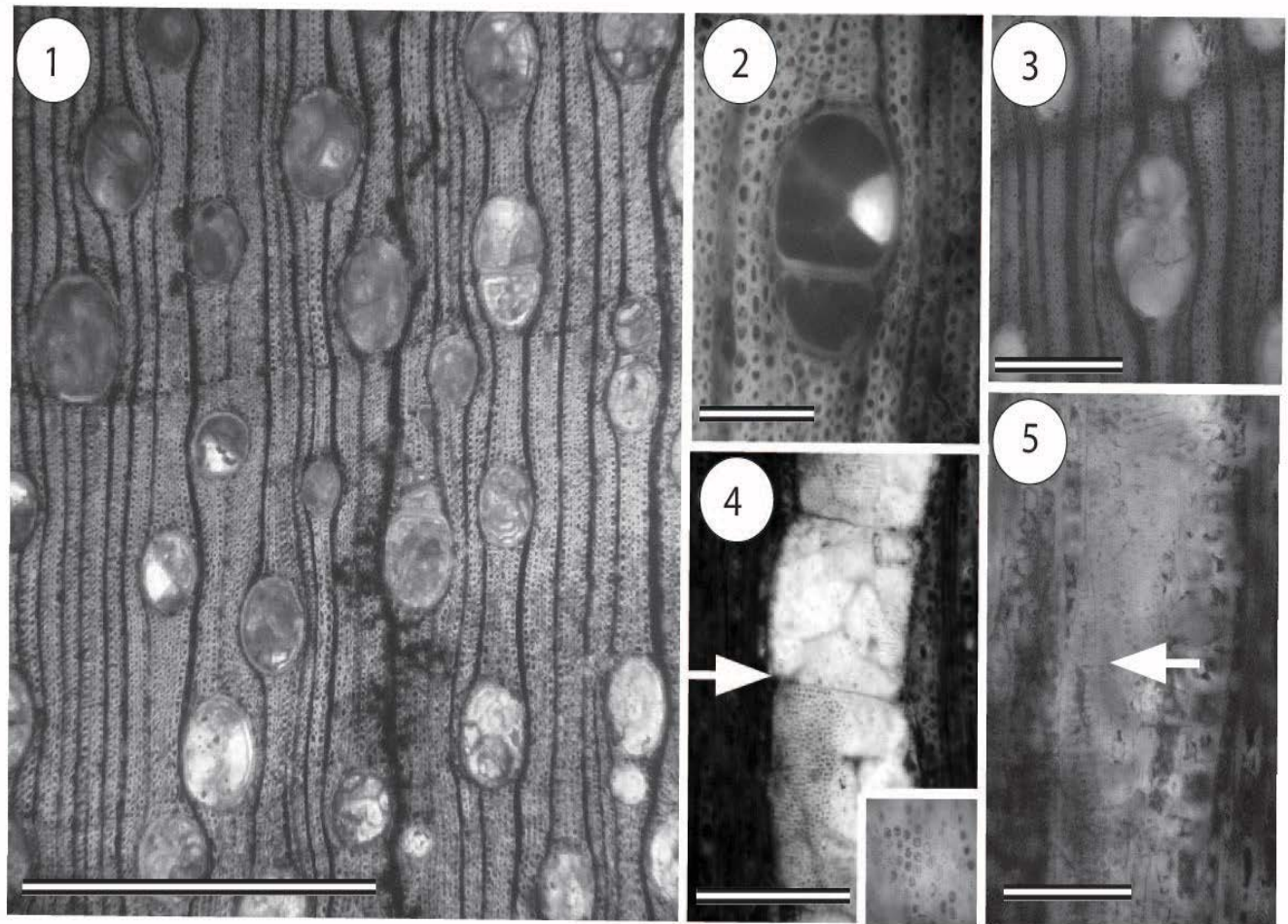


Lámina 25. Fig.1, Corte transversal, anillos de crecimiento indistinto, porosidad difusa, parénquima axial paratraqueal unilateral, apotraqueal difuso y bandeado. Escala= 1mm. Fig. 2-3, Corte transversal, vasos de circulares a ovales en solitarios y en múltiples radiales. Escala= 30µm. Fig. 4-5, Corte tangencial, Placa de perforación simple, punteaduras del elemento del vaso alternas, ovales areoladas y ornamentadas y con traqueidas vasicentricas. Escala=100 µm.

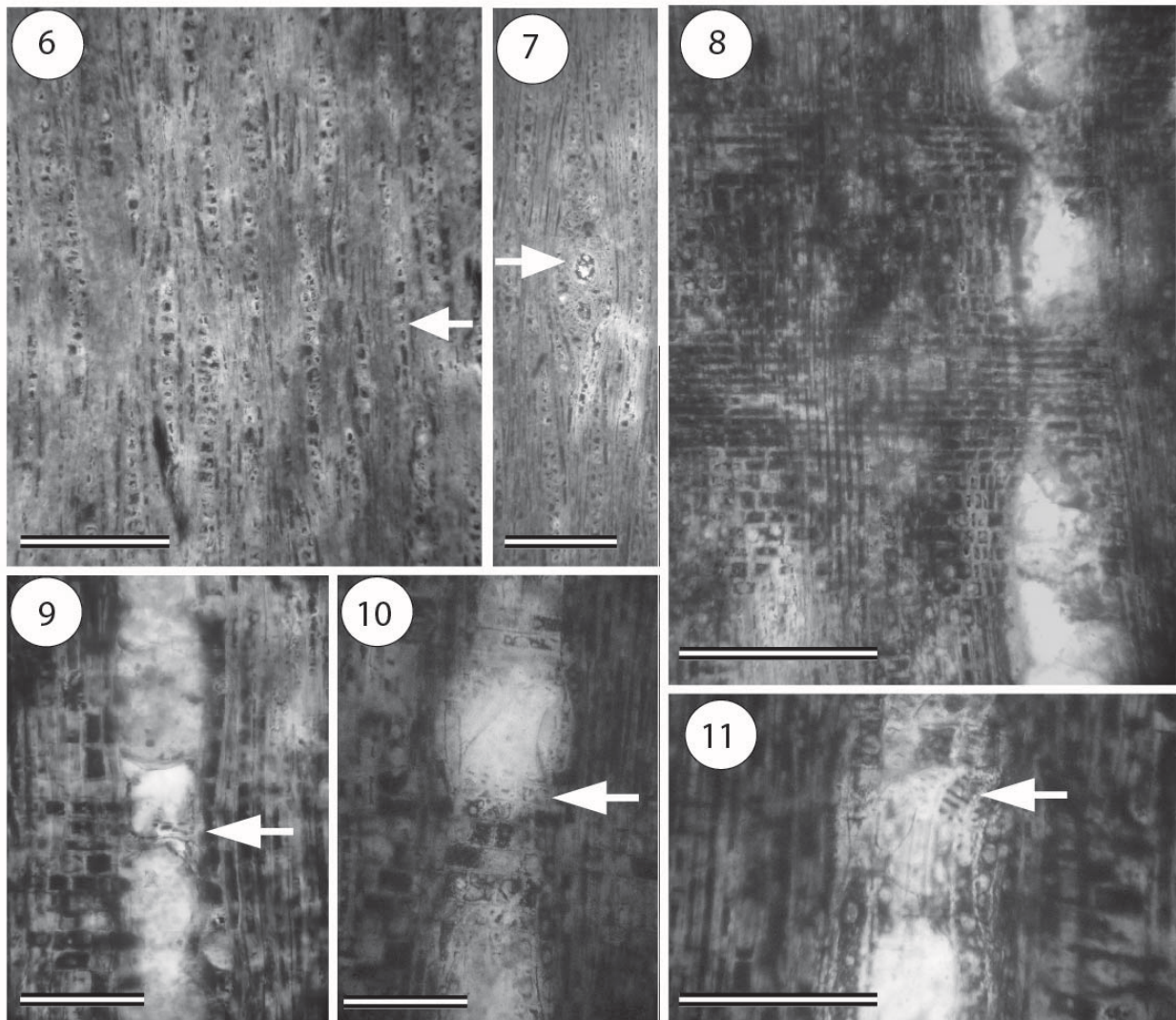


Lámina 26. Fig.6, Corte transversal, radios heterogéneos y heterocelulares tipo II, con ligeras tendencia a la estratificación. Escala=500 μ m. Fig. 7, Presencia de canales radiales. Escala=200 μ m. Fig. 8, Corte radial, Cuerpo de los radios compuesto por células procumbentes y células erectas. Escala=150 μ m. Fig. 9-10, Corte radial, punteaduras del vaso- radio alternas y simples. Escala= 100 μ m. Fig. 11, Corte radial, punteaduras del vaso-radio escalariformes. Escala=100 μ m.

