



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Interpretación paleoclimática de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala,
durante el Mioceno medio, a partir de la morfología foliar.**

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

FRANCISCO URIEL BELLOSO GÁMEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CARLOS CASTAÑEDA POSADAS



ABRIL 2024

Índice

RESUMEN	3
I. INTRODUCCIÓN.....	4
II. MARCO TEÓRICO	5
2. 1 Arquitectura foliar	5
2. 2 Métodos de aproximación paleoclimática.....	7
2. 3 Reconstrucción paleoclimáticas utilizando hojas fósiles	8
2. 4 CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program)	10
III. ANTECEDENTES	11
3. 1 Estudios paleobotánicos en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala.	11
IV. Justificación	13
V. OBJETIVOS	13
4. 1 General	13
4. 2 Particulares	13
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	14
5. 1 Área de estudio	14
5. 2 Descripción de los ejemplares	18
5. 3 Análisis CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Programe).....	31
5. 4 Interpretación del tipo de clima	34
VII. RESULTADOS	36
6. 1 Descripción de holomorfotipos y dibujos vectoriales	36
6. 2 Resultados de la morfología foliar y su relación con las condiciones climáticas.....	76



6.3	Estimación e interpretación de las condiciones paleoclimáticas	80
VIII.	DISCUSIÓN.....	82
IX.	CONCLUSIÓN.....	89
X.	REFERENCIAS	90
XI.	ANEXO.....	93



RESUMEN

Las condiciones climáticas (temperatura, precipitación, humedad, etc.) y sus fluctuaciones influyen directamente en las adaptaciones tanto morfológicas como anatómicas de las plantas. Uno de los principales órganos vegetativos que se ven afectados por estas condiciones climáticas son las hojas. Gracias a estas adaptaciones, las hojas fósiles nos ayudan a realizar estimaciones e interpretaciones paleoclimáticas en base a su morfología foliar. El sitio fosilífero de San Esteban Tizatlán presenta una gran diversidad de improntas fósiles, dando pie a diferentes investigaciones, encontrando una gran diversidad foliar. En la presente investigación se realizó una interpretación paleoclimática del Mioceno medio de la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, utilizando la morfología foliar de 42 morfotipos diferentes y las estimaciones paleoclimáticas utilizando el análisis CLAMP. Los resultados obtenidos muestran que sitio fosilífero de Tizatlán es una zona de transición paleoclimática, en donde durante el Mioceno medio predominaron climas semicálidos-templados, con lluvias abundantes durante todo el año, cuyas temperaturas medias anuales oscilaban los 20°C, con precipitaciones de 2249 mm anuales. Así mismo se propone que San Esteban Tizatlán durante el Mioceno medio, coexistieron dos tipos de biomas, un bosque mesófilo de montaña y un bosque tropical caducifolio, debido a la elevación del terreno a causa de la actividad de la Faja Volcánica Transmexicana.



I. INTRODUCCIÓN

Las condiciones climáticas en el planeta cambian constantemente de manera natural a lo largo de la historia de la tierra, debido a esto se hace de gran dificultad estudiar las fluctuaciones de las condiciones climáticas tales como la temperatura y la precipitación, ya que entre más nos alejamos en el tiempo menos información se posee, por ello surge la paleoclimatología (Jacques y Montes, 2007).

La paleoclimatología se encarga de estudiar los patrones y las fluctuaciones de las condiciones climáticas de la tierra a lo largo de toda su historia, utilizando evidencia biológica y geológica que se conservan en sedimentos y rocas, tanto de ambientes acuáticos como de ambientes terrestres (Taylor et al., 2009; Martínez-Cabrera et al., 2014). Por lo tanto, la paleoclimatología utiliza diferentes registros ambientales naturales llamados proxis, los cuales conservan características físicas, químicas o biológicas que permiten inferir o aproximar las condiciones del clima en el pasado, así como los procesos que lo originaron; como por ejemplo lo son: los anillos de crecimiento de árboles fósiles o la morfología foliar de hojas fósiles, entre otros. Por lo tanto, cuando existen fluctuaciones en las condiciones climáticas, estos sistemas naturales tendrán que cambiar y adaptarse, por lo que gracias a estos proxy se puede obtener información climática del pasado y con ello poder hacer reconstrucciones y aproximaciones paleoclimáticas (Díaz-Castro, 2002; Spicer et al., 2009; Martínez-Cabrera et al., 2014; Taylor et al., 2009).

Las hojas responden a las fluctuaciones y a los cambios en las condiciones climáticas y como consecuencia desarrollan estrategias y características morfológicas eficaces para su supervivencia (Wolfe, 1995; Wolfe, 1993; Aguilar & Velasco de León, 2002), como por ejemplo el tamaño y la forma de las hojas, caracteres correlacionados positivamente a variables climáticas como la precipitación y la temperatura. Por ejemplo, Hinojosa (2005) plantea que los bordes enteros se correlacionan positivamente con la temperatura media anual, mientras que el tamaño esta correlacionado positivamente con las precipitaciones medias anuales, por lo que entre más lluvia, mayor será el tamaño de las hojas. Por lo anteriormente dicho las hojas fósiles se consideran uno de los proxys biológicos



más fiables para poder aproximar y reconstruir paleoclimas terrestres (Huff et al., 2003; Yang et al., 2011; Guerin et al., 2012).

Según Villalva (2013) la morfología de las hojas presenta una gran plasticidad fenotípica, genotípica y morfológica a las condiciones ambientales que las rodean, así mismo menciona que existe una relación entre la fisonomía foliar y las condiciones climáticas y ambientales, recalcando que las condiciones climáticas modifican la morfología de las hojas; también encontró que el margen dentado de las hojas esta correlacionado con climas fríos, así mismo recalca la importancia y complejidad de las interacciones y distribuciones de la vegetación en México.

II. MARCO TEÓRICO

2. 1 Arquitectura foliar

El término de “Arquitectura foliar” fue propuesto y utilizado por Hickey (1973), haciendo referencia a las diferentes formas y ubicaciones de los elementos que constituyen la morfología de la hoja, de manera más simplificada, la forma y disposición de los elementos que conforman a las hojas. En este se incluyen los patrones de venación, los órdenes de venación, el tipo de margen, el tipo de ápice, la forma de la hoja, entre otras características presentes en la hoja.

La estructura morfológica externa de la hoja consta de dos partes, el peciolo y el limbo, a este último también se le denominado lámina foliar (Chuncho et al., 2019).

El peciolo (Fig. 1) es la parte más angosta de la hoja, esta estructura une la lámina foliar con las ramas o el tallo principal (Chuncho et al., 2019). Cuando el peciolo está presente, la hoja recibe el nombre de hoja peciolada; cuando el peciolo está ausente, la hoja recibe el nombre de hoja sésil. Esta estructura es muy importante ya que una de sus funciones es alejar la lámina foliar del tallo, para que, por medio de un alargamiento o turgencia del peciolo, este coloque la lámina foliar en la mejor posición para recibir la cantidad de luz solar necesaria para la supervivencia de la planta (Ramírez y Goyes, 2004; Troiani et al., 2017).



La lámina foliar (Fig. 1) es generalmente plana y al ser el un órgano fotosintético posee una mayor complejidad que el peciolo. Cuenta con un haz (cara que recibe la radiación solar), un envés (cara inferior, generalmente con orientación hacia el suelo), ápice, base, margen y nervios foliares o venas (en dicotiledóneas suelen ser ramificadas mientras que en monocotiledóneas suelen ser paralelas) (Ramírez y Goyes, 2004; Troiani et al., 2017; Chuncho et al., 2019).

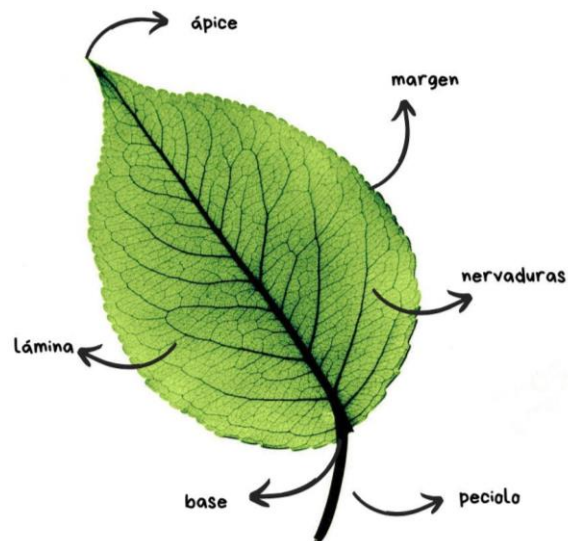


Fig. 1. Partes distinguibles de la morfología externa de una hoja.

Las hojas se clasifican principalmente en dos de acuerdo con la división de la lámina foliar. Si la lámina foliar es solo una, la hoja es simple; si la lámina foliar está dividida o fragmentada formando foliolos o foliolulos, la hoja es compuesta (Ramírez y Goyes, 2004).

La arquitectura foliar permite tener una descripción detallada de los caracteres morfológicos externos de una hoja, ya antes mencionados. Estas descripciones son de gran ayuda para trabajos sistemáticos y taxonómicos, además de proporcionar información para entender las diferentes combinaciones entre caracteres morfológicos que presente una hoja (Lee-Rivera & Romero-Rangel, 2007).

2. 2 Métodos de aproximación paleoclimática

El clima es el promedio de mínimo 30 años de las condiciones o variables climáticas de una región, como lo son la temperatura atmosférica, el viento que se encuentra cerca de la superficie de la Tierra, las precipitaciones (lluvia, nieve, granizo), humedad, cantidad de nubes y radiación solar. Las cuales son el resultado de las interacciones entre la atmósfera, los océanos, las capas de hielo y nieve, los continentes y la vida en el planeta (Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, México, 2018).

La variabilidad climática son las fluctuaciones o cambios que se presentan a lo largo del tiempo en las condiciones climáticas de una región, tales como un cambio en la temperatura o en la precipitación (Sánchez-Rojas et al., 2011).

Da Rosa Alves et al. (2006) recopilaron diversas investigaciones (p. ej. Falcon Lang, 2000; Francis y Poole, 2002; Fluteau et al., 2001) en donde, por medio de la anatomía de los anillos de crecimiento de árboles fósiles y la morfología foliar de hojas fósiles, reconstruyeron las condiciones climáticas (temperatura, precipitación y humedad) del pasado, concluyendo que la variabilidad climática modifica el entorno, conllevando esto a su vez adaptaciones morfológicas de estos organismos.

Por ello comprender las condiciones climáticas del pasado nos permite entender las posibles tendencias adaptativas que tendrán los organismos a las condiciones climáticas que se presenten en un futuro (Sánchez-Rojas et al., 2011).

Los restos de hojas, maderas, flores y polen fósil, son de los órganos vegetales más utilizados para reconstrucciones paleoclimáticas, ya que estos responden a las variaciones en condiciones climáticas, adaptándose, llevando con ello un cambio en su morfología. Gracias a estas adaptaciones morfológicas se pueden reconstruir las condiciones climáticas del pasado (Spicer et al., 2004; Masés-Solís, 2014; Tosal et al., 2021)

La metodología del pariente vivo más cercano, es el procedimiento que recupera información del pariente vivo taxonómicamente más cercano, esta metodología se utiliza para aproximar y estimar las condiciones climáticas del pasado como la



temperatura y la precipitación, “mirando al mundo moderno para informar el pasado” (Paleontological Research Institution, 2022).

Este método se basa en que las tolerancias climáticas de las especies fósiles son muy similares a la de sus parientes vivos más cercanos, para ello se compara la mayor cantidad de fósiles dentro de una flora con sus parientes vivos más cercanos, cuanto mayor sea la cantidad de especies fósiles que tengan un pariente cercano, mayor será la precisión en la estimación y reconstrucción del paleoclima, y cuanto mayor sea la cercanía de un taxón fósil al actual, mayor será la eficacia de este método. Este método puede proporcionar una estimación general del paleoclima, pero está limitado por el hecho de que algunos taxones fósiles no tienen las mismas limitaciones climáticas que sus homólogos modernos (Gornitz, 2009; Taylor et al., 2009).

2.3 Reconstrucción paleoclimáticas utilizando hojas fósiles

Las improntas fósiles pueden proporcionar excelentes indicadores climáticos para paleoambientes terrestres. Debido a su abundancia, estos fósiles pueden proporcionar una gran cantidad de información sobre la composición, diversidad y paleoecología de las plantas del pasado (Ellis et al., 2009).

En los últimos años se han desarrollado varias técnicas diferentes para reconstruir condiciones paleoambientales y paleoclimáticas de diferentes épocas. A pesar de que se ha dedicado mucho trabajo a este tipo de investigaciones, hay que tener en cuenta que hasta el momento todos los métodos y enfoques tienen sus propias limitaciones y deficiencias, y que hasta ahora no existe ninguno que sea absolutamente fiable para la estimación cuantitativa de parámetros paleoclimáticos a partir de plantas fósiles (Huff et al., 2003; Teodoridis et al., 2011; Chinese Academy of Sciences et al., 2016).

Según Teodoridis et al. (2011), debido a las complejas variaciones espaciales y temporales del entorno natural y a las adaptaciones de las plantas, los programas y métodos existentes para reconstruir el clima solo proporcionan estimaciones y



aproximaciones paleoclimáticas, a pesar de esto, estas aproximaciones tienen un alto porcentaje de fiabilidad.

Según Guerin et al. (2012) las variaciones morfológicas y genéticas de las hojas están fuertemente correlacionadas con los gradientes climáticos y sus cambios, por ejemplo, encontró que el ancho de las hojas de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. esta correlacionado positivamente con la temperatura máxima a nivel regional y el área foliar esta correlacionado positivamente con la temperatura mínima a nivel local, concluyendo que las fluctuaciones de las condiciones climáticas sí afectan la morfología de las hojas.

Actualmente existen diferentes métodos para realizar inferencias paleoclimáticas de una localidad utilizando las improntas de hojas fósiles; entre ellos los más utilizados debido a la precisión en las aproximaciones que generan son los siguientes:

(1) El análisis del área foliar

Este método se basa en medir el área foliar de hojas fósiles, para aproximar la precipitación media anual del pasado; pues se ha visto que el área foliar esta correlaciona directamente con la precipitación media anual (PMA) (Masés-Solís, 2014; Peppe et al., 2018; Xiao et al., 2023).

(2) El análisis del margen de la hoja (LMA)

Este método se basa en la relación entre el margen de la hoja (entera, lobulada o dentada) y el clima. Debido a que se ha visto que los márgenes de las hojas están correlacionados positivamente con la temperatura media anual (TMA). Por ejemplo, las hojas dentadas son más abundantes en ambientes con climas fríos (Spicer et al., 2004; Yang et al., 2011; Spicer et al., 2009).



2. 4 CLAMP (*Climate-Leaf Analysis Multivariate Program*)

El programa CLAMP (Programa climático multivariado de análisis foliar) es muy utilizado para hacer reconstrucciones climáticas, pues proporciona aproximaciones muy fiables y cercanas a la realidad; esta metodología obtiene información climática del pasado a partir de la morfología de hojas fósiles de dicotiledóneas leñosas, así como también basa sus aproximaciones a partir de parámetros meteorológicos de entornos terrestres modernos (Wolfe, 1993; Chinese Academy of Sciences et al., 2016).

CLAMP usa análisis de correspondencia canónica (CAA) para estimar los parámetros climáticos y se basa en una técnica estadística multivariante para determinar, cuantitativamente, una gama de parámetros paleoclimáticos utilizando las características fisonómicas de las hojas fosilizadas, esta metodología estima los parámetros paleoclimáticos de las hojas fósiles en función de conjuntos de datos extraídos de la vegetación moderna (Teodoridis et al., 2011; Wolfe, 1993; Chinese Academy of Sciences et al., 2016).

CLAMP al igual que otras metodologías utiliza conjuntos de datos de plantas y hojas modernas para poder desarrollar ecuaciones matemáticas y poder utilizarlas comparando los datos de las morfologías de las hojas actuales con las de las hojas fósiles. A diferencia de otras metodologías CLAMP no solo ocupa un carácter de la hoja, sino que ocupa hasta siete características morfológicas de la hoja (hojas lobuladas, márgenes dentados, tamaño laminar, tipo de base, tipo de ápice, relación largo-ancho y forma laminar) (Teodoridis et al, 2011; Wolfe, 1993; Chinese Academy of Sciences et al., 2016).

CLAMP logra analizar estos siete caracteres morfológicos de forma simultánea, haciendo que este método sea más integrativo y por lo tanto más fiable. Se ha demostrado que los caracteres antes mencionados están fuertemente relacionados con los cambios y fluctuaciones de las condiciones climáticas (Teodoridis et al, 2011). Este método se puede aplicar a cualquier conjunto fósil de hasta casi 100 millones de años, ocupando por lo menos veinte “morfotipos” (Hickey et al., 1999) foliares diferentes (Wolfe, 1993; Chinese Academy of Sciences et al., 2016).



El término “morfotipo”, fue creado por Johnson (1989) y retomado por Hickey et al. (1999), haciendo referencia a una categoría taxonómica informal independiente al sistema Linneano. Esta categoría taxonómica informal se creó exclusivamente para clasificar hojas fósiles por medio de su morfología foliar, sin tener que resolver su estatus taxonómico.

Los morfotipos son clasificados como equivalentes de las especies biológicas, sin embargo, no se consideran como especies biológicas formales, ya que solo se toman características morfológicas externas de las hojas fósiles como forma de clasificación (Hickey et al., 1999).

III. ANTECEDENTES

3. 1 Estudios paleobotánicos en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala.

San Esteban Tizatlán es un área fosilífera vegetal que ha dado pie a diferentes trabajos, principalmente descriptivos, uno de los primeros trabajos realizados fue el de Zayas Ocelotl (2010), en donde describió la morfología foliar de improntas fósiles de Tizatlán, logrando identificar géneros como *Guarea* y *Petiveria*, cuyas distribuciones principalmente se encuentran en bosques perennifolios y subperennifolios, por otra parte encontró la presencia del género *Salix*, cuyas distribuciones son principalmente en zonas templadas y semihúmedas, como bosques caducifolios. Así mismo logro identificar la presencia de las familias Meliaceae y Salicaceae, las cuales están asociadas a habitas húmedos con precipitaciones moderadas, concluyendo que durante el Mioceno medio existía un bosque con lluvias estacionales. Así mismo menciona la gran diversidad foliar existente en la zona y su potencial para futuras investigaciones.

Posteriormente Hernández Damián (2010, Hernández-Damián et al., 2016), logro identificar la presencia de géneros como *Karwinskia* y *Cyrthopegia*, los cuales crecen en temperaturas cálidas y con precipitaciones moderadas e intermitentes, por otra parte, también identifiqué la presencia del género *Lonchocarpus*, el cual se distribuye en climas tropicales con precipitaciones constantes y ambientes



húmedos. Por último, encontró la presencia del género *Rhamnus*, siendo este de climas fríos y húmedos. Así mismo menciona la dominancia de diversos caracteres foliares, como el tamaño foliar microfilo y el margen entero, los cuales relaciona a climas tropicales con precipitaciones altas, sugiriendo que durante el Mioceno Tizatlán estaba dominada por una selva alta perennifolia, sin embargo menciona que se necesitan realizar más estudios para la comprensión de esta área de estudio, pues la presencia de diversos géneros que corresponden a otros tipos de climas no apoya totalmente la dominancia de selvas altas perennifolias durante el Mioceno.

En 2013 Domínguez De La Torre realizó el primer trabajo de estimación paleoclimática de la localidad de Tizatlán, apoyándose en la morfología foliar de hojas fósiles del Mioceno medio, obteniendo una temperatura media anual 21.52°C y una precipitación media anual aproximada de 2,999 mm, así apoyando la existencia y dominancia de un bosque tropical perennifolio durante el Mioceno medio, sin embargo menciona que las precipitaciones estimadas debieron ser más bajas, pues la presencia de géneros como *Abarema* y *Pithecellobium*, no corresponde totalmente con bosques tropicales perennifolios. Esta investigación es la primera en estimar las condiciones climáticas de Tizatlán, aportando información nueva sobre las posibles condiciones climáticas de San Esteban Tizatlán durante el Mioceno medio.

Por último, Centeno González en 2016, encontró la presencia de los géneros *Tetracera* y *Salix*, los cuales corresponden principalmente a climas semihúmedos y con lluvias intermitentes, sin embargo, también encontró la presencia de los géneros *Chamaecrista* y *Quercus*, los cuales se distribuyen en bosques de coníferas, reportando por primera vez la existencia de estos géneros en este sitio. Por otra parte, menciona que se requieren hacer más investigaciones, pues la presencia de estos dos últimos géneros, no apoya la hipótesis de que Tizatlán durante el Mioceno medio dominaba un bosque tropical perennifolio.