4.3 Análisis Climático

El objetivo principal de este trabajo está basado en los caracteres anatómicos de la madera, que permiten interpretar como fueron las condiciones climáticas para Coayuca de Andrade, Puebla durante el Oligoceno. En la tabla 2 muestra los promedios de los caracteres anatómicos de las maderas de las correspondientes a cada localidad. Para realizar las proyecciones climáticas fue necesario conocer sus parámetros para las localidades actuales a partir de los trabajos previos realizados por Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) y Castañeda-Posadas (2007), y compararlos a través de metodología estadística (Tabla 3).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA), buscando esclarecer el comportamiento de las localidades respecto al comportamiento de los caracteres anatómicos de la madera y los parámetros climáticos en un espacio bidimensionalmente (Tabla 2). Como resultado se obtuvieron las proyecciones de los componentes principales I-II y I-III de las localidades (Fig. 6).

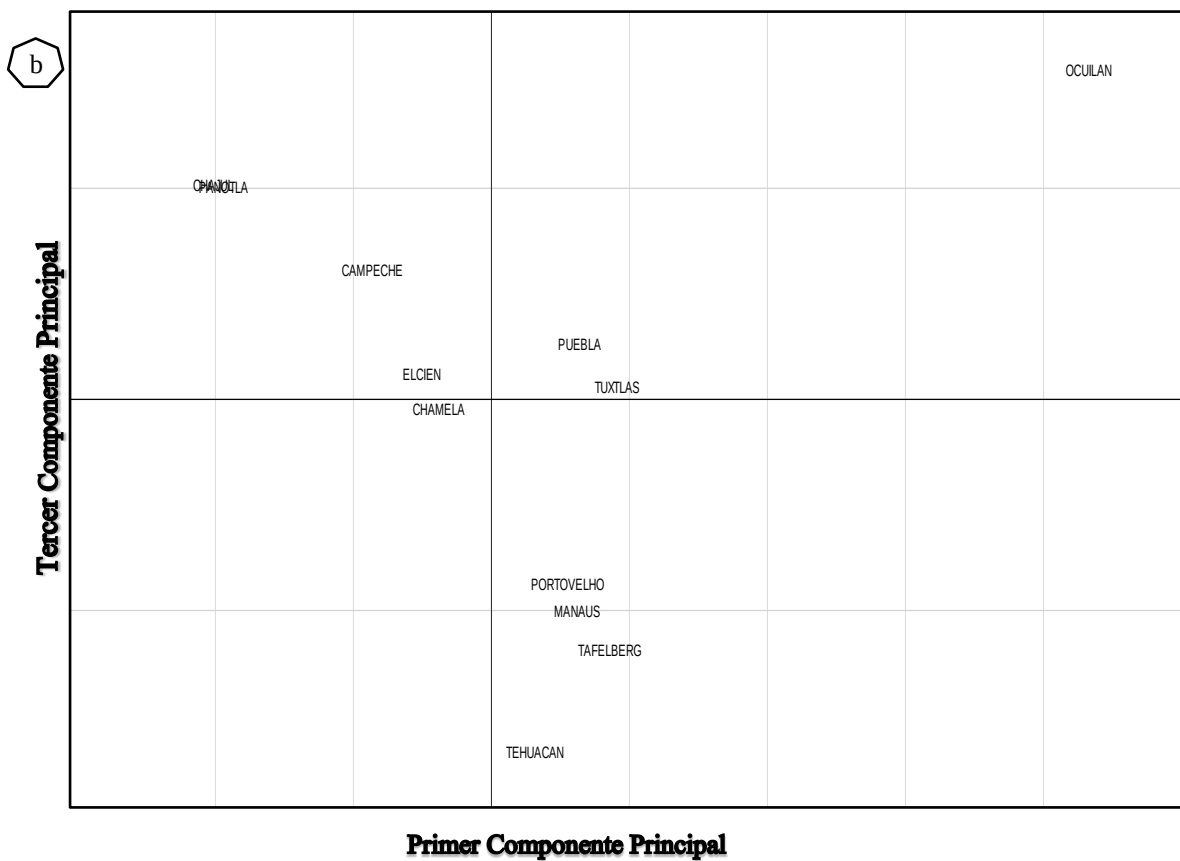
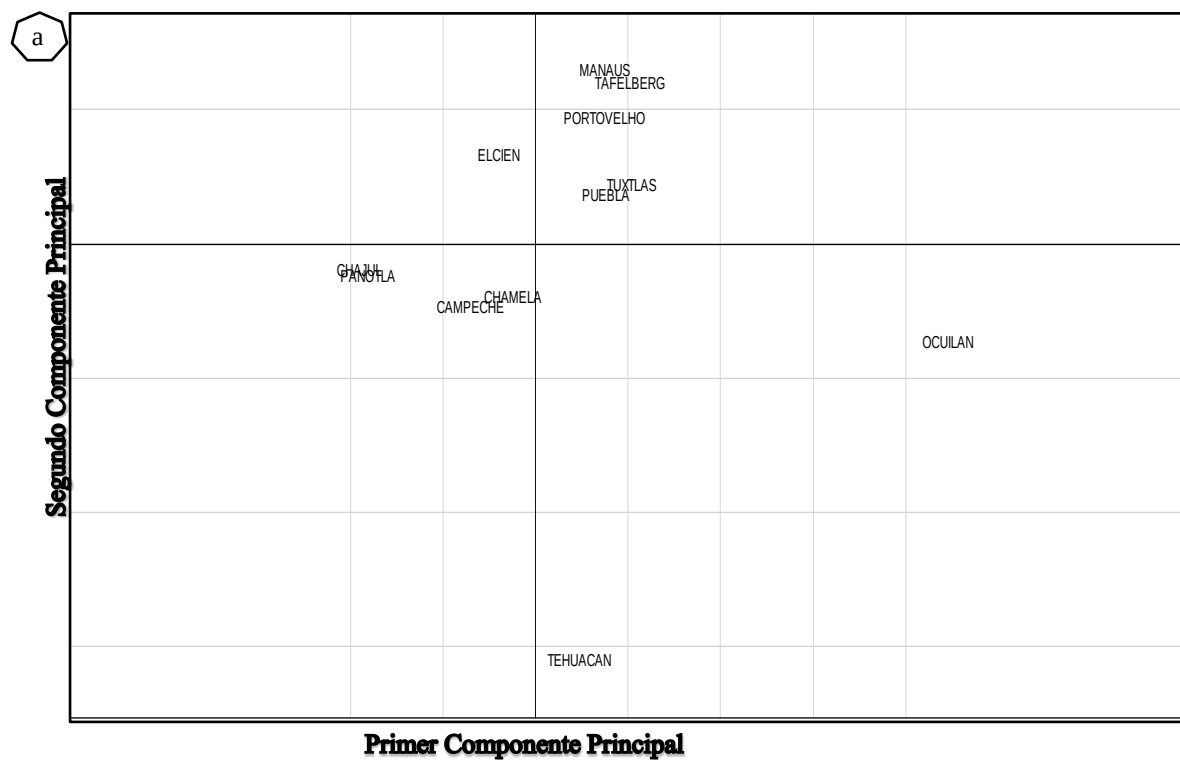


Fig. 6. Gráfica de proyecciones de las comunidades en el espacio bidimensional de los tres componentes principales.

La disposición general de las comunidades en el análisis CP (Fig.6a) es el reconocimiento que las selvas altas perennifolias se agrupan al centro de la gráfica, Manaus, Portovelho y Tafelberg están hacia los valores positivos en el eje del primer componente, de igual forma los Tuxtlas y Puebla. Mientras que Chamela, Campeche, Chajul y Panotla se encuentra hacia los valores negativos del eje principal. En este componente, Ocuilán y Tehuacán se encuentran alejados de cualquiera de estos dos grupos en extremos opuestos (Fig. 6a). En el tercer componente (Fig. 6b), las selvas altas perennifolias suramericanas se mantienen agrupadas (Manaus, Portovelho, Tafelberg) en los valores positivos del eje, mientras que de forma opuesta se encuentran agrupadas de forma dispersa las selvas bajas (Panotla y Chajul, Campeche y El Cien) en los valores negativos del eje.

En las gráficas de CP la paleocomunidad de Coayuca de Andrade (Puebla), se encuentra ubicada en el primer y segundo componente, más cerca a los Tuxtlas y ocupando una posición dentro del grupo de las selvas altas suramericanas (Fig. 6a y 6b). Esta posición de Puebla se debe al peso que presentan los caracteres anatómicos de la madera en los tres componentes principales (Fig. 7, Tabla 4). Además las gráficas de correlación circular que muestran la correlación entre los caracteres anatómicos y entre los caracteres y los componentes principales (Fig. 7)

Por lo tanto se puede decir que los caracteres anatómicos discriminantes para el primer componente principal son composición (alto y ancho) de los radios y la longitud de los vasos, punteaduras del vaso (alternas y opuestas), parénquima paratraqueal vasicéntrico, con cargas altas positivas. Mientras que el agrupamiento y la frecuencia de los vasos, así como la presencia de radios uniseriados y las fibras libriformes son los

caracteres con mayor peso representativo dentro del segundo eje principal (Fig. 7a). En el tercer componente principal, el diámetro de las punteaduras del vaso, la pared de las fibras y los radios homogéneos y el ancho del radio multiseriado (μm) son los caracteres discriminantes en este eje (Fig. 7b). El porcentaje de variación que presentan los tres primeros componentes es del 72.2 % (Tabla 5).

Carácter Anatómico	C1	C2	C3
Agp	0.023	-0.353	-0.245
FV	0.162	-0.306	-0.045
DV	-0.207	0.048	0.139
PV	-0.237	-0.058	0.022
LEV	0.282	0.130	-0.050
PPS	-0.262	0.043	-0.198
PPE	0.261	-0.015	0.193
DPV	-0.083	-0.181	0.393
Pva	-0.264	0.087	-0.224
Pvo	0.256	-0.003	0.146
BS	-0.022	0.232	-0.252
PE	0.108	-0.015	0.009
V	-0.248	0.065	0.255
Acmc	0.236	0.112	0.220
Acm	0.169	0.200	0.271
Eumc	0.229	0.028	-0.085
Eum	0.275	-0.024	-0.092
Reu	-0.136	0.275	-0.061
U	0.092	0.370	0.155
RH	0.226	0.102	-0.291
Rho	-0.236	-0.102	0.291
L	-0.110	0.281	-0.116
PF	0.005	-0.361	-0.276
Dlf	0.150	-0.179	0.186
E	-0.232	-0.194	0.144
EV	0.085	-0.301	0.068

Tabla 4: Peso de los caracteres anatómicos de la madera en los tres componentes principales

COMPONENTE PRINCIPAL	EIGEN VALOR	% VARIACION EXPLICADA	% VARIACIÓN ACUMULADA
1	9.973	38.357	38.357
2	5.155	19.826	58.183
3	3.649	14.036	72.219

Tabla 5. Porcentaje de variación explicada por los componentes principales.

A partir del análisis de correlación realizado entre las variables ambientales y entre las variables ambientales y las coordenadas de las comunidades (Tabla 6 y 7), se obtuvo que la TMA (temperatura media anual), TMMF (temperatura media del mes más frío), Emax (evaporación máxima), Emin (evaporación mínima) y LTS (longitud de la temporada seca), son las variables ambientales que se encuentran altamente correlacionadas con las comunidades (Fig.6) y a su vez las variables ambientales están correlacionados con los caracteres anatómicos (Fig.7).

VARIABLES					
	TMA	TMMF	Emax	Emin	LTS
CP1	-0.722			0.966	
CP2		0.944			-0.849
CP3			0.793		

Tabla 6. Variables ambientales significativamente correlacionadas con los componentes principales (p<0.05)

VARIABLES					
	TMA	TMMF	PMA	EMA	IMAE
TMMF	0.817				
IMAT		-0.709			
LTS		-0.709			
PMMS			0.927		
Emax				0.731	0.878

Tabla 7. Variables ambientales significativamente intercorrelacionadas (p<0.05)

A continuación se muestra los patrones de asociación entre las variables ambientales (Tabla. 6) y las comunidades ambientales.

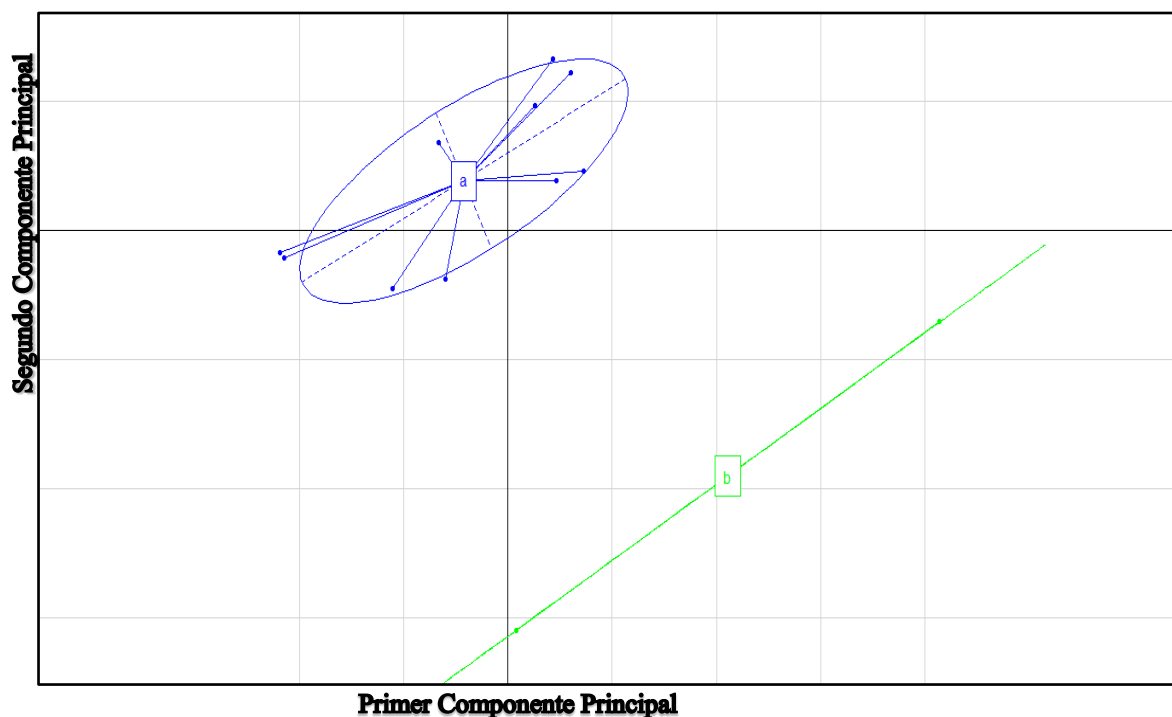


Fig. 8. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la temperatura media anual (TMA). Siendo a= TMA > 20°C y b= TMA < 20°C.

El análisis de componentes principales (Fig. 8), permite identificar dos agrupaciones, la primera(a) formada por comunidades con temperaturas mayores a 20°C entre las que se encuentra Manaus, Tafelberg, Portovelho, El Cien, Tuxtlas, Puebla, Chamela, Campeche, Chajul y Panotla. Y un segundo grupo (b) formado por las comunidades de Ocuilán y Tehuacán con temperaturas menores a 20°C.