IV. Justificación

San Esteban Tizatlán es una zona fosilífera de gran diversidad paleobotánica, pues cuenta gran diversidad de improntas fósiles, entre ellas, las más abundantes son hojas con una edad aproximada de entre 12 a 15 Ma. De acuerdo con las investigaciones realizadas de este sitio, existe una gran diversidad foliar que corresponde a condiciones climáticas de gran humedad, proponiendo que durante el Mioceno medio dominaba un bosque tropical perennifolio, sin embargo la existencia de diversos géneros que corresponden a condiciones climáticas distintas, abre la posibilidad que durante el Mioceno medio no solo existió un tipo de bioma, sino que se presentaron diferentes condiciones climáticas y por ende diversos tipos de biomas.

Debido a lo anterior, la presente investigación pretende dar una interpretación paleoclimática de San Esteban Tizatlán, durante el Mioceno medio, a partir de la descripción de la morfología foliar de hojas fósiles y el análisis CLAMP (Programa climático multivariado de análisis foliar), así como también dar una posible explicación de la diversidad morfológica de la zona y su relación con las condiciones paleoclimáticas.

V. OBJETIVOS

4.1 General

Realizar una interpretación paleoclimática de la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, durante el Mioceno medio, a partir de la descripción de la morfología foliar de improntas fósiles de hojas y la reconstrucción de las condiciones climáticas, utilizando el análisis CLAMP.

4.2 Particulares

- Revisar el material paleontológico y describir las características morfológicas de improntas fósiles del Mioceno.



- Estimar las condiciones climáticas durante Mioceno medio en San Esteban Tizatlán por medio del análisis CLAMP.
- Encontrar la relación entre las condiciones climáticas estimadas y la morfología foliar de las improntas fósiles.
- Inferir el posible tipo de bioma que existía en Tizatlán durante el Mioceno medio.

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

5. 1 Área de estudio

La zona de estudio se encuentra en San Esteban Tizatlán, dentro del municipio de Panotla, Tlaxcala (Fig.2). Colinda al norte con los municipios de Amaxac de Guerrero y Xaltocan; al sur con las comunidades de Santa María Ixtulco y San Buenaventura; al este con el municipio de Apetatitlán de Antonio Carvajal; al oeste con el municipio de Totolac. El área de estudio se encuentra sobre el camino viejo hacia Apizaco, en las coordenadas 19° 20' 33" norte y 98° 13' 18" oeste, a una altura de 2,240-2,500 msnm (Zayas-Ocelotl, 2010; Centeno-González, 2016; Gobierno del Estado de Tlaxcala, 2021).

El clima actual esta zona es templado subhúmedo con lluvias en verano, con temperaturas que van de los 12° C a los 18° C, con temperaturas medias anuales máximas de 24.3° C y mínimas de 7.2° C; la localidad cuenta con precipitaciones entre 1,000 a 1,200 mm anuales. Actualmente el tipo de vegetación predominante en la zona son bosque de coníferas, principalmente de pino y encino, teniendo vegetación secundaria de tipo matorral xerófilo, en la cual podemos encontrar plantas herbáceas y arbustos (Gobierno del Estado de Tlaxcala, 2021).

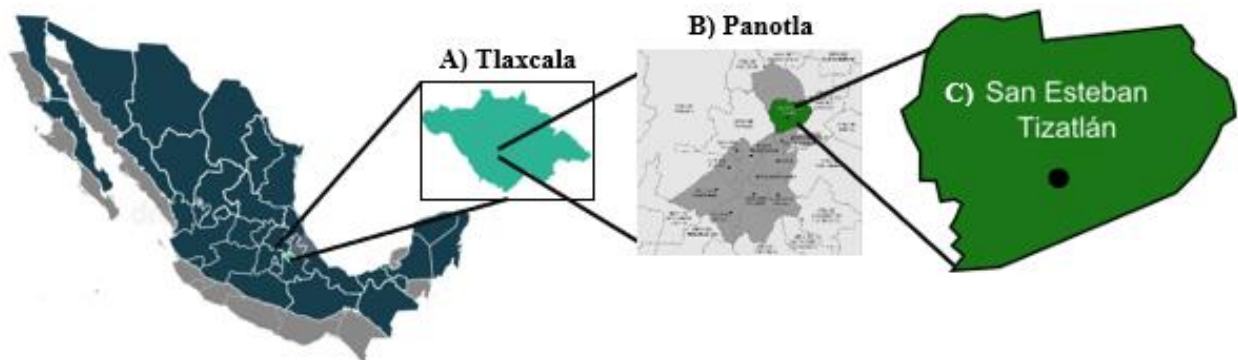


Fig. 2. Mapa de la zona de estudio. Ubicación geográfica del estado de Tlaxcala (A), el municipio de Panotla (B) y la zona de estudio, San Esteban Tizatlán (C).

Marco geológico

La zona de Tizatlán se encuentra en la provincia fisiográfica del Eje Neo volcánico, dentro de la subprovincia Lagos y Volcanes del Anáhuac, la cual está conformada principalmente por sierras volcánicas, pero también se pueden encontrar grandes llanuras formadas en su mayoría por cuencas lacustres (Gobierno del Estado de Tlaxcala, 2021).

Cuenta con una composición litológica que es descrita como una asociación alterna de areniscas-limolitas y areniscas-calizas, las cuales datan del Cenozoico inferior y están cubiertas por derrames andesíticos y tobas intermedias del Cenozoico superior (Mioceno tardío) (Zayas-Ocelotl, 2010; Centeno-González, 2016; Gobierno del Estado de Tlaxcala, 2021).

Esta zona pertenece al “Bloque de Tlaxcala”, la cual tiene como base principalmente ignimbritas, seguidas por material piroclástico granuloso el cual fue depositado en lagos salobres dando origen a estratos verdeceos compuestos por nontronita, que indican ambientes salinos; esta secuencia se asignó al Plioceno, pues no cuenta con evidencia fósil. Por encima de esta secuencia se encuentran secuencias de estratos que tienen alternancia de paleosuelos arcillosos con areniscas finas y medias. La última capa de estratos se encuentra conformada por rocas ígneas extrusivas, cubiertas por remanentes de paleosuelos (Castañeda-Posadas, 2004).

Las secuencias estratigráficas previamente descritas muestran una gran abundancia de rocas sedimentarias continentales depositadas en algún cuerpo de agua. Sobre estas secuencias se encuentran rocas sedimentarias de origen volcánico, depositadas por remanentes de agua (Zayas Ocelotl et al., 2014).

La secuencia estratigráfica donde se encuentran las improntas de hojas fósiles está conformada por areniscas medias intercaladas con lutitas, los cuales se relacionan con ambientes de gran energía, como ambientes lacustres (lagos) o fluviales (ríos).



Dado que no se han realizado fechamientos radiométricos, no se puede saber con exactitud la edad de la localidad, sin embargo, gracias a estudios previos (Castañeda-Posadas, 2023) se ha llegado a una edad aproximada que va de los 12.3 Ma a los 15.2 Ma, asignando esta comunidad al Mioceno medio (Zayas-Ocelotl et al., 2014; Castañeda-Posadas, 2023)

Zayas Ocelotl (2014), realizó una columna estratigráfica donde describe la secuencia de los estratos y su composición (Fig. 3). La columna estratigráfica mide 12.5 m de altura, donde hay estrato que van desde granos arcillosos hasta areniscas con granos medios y gruesos. A una altura de 5.70 m se encuentran hojas fósiles del Mioceno medio, en un estrato de areniscas medias con una tonalidad amarillo-verdosas, intercaladas con lutitas; 80 cm sobre este estrato se encuentran arenas grises donde se han encontrado restos de peces fósiles y a un 1 m sobre este estrato se encuentran arcillas verdes donde se han encontrado huesos de vertebrados terrestres.



Columna estratigráfica de San Esteban Tizatlán

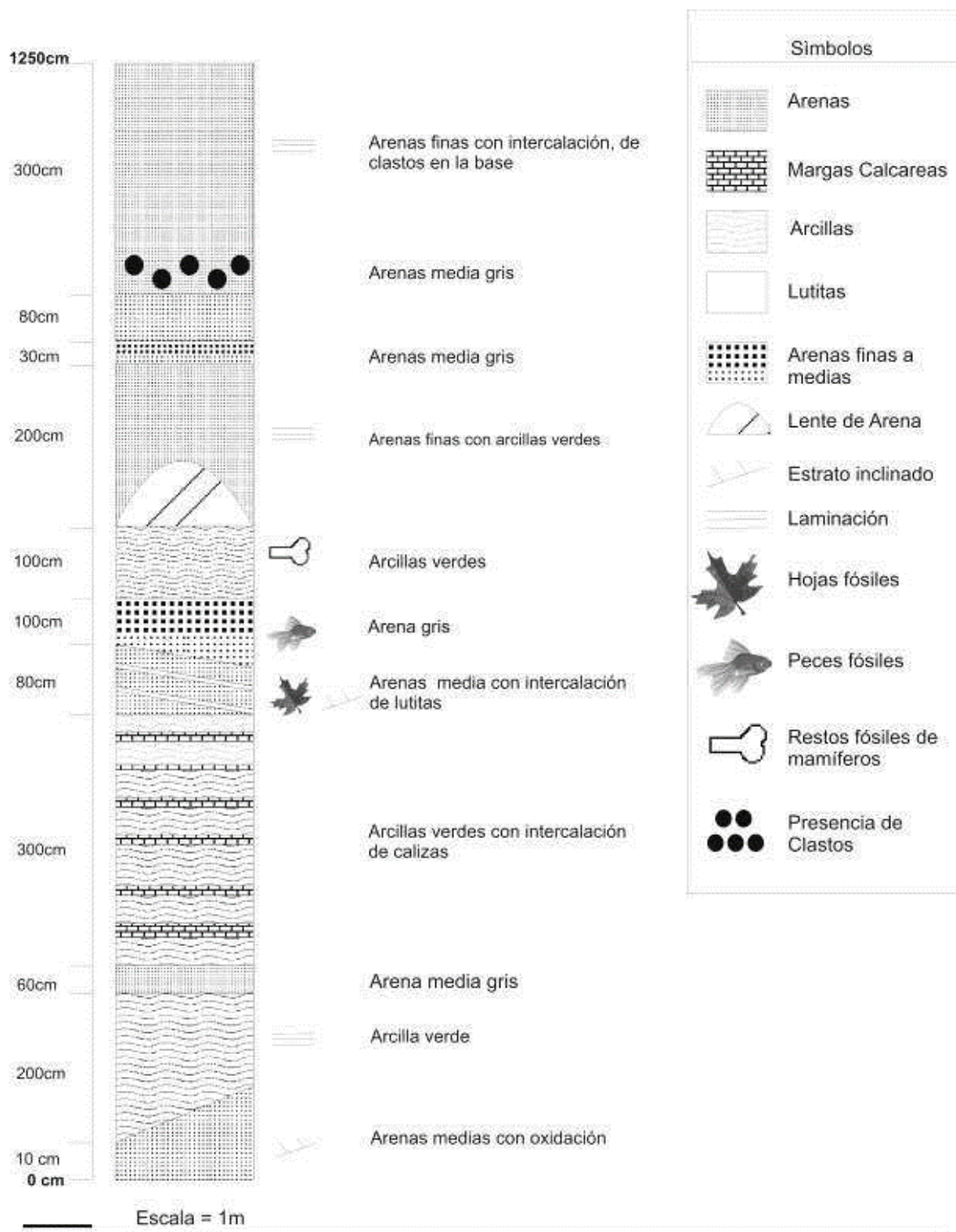


Fig. 3. Columna estratigráfica de la zona de estudio. Hecha por Zayas-Ocelotl (2014).



5.2 Descripción de los ejemplares

5.2.1 Limpieza del material fósil

Las hojas fósiles utilizadas para esta investigación están preservadas como improntas carbonosas, conservadas en la colección del Laboratorio de Paleobiología, Ecocampus, BUAP, provenientes de la localidad de San Esteban Tizatlán. De un total aproximado de 1000 fósiles revisados, se eligieron 112 improntas fósiles, las cuales presentaban el menor grado de fragmentación o presentaban características morfológicas distintivas.

El materia fósil se fotografió con una cámara semiprofesional Canon Powershot SX30 Is. Las fotografías se utilizaron posteriormente para realizar vectorizaciones.

Los ejemplares fueron limpiados cuidadosamente con un cortador MAPED CREATIV y con una brocha pequeña, con la cual se removían restos de sedimento que cubrían el material fósil, tal y como se observa en la Fig. 4.

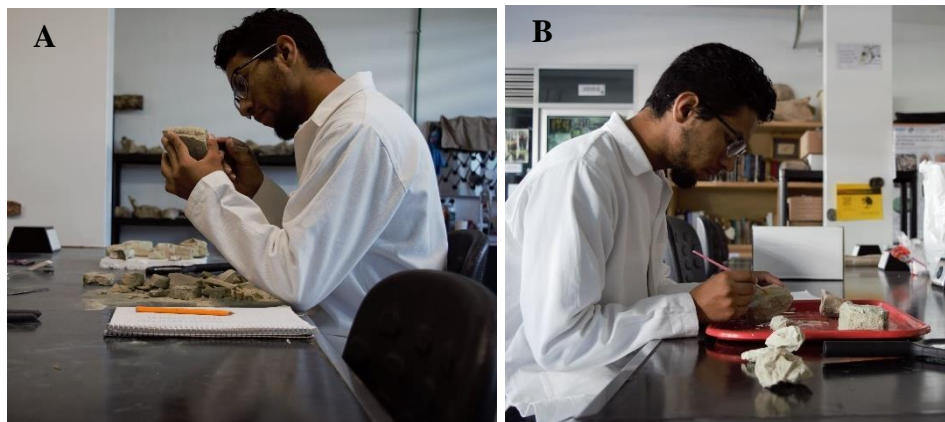


Fig. 4. Limpieza de los ejemplares. A) Limpieza hecha con un cortador. B) Limpieza realizada con brochas pequeñas.

Posteriormente a la limpieza de los ejemplares, se observaron las improntas fósiles con la ayuda de una lupa y un microscopio estereoscópico VELAB VE-S0. Durante estas observaciones se tomaban notas de todos los caracteres morfológicos que se observaran (Fig.5).





Fig. 5. Observación al microscopio de los ejemplares y toma de notas de los caracteres morfológicos.

En esta investigación para hacer una descripción precisa de los caracteres morfológicos externos de los ejemplares, se utilizaron las observaciones realizadas con la lupa y microscopio, así como también las fotografías y las vectorizaciones realizadas. Así mismo se utilizaron las fotografías y las vectorizaciones para tomar datos morfométricos tales como el ángulo de la base, el ángulo del ápice y el área foliar.

5.2.2 Dibujos por medio de vectorizados automáticos

Se realizaron vectorizaciones de los ejemplares transformando las fotografías (imágenes de bits o píxeles) en representaciones vectoriales, por medio de la herramienta de “vectorizado automático”. Esto con el fin de tener datos precisos en las medidas morfométricas del ángulo de la base, el ángulo del ápice y el área foliar.

Se utilizó esta herramienta de vectorización ya que resulta ser más rápido que los métodos de dibujo convencionales, tales como los dibujos hechos a mano o través de programas de dibujo con píxeles o con vectores manualmente.

Así mismo los vectorizados proporcionan una fuente de información más precisa que las fotografías, ya que las fotografías al hacerles acercamientos muy grandes perdían calidad de imagen, por lo que era difícil distinguir algunas características



morfológicas de los ejemplares, especialmente los tipos de las venaciones de 4° orden en adelante, tal y como la Fig. 6, donde se puede observar una comparación entre la fotografía y la imagen vectorial, y en donde se aprecia como hay una pérdida de definición al hacer un acercamiento en la fotografía (Fig. 6.1), en comparación con la imagen vectorial (Fig. 6.2), esta conserva su calidad y definición a pesar de hacerle un acercamiento amplio, así mismo se puede observar la precisión con la que representa la fotografía original.

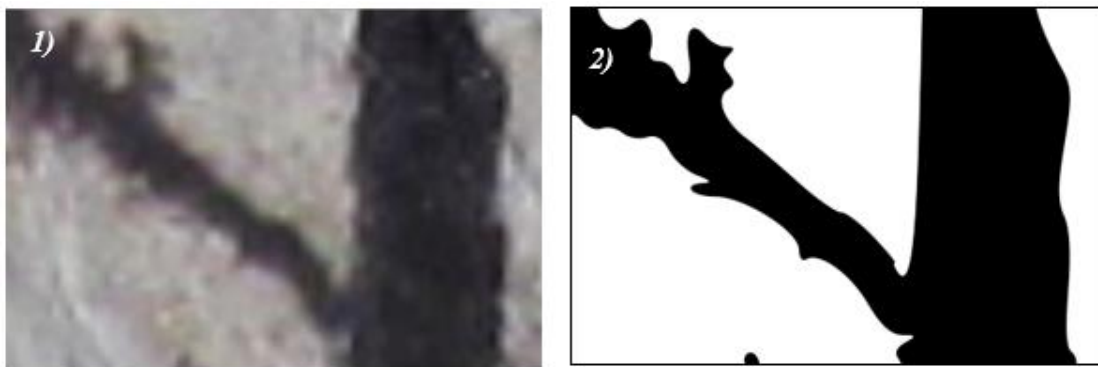


Fig. 6. 1) Fotografía hecha con una cámara semiprofesional. 2) Dibujo hecho por medio de vectores.

5.2.3 Descripciones de caracteres morfológicos

Para las descripciones de los caracteres morfológicos de los ejemplares, se utilizaron los manuales de arquitectura foliar de Hickey et al. (1999) y Ellis et al. (2009). Los caracteres morfológicos que se utilizaron para las descripciones son, la simetría laminar, forma laminar, la forma de la base, la forma del ápice y el tipo de venación de segundo, tercer y cuarto orden.

Para la descripción de la simetría laminar, se consideraron dos estados de carácter, simétrico y asimétrico (Hickey et al., 1999). Lamina simétrica (Fig. 7.A), la lámina foliar es de la misma forma y tamaño a cada lado de la vena central. Lamina asimétrica (Fig. 7.B), la lámina es de diferente forma o tamaño en un lado de la vena central.

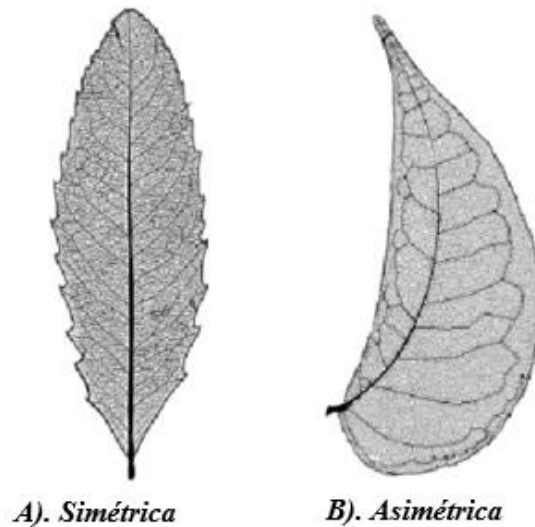


Fig. 7. A. Lamina foliar simétrica. B. Lamina foliar asimétrica (Hickey et al., 1999).

En la descripción de la forma laminar se consideraron cuatro estados de carácter o formas distintas. Estos se dividen de acuerdo con la parte más ancha del limbo (Hickey et al., 1999). Forma elíptica, es aquella que forma una elipsis, es decir, una circunferencia alargada y donde la parte más ancha de la hoja se encuentra en la parte media, tal y como se observa en la Fig. 8.A (línea punteada). Forma obovada, donde la parte más ancha de la hoja se encuentra en la parte apical de la lámina foliar (Fig. 8.B). Forma ovada o en forma de huevo, donde la parte más ancha se encuentra en la parte basal de la lámina foliar (Fig. 8.C). Forma oblonga, donde la parte más ancha de la hoja se encuentra en la zona medial de la hoja tal y como se observa en la Fig. 8.D.

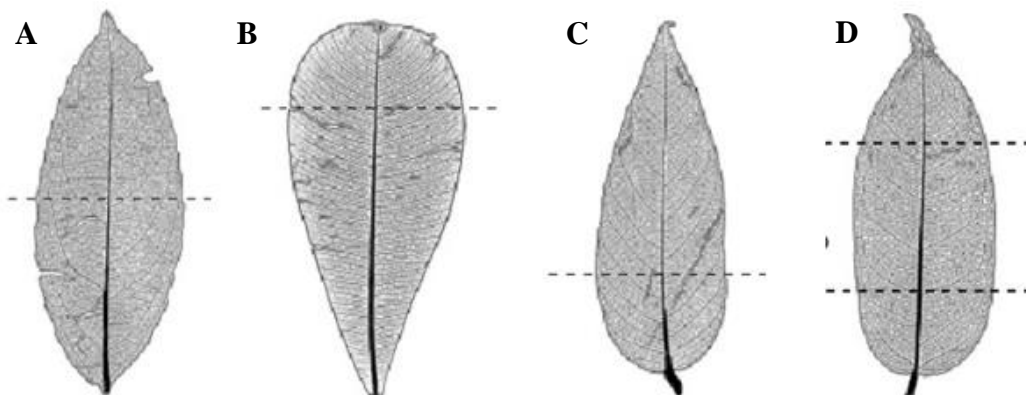


Fig. 8. Formas de la lámina foliar. A. Elíptica. B. Obovada. C. Ovada. Oblonga (Hickey et al., 1999).