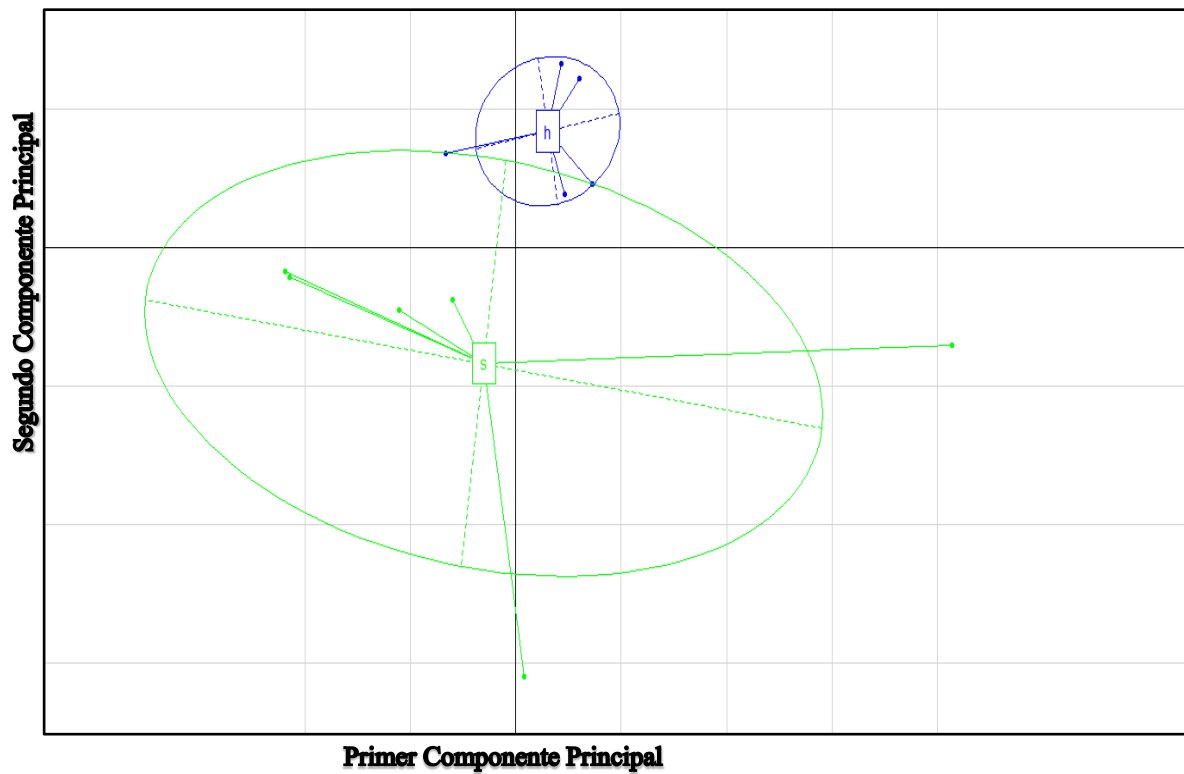


Fig. 9. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la precipitación media anual (PMA). Siendo selvas húmedas, $h = pp > 1500$, selvas menos húmedas $s = pp < 1500$ mm.

El análisis de componentes principales (fig. 9), permite identificar dos grandes agrupaciones, la primera (h) formada por comunidades con una precipitación media anual mayor a 1500 mm, entre las que se encuentra Manaus, Tafelberg, Portovelho, El Cien, Tuxtla y Puebla. Y un segundo grupo, el s, formado por las comunidades de Chamela, Campeche, Chajul y Panotla, Ocuilán y Tehuacán con precipitaciones medias anuales menores a 1500 mm.

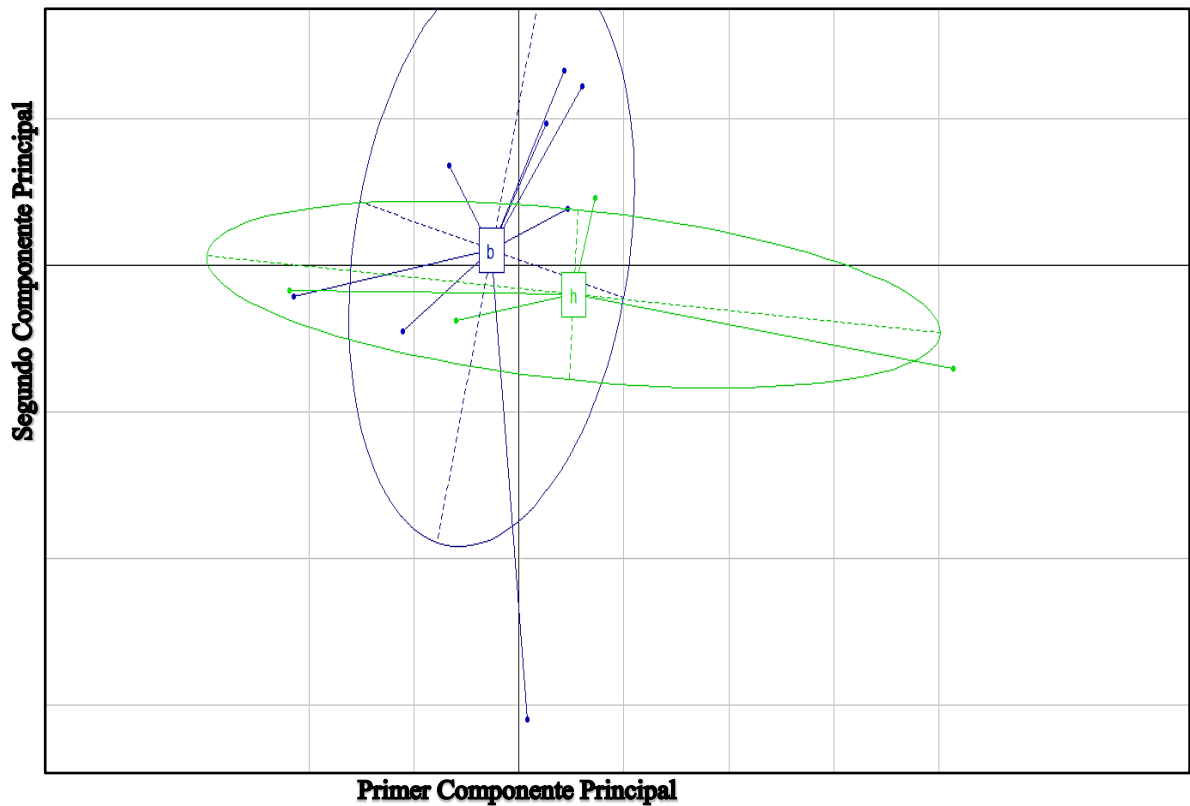


Fig. 10. Análisis de componentes principales, que permite discernir que las comunidades no solo están agrupadas a partir de la anatomía sino que también se agrupan a partir de la evaporación media anual (EMA). Siendo, $h = EMA > 1000$ y $s = EMA < 1000$ mm.

El análisis de componentes principales (Fig. 10), permite identificar dos grandes agrupaciones, la primera agrupación (h), formada por comunidades con una evaporación media anual mayor a 1000 mm, entre las que se encuentra Ocuilán, Chajul, Tuxtla y Chamela. Y un segundo grupo, el b, formado por las comunidades de Manaus, Portovelho, Tehuacán, Tafelberg, Puebla, El Cien, Panotla, Campeche y Tehuacán con evaporaciones medias anuales menores a 1000 mm.

Por último se obtuvieron los valores ambientales a partir de las ecuaciones de regresión (Tabla.8), desarrolladas por Wiemann et. al. (1998, 1999), Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) y Castañeda-Posadas (2007). Dichos valores permitirán inferir

las condiciones climáticas bajo las cuales se encontraba Coayuca de Andrade, Puebla, para el Oligoceno (Tabla.9).

ECUACIONES DE REGRESION BASADO EN CARACTERES ANATÓMICOS	
Martínez-Cabrera, 2007	$TMA = 27 - 0.42 (DPV) + 2.94(BA) - 33.88(Pve)$
	$TMA = 29.9 - 32.85(Pve) - 0.75(DPV)$
	$TMA = 23.53 - 31.33(Pve) + 6.11(BA)$
	$IMAT = 2.02 + 0.90(DPV) + 1.37(BP) - 0.86(PF)$
	$PMA = -1473.5 + 1228*(Agp) + 25.24*(FV)$
	$E \text{ máx.} = 144.46 + 2.58*(FV) - 0.25*(Aluc)$
	$E \text{ min} = 15.849 + 2.54*(FV)$
Wiemann et. al, 1998, 1999	$TMA = 25.14 + 0.78*(E) - 0.188*(M) - 0.50*(PE)$
	$IMAT = 4.16 + 0.31*(EV) + 0.13*(DV) - 0.37*(Acmc > 10 \text{ células}) - 0.51*(RH \text{ con } 4 \text{ o más hileras de células de erectas})$
	$PMA = -6.06 + 6.33*(FS) + 7.90*(PE)$
	$LTS = 6.81 - 0.18*(PP \text{ múltiple}) - 0.12*(FS)$
	$TMA = 28.91 - 0.23*(Rho) + 0.78*(E) - 0.50*(PE)$
	$TMA = 21.70 + (38.23 * E) - (20.29 * M)$
	$TMA = 33.47 - 0.23*(FV) - 0.06*(Eum)$
Castañeda-Posadas, 2008	$TMMF = 9.57 + 74.94*(Eumc)$
	$IMAT = -3.04 + 1.19*(DV)$
	$PMA = 2631.17 - 51.32*(FV)$
	$PMMS = -3.03 + 79.54*(BA)$
	$LTS = -10.78 + 6.60*(Agp)$
	$EMA = 127.17 + 270.50*(Acmc)$
	$IMAE = 225.48 + 144.28*(Agp) + 277.66*(Rho) - 1.42*PF$
	$E \text{ máx.} = -39.90 + 32.45*(Acmc) + 262.12*(Rho)$
	$E \text{ min} = 13.39 + 0.78*(Eum)$

Tabla 8. Ecuaciones de regresión para las variables climáticas usadas en el presente trabajo.

A partir de las ecuaciones anteriores se obtuvieron los valores climáticos para Coayuca de Andrade, Puebla, que se muestran en la tabla 9. Cuando se calcula la TMA con las ecuaciones de Martínez-Cabrera (2004) y Wiemann *et. al.* (1998,1999) la temperatura se encuentra en un rango de 21 a 24°C, presentando diferencias con la TMA calculada con la ecuación de Castañeda-Posadas (2007) ya que alcanza un valor muy

cercano a las 28°C. Siendo claro que la tendencia general de los estimados de TMA para Coayuca de Andrade, Puebla, es que prosperó bajo un clima tropical. Con un intervalo medio anual de temperatura (IMAT) entre 4 y 8.5°C. Una TMMF entre 9.5-9.8°C con la ecuaciones de Castañeda-Posadas (2007) y Wiemann et.al., (1998) y con PMA entre los 794 mm y las 1621 mm.

	Martínez- Cabrera, 2007	Castañeda- Posadas, 2008	Wiemann et. al., 1998	Wiemann et. al., 1999
TMA	21-22	27.96	24.91	21.64
TMMF		9.57	9.86	
IMAT	8.53	7.58	4.08	
PMA	794.48	1621.71	2.74	
PMMS		333		
LTS		1.2	6.70	
EMA		1138.65		
IMAE		510.21		
E max	191.42	154.83		
E min	65.79	24.77		

Tabla 9. Valores de predicción de las variables climáticas obtenidas a partir de las ecuaciones de regresión

Con una temperatura media anual superior a los 20°C, característica de las zonas con clima tropical (García, 1973), y una precipitación media anual entre 794-1621mm, se puede considerar que la duración de la estación de crecimiento de las plantas es larga debido a la alta pluviosidad, indicándonos la presencia de un clima húmedo. Con una temporada seca (LTS) entre 1 y 7 meses, con precipitaciones constantes de alrededor de los 333mm. Permite categorizar a Coayuca de Andradre, Puebla a partir del Sistema de Clasificación Climática de Köppen, categorizar al clima dentro del grupo climático C (templado), ya que la temperatura media del mes más frío es menor a 18°C y mayor a

3°C y al presentarse una temperatura media anual entre 21-24°C, se puede suponer que la temperatura del mes más cálido es mayor a 10°C.

El presente estudio propone para Coayuca de Andrade, Puebla, hace 33.9 ± 0.9 Ma., un clima *Templado húmedo con lluvias abundantes todo el año con veranos cálidos (Cfa)*, de acuerdo al Sistema de Clasificación Climática de Köppen modificado por Enriqueta García (1973) para México, se identifica un clima dentro del grupo climático C y un subgrupo (A)C Semicálido del grupo C, por tener una temperatura media anual mayor a 18°C. Con un tipo climático f(m), con lluvias todo el año, más intensas durante el verano, debido a la precipitación de 333mm aún en la temporada seca.



5.1 Los caracteres anatómicos y las variables ambientales

Considerando que las plantas del pasado responden de igual forma que las actuales, a los diferentes factores ambientales que determinan el clima, podemos inferir bajo qué condiciones climáticas y geológicas de desarrollo la flora de Coayuca de Andrade, Puebla hace $33.9 \pm 0.9\text{Ma}$. Así mismo, permitió correlacionar la información de las comunidades actuales con las del pasado, a partir de métodos estadísticos con el programa R (The R Project for Statistical Computing, 2011). Por esta razón la primera parte del trabajo se enfocó en la taxonomía de las maderas que permitió identificar a *Loxopterygium andradensii* sp. nov. Méndez-Cárdenas, Cevallos-Ferriz, Calvillo-Canadell, Rodríguez-Yam, Borja y Martínez-Cabrera, como el primero registro fósil de este género para el Oligoceno de México.

Además la identificación, se pudo realizar la comparación entre los diferentes caracteres anatómicos de la maderas con el ambiente, obteniendo como resultado que el ambiente juega un papel fundamental para la variación de las especies y las comunidades.

Las comunidades de Manaus, Portovelho, Tafelberg, Puebla y Tuxtla, están agrupadas hacia los valores positivos del primer componente principal (Fig. 6a), gracias a la relación que presentan con los caracteres anatómicos (Fig.7a) como, los radios

multiseriados, uniseriados, frecuencia, grosor de las paredes de los vasos, diámetro del lumen de las fibras principal, la longitud de los vasos, punteaduras del vaso (alternas y opuestas) y parénquima paratraqueal vasicéntrico etc. A su vez mostrando una mayor dependencia con la variable ambiental de TMA (Tabla 6, Fig. 8).

Una buena parte de los caracteres que se relacionan con la TMA se correlacionan también, con la TMMF (Tabla 7). Este es el caso de los vasos con mayor diámetro y paredes más gruesas, ya que se encuentran en plantas de regiones áridas, donde la humedad juega un papel determinante para su grosor (Carlquist, 1988). Es por ello que en las zonas áridas (regiones tropicales secas) aparecen las paredes gruesas debido a la sequía, ya que las plantas enfrentan estrés hídrico, obligándose a perder sus hojas para reducir así su transpiración y mantener una EMA alta. Mientras que en las regiones tropicales, la presencia de paredes gruesas es común, debido a las altas temperaturas y a la constante de humedad y EMA que se mantiene a lo largo del año en dichas comunidades.

Aunque el diámetro de los vasos muchas veces sea explicado a partir de la temperatura (Wiemann et. al., 1998, 1999), la precipitación puede ser un factor limitante para su variación (Carlquist, 1988). Esto puede ser evidenciado en nuestras comunidades (Fig. 6) donde Manuas, Portovelho, Tuxtla, Tafelberg y Puebla, que presentan vasos con mayor diámetro y alta precipitación. Caso contrario se puede observar para Ocuilán (bosque mesófilo) que aunque presentan una alta precipitación (1311mm) en comparación con Chamela (selva baja) con precipitación (798mm), es la E min (100 mm), la que tiene mayor incidencia en el diámetro de los vasos que la PMA o PMMS, debido a que en el bosque mesófilo presentan vasos más pequeños y con mayor

frecuencia, siendo estos menos sensibles a un colapso por embolismo, facilitando múltiples vías de conducciones. Además que la presión negativa en el xilema es más constante y fuerte debido a que el agua es constante a lo largo del año, por lo que el aire no alcanza a saturarse de humedad, propiciando las altas evaporaciones.

De igual forma las extensiones uniseriadas de los radios se relacionan con la E min, y el alto de los radios se relaciona con la TMA. La exclusividad de radios uniseriados se encuentra relacionada con TMMF y PMA, y los radios heterogéneos con el IMAE. La pared de las fibras está estrechamente relacionada con los LTS.

Según los datos analizados, el engrosamiento helicoidal mantiene una relación negativa con la TMA (Fig. 7a), ya que presenta una mayor incidencia en ambientes con menor TMA, como es el caso de Tehuacán y Ocuilán. Esta relación es similar a la encontrada por Wiemann *et. al.* (1998). Por tal motivo se puede decir que el engrosamiento helicoidal tiene una mayor ocurrencia en ambientes áridos estacionales de tipo mediterráneo (Carlquist y Hoekman, 1985; Wheeler y Baas, 1991), seguido de las floras templadas y por último en las floras tropicales (Wheeler y Baas, 1991).

La placa de perforación simple y escalariforme se relacionan directa e inversamente con la TMA, al igual que la punteaduras alternas y escalariformes, respectivamente. Según Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) las punteaduras escalariformes presentan una mayor relación con los elementos de vaso largos y a medida que los elementos de vaso se hacen más pequeños hay mayor proporción se encontrar punteaduras transicionales, opuestas o alternas. En este caso, los vasos que presentan punteaduras escalariformes se consideran primitivos. Carlquist (1975),

propone que la evolución de las punteaduras intervasculares se da de escalariformes hasta alternas, pasando por transicionales y opuestas. Y aunque históricamente se ha encontrado que en las maderas del Cretácico y Paleógeno hay una mayor presencia de punteaduras alternas debido al auge de los árboles grandes de angiospermas, no se puede garantizar que todos los árboles de grandes tengan punteaduras alternas o que todos los árboles bajos presenten punteaduras escalariformes.

En general se puede decir que los resultados obtenidos en el análisis de correlación, son valores aceptables, que permiten ser comparados con los propuestos por Wiemann et. al. (1998), Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) y Castañeda-Posadas (2007). Confirmando la estrecha relación que existente entre las variables y facilitando la posibilidad de conocer los climas del pasado.