La base de la hoja corresponde a la parte basal que va del 1% al 25% de la lámina, in tomar en cuenta el peciolo (Ellis et al., 2009). Para describir la forma de la base se consideraron 3 formas distintas. Base cordada, cuando ambos lados de una hoja forman dos lóbulos a manera de corazón invertido, tal y como se muestra en la Fig. 9.A. Base redondeada, donde el margen basal es convexo y forma un arco suave a través de la base (Fig. 9.B). Base aguda o recta, el margen basal no presenta una curvatura y donde la cuarta parte de la lámina, tiene un margen recto cóncavo (Fig. 9.C).

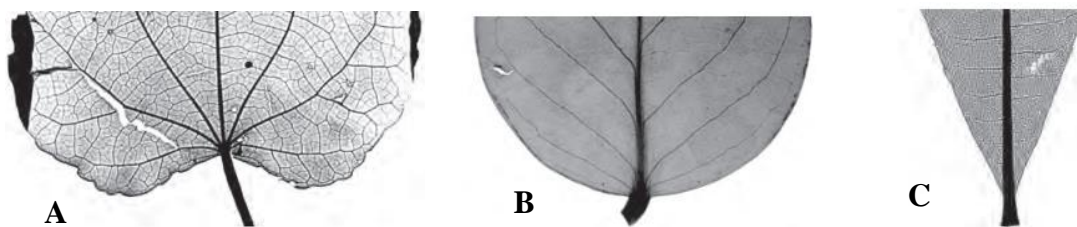


Fig. 9. Formas de la base en la hoja. A. Base cordada. B. Base redonda. C. Base aguda (Ellis et al., 2009).

El ápice corresponde a la parte superior de la lámina foliar, y comprende el último 15% de la parte superior de la lámina foliar (Ellis et al., 2009). Para la descripción de la forma del ápice se consideraron cuatro estados de carácter. Ápice emarginado, ambos lados de la hoja forman una curvatura hacia la parte interna de la lámina (Fig. 10.A). Ápice redondeado, el margen del ápice forma un arco suave o una curvatura (Fig. 10.B). Ápice agudo o recto, cuando ambos lados de la hoja forman una punta recta sin curvaturas (Fig. 10.C). Ápice atenuado o acuminado, cuando el extremo del ápice se va estrechando gradualmente y termina en una punta aguda (Fig. 10.D).

A



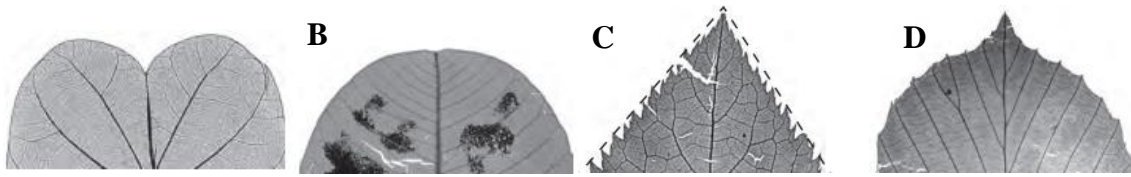


Fig. 10. Formas del ápice presentes en una hoja. A. Ápice emarginado. B. Ápice redondeado. C. Ápice agudo. D. Ápice acuminado o atenuado (Ellis et al., 2009).

Para la descripción de los patrones de venación de segundo orden o venas secundarias, se ocuparon dos clasificaciones principales y cada una con sus subclasificaciones (Ellis et al., 2009).

Venación secundaria de tipo craspedódroma, es aquella en donde las venas secundarias terminan en el margen. Subtipo simple (Fig. 11.A), es aquella en donde todas las venas secundarias terminan en el margen de la hoja. Subtipo semicraspedódroma (Fig. 11.B), las venas secundarias se ramifican antes del margen y donde algunas venas secundarias se unen al margen mientras que otras se unen con las secundarias subyacentes formando arcos. Subtipo mixta (Fig. 11.C), en este subtipo la mitad de la venación secundaria termina en el margen mientras que la otra mitad terminan de un modo diferente.

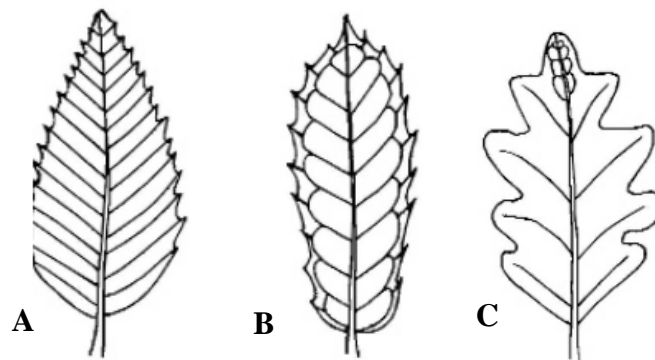


Fig. 11. Subtipos de venación secundaria craspedódroma. A. Simple. B. Semicraspedódroma. C. Mixta (Ramírez y Goyes, 2004).

Venación secundaria de tipo camptódroma, donde las venas secundarias no terminan en el margen de la hoja. Subtipo broquidódroma (Fig. 12.A), las venas secundarias se unen unas a otras formando arcos prominentes, quedando una área entre la vena marginal y el borde. Subtipo eucamptódroma (Fig. 12.B), donde las venas secundarias se curvan hacia arriba y disminuyen gradualmente conectándose con las venas secundarias subyacentes, sin formar arcos prominentes. Subtipo reticulódroma (Fig. 12.C), en este subtipo las venas secundarias pierden su característica hacia el margen y se ramifican en venas de orden superior, formando un retículo venoso. Subtipo cladódroma (Fig. 12.D), en el cual las venas secundarias se ramifican libremente hacia el margen.

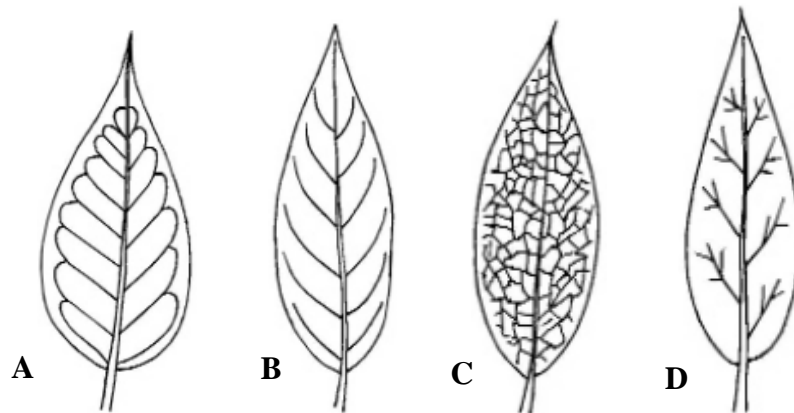


Fig. 12. Subtipos de venación secundaria camptódroma. A. Broquidódroma. B. Eucamptódroma. C. Reticulódroma. D. Cladódroma (Ramírez y Goyes, 2004).

Para la descripción de los patrones de venación de tercer orden o venas terciarias, se ocuparon seis formas o arreglos distintos (Ellis et al., 2009). Percurrente opuesta (Fig. 13.A), donde las venas terciarias se cruzan entre las secundarias adyacentes en trayectorias paralelas sin tener ninguna ramificación. Percurrente alterna (Fig. 13.B), la mayoría de venas terciarias se cruzan entre las venas secundarias con desplazamientos regulares, presentando discontinuidades angulares abruptas. Mixto opuestas/alternas (Opp/Alt) (Fig. 13.C), en este las venas terciarias presentan aproximadamente la misma proporción de venación percurrente opuesta y alterna. Reticulado aleatorio (Fig. 13.D), en donde las venas terciarias se unen con otras



venas terciarias o secundarias en ángulos aleatorios. Reticulado regular poligonal (Fig. 13.E), las venas terciarias se unen con otras venas terciarias formando polígonos de tamaños y formas similares. Dicotomizante (Fig. 13.F), en este arreglo las venas terciarias se ramifican libremente.

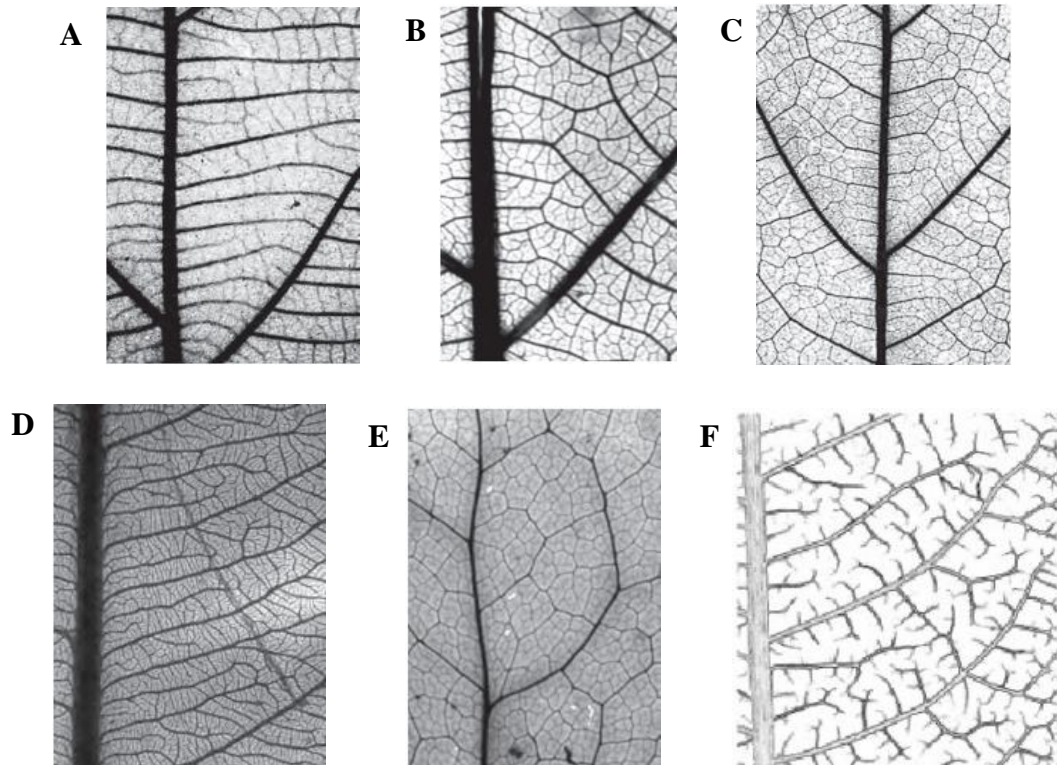


Fig. 13. Tipos de arreglos que presentan las venas terciarias. A. Percurrente opuesta. B. Percurrente alterna. C. Mixto opuestas/alternas. D. Reticulado aleatorio. E. Reticulado regular poligonal. F. Dicotomizante (Ellis et al., 2009).

En la descripción de los patrones de venación de corto orden o venas cuaternarias, se ocuparon cuatro tipos de arreglos distintos (Ellis et al., 2009). Percurrente alterna (Fig. 14.A), las venas cuaternarias se cruzan con las venas terciarias adyacentes con una discontinuidad angular abrupta. Percurrente opuesta (Fig. 14.B), en donde las venas cuaternarias se cruzan con las venas terciarias adyacentes con patrones paralelos y sin ramificaciones. Reticulada irregular (Fig. 14.C), las venas cuaternarias se conectan entre sí, formando una red, en donde los ángulos formados por las intersecciones de las venas cuaternarias son muy variables.

Dicotomizante (Fig. 14.D), en este tipo de arreglo las venas cuaternarias se ramifican libremente.

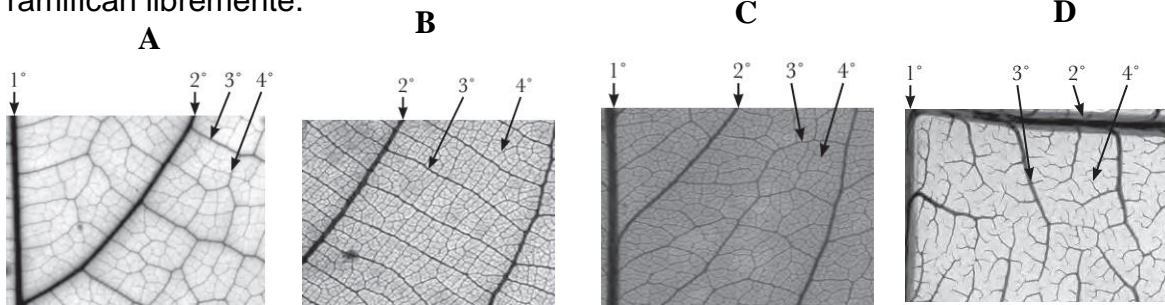


Fig. 14. Tipos de arreglos que presentan las venas cuaternarias. A. Percurrente alterna. B. Percurrente opuesta. C. Reticulada irregular. D. Dicotomizante (Ellis et al., 2009).

Clasificación de holomorfortipos y sus isomorfortipos.

Una vez realizado todas las descripciones morfológicas de los 112 ejemplares, se clasificaron en grupos de acuerdo a sus características morfológicas compartidas, tomando como primera prioridad el patrón de venación primario, secundario y terciario, como segunda prioridad se tomó en cuenta la forma de la hoja y como ultima prioridad el tipo de ápice y base, debido a que algunos ejemplares no presentaban ni el ápice, ni la base. El tamaño de la hoja se tomó como ultima prioridad debido a que estos son muy variantes y por lo tanto menos fiables, sin embargo se procuró que se tuvieran tamaños similares. Esta clasificación fue propuesta por Hickey et al. (1999) y ha sido el modo más fiable de clasificar las hojas fósiles.

Una vez separados los ejemplares en grupos, se seleccionó al ejemplar más completos y mejor conservado de cada grupo; a este ejemplar se le denominó “Holomorfortipo” (Hickey et al., 1999). A los ejemplares restantes del grupo se les denominó “isomorfortipos”, debido a que presentan los mismos caracteres compartidos antes mencionados.

5.2.4 Descripciones de caracteres morfométricos



Para las descripciones de los caracteres morfométricos, se calcularon las medidas del área foliar, la relación largo-ancho de las hojas, el largo y ancho de la hoja, los ángulos de la base y el ápice; esto solo para los holomorfitipos, así mismo si estos no contaban con algún carácter foliar como el ápice o la base, las medidas se calculaban a partir de sus isomorfitipos, esto con el fin de obtener la mayor información y precisión posible en las descripciones de los holomorfitipos.

Para obtener los ángulos del ápice y la base se utilizaron las fotografías y sus vectorizaciones como se observa en la Fig. 15. Para calcular los ángulos se utilizó la herramienta “Angulo” del programa Kinovea (versión 0.9.5). Esta herramienta resulta ser útil pues permite calcular los ángulos con precisión, además de presentarlos en distintos colores, haciendo que visualmente sea más fácil identificar los puntos de apoyo de los ángulos. El resultado de ambos cálculos (vectorizado y fotografía) se promedió para obtener el resultado aproximado los ángulos del ápice y la base de los holomorfitipos.

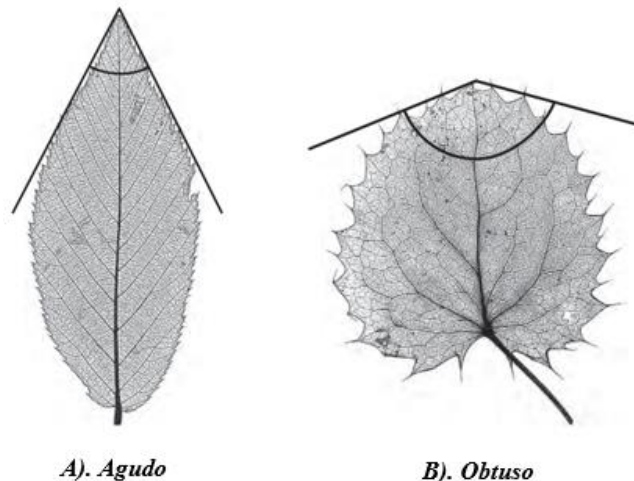


Fig. 16.a Ángulos del ápice. A). Agudo (ángulo $<90^\circ$), B). Obtuso (ángulo $>90^\circ$) (Ellis et al., 2009).

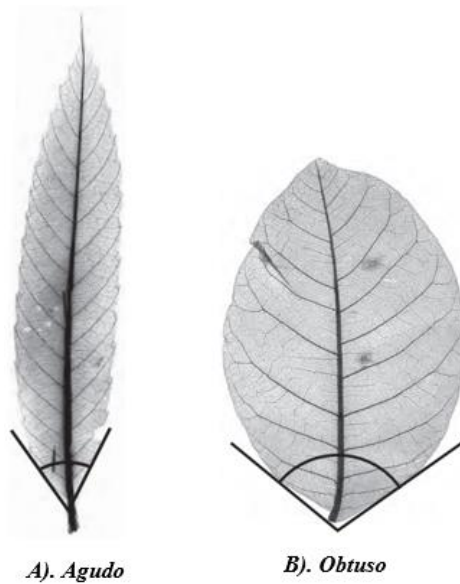


Fig. 17.b. Ángulos de la base. A). Agudo (ángulo $<90^\circ$), B). Obtuso (ángulo $>90^\circ$) (Ellis et al., 2009).

Una vez obtenido los cálculos de los ángulos, se realizó una última clasificación, en donde los isomorfortipos tienen los mismos tipos de ángulos o cercanos ($\pm 5^\circ$) que los holomorfortipos, obteniendo al final un total de 42 holomorfortipos con características morfológicas distintas y sus respectivos isomorfortipos.

Para aproximar el largo y ancho de las hojas se requiere tener 2/3 partes de la hoja, aunque no se cuente con la base o el ápice, según lo sugerido por Hickey et al. (1999). Para aquellas hojas fragmentadas y que no cuenten con las 2/3 partes, se tomaron las medidas conjuntas de los holomorfortipos y los isomorfortipos que lo respaldan, reconstruyendo las medidas aproximadas del largo y ancho de las hojas, esto se realizó con 6 holomorfortipos.

Para calcular el largo y el ancho de los ejemplares se utilizó el programa ImageJ, en donde se utilizaron tanto las fotografías como las vectorizaciones hechas previamente como se muestra en la Fig. 18. El resultado de ambas mediciones se promedió para obtener el resultado aproximado del largo y el ancho.

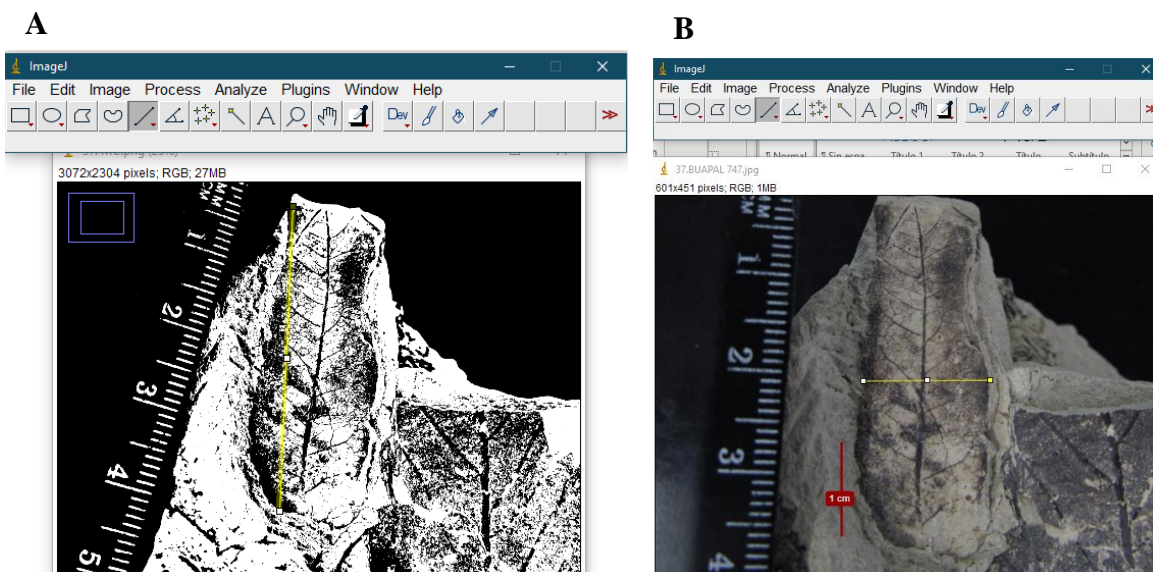


Fig. 18. Cálculo del largo y ancho de los morfotipos. A. Cálculo realizado con la vectorización del morfotipo. B. Cálculo realizado con la fotografía del morfotipo.

El promedio resultante tanto del largo como del ancho aproximado se utilizó para determinar la relación largo-ancho (L: W) de los ejemplares. Para aquellos ejemplares que la relación de L: W fuese decimal, se redondea al número entero más cercano, en donde a partir de .6 en adelante se redondea hacia el siguiente número. Por ejemplo si se tiene una relación L: W de 2.4 se redondea a 2 en donde la relación de aspecto quedaría L: W= 2:1; al contrario si tenemos una relación L: W de 2.6 se redondea a 3, en donde la relación de aspecto quedaría L: W= 3:1. Esto debido a que el programa utilizado para realizar la aproximación paleoclimática, solo admite cinco diferentes tipos de relaciones L: W, las cuales se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Tabla de relación largo- ancho de las hojas, en donde se muestran los intervalos del área foliar que se tomaron en cuenta.

Relación L: W	1:1	2:1	3:1	4:1	>4:1
Intervalos	0.6-1.5	1.6-2.5	2.6-3.5	3.6-4.5	+ 4.6

Para calcular el área foliar se utilizaron dos métodos, uno para aproximar el área foliar de las hojas fragmentadas y otro para calcular el área foliar real que se observa en los ejemplares.

Para aproximar el área foliar de las hojas fragmentas se utilizó la fórmula propuesta por Hickey et al. (1999).

$$(L * A) / (2/3)$$

Donde:

- L es el promedio del largo del morfotipo
- A es el promedio ancho del morfotipo

Para calcular el área foliar real presente en los ejemplares se utilizó la función de “Color threshold”, del programa ImageJ, en donde solo se ocuparon las fotografías para calcular el área foliar, esto debido a que el programa solo reconoce objetos con un relleno o sólidos, como se observa en la Fig. 19.

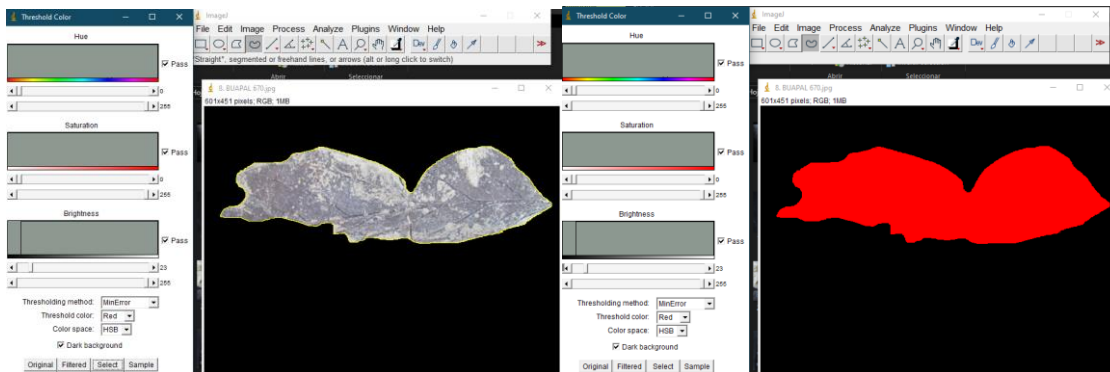


Fig. 19. A. Recorte del contorno del ejemplar. B. Selección de todo el area foliar presente dentro de la hoja.

El resultado de ambas mediciones se promedió para obtener el resultado aproximado del área foliar de los ejemplares. Este promedio del área foliar, se utilizó para la descripción de los tipos de tallas foliares propuestas por Webb (1959) y retomadas por Hickey et al. (1999). Estos tipos foliares se presentan en la Tabla 2.



Tabla 2. Tipo de tallas foliares de acuerdo a su área foliar en mm² (Hickey et al., 1999).

<i>Tipo de tallas</i>	<i>Área de la hoja en mm²</i>
Leptófila II	<25 mm ²
Nanófila II	25-225 mm ²
Micrófila II	225-2,025 mm ²
Notófila II	2,025-4,500 mm ²
Mesófila II	4,500-18,225 mm ²
Macrófila II	18,225-164,025 mm ²
Megáfila II	>164,025 mm ²

5.3 Análisis CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Programme)

El programa CLAMP es de libre acceso, fue propuesto por Wolf (1993), este utiliza una correlación de parámetros climáticos con respecto a la fisonomía foliar, donde se estiman variables climáticas (como temperatura y precipitación) a través del uso simultáneo de varios caracteres foliares; este programa utiliza un análisis canónico de correspondencia (ACC) para inferir las condiciones climáticas. Utiliza un total de 31 estados de carácter para la descripción de la morfología foliar de cada holomorfo tipo. En la tabla 3 se mencionan cada uno de los estados de carácter que requiere el método CLAMP.

Tabla 3. Caracteres morfológicos y sus estados de caracteres requeridos por CLAMP.

Caracteres morfológicos pedidos por CLAMP	Estados de caracteres
Lamina	<ul style="list-style-type: none"> • Lobulada



Margen	<ul style="list-style-type: none"> • Sin dientes • Dientes regulares • Dientes serrados • Dientes redondos • Dientes compuestos • Dientes agudos
Tamaño	<ul style="list-style-type: none"> • Nanófila • Leptófila I • Leptófila II • Micrófila I • Micrófila II • Micrófila III • Mesófila I • Mesófila II • Mesófila III
Ápice	<ul style="list-style-type: none"> • Emarginado • Redondeado • Agudo • Atenuado
Base	<ul style="list-style-type: none"> • Cordado (en forma de corazón) • Redondeado • Agudo
Relación L: W (largo-ancho)	<ul style="list-style-type: none"> • L: W 1:1 • L: W 2:1 • L: W 3:1 • L: W 4:1 • L: W >4:1
Forma laminar	<ul style="list-style-type: none"> • Obovado • Elíptico • Ovado

CLAMP permite aproximar parámetros climáticos sin la necesidad de tener que identificar taxonómicamente las improntas fósiles. Según Wolf (1993) se requieren como mínimo 20 morfotipos distintos bien identificados, esto para evitar generar errores e incertidumbres en las aproximaciones, así mismo menciona que se recomiendan más de 25 morfotipos distintos para que el análisis sea más robusto (Centeno-González, 2018; Wolfe, 1995).

Para el presente estudio se describieron 42 holomorfitipos distintos. Como se mencionó anteriormente, para las descripciones de los holomorfitipos que no



presentaban algún carácter morfológico o estaban parcialmente fragmentados, se utilizó la información descrita de los isomorfotipos.

Se procedió a llenar una matriz de datos donde se registran los diferentes caracteres requeridos por CLAMP. La matriz utilizada es proporcionada por la página CLAMP online y puede ser descargada en el siguiente sitio (http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Scoring.html).

En la matriz se registran los estados de carácter codificándolos con ausencia y presencia del carácter, de la siguiente manera, si el estado de carácter está presente se coloca 1, si el estado de carácter no está presente se deja vacía la casilla correspondiente (si el carácter no se encuentra presente ni en el holomorfotipo, ni en los isotipos, las casilla también se dejó vacía) (Chinese Academy of Sciences et al., 2016).

Para el análisis CLAMP se utilizaron dos bases de datos de calibración proporcionadas por la página CLAMP. Estas bases de datos son de referencia, en donde se incluyen datos de los caracteres morfológicos y meteorológicos de comunidades vegetales actuales, principalmente de localidades del hemisferio norte, así como también incluyen datos de localidades de Asia. CLAMP proporciona estas bases de datos en su página web (http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Calibration.html).

Para el análisis CLAMP se utilizó la herramienta “análisis en línea” proporcionado por el sitio web de CLAMP online. Para este análisis se siguieron las indicaciones que marca la página; primero se cargó el archivo “Resultados finales.csv”, el cual es una hoja de Excel en el que están los porcentajes de cada uno de los caracteres morfológicos, posteriormente se eligió y selecciono la base de datos morfológicos y meteorológicos y se corrió el análisis, por último se descargaron los datos y gráficos resultantes del análisis.

Para la presente investigación se utilizaron las bases de datos de referencia proporcionados por CLAMP online. Para los caracteres morfológicos se utilizó la base de datos “Physg3arcAZ”, para los datos meteorológicos se ocupó la base de



datos “Met3brAZ”. Este conjunto de base de datos contiene 144 sitios de vegetación moderna principalmente de regiones templadas del hemisferio norte, en donde las temperaturas no están por debajo de los 0°C.

La bases de datos de calibración anteriormente mencionadas, se eligieron debido a que de acuerdo con descripciones de especies vegetales fósiles del Mioceno de San Esteban Tizatlán (Zayas-Ocelotl et al., 2014; Hernández Damián et al., 2016), no se han encontrado especies que se distribuyan en temperaturas bajo los 0°C, por lo que no se utilizaron las demás bases de datos, pues incluían condiciones por debajo de los 0°C.

5.4 Interpretación del tipo de clima

Posterior al análisis CLAMP, se procedió a realizar una interpretación del posible tipo de clima que predominó en la localidad de Tizatlán durante el Mioceno medio, esto se realizó con la ayuda del sistema de clasificación de Köppen, modificada por García (2004).

Para esta clasificación primero se identificó la zona climática a la que pertenece Tizatlán, para ello se utilizó la Tabla 4, la cual hace uso de la temperatura mínima y máxima estimadas por CLAMP.

Tabla 4. Designación de la zona climática según la clasificación de Köppen modificada por García (2004).

Zonas climáticas (Köppen)				
Símbolos	Temperatura media		Zonas	
	Temperatura máxima	Temperatura mínima	Clima	Vegetación
A	>18° C	>18° C	Tropical lluvioso	Megaterma
B	Mezcla condiciones de clima A y C		Seco	Xerofita
C	>18° C	>0° C	Tropical lluvioso	Mesoterma
D	>10° C	<0° C	Frio lluvioso	Microterma
E	<10 ° C	<0° C	Polar	Hequistoterma



Posteriormente se identificó el régimen lluvioso. Para clasificar el régimen lluvioso se tuvo que ajustar los resultados a las características que se presentan en la Tabla 5, para ello las precipitaciones de los 3 meses más húmedos se dividieron entre 3, al igual que las de los 3 meses más secos, esto con el fin de aproximar los más posible a las precipitaciones mensuales.

Tabla 5. Designación del régimen de lluvias según la clasificación de Köppen modificada por García (2004).

Régimen de lluvia de los climas C y D		
Símbolo	Características	Tipo de clima
w	10 veces más lluvia en el mes más húmedo de la mitad caliente del año que el mes más seco	Lluvioso en verano
s	3 veces más lluvia en el mes más húmedo de la mitad fría del año que el mes más seco	Lluvioso en invierno
f	Características intermedias. El mes más seco es mayor a 40 mm	Lluvia abundante durante todo el año
x	Características intermedias	Lluvia escasa repartida en todo el año



Por último se identificó el régimen térmico, en donde se utilizó la temperatura media mensual, tal como se presenta en la Tabla 6.

Tabla 6. Designación del régimen de térmico según la clasificación de Köppen modificada por García (2004).

Regimen termico de los climas C y D		
Simbolo	Temperatura media mensual	Características Termicas
a	Temperatura del mes mas caliente superior a 22° C	Templado subtropical
b	Temperatura del mes mas calido inferiro a 22° C	Templado
c	Temperatura del mes mas frio superior a -3° C	Frio
d	Temperatura del mes mas frio inferior a -3° C	Muy frio

VII. RESULTADOS

6. 1 Descripción de holomorfortipos y dibujos vectoriales

Se describieron un total de 42 holomorfortipos, apoyándose en las características morfológicas que presentaban tanto los holomorfortipos como los isomorfortipos. A continuación se presentan las descripciones acompañadas de su fotografía y de su representación en vectores correspondientes.

Holomorfortipo: BUAPAL 660, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipos: BUAPAL 686, 700

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala

Edad: Mioceno medio



Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga y simétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de 881.47 ± 26.6 (error estándar (SE)) mm^2 , con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de 60.485 ± 0.695 (SE) mm y un promedio de 20.15 ± 0.81 (SE) mm de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice se aprecia parcialmente, teniendo un ápice de tipo agudo. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódroma-semicraspedódroma, las venas secundarias se dicotomizan, unas se unen entre sí o con las venas intersecundarias para formar arcos y las otras llegan hasta el margen de la hoja, cuenta con venas intersecundarias compuestas, el espacio entre las venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria; la venación de cuarto orden es reticulada poligonal regular.

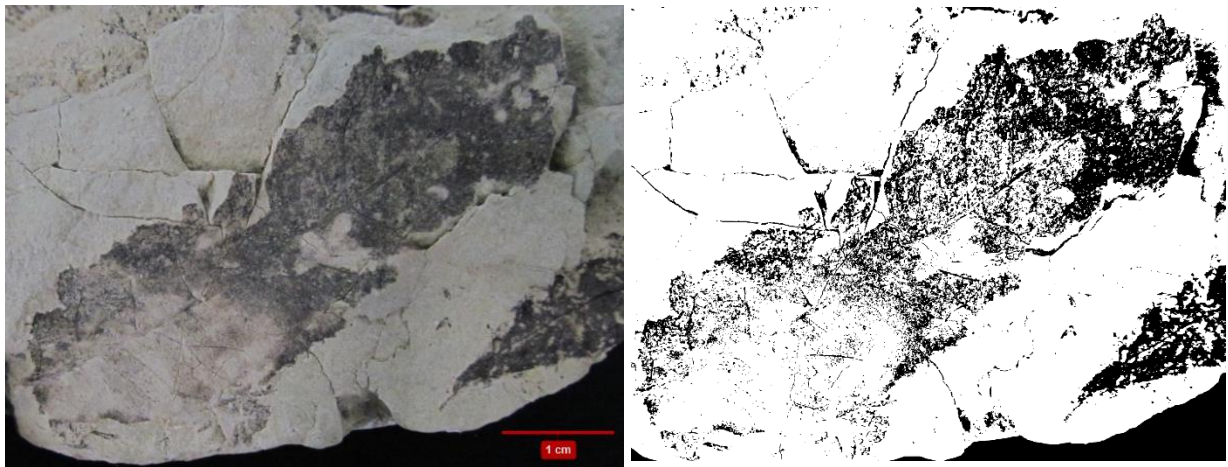


Fig. 20. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 660.

Holomorfortipo: BUAPAL 718, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipo: BUAPAL 766

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica y simétrica, con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de 465.41 ± 15.3 mm^2 , con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de 48.215 ± 0.375 mm y



un promedio de 14.04 ± 0.8 mm de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo igualmente agudo de 36- 38°. No presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódroma-simple, las venas secundarias se dicotomizan, unas se unen con las venas terciarias y otras llegan hasta el margen de la hoja, presenta venas intersecundarias compuestas débiles, estas se unen con venas terciaria y secundarias antes de que se dicotomicen las secundarias, el espacio entre venas secundarias es irregular hacia la base y regular hacia el ápice; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria.

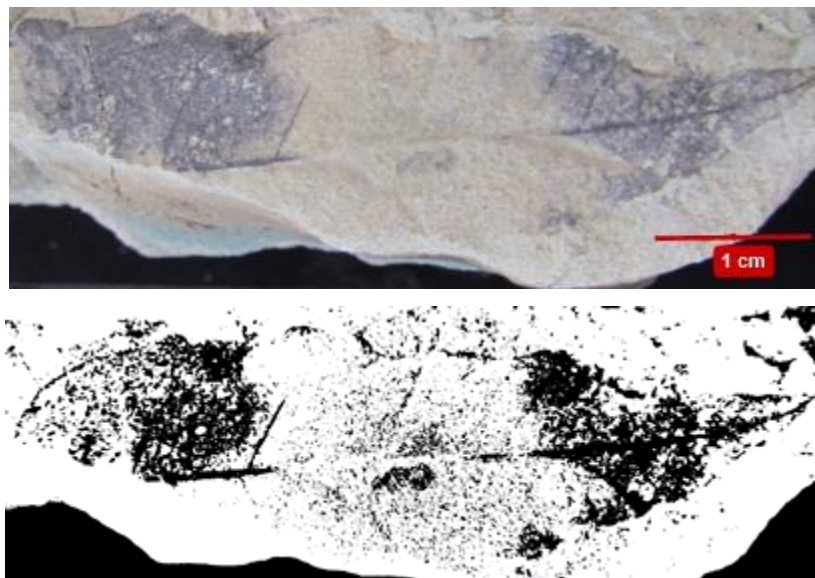


Fig. 21. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 718.

Holomorfo: BUAPAL 675 y 676, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfo: BUAPAL 683, 703

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica y asimétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de 424.725 ± 17.4 mm², con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de 31.265



± 0.425 mm y un promedio de 19.02 ± 0.26 mm de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es redondeado, con un ángulo obtuso de $101- 103^\circ$. Presenta una base aguda, con un ángulo obtuso de $98- 103^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-broquidodroma, presenta venas intersecundarias compuestas y fuertes, las cuales se ramifican y se unen con otras venas de segundo y tercer orden, el espacio entre las venas secundarias es irregular hacia la base y regular hacia el ápice; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria.



Fig. 22. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 675.

Holomorfofoto: BUAPAL 662 y 723, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 671, 724, 728

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada y simétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de 1683.8 ± 17.4 mm², con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de 72.795 ± 0.815 mm y un promedio de 31.215 ± 1.255 mm de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es de tipo agudo, con un ángulo de $57- 61^\circ$ (BUAPAL 671). Presenta una base redondeada, con un ángulo obtuso de $130- 140^\circ$, se observa



presencia de peciolo (BUAPAL 728). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es mayormente uniforme, aunque también presenta espacios irregulares entre el segundo y tercer par de venas basales, y en el antepenúltimo par de las venas apicales.

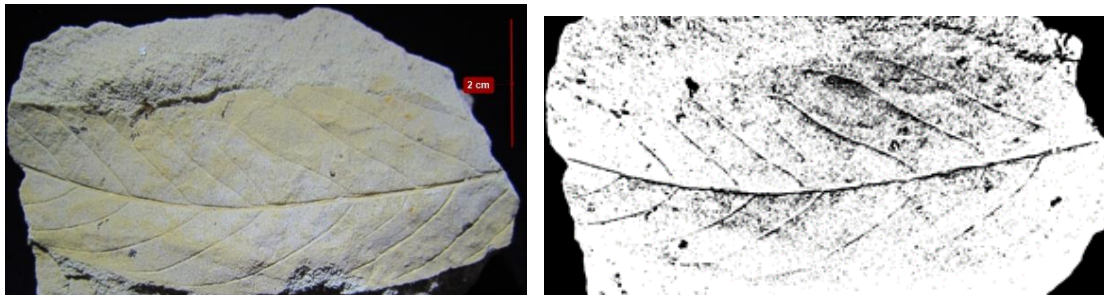


Fig. 23. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfotipo BUAPAL 662.

Holomorfotipo: BUAPAL 661, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfotipo: BUAPAL 726

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada y simétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de $968.18 \pm 8.8 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $41.85 \pm 0.8 \text{ mm}$ y un promedio de $34.03 \pm 0.33 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 1:1. No se presenta un ápice observable. Presenta una base aguda, con un ángulo obtuso de $107\text{-}110^\circ$, se observa un peciolo bien conservado. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es mayormente uniforme, es irregular en el primer par de venas basales.



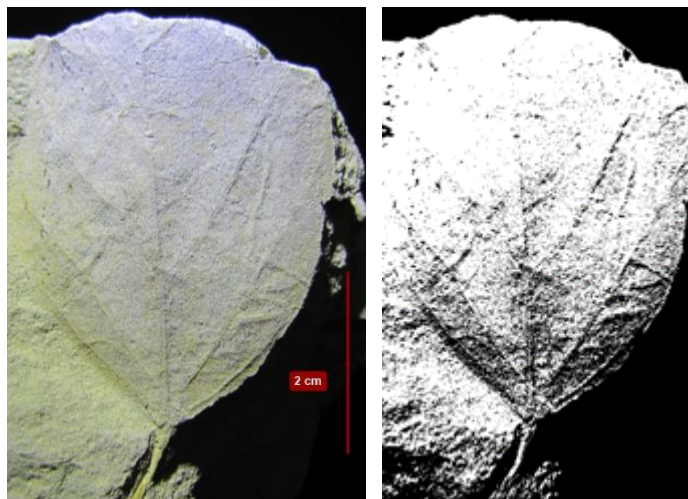


Fig. 24. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL661.