El análisis de componentes principales (Fig.6) obtenido en este estudio permitió relacionar a Coayuca de Andrade, Puebla con las comunidades florísticas tropicales (Manaus, Portovelho, Tafelberg y Tuxtla) pertenecientes a las selvas altas perennifolias, seguidas de una segunda agrupación formado por selvas bajas (Chamela, Campeche, Panotla y Chajul) y el resto de las comunidades son discriminadas por la TMA y PMA (Fig. 8 y 9), tal es el caso de Tehuacán (matorral xerófilo) y Ocuilán (Bosque mesófilo).

En el primer componente principal, los caracteres que tiene mayor carga son las extensiones uniseriadas en los radios multiseriados (micras) y el número de células del ancho de los radios multiseriados, determinando que el bosque mesófilo se aleje del grupo de las floras tropicales, por presentar radios más anchos, por tanto entre más anchos son los radios, menor en la temperatura del lugar donde se encuentre. Alves y

Angyalossy (2002) encuentran que el ancho de los radios guarda una relación directa con la latitud. Para Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2008) el bosque mesófilo no solo está en relación con la latitud sino con la altitud. Por tal motivo la presencia de radios más anchos se relacionan con climas más frío.

De igual forma Chamela y el bosque mesófilo se encuentran en extremos opuestos de la gráfica (Fig. 6 y 7), siendo la pared del vaso, su frecuencia, la presencia de los radios uniseriados y las fibras libriformes, los caracteres con mayor peso en el segundo componente. Este factor discrimina en general a las selvas altas del bosque mesófilo (Ocuilán), del matorral xerófilo (Tehuacan) y de las selvas bajas (Chamela, Campeche, Chajul, Panotla).

En el tercer componente principal (Fig. 6b), las selvas altas, con excepción de Los Tuxtlas, son discriminadas por las bandas apotraqueales y el parénquima difuso hacia valores negativos en el tercer componente principal. Mostrando que el parénquima axial es más abundante en las regiones tropicales (selvas altas) que en las regiones templadas o subtropicales (Wheeler y Baas, 1991). En general mostrando una relación directa no solo con la temperatura sino también con la latitud.

Se puede concluir a partir de los resultados anteriores que Puebla, prosperó bajo precipitación y temperaturas relativamente altas. Y con una baja evaporación mínima y una alta evaporación máxima. Además presenta un intervalo de evaporación alto en comparación con otras comunidades, contradiciendo lo postulado por Martínez-Cabrera (2004), que en comunidades con un alta PMA tienden a tener valores más bajos de evaporación y así un IMAE más bajo. Esto se puede deber a que la variable de

evaporación está relacionada con muchos otros factores meteorológicos (insolación, viento, temperatura, grado de humedad), Por tanto, el viento junto con una baja humedad propician una alta evaporación, mientras que una alta humedad, al saturar el aire impide una alta evaporación.

5.2 Condiciones climáticas de Coayuca de Andrade, Puebla para el Oligoceno.

En la actualidad los estudios paleoclimáticos han adquirido gran importancia debido a que permiten reconocer patrones de las comunidades a partir del clima. Permitiendo inferir bajo qué condiciones se desarrollaron dichas comunidades. Este es el caso de Coayuca de Andrade, que a partir de este estudio se puede inferir que prospero bajo condiciones similares a las de las comunidades florísticas suramericanas actuales. Aunque se debe tener claro que las condiciones de orografía, climatología, hidrología, etc., que existían para el Oligoceno durante el establecimiento de las plantas es completamente diferente a la actual. Debido a las constantes actividades volcánicas hacia el centro y oriente de México. Velasco del León (1999), reporta tres eventos de caída volcánica en Tepexi de Rodríguez, los cuales propiciaron un rápido enterramiento del material fósil, generando diferencias de alturas. Además de las presencias de planicies costeras con pocas elevaciones hacia el oriente (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002).

A partir de los resultados obtenidos, se pudo clasificar el clima (García, 1973) como semicálido para Coayuca de Andrade durante el Oligoceno. En la actualidad este clima se asocia con zonas térmicas cálidas, en lugares montañosos. Indicando que los

registros fósiles acá estudiados se desarrollaron probablemente entre 0-1300 m. Para la localidad fosilífera de Tepexi de Rodríguez (a 50 km. de Coayuca de Andrade) considerada contemporánea, Velasco de León (1999) reporta una temperatura media anual entre 16-18°C para el Oligoceno, asociado con una comunidad de bosque bajo o de chaparral. En la actualidad dichas comunidades se están desarrollado por encima de los 2000 m (Rzedowski, 2006). Si esto es así, se puede sugerir que ambas localidades se desarrollaron en niveles fosilíferos diferentes, pudiéndose sugerir estratigráficamente que primero fue Coayuca de Andrade y después Tepexi de Rodríguez. Esto debido a la constante actividad volcánica del lugar que generó cambios altitudinales.

También se debe considerar una segunda opción, que probablemente las diferencias se deban a que ambas localidades presentan ambientes diferentes, aunque sean contemporáneas. Si es así, los resultados climáticos de TMA (21-24°C), PMA (794-1621mm), LTS (1-7 meses), determinaron un clima A(C) f (m), Semicálido Húmedo, con lluvias intensas en verano (García, 1973). Se reconocen estas condiciones ambientales en comunidades vegetales denominadas Bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski, 2006), caracterizándose por estar a una altitud entre 0-1300 m, con una temperatura media anual entre los 20 y 28°C y mínimas extremas de 0°C, apoyado las condiciones bajo las cuales se desarrolló la vegetación de Coayuca de Andrade para el Oligoceno (Tabla 9).

El bosque tropical subcaducifolio de México, presentan grandes similitudes con la del bosque tropical perennifolio, debido a que ambos presentan condiciones ambientales similares, donde la temperatura se desarrolla entre 20-26°C, la precipitación media anual, que sustenta al bosque tropical perennifolio es entre 1500-3000 mm, raras

veces alcanza 4000 mm (Rzendowski, 2006). Es la precipitación que al compararla con la de Coayuca de Andrade (PMA=794-1621mm), la que hace dudar que dicha localidad sea considerada como un bosque tropical perennifolio. Y que por el contrario, permite confirmar que la localidad se desarrolló bajo un bosque tropical subcaducifolio.

El bosque tropical subcaducifolio presenta características intermedias en su fisonomía y en sus requerimientos climáticos no solo con el bosque tropical perennifolio sino también con el bosque tropical caducifolio, ya que desde el punto de vista de su fisonomía y estructura se parece a la primera, pero en fenología se asemeja a la segunda (Rzendowski, 2006).

Ramírez (1999), registra la existencia de un bosque tropical caducifolio para el Oligoceno en la localidad de Los Ahuehuetes (a 30 km. de Coayuca de Andrade), en otra localidad igual de cercana, Punto Triple, se caracteriza según estudios palinológicos por presentar un clima templado frío en las cimas, subtropical seco en las llanuras y hacia las laderas un clima mucho más húmedo (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). En estas localidades se han podido identificar maderas no muy bien conservadas (Tepexi Rodríguez) o el polen y las hojas (Los Ahuehuetes y Punto Triple), (por ejemplo, Calvillo- Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005; Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000, 2002; Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000).

En Coayuca de Andrade, Puebla, los sedimentos del lago han ayudado a que las maderas fósiles estén bien conservadas, ha sido considerada como sincrónica con las localidades del Punto Triple y Los Ahuehuetes. Por tanto sugiere un ambiente de

depósito lacustre, con material alóctono, como resultado de transporte, ya sea por viento o corrientes de agua hacia la cuenca de depósito (Fig. 11). Debido al abundante vulcanismo y tectonismo del terciario, la topografía del territorio fue muy variada generando diferentes comunidades florísticas que obedecen a gradientes altitudinales, con los correspondientes cambios de temperatura y humedad.