Morfotipo BUAPAL 663 y 711, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es ovalada y simétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de $690.805 \pm 22.9 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $42.87 \pm 0.46 \text{ mm}$ y un promedio de $22.075 \pm 1.045 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El holomorfortipo no presenta un ápice observable. Presenta una base redondeada, con un ángulo obtuso de $121-123^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme, presenta venas intersecundarias simples débiles; presenta una venación de tercer orden de tipo percurrente opuesta, con un curso de venación sinuoso y un ángulo de venación obtuso con respecto a la vena principal.



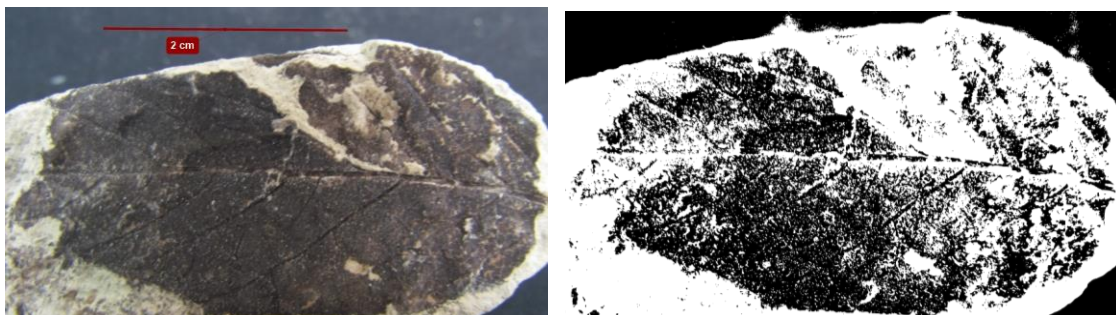


Fig. 25. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfoto BUAPAL 663.

Holomorfoto: BUAPAL 657, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorftipos: BUAPAL 719, 721, 752

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica y simétrica, con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de $906.43 \pm 46.3 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo microfilo 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $43.685 \pm 0.395 \text{ mm}$ y un promedio de $31.49 \pm 0.93 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 1:1. No se presenta un ápice observable. La base es de tipo aguda, con un ángulo obtuso de 98- 102°, tiene un peciolo bien conservado. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venas recto y con un ángulo de venación de tercer orden obtuso con respecto a la vena principal.





Fig. 26. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 657.

Holomorfofoto: BUAPAL 670 y 665, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofoto: BUAPAL 695

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga, simétrica y con un margen completo. Tiene un área foliar promedio de $2019.425 \pm 79 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo notófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $103.15 \pm 1.04 \text{ mm}$ y un promedio de $29.545 \pm 0.665 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta un ápice observable. Presenta una base aguda, con un ángulo igualmente agudo de 67- 71°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme, presenta venas intersecundarias simples débiles; la venación terciaria es reticulada aleatoria.



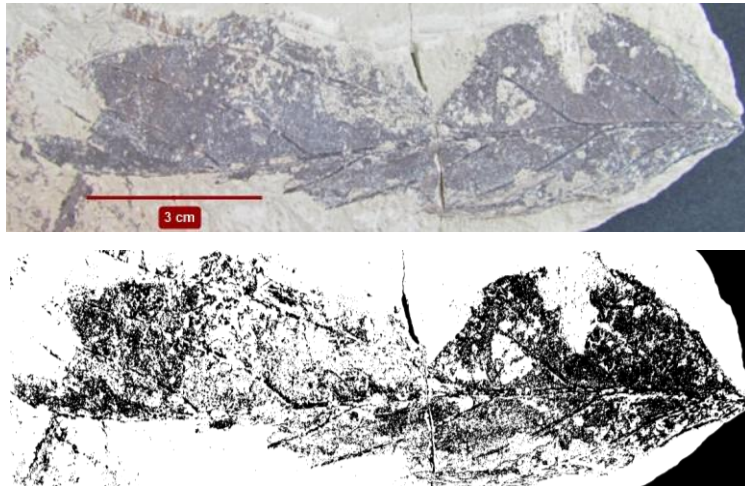


Fig. 27. Fotografía con escala de 3 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 670.

Holomorfo: BUAPAL 672, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfos: BUAPAL 705, 707, 709

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $648.525 \pm 2.8 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $44.44 \pm 0.74 \text{ mm}$ y un promedio de $20.34 \pm 1.1 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es de tipo obtuso, con un ángulo igualmente obtuso de $93\text{-}95^\circ$. La base es aguda, con un ángulo igualmente agudo de $86\text{-}87^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es mixto opp/alt, con un ángulo de venación obtuso con respecto a la vena principal; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado regular poligonal.





Fig. 28. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 672.

Holomorfofoto: BUAPAL 731, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 616, 722

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $464.705 \pm 28.2 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $36.895 \pm 0.74 \text{ mm}$ y un promedio de $16.24 \pm 1.17 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta ápice visible. Presenta una base aguda, con un ángulo obtuso de 94- 97°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es mayormente irregular, aunque presenta algunos pares de venas uniformes; la venación de tercer orden es reticulado aleatorio.



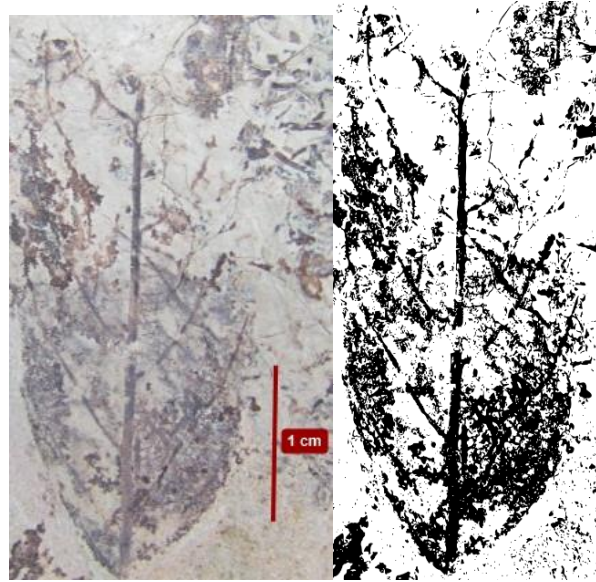


Fig. 29. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 731.

Morfotipo BUAPAL 547, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $1164.355 \pm 67.4 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $72.445 \pm 0.685 \text{ mm}$ y un promedio de $21.485 \pm 1.015 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 4:1. El ápice es de tipo redondeado, con un ángulo obtuso de 92- 93°. La base es aguda, con un ángulo obtuso de 98- 99°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme.



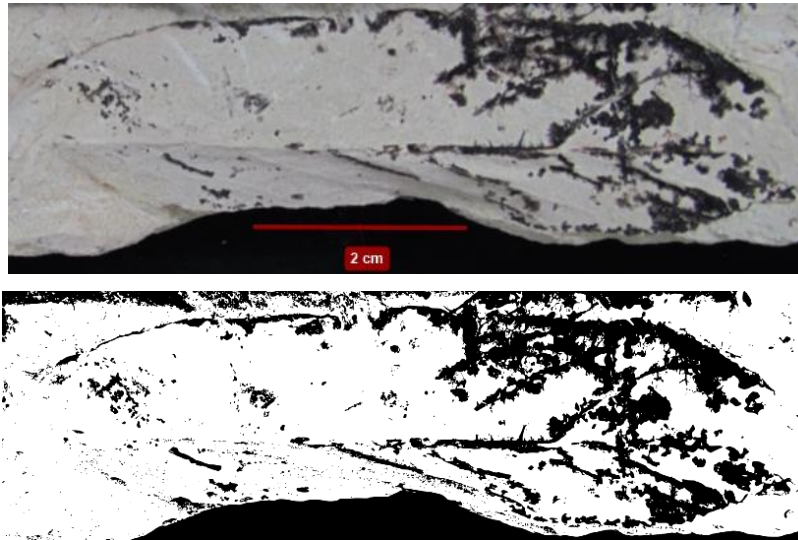


Fig. 30. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 805.

Holomorfo: BUAPAL 690, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfos: BUAPAL 698, 716, 717

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $892.23 \pm 6.7 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $49.875 \pm 0.495 \text{ mm}$ y un promedio de $25.96 \pm 0.41 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta un ápice observable. La base es aguda, con un ángulo igualmente agudo de 86- 88°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venación sinuosa, con un ángulo de venación obtusa con respecto a la vena principal, la venación de cuarto orden es de tipo alterna percurrente.



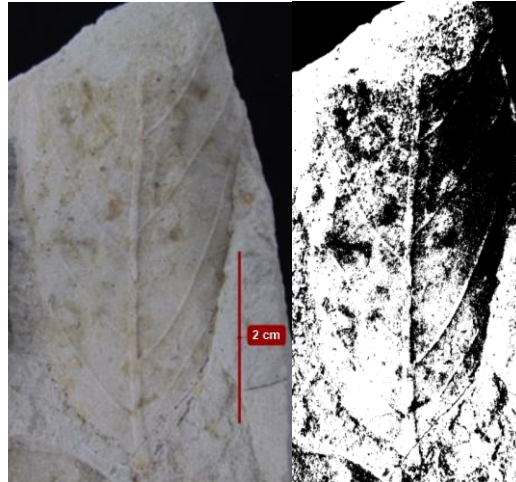


Fig. 31. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 690.

Morfotipo BUAPAL 659, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $945.245 \pm 12.2 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $46.77 \pm 1.1 \text{ mm}$ y un promedio de $29.155 \pm 0.845 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. Tiene un ápice agudo, con un ángulo de $80\text{-}82^\circ$. No se presenta una base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-broquidodroma, el espacio entre las venas secundarias es irregular con espacios uniformes, presenta venas intersecundarias compuestas, algunas se unen entre sí formando arcos y otras se unen con venas de tercer orden; la venación de tercer y cuarto orden es percurrente alterna; la venación de quinto orden es poligonal reticulado.





Fig. 32. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 659.

Holomorfofoto: BUAPAL 669, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 689, 727

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $958.02 \pm 5.4 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $49.91 \pm 0.35 \text{ mm}$ y un promedio de $27.535 \pm 0.895 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es agudo, con un ángulo de 80- 81°. No se presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un ángulo de venación obtuso con respecto a la vena principal; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado regular poligonal.



Fig. 33. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 669.

Holomorfofoto: BUAPAL 674, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 714, 765

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $1087.455 \pm 16.9 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $58.525 \pm 1.215 \text{ mm}$ y un promedio de $26.615 \pm 1.115 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta un ápice visible. La base que presenta es aguda, con un ángulo de $85-86^\circ$, el morfofoto BUAPAL 790 presenta un peciolo visible y bien conservado. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es reticulado aleatoria; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado regular poligonal.

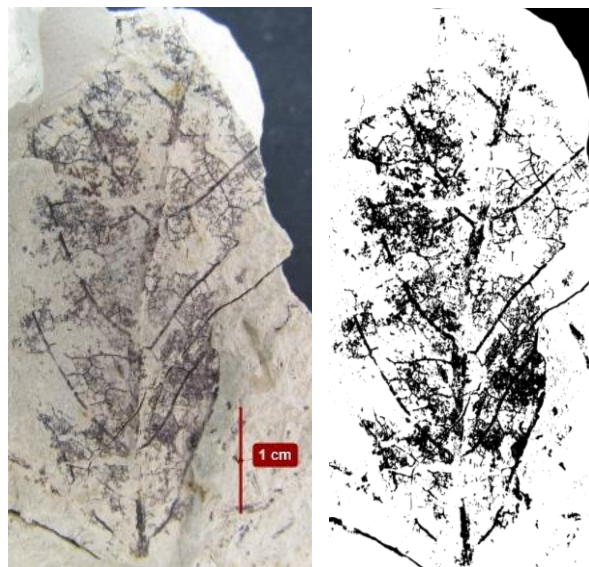


Fig. 34. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 674.



Holomorfortipo: BUAPAL 715, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipo: BUAPAL 669

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $434.2 \pm 4.2 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $32.725 \pm 0.725 \text{ mm}$ y un promedio de $19 \pm 0.66 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es de tipo agudo (BUAPAL 669), con un ángulo obtuso de 91° . La base es aguda, con un ángulo obtuso de $97\text{-}102^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venación sinuoso y con un ángulo de venación entre obtuso y perpendicular con respecto a la vena principal.

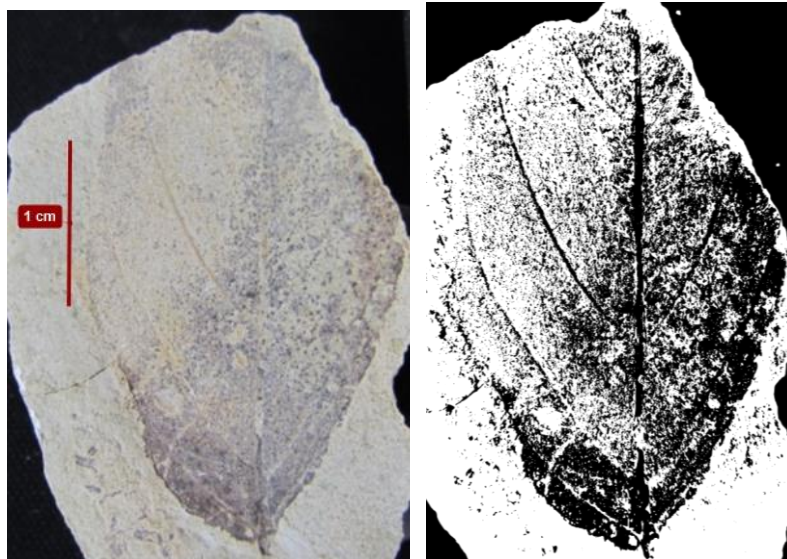


Fig. 35. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 715.

Holomorfortipo: BUAPAL 735, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipos: BUAPAL 694, 720



Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $1021.655 \pm 34.6 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $55.255 \pm 1.535 \text{ mm}$ y un promedio de $25.27 \pm 0.8 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta ápice observable. La base es de tipo aguda, con un ángulo obtuso de $100\text{-}103^\circ$ (BUAPAL 720). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple y el espacio entre venas secundarias es uniforme.

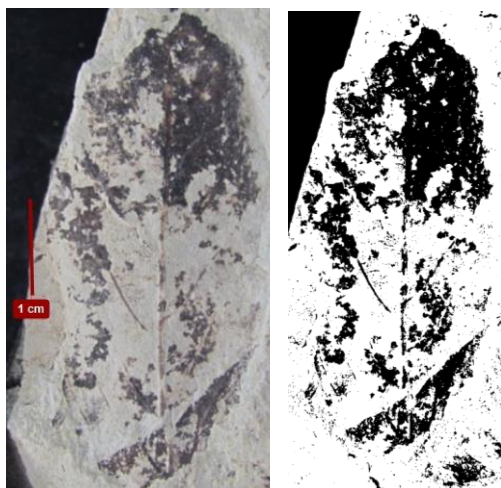


Fig. 36. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 735.

Holomorfofoto: BUAPAL 678, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 667, 693, 697, 701

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $802.62 \pm 39.8 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $57.4 \pm 1.4 \text{ mm}$ y un promedio de $20.5 \pm 0.99 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo de $55\text{-}58^\circ$. La venación



primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es mixto opp/alt, con un ángulo de venación entre perpendicular y obtuso con respecto a la vena principal; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado percurrente alterna.



Fig. 37. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 678.

Holomorfofoto: BUAPAL 673, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 668, 688

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $168.075 \pm 16.5 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo nanófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $20.28 \pm 0.68 \text{ mm}$ y un promedio de $12.155 \pm 1.055 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo de $57-58^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-cladodroma, las venas secundarias se dicotomizan hacia el margen sin formar arcos, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer y



cuarto orden es de tipo reticulada regular poligonal; presenta una venación de quinto orden (BUAPAL 688, 668).

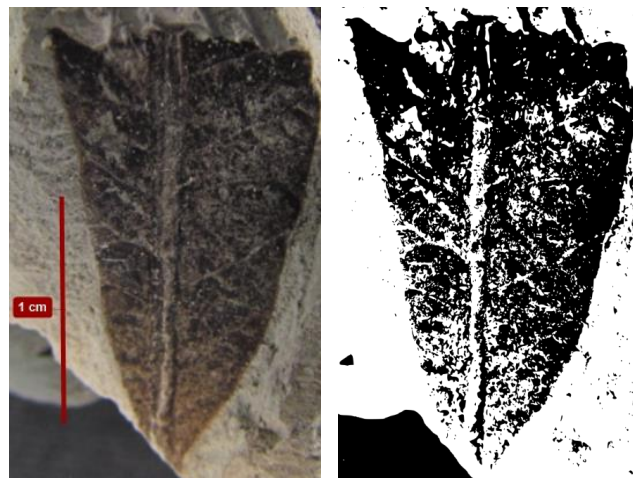


Fig. 38. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 673.

Holomorfo: BUAPAL 677, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfo: BUAPAL 549, 784

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $748.615 \pm 9.7 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $51.325 \pm 1.315 \text{ mm}$ y un promedio de $21.355 \pm 0.945 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo obtuso de $91-93^\circ$, el isomorfo BUAPAL 807 presenta un peciolo. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme en la base, conforme se avanza hacia el ápice se hace irregular; la venación de tercer orden es percurrente alterna, con un curso de venación sinuosa, con un ángulo de venación obtuso con respecto a la vena principal; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado regular poligonal (BUAPAL 770).



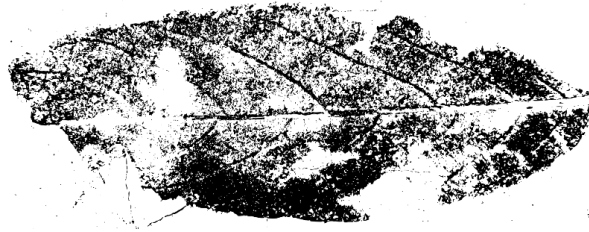
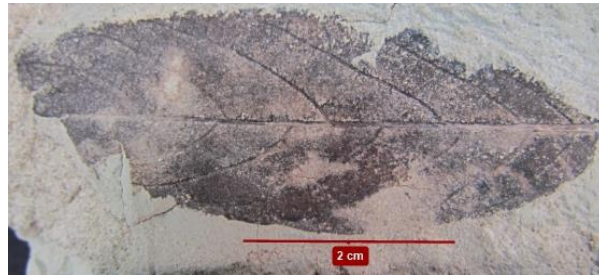


Fig. 39. Fotografía con escala de 2 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 677.

Holomorfortipo: BUAPAL 680, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipos: BUAPAL 702, 720

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $128.25 \pm 19.8 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo nanófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $22.315 \pm 0.655 \text{ mm}$ y un promedio de $8.885 \pm 0.785 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es redondeada, con un ángulo obtuso de $103\text{--}106^\circ$ (BUAPAL 787). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-broquidodroma, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es reticulado regular poligonal; la venación de cuarto y quinto orden es de tipo reticulado regular poligonal.



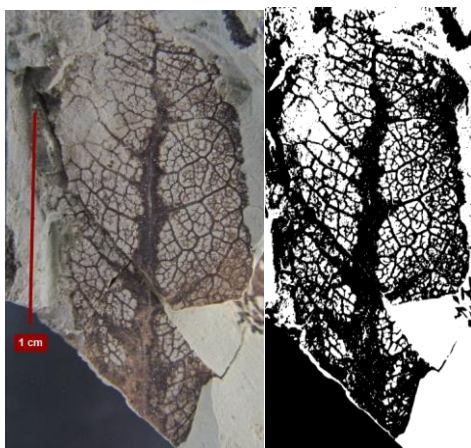


Fig. 40. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 680.

Holomorfortipo: BUAPAL 692, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipo: BUAPAL 704

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $592.055 \pm 9.5 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $42.925 \pm 1.295 \text{ mm}$ y un promedio de $19.285 \pm 0.475 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es de tipo agudo, sin embargo la parte superior de la lámina y el ápice se dividen en dos partes, debido a una ruptura de la hoja antes o durante la fosilización. No se presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venación sinuosa y con un ángulo de venación obtuso con respecto a la vena principal; la venación de cuarto orden es percurrente alterna.





Fig. 41. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 692.

Holomorfofoto: BUAPAL 729, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofotos: BUAPAL 732, 733

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $227.425 \pm 26.9 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $31.005 \pm 1.765 \text{ mm}$ y un promedio de $10.685 \pm 0.955 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo de $80\text{-}82^\circ$ (BUAPAL 733). La base es redondeada, con un ángulo obtuso de $100\text{-}101^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer, cuarto y quinto orden es reticulada regular poligonal y llega a presentar venación hasta de sexto orden.



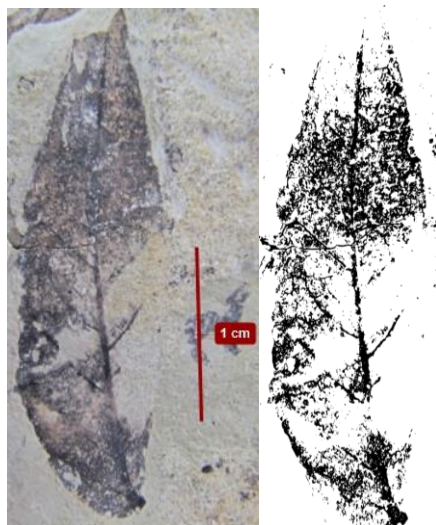


Fig. 42. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 729.

Morfotipo BUAPAL 699, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $282.84 \pm 17 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $25.995 \pm 0.745 \text{ mm}$ y un promedio de $16.275 \pm 0.545 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo obtuso de $99-104^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-cladodroma, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer y cuarto orden es reticulada regular poligonal.





Fig. 43. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 699.

Holomorfo: BUAPAL 706, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfo: BUAPAL 702

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $226.445 \pm 10.5 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $21.185 \pm 0.855 \text{ mm}$ y un promedio de $15.44 \pm 0.55 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 1:1. El ápice se encuentra fragmentado, pero se cuenta con suficiente información para reconstruir la parte faltante y aproximar que es de tipo agudo, con un ángulo de igualmente agudo de $80-84^\circ$. No se presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es decreciente hacia la base; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venación recto y con un ángulo de venación perpendicular con respecto a la vena principal; la venación de cuarto y quinto orden es de tipo reticulada regular poligonal.





Fig. 44. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 706.

Holomorfo: BUAPAL 658, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfos: BUAPAL 548, 675, 677

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $605.3 \pm 35.6 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $34.575 \pm 0.525 \text{ mm}$ y un promedio de $26.66 \pm 0.73 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 1:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo obtuso de $86-88^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer y cuarto orden es reticulado regular poligonal.



Fig. 45. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfotipo BUAPAL 658.

Holomorfotipo: BUAPAL 660, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofoto: BUAPAL 766

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $485.405 \pm 0.8 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $50.52 \pm 0.74 \text{ mm}$ y un promedio de $13.975 \pm 0.205 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 4:1. No se presenta base visible. El ápice es agudo, con un ángulo de 48- 51°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria.

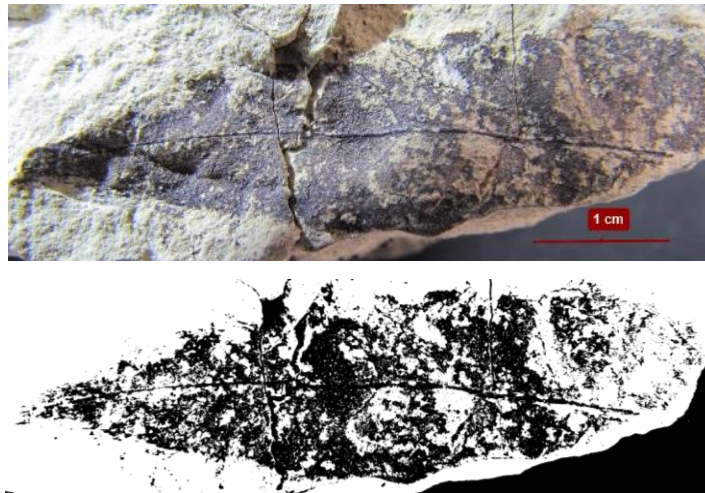


Fig. 46. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 660.

Holomorfofoto: BUAPAL 710, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofoto: BUAPAL 735

Descripción



Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $228.915 \pm 49.3 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $21.21 \pm 0.55 \text{ mm}$ y un promedio de $17.275 \pm 0.525 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 1:1. El ápice es agudo, con un ángulo de $80\text{-}83^\circ$. La base es redondeada, con un ángulo obtuso de $106\text{-}107^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-broquidodroma, el espacio entre venas secundarias es irregular hacia la base y hacia el ápice se vuelve uniforme; la venación de tercer orden es reticulado aleatorio; la venación de cuarto orden es de tipo reticulado regular poligonal.

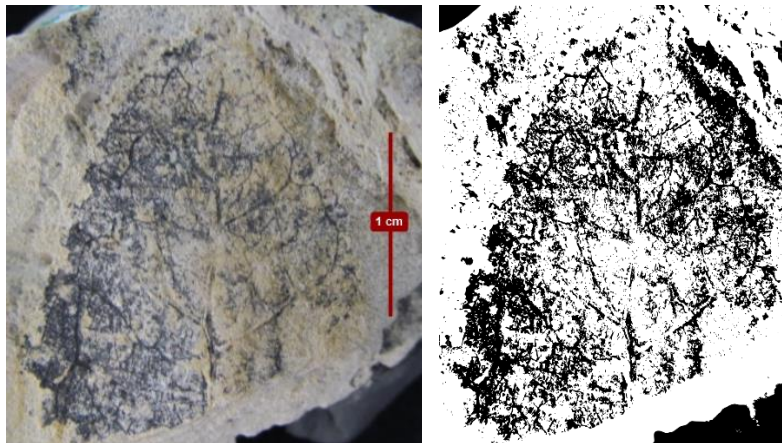


Fig. 47. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfofoto BUAPAL 710.

Holomorfofoto: BUAPAL 748, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfofoto: BUAPAL 730

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $425.175 \pm 8.6 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $35.085 \pm 0.825 \text{ mm}$ y un promedio de $16.605 \pm 0.795 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho



2:1. El ápice es redondeado, con un ángulo obtuso de 109- 110°. La base es redondeada, con un ángulo obtuso de 106- 108° (BUAPAL 730). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-cladodroma, unas venas secundarias se unen con las de tercer orden y otras llegan hasta el margen, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer y cuarto orden es reticulada regular poligonal (BUAPAL 730).

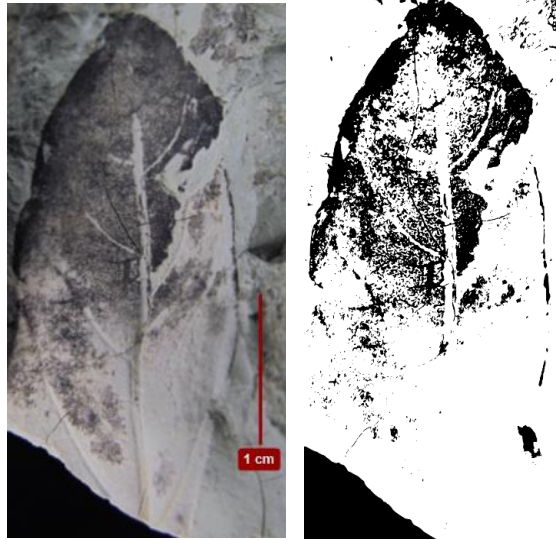


Fig. 48. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 748.

Holomorfortipo: BUAPAL 656, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipos: BUAPAL 713, 734

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $536.25 \pm 22.6 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $43.45 \pm 0.83 \text{ mm}$ y $17.115 \pm 0.285 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo de 82- 85°. El isomorfortipo BUAPAL 734 presenta la parte izquierda de la base, contando con suficiente información para aproximar que la base es de tipo aguda. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; el



morfotipo BUAPAL 713 presenta venación de tercer orden de tipo percurrente opuesta, con un curso de venación sinuosa.

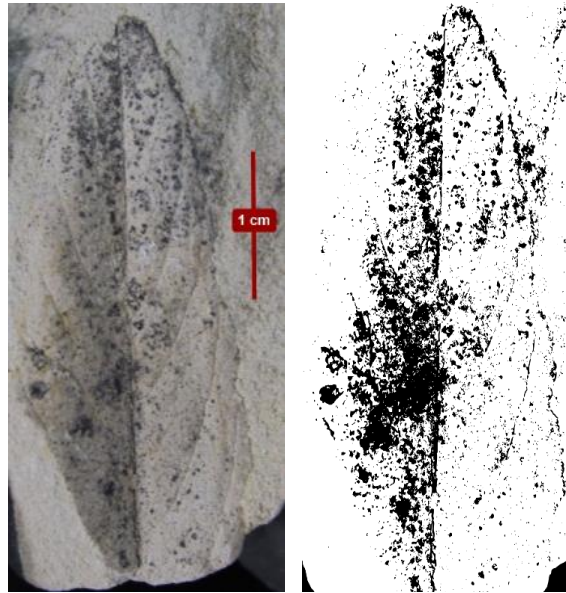


Fig. 49. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 656.

Holomorfo: BUAPAL 725, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfo: BUAPAL 750

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $876.04 \pm 1.1 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $59.955 \pm 0.775 \text{ mm}$ y un promedio de $20.685 \pm 0.925 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo de $77- 81^\circ$ (BUAPAL 750). La base se encuentra fragmentada, sin embargo se presenta información suficiente para reconstruir que es de tipo aguda, con un ángulo obtuso de $91-93^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme; el isomorfo BUAPAL 750 presenta venación de tercer orden probablemente sea de tipo percurrente opuesta.



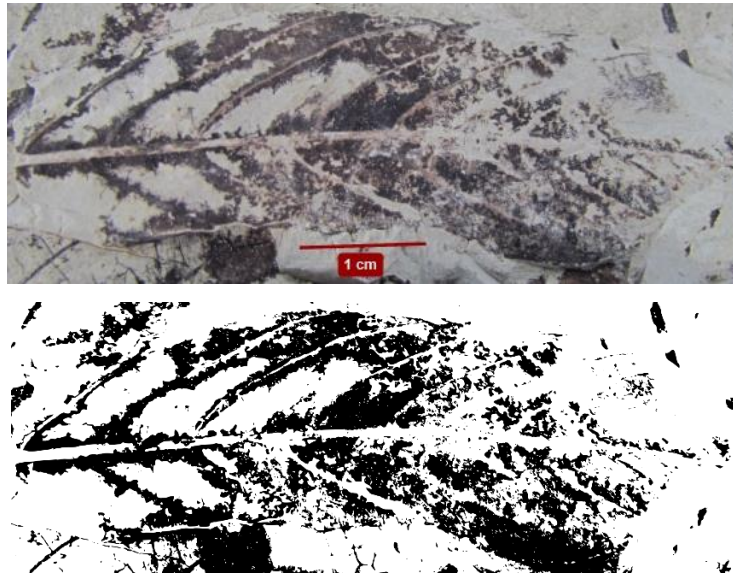


Fig. 50. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 725.

Holomorfo: BUAPAL 742 y 743, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfos: BUAPAL 691, 777, 778

Descripción

Impresión-compresión- carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio $1897.93 \pm 112 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $68.085 \pm 0.515 \text{ mm}$ y un promedio de $38.385 \pm 0.665 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se presentan ni ápice, ni base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular.





Fig. 51. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 742.

Holomorfortipo: BUAPAL 746, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfortipo: BUAPAL 654

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $804.155 \pm 0.6 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $52.055 \pm 1.805 \text{ mm}$ y un promedio de $22.11 \pm 0.27 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice está fragmentado, sin embargo se presenta información suficiente para reconstruir el ápice, siendo de tipo agudo, con un ángulo obtuso de $91-93^\circ$. La base es aguda, con un ángulo obtuso de $105-108^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular, presenta venas intersecundarias simples, estas se unen con las venas de tercer y cuarto orden; la venación terciaria es percurrente opuesta, con un curso de venación sinuoso; la venación de cuarto y quinto orden es reticulada regular poligonal; llega a presentar venación de sexto orden.





Fig. 52. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfitipo BUAPAL 746

Holomorfitipo: BUAPAL 737, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfitipos: BUAPAL 708, 782

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $409.895 \pm 53 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $38.075 \pm 1.515 \text{ mm}$ y un promedio de $15.74 \pm 1.8 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es acuminado, con un ángulo agudo de $46\text{-}48^\circ$. La base es redondeada, con un ángulo agudo de $88\text{-}89^\circ$ (Isomorfitipos 708 y 782). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme, el isomorfitipo BUAPAL 782 presenta venación de tercer orden de tipo percurrente opuesta, con un curso de venación sinuosa, y venas intersecundarias simples.



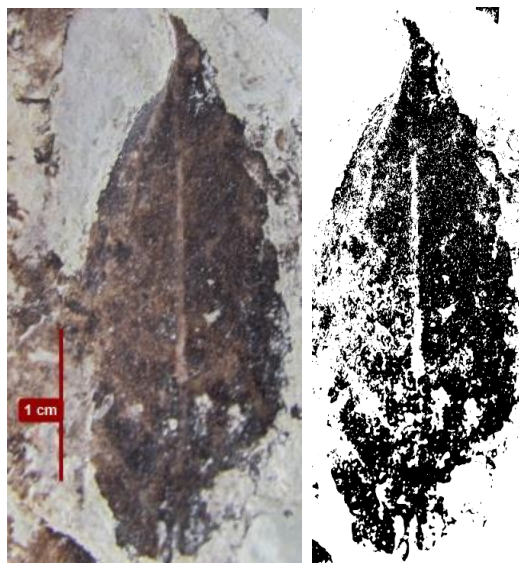


Fig. 53. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 737.

Holomorfo: BUAPAL 655, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfos: BUAPAL 546, 656, 664, 684

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $1138.73 \pm 89 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $57.215 \pm 2.115 \text{ mm}$ y $25.83 \pm 0.71 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. No se aprecia ápice visible. La base es de tipo aguda, con un ángulo obtuso de $95\text{-}98^\circ$, se presenta un peciolo bien conservado (BUAPAL 684). La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódromo-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular, presenta venas intersecundarias simples, que se unen con la venación de tercer y cuarto orden; la venación terciaria es percurrente opuesta, con un curso de venación recto; la venación de cuarto y quinto orden es reticulada regular poligonal.



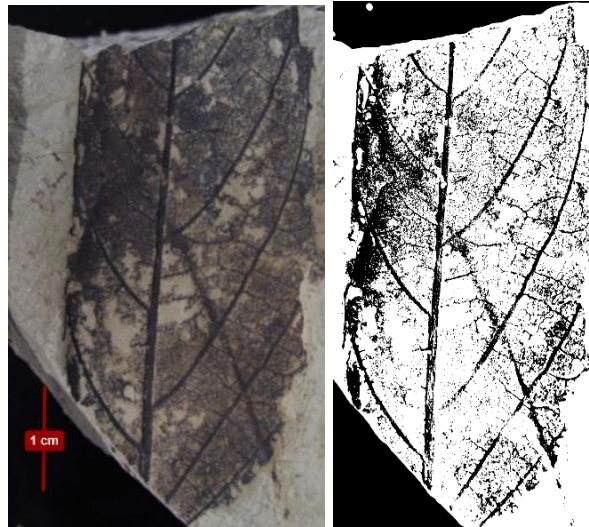


Fig. 54. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfitipo BUAPAL 655.

Morfotipo BUAPAL 736, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $266.07 \pm 47.1 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $33.12 \pm 0.43 \text{ mm}$ y un promedio de $11.75 \pm 2.25 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo de $44-47^\circ$. La base es aguda, con un ángulo de $69-73^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es reticulado aleatorio, la venación de cuarto orden es reticulado poligonal, llega a presentar venación de quinto orden de tipo dicotomizante.





Fig. 55. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfitipo BUAPAL 736.

Morfotipo BUAPAL 747, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es oblonga, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $452.74 \pm 3.4 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $39.33 \pm 1.94 \text{ mm}$ y un promedio de $15.365 \pm 1.215 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es redondeada, con un ángulo obtuso de $109\text{-}112^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-cladodroma, algunas venas secundarias se unen con intersecundarias, otras llegan al margen o se unen a venas terciarias, presenta venas intersecundarias compuestas, el espacio entre venas secundarias es irregular, se presenta venación de tercer y cuarto orden es de tipo reticulada regular poligonal; se llega a presentar venación de quinto orden.



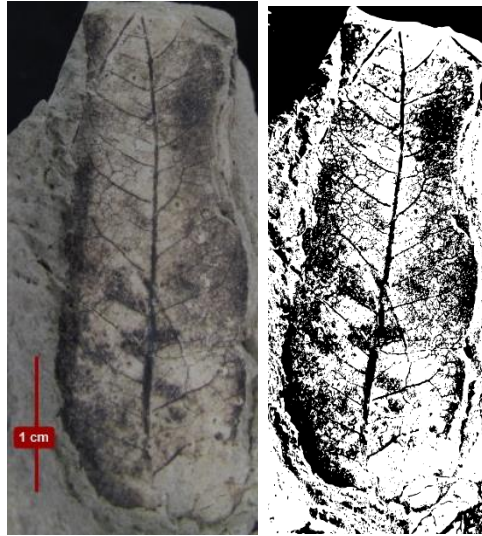


Fig. 56. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfoto BUAPAL 747.

Holomorfoto: Morfoto BUAPAL 738 y 739, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Isomorfoto: BUAPAL 747

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $579.96 \pm 12.1 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $36.495 \pm 1.395 \text{ mm}$ y un promedio de $20.685 \pm 1.795 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 2:1. El ápice es agudo, con un ángulo de 81° (BUAPAL 747). No se presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-broquidodroma, se presentan venas intersecundarias compuestas, que se unen con venas terciarias y secundarias, el espacio entre venas secundarias es irregular; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria; la venación de cuarto orden de tipo reticulado regular poligonal; se presenta venación de quinto orden de tipo dicotomizante.



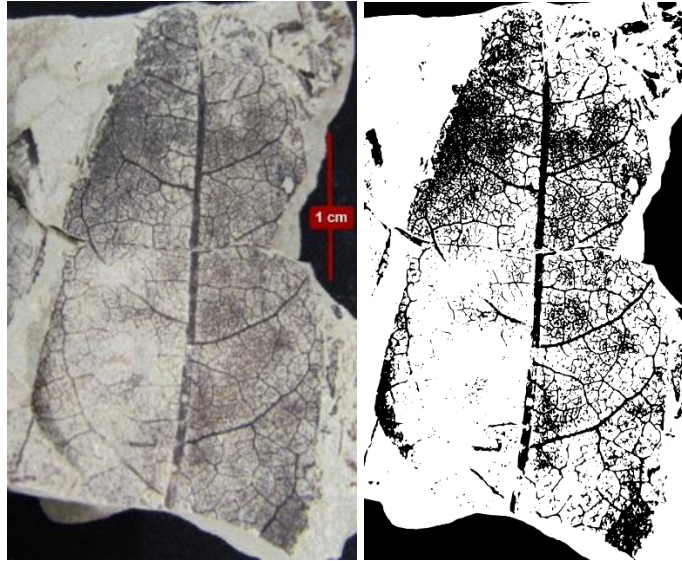


Fig. 57. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 738.

Morfotipo BUAPAL 744 y 745, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $754.42 \pm 72.7 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $62.88 \pm 1.87 \text{ mm}$ y un promedio de $18.69 \pm 0.47 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es agudo, con un ángulo de $82\text{-}83^\circ$. No se presenta base visible. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamtodroma, el espacio entre venas secundarias es irregular, se presentan venas intersecundarias simples; la venación de tercer orden es percurrente opuesta, con un curso de venación sinuosa, con un ángulo de venación obtusa con respecto a la vena primaria; la venación de cuarto orden de tipo percurrente alterna, llega a presentar venación de quinto grado de tipo dicotomizante.



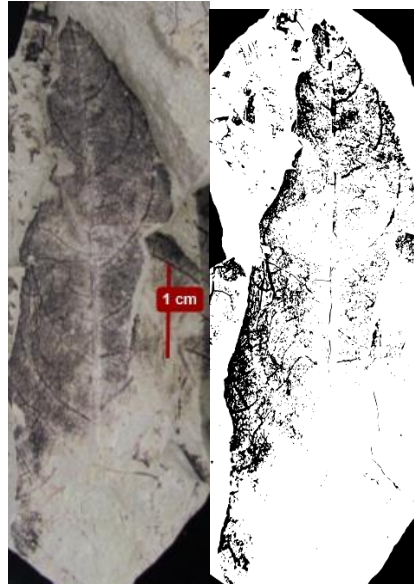


Fig. 58. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 744.

Morfotipo BUAPAL 740 y 741, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión-compresión carbonosa, la forma de la lámina es obovada, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $260.86 \pm 51 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $31.855 \pm 1.065 \text{ mm}$ y un promedio de $11.69 \pm 2.52 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. El ápice es redondeado, con un ángulo obtuso de $105\text{-}108^\circ$. La base es aguda, con un ángulo agudo de $44\text{-}48^\circ$. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es craspedódroma-semicraspedódroma, el espacio entre venas secundarias es uniforme, presenta venas intersecundarias compuestas; la venación de tercer orden es reticulada aleatoria, llega a presentar venación de cuarto orden de tipo dicotomizante.