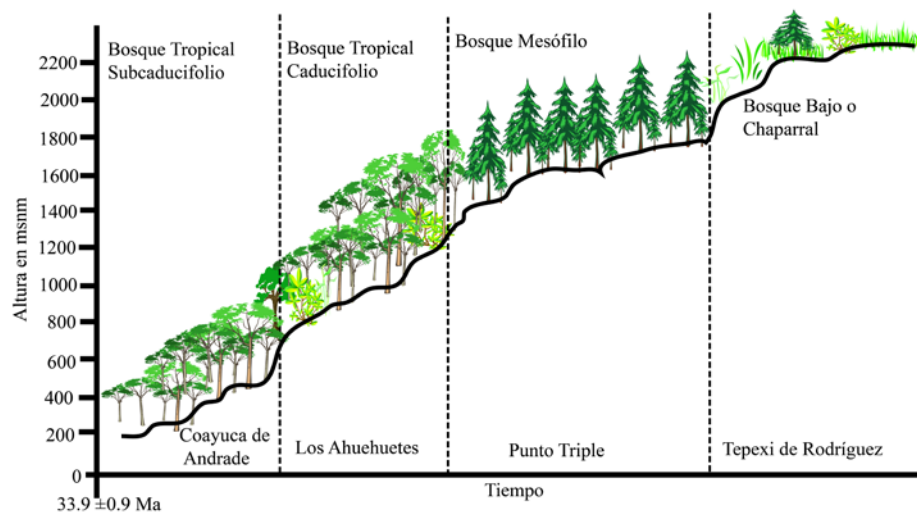


Fig. 11. Resumen del cambio topográfico en cuatro diferentes localidades de Puebla para el Oligoceno hace 33.9±0.9Ma.

Aunque en la actualidad no se conocen con exactitud la distribución geográfica de los bosques tropicales subcaducifolios, se reconocen manchones discontinuos de ellos, que van desde el centro de Sinaloa hasta la zona costera de Chiapas, asimismo en la Península de Yucatán y Veracruz, identificándolos como bosques de transición entre bosques perennifolios y caducifolios (Rzedowski, 2006), con un clima semicálido húmedo con lluvias constantes a lo largo del año. Estas condiciones climáticas actuales son las más similares a las que existían hace 33.9 millones de años en Coayuca de Andrade, Puebla.

Trabajos previos realizados en Puebla, describieron taxones de las familias Caesalpinaceae, Mimosaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Ulmaceae y Graminaceae (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), además de una gran diversidad de Leguminosae (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005) son distintivas de la Formación Coatzingo. Sumado a estas se describen hojas que sugieren la presencia de áreas con humedad relacionadas con Salicaceae (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002).

Además un gran número de miembros de Anacardiaceae (*Haplorhus*, *Rhus*, *Comocladia* y *Pistacia*) también se han documentado (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002), junto con *Loxopterygium andradensii* descrito en este trabajo, pueden encontrarse en ambientes igualmente húmedos y/o “secos”, teniendo una amplia distribución y adaptabilidad a una gran variedad de ambientes. Este es el caso de *Loxopterygium*, que en la actualidad se puede encontrar distribuida *L. sagotii* y *L. huasango* entre 0-1000 m (The Plant List, 2010), y algunas veces puede alcanzar hasta los 2000 m, *L. grisebachii* en Suramérica, habitando colinas con quebradas cubiertas por bosques de galería y bosques secos densos adyacentes a los cursos de agua (Burnham y Carranco, 2004). La descripción de *Loxopterygium andradensii* en Coayuca de Andrade, permite sustentar la hipótesis de que la vegetación se desarrolló bajo condiciones cálidas y húmedas, aunque no se puede establecer con exactitud qué tipo de vegetación prosperó en Puebla para el Oligoceno.

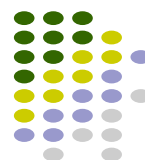
El reconocimiento de esta nueva planta de Anacardiaceae para el Paleógeno del centro de México, debe agregarse junto con *Tapirira* y *Haplorhus*, y otras familias, como las leguminosas, dentro de los taxa que actualmente tiene distribución en América

del Sur, siendo parte importante de las floras del Cenozoico de América del Norte. Dentro de estas floras se pueden encontrar los miembros de plantas de *Inga*, *Prioria*, *Pithecellobium*, *Hymenaea* (Leguminosae) o *Ruprechtia* (Polygonaceae), y juntos sugieren que algunos miembros de la Flora Boreotropical se integraron con la flora Neotropical, dicha hipótesis debe investigarse más a fondo.

En resumen, los análisis numéricos, el estudio anatómico y el ambiente de depósito sugieren que la paleoflora de Coayuca de Andrade prosperó bajo condiciones tropicales con buena disponibilidad de agua. Pudiendo obedecer tanto a la cercanía de un cuerpo de agua como de las constantes lluvias a lo largo del año, generando la presencia de un bosque tropical subcaducifolio. Siguiendo la secuencia estratigráfica, se puede inferir que la historia de Puebla fue, primero se da la presencia de un bosque tropical subcaducifolio (Coayuca de Andrade), pasando después a ser un bosque caducifolio (Los Ahuehuetes), después un bosque mesófilo (Punto Triple) y por último un Matorral bajo o chaparral (Tepexi de Rodríguez), este mosaico vegetal permite establecer que Puebla fue un centro importante para el establecimiento y diversificación de las especies en México, antes del gran intercambio biótico del Plio-Pleistoceno y que México sirvió como punto importante de intercambio con Sudamérica.

Capítulo 6

Conclusiones



Los caracteres anatómicos se relacionan mejor con la temperatura que con la precipitación. Por tanto son más susceptibles a ser determinados a partir de las ecuaciones de regresión.

Los caracteres anatómicos responden a la variación de más de un componente principal. Y a más de una variable ambiental (diámetro de los vasos, parénquima y radios).

El análisis climático indica que Puebla presentó una temperatura media anual de 21-24°C; con temperatura media del mes más frío de 10°C; precipitación media anual entre 794-1621 mm; con una longitud de la temporada más seca de 1-7 meses; precipitaciones constantes de alrededor de los 333mm y una evaporación media anual de 1138 mm.

Bajo estas condiciones el sistema de clasificación climática de Köppen determina un clima un clima *Templado húmedo con lluvias abundantes todo el año con veranos cálidos (Cfa)*, y la clasificación de Enriqueta García (1973), se obtuvo un clima Semicálido húmedo con lluvias constantes todo el año más intensas en verano.

Se pudo determinar que la comunidad fósil hacía parte de un Bosque tropical subcaducifolio creciendo entre los 0-1300 msnm. Donde la actividad volcánica, el tectonismo del terciario y la topografía del territorio, generando diferentes comunidades florísticas que obedecen a gradientes altitudinales, con los correspondientes cambios de temperatura y humedad.

La presencia del género *Loxopterigyum*, corrobora la importancia de las Anacardiaceae en la flora y vegetación del Cenozoico de México, apuntalando la idea de que algunos elementos de la flora Neotropical estaban en América del Norte antes del gran intercambio biótico del Plio-Pleistoceno.

Bibliografía



Alves, E.S., y Angyalossy, V., 2002. Ecological trends in Wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibers. IAWA Journals n.s. 23 (4): 391-418.

Baas, P., 1973. The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. Blumea 21: 193-258.

Baas, P., 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy- history and perspectives. En: Baas, P. (ed.), New Perspectives in Wood Anatomy, Nijhoff/Jurik, The Hague, 29-53.

Baas, P., Werker, E., y Fahn, A., 1983. Some ecological trend in vessel characters. IAWA Bulletin 4: 141-159.

Baas, P., y Carlquist, S., 1985. A comparison of the ecological Wood anatomy of the floras of Southern California and Israel. IAWA Bulletin 6:349-353.

Barajas-Morales, J., 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. IAWA Bulletin 6: 355–64.

Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Centeno-García, E., Arenas-Abad, C., y Fernández, L.P., 2006. Sedimentology and Paleoecology of an Eocene-Oligocene alluvial-lacustrine arid system, Southern Mexico. *Sedimentary Geology* 191: 227-254

Briggs, J. C., 1987. Biogeography and plate tectonics. Elsevier Science Publishing Company. New York. 204 pp.

Campa, M.F., y Coney, P., 1983. Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distribution in Mexico, *Canadian Journal of Earth Sciences*, v.20, p. 1040-1051.

Calvillo-Canadell, L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 2002. *Bauhcis moranii* gen. et sp. nov. (Cercideae, Caesalpinieae) an Oligocene plant from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mex., with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 122, 3-4:171-184.

Calvillo-Canadell, L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 166, 4:671-692.

Carlquist, S., 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.

Carlquist, S., 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press. Los Angeles. p. 259.

Carlquist, S., 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9: 499-553.

Carlquist, S., 1988. Comparative Wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon Wood. Springer, Berlin.

Carlquist, S., y Hoekman, D.A., 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. IAWA Bull. n.s., vol. 6(4).

Castañeda-Posadas, C., 2007. Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Cevallos- Ferriz, S. R. S., y Ramírez-Garduño, J. L., 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. Ciencias. 52:46-57.

Cuadras, M. C., 2012. Nuevos métodos de análisis multivariante. Barcelona, España.

Détienne, P., y Jacquet, P., 1983. Atlas D'identification des bois de L'amazonie et des régions voisines. Center Technique Forestier Tropical.