Fig. 59. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfo BUAPAL 740.

Morfotipo BUAPAL 666, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es ovada, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $915.76 \pm 129.9 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $63.98 \pm 1.98 \text{ mm}$ y $23.04 \pm 0.74 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es redondeada, con un ángulo obtuso de 97- 102°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es caspedódroma-simple, el espacio entre venas secundarias es uniforme, presenta venas intersecundarias simples, las cuales se unen con la venación terciaria; la venación de tercer orden es reticulada regular poligonal.



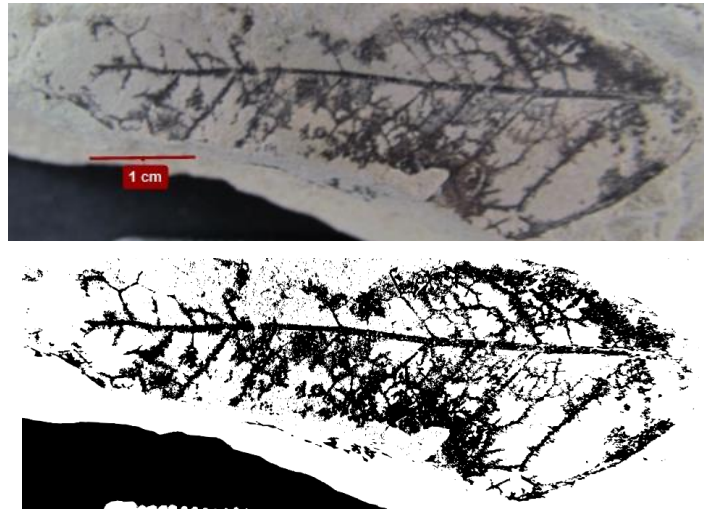


Fig. 60. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfortipo BUAPAL 666.

Morfotipo BUAPAL 749, Colección de Paleontología, Ecocampus, BUAP.

Localidad: San Esteban Tizatlán, Tlaxcala

Edad: Mioceno medio

Descripción

Impresión carbonosa, la forma de la lámina es elíptica, simétrica y con un margen entero. Tiene un área foliar promedio de $450.57 \pm 18.4 \text{ mm}^2$, con un tamaño de tipo micrófila 2 (Hickey et al., 1999). Tiene un largo promedio de $45.78 \pm 1.02 \text{ mm}$ y un promedio de $14.045 \pm 0.985 \text{ mm}$ de ancho, teniendo una relación largo-ancho 3:1. No se presenta ápice visible. La base es aguda, con un ángulo de 58- 61°. La venación primaria es pinnada; la venación secundaria es camptodroma-eucamptodroma, el espacio entre venas secundarias es irregular, presenta venas intersecundarias simples; la venación de tercer orden es reticulado aleatorio.



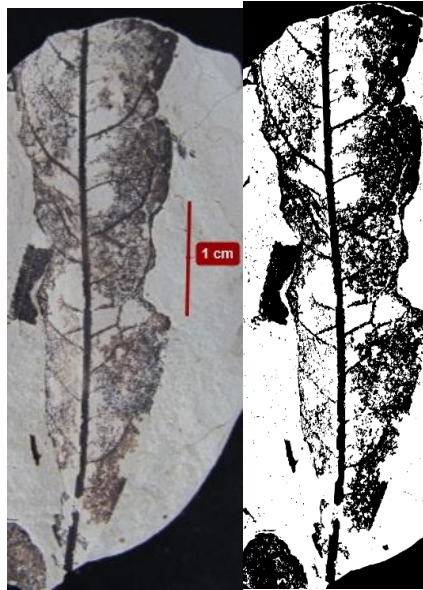


Fig. 61. Fotografía con escala de 1 cm y vectorización del holomorfitipo BUAPAL 749.

6. 2 Resultados de la morfología foliar y su relación con las condiciones climáticas

De acuerdo con la matriz de datos morfológicos de los estados de carácter requeridos por CLAMP, se obtuvieron los resultados que se presentan en la Tabla 7, en la cual se presenta el porcentaje de presencia de cada uno de los 31 estados de carácter.

Tabla 7. Porcentajes de presencia de cada uno de los estados de carácter.

<i>Porcentajes de los caracteres morfológicos</i>		
<i>Carácter morfológico</i>	<i>Estado de carácter</i>	<i>Porcentaje (%)</i>
<i>Lamina</i>	Lobulada	0
	Sin dientes	100
<i>Margen</i>	Dientes regulares	0
	Dientes cerrados	0
	Dientes redondos	0
	Dientes compuestos	0
	Dientes agudos	0
	Nanófila	5
Leptófila I	0	

<i>Tamaño foliar</i>	Leptófila II	0
	Micrófila I	31
	Micrófila II	50
	Micrófila III	12
	Mesófila I	2
	Mesófila I	0
	Mesófila II	0
	Mesófila III	0
<i>Tipo de ápice</i>	Emarginado	0
	Redondeado	23
	Agudo	72
	Atenuado	5
<i>Tipo de base</i>	Cordado	0
	Redondeado	28
	Agudo	72
<i>Relación largo- ancho (L: W)</i>	L: W 1:1	12
	L: W 2:1	40
	L: W 3:1	41
	L: W 4:1	7
	L: W >4:1	0
<i>Forma laminar</i>	Obovado	3
	Elíptico	83
	Ovado	14

La matriz de datos morfológicos se integró al programa CLAMP, para realizar el análisis estadístico obteniendo como resultado el grafico de la Fig. 62. En este grafico se observa la correlación positiva que existe entre la morfología foliar y las condiciones climáticas.

Para entender el grafico (Fig. 62), tomaremos el ejemplo de las condiciones climáticas asociadas a la precipitación, las cuales se ubican junto al eje Y, donde bajo la abreviatura de cada una se encuentra una línea azul que representa la correlación positiva que existe entre la morfología foliar de las hojas y estos parámetros. Entre más se aleje la línea azul del eje X mayor será la correlación que exista entre los caracteres morfológicos y las condiciones climáticas de precipitación. Mientras que en el caso de las condiciones climáticas relacionadas a la temperatura, entre más se alejen del eje Y, mayor será la correlación positiva que existente.



Por lo que, conforme hay un aumento de un parámetro climático específico, hay un aumento de ciertos caracteres morfológicos relacionados a ese parámetro climático. Cabe mencionar que los caracteres morfológicos que se encuentran en valores negativos de ambos ejes (Y, X) se correlacionan negativamente a todos los parámetros climáticos.

Un ejemplo de lo anteriormente explicado es el caso de los tamaños leptófilos y nanófilos, como se observa estos se correlacionan positivamente con las condiciones climáticas de temperatura, mientras que los tamaños microfilo y mesófilo se correlacionan positivamente con las condiciones climáticas de precipitación.

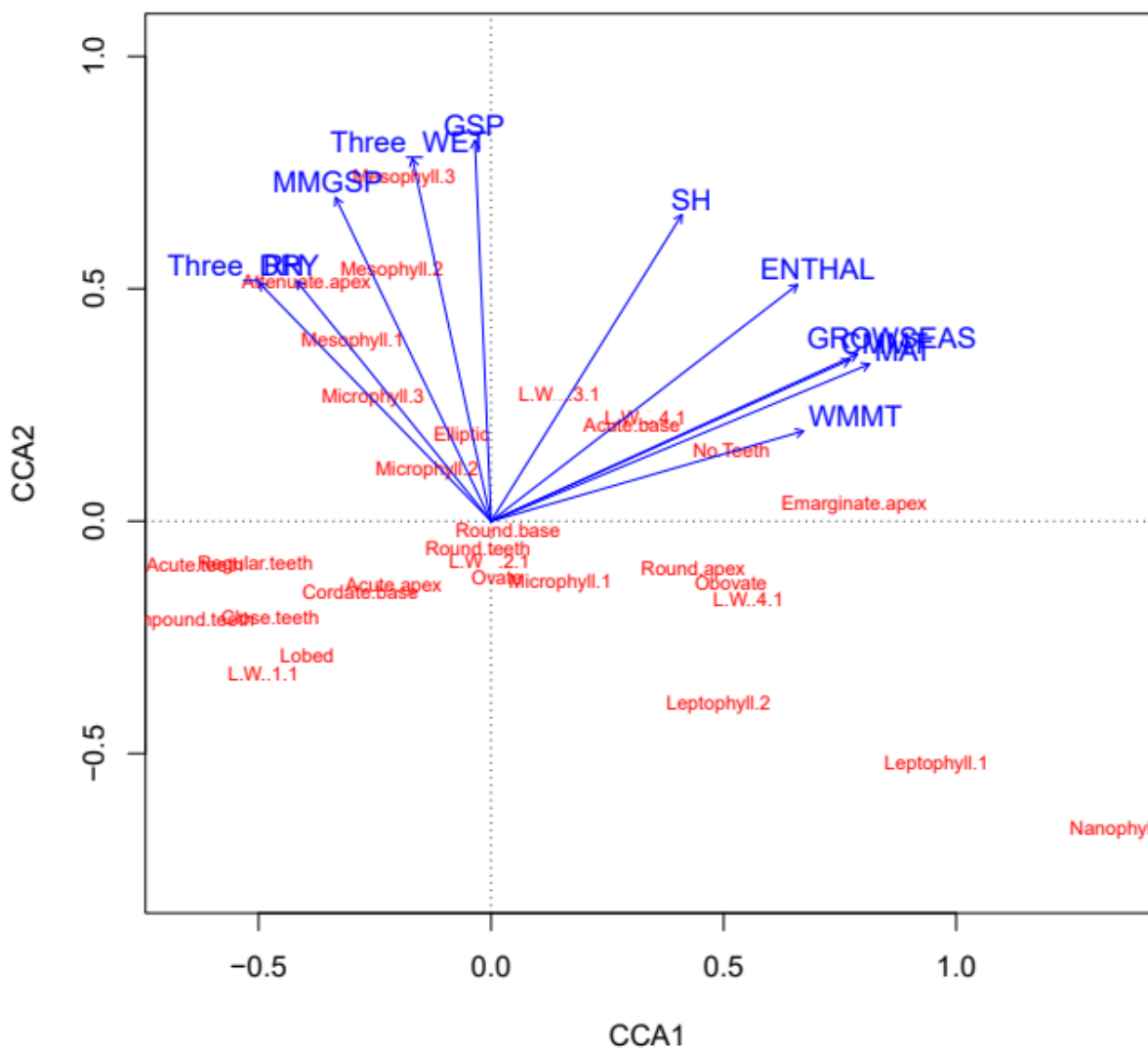


Fig. 62. Correlación entre los parámetro climáticos que se presentan en color azul y la morfología foliar que se presentan en color rojo, así como su distribución dentro del gráfico.

Se obtuvo que ciertos caracteres morfológicos se correlacionan positivamente con las precipitaciones y mientras que otros se correlacionan positivamente con las condiciones de temperatura, tal y como se resume en la Tabla 8. Así mismo se obtuvo que existe una correlación negativa entre los parámetros climáticos y los caracteres morfológicos de la lobulación laminar, el ápice agudo, la base cordada, la relación L: W 1:1 y la presencia de dientes agudos, regulares, compuestos y serrados. Mientras que los caracteres morfológicos de la base redondeada, la forma laminar ovada, la relación L: W 2:1 y la presencia de dientes redondeados, se encuentran en una línea intermedia, correlacionándose débilmente con las condiciones climáticas de temperatura.

Tabla 8. Resumen de la correlación positiva existente entre los caracteres morfológicos y los parámetros climáticos.

<i>Parámetros climáticas</i>	<i>Correlación positiva</i>
<ul style="list-style-type: none"> • <i>Precipitación media de los meses de crecimiento (GSP)</i> • <i>Precipitación media mensual durante los meses de crecimiento (MMGSP)</i> • <i>Precipitación de los tres meses más húmedos (Three_WET)</i> • <i>Precipitación de los tres meses más secos (Three_DRY)</i> • <i>Humedad relativa (HR).</i> 	Tamaños foliares <ul style="list-style-type: none"> • Micrófilas 2 y 3 • Mesófilas 1, 2 y 3
	Tipos de ápice <ul style="list-style-type: none"> • Atenuado
	Forma laminar <ul style="list-style-type: none"> • Elíptica
	Tamaños foliares



<ul style="list-style-type: none"> • <i>Temperatura media anual (MAT)</i> • <i>Temperatura media del mes más cálido (WMMT)</i> • <i>Temperatura media del mes más frío (CMMT)</i> • <i>Número de meses de la estación de crecimiento (GROWSEAS)</i> • <i>Humedad específica (HS)</i> • <i>Entalpia (ENTHAL)</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Nanófilas • Leptófilas 1 y 2 • Micrófilas 1 • Sin dientes • Dientes redondeados <p>Tipos de ápice</p> <ul style="list-style-type: none"> • Emarginado • Redondeado <p>Tipos de base</p> <ul style="list-style-type: none"> • Aguda • Redondeada <p>Forma laminar</p> <ul style="list-style-type: none"> • Obovada • Ovada <p>Relación largo-ancho</p> <ul style="list-style-type: none"> • L: W 2:1 • L: W 3:1 • L: W 4:1 • L: W >4:1
---	--

6.3 Estimación e interpretación de las condiciones paleoclimáticas

De acuerdo con las estimaciones del análisis CLAMP se obtuvo que la temperatura media anual aproximada durante el Mioceno medio es de 20.79 ± 0.42 °C, la temperatura del mes más cálido es de 28.01 ± 0.51 °C y la temperatura del mes más frío es de 13.47 ± 0.35 °C, obteniendo que las condiciones de temperatura son de tipo templado y superiores a las condiciones actuales.

Se obtuvo un total de 11.37 meses ± 43 días de la estación de crecimiento, la cual es donde las condiciones de temperatura y precipitación son adecuadas para la germinación y crecimiento de las plantas. Si se considera la desviación estándar, prácticamente todo el año se tiene estas condiciones adecuadas.

La precipitación media durante la estación de crecimiento en esta investigación se consideró como la precipitación media anual, debido a que prácticamente llueve durante todo el año. Teniendo que la precipitación media anual estimada es de 2294.3 ± 5.3 mm, siendo esta mucho mayor que la precipitación actual, ya la precipitación actual llega apenas a los 1200 mm anuales.



También se obtuvo que la precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos es de 988.6 ± 5.3 mm y la precipitación de los tres meses consecutivos más secos es de 402.4 ± 5 mm, por lo que a pesar de no tener una estacionalidad de pocas lluvias bien marcada, si se obtiene que las lluvias no eran constantes durante todo el año. En la Tabla 9 se muestra resumida la información antes mencionada, así como también la desviación estándar de cada parámetro climático.

Tabla 9. Estimaciones de los parámetros climáticos y su desviación estándar.

Aproximación paleoclimática de San Esteban Tizatlán		
Parámetro climático	Estimación	Desviación estándar
Temperatura media anual (TMA)	20.79 °C	0.42 °C
Temperatura media del mes más cálido (TMMC)	28.01 °C	0.51 °C
Temperatura media del mes más frío (TMMF)	13.47 °C	0.35 °C
Meses de la estación de crecimiento (MEC)	11.37 meses	43 días
Precipitación media anual (PMA)	2294.3 mm	5.3 mm
Precipitación media durante la estación de crecimiento (PMMEC)	223.4 mm	5.3 mm
Precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos (PMH-3)	988.6 mm	5.3 mm
Precipitación de los tres meses consecutivos más secos (PMS-3)	402.4 mm	5 mm
Humedad relativa (HR)	65.5%	0.44%
Humedad específica (HE)	9.06 g/kg	0.2 g/kg

Según la clasificación de Köppen, modificada por García (2004) se obtuvo que la comunidad de San Esteban Tizatlán pertenece al grupo Cf(a), indicando que el tipo de clima durante el Mioceno medio fue predominantemente “semicálido-templado, con un régimen térmico subtropical con lluvias abundantes durante todo el año y sin estaciones de sequía definidas”, donde las precipitaciones abundantes durante todo el año permitieron la existencia de bosques húmedos.



VIII. DISCUSIÓN

El sitio de estudio presenta una variedad de información, tanto geológica-estratigráfica, así como también paleobotánica, por lo que a continuación se realizó una integración de toda la información obtenida, para dar una interpretación paleoclimática y hacer un acercamiento al tipo de bioma o biomas que se presentaron durante el Mioceno medio (15-12 Ma) en San Esteban Tizatlán.

Es importante mencionar que los ejemplares cuentan con una fragmentación (principalmente de la base y el ápice) causada no solamente por procesos geológicos, sino también de transporte y deposición de las hojas. Por lo anteriormente mencionado es necesario entender la tafonomía de los ejemplares, sin embargo, para la zona de Tizatlán no se cuenta con algún análisis tafonómico detallado, por lo que en esta investigación se realizó un interpretación e hipótesis de la posible tafonomía de las hojas, tomando en cuenta el entorno sedimentológico y la fragmentación de las hojas.

En cuanto a la fragmentación de los ejemplares, el carácter morfológico que presenta más pérdida o fragmentación es el ápice, teniendo un 45% de pérdida y un 7% de fragmentación parcial, seguido de la base con un 25% de pérdida.

Según Velasco De León et al. (2010) la falta del ápice en las hojas está relacionada con situaciones de arrastre de ambientes de gran energía, como ríos, pues menciona que esta parte de la hoja es más propensa a perderse o sufrir daños durante el transporte o arrastre. Así mismo menciona que la pérdida de la base puede estar relacionada a otros factores como procesos geológicos o procesos pot-fosilización.

Según Zayas Ocelotl et al. (2014) la secuencia estratigráfica donde se encuentran las improntas fósiles está compuesta por un conjunto de estratos intercalados entre sí, de areniscas de grano medio y lutitas, estas secuencias estratigráficas están relacionadas con ambientes lacustres como un lago.

Integrando la información anterior, en esta investigación se hipotetiza que aproximadamente un 45% de los ejemplares sufrió algún tipo de arrastre o



transporte por un río de alguna zona cercana, hasta un paleólogo ubicado en la zona de estudio. Teniendo así, hojas alóctonas al área de estudio, pero autóctonas a la región de estudio, ya que la mayoría de los ejemplares parece presentar fragmentación por otros factores, por ejemplo geológicos.

De acuerdo con la morfología foliar descrita de los ejemplares, el que algunos ejemplares sean alóctonos al área de estudio, no parece afectar en las estimaciones paleoclimáticas realizadas, pues la morfología foliar de los ejemplares sugiere que provienen de una misma región donde las condiciones paleoclimáticas eran iguales o muy semejantes a las de Tizatlán, así mismo la fragmentación de los ejemplares se puede deber a movimientos geológicos o procesos pots-fosilización.

En cuanto al tamaño foliar, el predominante dentro de los ejemplares es el micrófilo 2 (50%). Este carácter foliar según Wolfe (1993) se relaciona principalmente con precipitaciones superiores a los 2000 mm anuales sin superar los 2500-2600 mm anuales. Así mismo el tamaño micrófilo 1 lo relaciona a precipitaciones que van de los 1000 mm a los 2000 mm anuales.

Así mismo la forma laminar predominante es la elíptica. Según Da Rosa Alves et al. (2006) la dominancia de la forma laminar elíptica y ovada está relacionada a zonas de altas precipitaciones superiores a los 1800 mm anuales, así como también a temperaturas cálidas entre 18° y 23°C anuales.

Tomando en cuenta la información anterior y según lo descrito por Wolfe (1993) y Alves et al. (2006), las precipitaciones de Tizatlán se deben encontrar entre los 1800 mm y los 2500 mm anuales. Las estimaciones hechas por CLAMP para la precipitación media anual es de 2294.3 ± 5.5 mm, encontrándose dentro del rango antes mencionado, así mismo la morfología foliar descrita de los ejemplares concuerda con las precipitaciones estimadas por CLAMP.

La precipitaciones obtenidas en esta investigación difieren con los resultados obtenidos por Domínguez-De La Torre (2013), puesto que en sus estimaciones obtiene precipitaciones de 2999.51 ± 33.68 mm, donde el tamaño micrófilo 2 es el predominante y según Wolfe (1993) los tamaños micrófilo 3 y mesófilos deben ser



los predominantes a estas precipitaciones, por lo que sus estimaciones de precipitación no concuerdan con sus datos morfológicos observados, teniendo una sobreestimación de la precipitación, como el mismo menciona.