Den Outer, R. W., y Van Veenendaal, W. L. H., 1976. Variation in Wood anatomy of species with a distribution covering both rain forest and savanna areas of the Ivory Coast, West Africa. Leiden Botanical Series 3: 182–95.

Dickinson, W.R., y Lawton, T.F., 2001. Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico, GSA Bulletin, v. 113, p. 1142-1160.

Fanh, A., Weker, E., y Baas, P., 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.

García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 2ª. Edic. 246 pp.

Graham, A., 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary. pp. 57-70. In: Proceedings of North America Editorial Comitee. Flora of North America vol.1. Introduction. Oxford University Press. New York. 372 pp.

Guevara, H., 2001. Anatomía de la Madera. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Ingeniería Forestal. Bogotá.

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

Hernández-Pineda, G.A., Solari, L., Gomez-Tuena, A., Méndez-Cárdenas, D.L. y Pérez-Arvizú, O., 2011. Petrogenesis and thermobarometry of the ~50 Ma rapakivi granite-syenite Acapulco intrusive: Implications for Post-Laramide magmatism in southern Mexico, Geosphere, v. 7, p. 1419-1438.

IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. n.s. 10 (3): 219-329.

Ilic, J., 1991. CSIRO Atlas of Hardwoods. Springer-Verlag.

Keppie, J. D., 2004. Terranes of Mexico Revisited: A 1.3 Billion year Odyssey. International Geology Review 46, 9:765-794.

Lindorf, H., 1994. Eco-anatomical Wood features of species from a very dry tropical forest. IAWA 15(4): 361-376.

Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994. Fossil legume fruits from Tertiary strata of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. Canada Journal Botany. 72, 7:1027-1038

Martínez-Cabrera, H.I., 2004. Caracteres anatómicos de la madera como indicadores paleoambientales: El caso de la flora de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno),. Baja California.

Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz S.R.S., 2008. Palaeoecology of the Miocene El Cien Formation (Mexico) as determined from wood anatomical characters. Review of Palaeobotany and Palynology 150 (2008) 154–167.

Martínez- Hernández, E., y Ramírez-Arriaga, E., 1999. Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México- Implicaciones Cronoestratigráficas. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, vol. 16, n. 2: 187-207.

Metcalf, C. R., y Chalk, L., 1983. Anatomy of the dicotyledons, 2nd edn. Vol. II. Wood structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press: Oxford. 297 pp.

Morán-Zenteno, D.J., Cerca, M., and Keppie, J.D., 2007. The Cenozoic tectonic and magmatic evolution of southwestern México: Advances and problems of interpretation, in Alaniz-Álvarez, S.A., and Nieto-Samaniego, Á.F., eds., Geology of México: Celebrating the Centenary of the Geological Society of México: Geological Society of America Special Paper 422, p. 71–91.

Nieto-Samaniego, A.F., Alaníz-Álvarez, S., Silva-Romo, G., Eguiza-Castro, M.H. y Mendoza-Rosales, C., 2006. Latest Cretaceous to Miocene deformation events in the eastern Sierra Madre del Sur, Mexico, inferred from the geometry and age of major structures, *GSA Bulletin*, v.118, p.238-252.

Ortega-Gutiérrez, F., Sedlock, R.L., and Speed, R.C., 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico, in Speed, R.C., ed., *Phanerozoic Evolution of North American Continent-Ocean Transitions: Geological Society of America, Decade of North American Geology Summary Volume to accompany the DNAG Continent-Ocean Transects Series*, p. 265–306.

Ortega-Gutiérrez, F., Elías-Herrera, M., Reyes-Salas, M., Macías, R.C., y López, R., 1999. Late-Ordovician-Early Silurian continental collision orogeny in southern Mexico and its bearing on Gondwana-Laurentia connections, *Geology*, v. 27, p. 719-722.

Poole, I., 2000. Fossil angiosperm Wood: its role in the reconstruction of diversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 134: 361-381.

R Project, 2011. The R Foundation for Statistical Computing, version 2.14.1, ISBN 3-900051-07-0. (Extraído, 2011-12-22).

Ramírez, J.L., 1999. Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en Los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Ramírez, J.L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 2000. Leaves of Berberidaceae (Berberis and Mahonia) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Review of Palaeobotany and Palynology. 110, 3:247-257.

Ramírez, J. L., y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. American Journal of Botany 82:534-544.

Raisman, J. S., 2000. lito@unne.edu.ar Cátedra de Fitoquímica <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/maderas.htm#cuadro> Facultad de Bioquímica, Química y Farmacia. Universidad Nacional de Tucumán Ayacucho 461.CP 4000. San Miguel de Tucumán. Argentina. Extraído, Agosto 2 de 2012.

Raven, P. H., y Axelrod, D. I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard. 61 (3):539-673.

Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504pp.

Ross, M.I., y Scotese, C.E., 1988. A hierarchical model of the Gulf of Mexico and Caribbean region, Tectonophysics, v.155, p.139-168.

Schellart, W.P., Stegman, D.R., Farrington, R.J., y Moresi, L., 2010. Cenozoic Tectonics of Western North America Controlled by Evolving Width of Farallon Slab, Science, v.,329, p.316.

Servicio Geológico Mexicano, 2006. Carta Geológico- Minera Coatzingo E14-B63. Puebla. Secretaría de Economía

Sedlock, R.L., Ortega-Gutiérrez, F., y Speed, R.C., 1993. Tectonostratigraphic terranes and tectonic evolution of Mexico, Geological Society of America Special Paper 278, 153 p.

Sokal, R. R., y Sneath, P. H. A., 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman and Company. San Francisco, California, E. U. A.

Solari, L., Torres de León, R., Hernández-Pineda, G.A., Solé, J., Solís-Pichardo, G., y Hernández-Treviño, T., 2007. Tectonic significance of Cretaceous-Tertiary magmatic and structural evolution of the northern margin of the Xolapa Complex, Tierra Colorada area, southern Mexico. GSA Bulletin, v. 119 (9/10), p.1265-1279.

Talavera-Mendoza, O., Ruiz, J., Gehrels, G.E, Meza-Figueroa, D.M., Vega-Granillo, R., y Campa-Uranga, M.F., 2005. U-Pb geochronology of the Acatlán Complex and implications for the Paleozoic paleogeography and tectonic evolution of southern Mexico: Earth and Planetary Science Letters, v. 235, p. 682-699.

Tiffney, B.H., 1985b. The Eocene North Atlantic land bridge; its importance in tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere, J. Arnold Arb. 66 (apr): 243-273.

Thomas, R., 1981. Wood Anatomy and Ultrastructure. In Wood: its Structure and Properties. Edited by F.Wangaard. Pennsylvania State University Pennsylvania.

Van der Graaf, N. A., y Baas, P., 1974. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22: 101–121.

Velasco- León, P., 1999. Estudio Paleoecológico de una comunidad del Terciario en el estado de Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Velasco de León, P., y Cevallos-Ferriz, S. R. S., 2000. Leaves of *Cercocarpus mixteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Review of Paleobotany and Palynology* 111, 3:285-294.

Vertel, M. M. L., 2010. Comparación entre el análisis canónico de correspondencias y el análisis factorial múltiple en tablas de frecuencias-variables continuas. Tesis para Maestría en Ciencias Estadística. Universidad Nacional de Colombia.

Vila A., Pérez J., Fuente B., y Ángel A. J., 2011. Estadística: Análisis de regresión y correlación lineal. Universidad Oberta de Cataluña. Barcelona, España

Wheeler, E., y Baas, P., 1991. A survey of the record for dicotyledonous Wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bull. n.s. vol. 12* (3):275-332.

Wiemann, M.C., Wheeler, E., Manchester, S. R., y Portier, K.M., 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictor of climates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology* 139:83-100.

Wiemann, M.C., Manchester, S. R., y Wheeler, E., 1999. Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters. *Palaios* 14: 459-474.

Wolfe, J. A., 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of tertiary floras. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 9:27-57.

Wolfe, J. A., 1979. Temperature parameters of humid to mesic forest of Eastern Asia and relation to forest of the other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, 1106:1-37.

Páginas de internet

The Plant List, 2010. Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (consultado 1º enero).

Scotese, C. R., 2001. Atlas of Earth History, Volume 1, Paleogeography, PALEOMAP Project, Arlington, Texas, 52 pp, (consultado 20 abril).
<http://scotese.com/scotese pubs.htm>

Uriarte, A. 2003. El Cenozoico. [online]. [citado 14 noviembre 2012]. Disponible en la World Wide Web: <http://homepage.mac.com/uriarte/climaterciario.html>