Por otro lado, la forma del ápice agudo o recto fue el predominante teniendo un 72%, seguido del ápice redondeado con un 23%. Según Wolfe (1993) la predominancia del ápice agudo o recto está relacionado con ambientes húmedos y climas microtéricos con temperaturas medias anuales superiores a los 10°C y temperaturas de mes más frío inferiores a los 18°C. Por ejemplo, en ambientes muy húmedos se presentan ápices con punta de goteo y atenuados, con forme descenden las precipitaciones el ápice se vuelve agudo y finalmente redondeado en ambientes secos. Así mismo Wolfe (1993) menciona que la predominancia de ápices redondeados está relacionada a climas mesotéricos húmedos con temperaturas medias anuales superiores a los 18°C y temperaturas del mes más cálido inferiores a los 30°C. Por lo que, en esta investigación la dominancia del ápice agudo refleja que las temperaturas son superiores a los 10° C e inferiores a los 30° C, encontrándose con climas que se encuentran entre microtéricos y mesotéricos.

Según las descripciones de esta investigación, la forma de la base aguda es la predominante contando con un 72%, seguida de la base redondeada con un 28%. Wolfe (1993) menciona que la base aguda se relaciona con climas mesotéricos y megatéricos, y con ambientes cálido-húmedos. Así mismo menciona que este tipo de base puede ser el resultado de un crecimiento rápido de la hoja, pues las condiciones tanto de temperatura (entre 18 y 32 °C) como de precipitación (superiores a los 2000 mm anuales) son adecuadas para este tipo de crecimiento. Por otro lado, menciona que la base redondeada no es un carácter adaptativo a ningún tipo de clima en particular.

En cuanto a la relación entre la longitud y la anchura (L: W), los resultados obtenidos muestran que las relaciones L: W 3:1 (40%) y 2:1 (41%) son las predominantes, así mismo y según Wolfe (1993) la aparición de estas proporciones es característica de



bosques húmedos mesotérmicos donde la temperatura media anual se encuentra entre los 18 y 23 °C.

Las características morfológicas de la forma de la base y la relación L: W, muestran que la temperatura media anual de Tizatlán se debe encontrar entre los 18 y 30°C, la temperatura del mes más frío deben ser superior a 18°C y la temperatura del mes más cálido debe ser inferior a 30°C.

Según las estimaciones de temperatura realizadas en esta investigación, las cuales se encuentran entre 13.47 ± 0.35 °C (mes más frío) y 28.01 ± 0.51 °C (mes más cálido), teniendo como temperatura media anual 20.79 ± 0.42 °C, corresponden a los parámetros de temperatura, de acuerdo con la morfología foliar observada de la forma de la base y la relación L: W.

Sin embargo, la dominancia del carácter morfológico del ápice agudo no corresponde a las temperaturas estimadas, puesto que el ápice redondeado debería ser el dominante para este rango de temperaturas según Wolfe (1993). Así mismo Da Rosa Alves et al. (2006) mencionan que el tamaño foliar micrófilo 1 se encuentra relacionado a precipitaciones entre los 1000 y 1800 mm anuales, sin superar los 2000 mm anuales. Por otra parte, Wolfe (1993) menciona que si existe entre un 25 y 40% de este tamaño foliar, el clima debe ser microtérnico y con precipitaciones moderadas, con una temperatura media anual que no supere los 18°C y unas precipitaciones entre 1000 y 1800 mm anuales.

Puesto que algunos caracteres morfológicos no corresponden a las estimaciones paleoclimáticas resultantes de CLAMP, se comparó la morfología foliar observada de este estudio con la morfología foliar observada de los sitios de calibración que el sitio web de CLAMP presenta. Solo se compararon los sitios que presentaran precipitaciones medias anuales entre 1800 y 2400 mm y temperatura medias anuales entre 18 y 24°C.

Los sitios que presentaron las condiciones climáticas antes mencionadas son sitios cálidos húmedos de Puerto Rico y Nueva Celedonia, encontrando que la predominancia de los caracteres foliares observados en esta investigación



corresponde a la predominancia de los caracteres foliares observados de los sitios de calibración, excepto el tipo de ápice y el porcentaje de la talla laminar. Según la morfología observada de los sitios de calibración el tipo de ápice predominante es el redondeado y el porcentaje de la talla laminar micrófila 1 es menor al 25%.

Las estimaciones paleoclimática obtenidas en esta investigación son similares a las obtenidas por Domínguez De La Torre (2013), teniendo según la clasificación de Rzedowski y Huerta (2006) una hipotética predominancia de bosques tropicales perennifolios durante todo el Mioceno medio, donde las temperaturas medias anuales se encuentran entre 20° y 26°C y las precipitaciones medias anuales entre 1500 y 3000 mm. Sin embargo, no toda la morfología foliar observada de esta investigación apoya esta hipótesis, puesto que la dominancia el ápice agudo está relacionada más a zonas templadas que presentan heladas, donde la temperatura media anual se encuentra entre los 10° y 20°C, así mismo el alto porcentaje de tallas foliares mesófilas 1, indican que las precipitaciones medias anuales se deberían encontrar entre los 1000 y 1800 mm.

Por otra parte, en trabajos descriptivos de hojas fósiles del mismo sitio de San Esteban Tizatlán han encontrado géneros de plantas que se distribuyen en diferentes tipos de biomas y en condiciones climáticas distintas. Por ejemplo Zayas-Ocelotl et al. (2014) encontraron géneros como *Salix*, *Petiveria* y *Abarema*, que tiene distribuciones de bosque tropicales caducifolios y bosques tropicales subperennifolios. Centeno-González (2016) encontró géneros como *Tetracera* que se distribuye en bosques caducifolios, así mismo encontró géneros *Chamaecrista* y *Quercus*, que se distribuyen en bosques templados de coníferas. Hernández-Damián (2010) encontró el género *Rhamnus*, cuya distribución principal es en bosque mesófilos de montañas. Hernández-Damián et al. (2016) reportaron la presencia del género *Lonchocarpus*, el cual se distribuye en principalmente en bosques tropicales perennifolios.

Los trabajos de Castañeda Posadas (Castañeda-Posadas, 2004; 2007; 2023; Castañeda-Posadas et al., 2009) para la comunidad de Panotla, concluyen que en esta comunidad hace aproximadamente 20 Ma (Mioceno inferior) predominaba una



selva alta perennifolia o mediana subperennifolia a una altitud menor de 900 msnm, con precipitaciones aproximadas de 2,000 mm y temperaturas que van de los 25°C a los 31°C. Así mismo en sus trabajos encontró la presencia de los géneros *Terminalia*, *Cedrela*, *Hypodaphnis*, *Podocarpus*, *Taxus*, *Terminalioxylon*, *Argapaloxyton* y *Cedreloxyton*, cuya distribución principal es en bosques perennifolios y en bosques mesófilos de montaña.

Las investigaciones de Castañeda-Posadas son importantes para esta investigación, puesto que la comunidad de Panotla se encuentra a 10 km aproximadamente de la comunidad de Tizatlán, además los estratos de Panotla son contemporáneos a los de Tizatlán, ambos siendo del Mioceno, sin embargo, los estratos de Panotla corresponden al Mioceno temprano, mientras que los de Tizatlán corresponden al Mioceno medio. A pesar de que ambos estratos son de diferentes edades geológicas, estas investigaciones ayudan a inferir un hipotético bioma a inicios del Mioceno medio en Tizatlán.

Según Zayas-Ocelotl et al. (2014) la morfología foliar y los géneros descritos de las improntas fósiles de Tizatlán, las condiciones paleoclimáticas se debieron acercar a las que presentan los bosques caducifolios y subperennifolios, así mismo menciona que dichos bosques presentaban lluvias solo en ciertas épocas del año. Por otro lado, la mayoría de las descripciones de Centeno González (2016) apoyan la hipótesis de que las condiciones paleoclimáticas son de climas templados con precipitaciones abundantes, así mismo la presencia del género *Salix* puede indicar que las precipitaciones no eran constantes y pudieron ser intermitentes, también menciona que las precipitaciones presentadas por Domínguez De La Torre (2013) son más elevadas que las correspondientes a la morfología foliar descrita.

Según la morfología foliar descrita en esta investigación y su correlación con los parámetros climáticos y los géneros descritos en investigaciones previas, se sugiere que el área de Tizatlán, es una zona de transición paleoclimática, en donde no solo dominaban bosques perennifolios como sugiere Domínguez De La Torre (2013), sino que hubo una transición de diferentes tipos de biomas y condiciones climáticas, en donde las condiciones climáticas predominantes durante la mayor parte del



Mioceno medio, fueron las estimaciones resultantes de esta investigación, presentando cambios a lo largo de esta edad (12-15 Millones de años).

Según Pedraglio (2000) y Cevallos-Ferriz et al., (2022), la aparición de la Faja Volcánica Transversal durante el Mioceno genero cadenas montañosas y provoco la elevación del terreno especialmente en la parte central de México, debido a movimientos geológicos transcurrentes. Así mismo menciona que los movimientos geológicos provocaron las erupciones volcánicas, provocando cambios en las condiciones paleoclimáticas, haciéndolas más áridas y secas a finales del Mioceno superior.

Integrando toda la información, tanto morfológica, geológica, así como las estimaciones de CLAMP, en esta investigación se propone que en San Esteban Tizatlán, durante el Mioceno medio dominaba un bosque mesófilo de montaña, con temperaturas regionales de 20.79 ± 0.42 °C, presentando lluvias constantes y precipitaciones medias anuales de 2294.3 ± 5.3 mm, según lo estimado por CLAMP. Por otro lado, existían zonas cercanas con partes de un bosque tropical caducifolio, con lluvias intermitentes y con condiciones de una menor captación de humedad. Así concluyendo que en San Esteban Tizatlán, durante el Mioceno medio coexistieron dos tipos de biomas diferentes, un bosque caducifolio y un bosque mesófilo de montaña. Esta propuesta se ve respalda por las descripciones de las características morfológicas de los ejemplares de esta investigación, la estratigrafía del lugar, y los géneros descubiertos por investigaciones previas.

Los resultados en las estimaciones paleoclimáticas y las descripciones morfológicas de esta investigación resultaron ser más precisos y acercados a los observados en los sitios de calibración actuales, que los presentados por Domínguez De La Torre (2013), pues como se mencionó con anterioridad sus resultados morfológicos no corresponden a las condiciones paleoclimáticas estimadas, especialmente en la precipitación. Así mismo se propone que San Esteban Tizatlán es una zona de transición paleoclimática en donde no domino un bosque tropical perennifolio como lo sugerido por Domínguez De La Torre (2013), sino que se presentaron diferentes



condiciones climáticas y por consiguiente diferentes tipos de biomas, durante todo el Mioceno medio, debido a procesos geológicos locales.

IX. CONCLUSIÓN

En esta investigación se describieron 42 holomorfortipos de hojas fósiles distintos a los descritos por Domínguez De La Torre (2013). Así mismo se realizó una descripción detallada de cada uno de ellos, con el fin de que cada holomorfortipo presente características morfológicas distintas entre sí, así como también una correcta clasificación de sus isomorfortipos.

Las estimaciones de las condiciones paleoclimáticas obtenidas en esta investigación muestra que las temperaturas en San Esteban Tizatlán a finales del Mioceno inferior y durante el Mioceno medio oscilaban alrededor de los 20 °C, con precipitaciones de 2294 mm, donde el clima predominante era semicálido-templado, con un régimen térmico subtropical y con lluvias abundantes durante todo el año, sin estaciones de sequía definidas, según la clasificación de Köppen, modificada por García (2004).

Tanto las estimaciones de las condiciones climáticas, las descripciones realizadas en esta investigación, así como también la interpretación paleoclimática, apuntan a que en San Esteban Tizatlán, coexistieron dos tipos de biomas. Un bosque mesófilo de montaña y partes cercanas con un bosque tropical caducifolio. Esta interpretación da un posible panorama de la transición paleoclimática presente durante el Mioceno tardío, así como una explicación probable de la gran diversidad foliar que presenta la zona de Tizatlán, proporcionando nuevas evidencias de la relación que existe entre la morfología foliar presente en la zona y las condiciones paleoclimáticas estimadas.



X. REFERENCIAS

Aguilar, F. J., & Velasco de León, M. P. V. (2002). El clima durante el Plioceno en la región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 71, 71-81. <https://doi.org/10.17129/botsci.1664>

Castañeda-Posadas, C. (2004). Identificación de maderas terciarias de Panotla, Tlaxcala, México y sus implicaciones Paleontológicas [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma De México]. <http://132.248.9.195/ppt2004/0336495/0336495.pdf>

Castañeda-Posadas, C. (2007). Modelo paleoclimático basado en los caracteres de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas [Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma De México]. <http://132.248.9.195/pd2008/0626915/0626915.pdf>

Castañeda-Posadas, C. (2023). *Podocarpus* (Podocarpaceae) wood from miocene rocks in Panotla, Tlaxcala, Mexico. *Journal Of South American Earth Sciences*. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.104118>

Castañeda-Posadas, C., Calvillo-Canadell, L., & Cevallos-Ferriz, S. R. (2009). Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, Mexico. *Review Of Palaeobotany And Palynology*, 494-506. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.04.013>

Centeno-González, N. K. (2016). Nuevos morfotipos de hojas de angiospermas del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México [Tesis de licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Centeno-González, N. K. (2018). Reconstrucción paleoclimática con base en hojas de angiospermas de la Formación Olmos (cretácico superior), Coahuila, México [Tesis de maestría]. Instituto Politécnico Nacional, México.

Cevallos-Ferriz, S. R., González-Torres, E., & Calvillo-Canadell, L. (2022). Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 317-350. <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.39>

Chinese Academy of Sciences, Institute of Botany, & Open University, UK. (2016). Climate Leaf Analysis Multivariate Program. CLAMP Online. Recuperado 23 de marzo de 2023, de <http://clamp.ibcas.ac.cn/>

Chuncho, G., Chuncho, C., & Aguirre, Z. (2019). Anatomía Y Morfología Vegetal. Universidad Nacional De Loja. <https://unl.edu.ec/sites/default/files/archivo/2019-12/ANATOMI%CC%81A%20Y%20MORFOLOGI%CC%81A%20VEGETAL.pdf>

Da Rosa Alves, L. S., Guerra-Sommer, M., & Dutra, T. L. (2006). Paleobotany and Paleoclimatology. En Springer eBooks (pp. 179-202). https://doi.org/10.1007/1-4020-2763-x_9

Díaz-Castro, S. C. (2002). Paleoclimatología del Noroeste Mexicano [Tesis doctoral]. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. http://dspace.cibnor.mx:8080/bitstream/123456789/16/1/diaz_s.pdf



Domínguez de la Torre, A. (2013). Reconstrucción paleoclimática con base en la morfología foliar del Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México [Tesis de licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma De México.

Ellis, B., Daly, D. C., Hickey, L. J., Mitchell, J. D., Johnson, K. R., Wilf, P., & Wing, S. L. (2009). *Manual of Leaf Architecture*. Cornell University. <https://doi.org/10.1079/9781845935849.0000>

García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (5.a ed.)*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía. <https://www.librosoa.unam.mx/handle/123456789/1372>

Gobierno del Estado de Tlaxcala. (2021). Programa Parcial de Desarrollo Urbano, Tizatlán - Hospitales. Periódico Oficial del Gobierno del Estado de Tlaxcala. <https://periodico.tlaxcala.gob.mx/indices/Peri26-5a2021.pdf>

Gornitz, V. (2009). *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. En *Encyclopedia of earth sciences*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4411-3>

Guerin, G. R., Hai-Xia, W., & Lowe, A. J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters*, 882-886. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0458>

Hernández-Damián, A. L. (2010). Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma De México]. http://132.248.9.195/ptb2010/noviembre/0665065/0665065_A1.pdf

Hernández-Damián, A. L., Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R., & Sousa, M. (2016). Miocene *Lonchocarpus* (Papilionoideae) in San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, Mexico. *Journal Of South American Earth Sciences*, 73-81. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.12.004>

Hickey, L. (1973). Classification Of The Architecture Of Dicotyledonous Leaves. *American Journal Of Botany*, 60(1), 17-33. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10192.x>

Hickey, Leo. J., Ash, A., Ellis, B., Wilf, P., & Wing, S. (1999). *Manual of Leaf Architecture: Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Smithsonian Institution. https://www.researchgate.net/publication/270216765_Manual_of_Leaf_Architecture_-_Morphological_description_and_categorization_of_dicotyledonous_and_net-veined_monocotyledonous_angiosperms

Hinojosa, L. F. (2005). Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geologica de Chile*. <https://doi.org/10.4067/s0716-02082005000100006>

Huff, P. M., Wilf, P., & Azumah, E. J. (2003). Digital Future for Paleoclimate Estimation from Fossil Leaves? Preliminary Results. *PALAIOS*, 266-274. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)018](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)018)

Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, México. (2018). ¿Qué es el clima? gov.mx. <https://www.gob.mx/inecc/acciones-y-programas/que-es-el-clima>

Jacques, M., & Montes, C. (2007). *Reconstrucciones Paleoclimáticas*. Universidad de Chile.



Lee-Rivera, I., & Rangel, S. R. (2007). Arquitectura foliar de diez especies de encino (quercus, fagaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana*, 81, 9-34. <https://doi.org/10.21829/abm81.2007.1049>

Martínez-Cabrera, H. I., Ramírez-Garduño, J. L., & Estrada-Ruiz, E. (2014). Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 41-52. <https://doi.org/10.18268/bsgm2014v66n1a4>

Masés-Solís, M. G. (2014). La paleoclimatología como herramienta de la biogeografía. *Ciencia y Mar*, 53-57. <https://biblat.unam.mx/hevila/Cienciaymar/2014/no54/6.pdf>

Pedraglio, L. F. (2000). Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53(1), 84-92. <https://doi.org/10.18268/bsgm2000v53n1a5>

Peppe, D. J., Baumgartner, A., Flynn, A., & Blonder, B. (2018). Reconstructing Paleoclimate and Paleoecology Using Fossil Leaves. En *Vertebrate paleobiology and paleoanthropology series* (pp. 289-317). https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0_13

Ramírez, B., & Goyes, R. I. (2004). *Botánica generalidades, morfología y anatomía*. Universidad Del Cauca.

Rzedowski, J., & Huerta, L. (2006). *Vegetación de México* (1.a ed.) [Digital]. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf

Sánchez-Rojas, G., Ballesteros-Barrera, C., & Pavón, N. P. (2011). *Cambio Climático: Aproximaciones Para El Estudio De Su Efecto Sobre La Biodiversidad*. Universidad Autónoma Del Estado De Hidalgo. https://www.uaeh.edu.mx/investigacion/icbi/LI_EcoConserBiolo/gerardo_sanchez/2011Libro_CC.pdf

Spicer, R. A., Herman, A. B., & Kennedy, E. M. (2004). Foliar Physiognomic Record of Climatic Conditions during Dormancy: Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP) and the Cold Month Mean Temperature. *The Journal Of Geology*, 112(6), 685-702. <https://doi.org/10.1086/424579>

Spicer, R. E., Valdes, P. J., Spicer, T., Craggs, H., Srivastava, G., Mehrotra, R., & Yang, J. (2009). New developments in CLAMP: Calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91-98. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.09.009>

Taylor, E. L., Taylor, T. N., & Krings, M. (2009). *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants* (2.a ed.). Elsevier Academic Press. <https://www.sciencedirect.com/book/9780123739728/paleobotany>

Teodoridis, V., Mazouch, P., Spicer, R. A., & Uhl, D. (2011). Refining CLAMP — Investigations towards improving the Climate Leaf Analysis Multivariate Program. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 39-48. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0031018210006474>

Tosal, A., Verduzco, O., & Martín-Closas, C. (2021). CLAMP-based palaeoclimatic analysis of the late Miocene (Tortonian) flora from La Cerdanya Basin of Catalonia, Spain,



and an estimation of the palaeoaltitude of the eastern Pyrenees. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110186>

Troiani, H. O., Prina, A., Muiño, W. A., Tamame, M. A., & Beinticinco, L. (2017). Botánica, morfología, taxonomía y fitogeografía. <https://repo.unlpam.edu.ar/handle/unlpam/110?locale-attribute=es>

Velasco de León, M. P., Spicer, R. A., & Steart, D. C. (2010). Climatic reconstruction of two Pliocene floras from Mexico. *Palaeobiodiversity And Palaeoenvironments*, 90(2), 99-110. <https://doi.org/10.1007/s12549-010-0022-4>

Villalva, D. V. H. (2013). Inferencia del paleoclima de la formación miocénica en Ixtapa Chiapas, utilizando la fisionomía foliar de los fósiles. *Paleontología Mexicana*. <http://ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/article/download/157/99>

Webb, L. J. (1959). A Physiognomic Classification of Australian Rain Forests. *Journal Of Ecology*, 47(3), 551. <https://doi.org/10.2307/2257290>

Wolfe, J. A. (1993). A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. En U.S. Geological Survey. <https://doi.org/10.3133/b2040>

Wolfe, J. A. (1995). Paleoclimatic Estimates from Tertiary Leaf Assemblages. *Annual Review Of Earth And Planetary Sciences*, 119-142. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.23.050195.001003>

Xiao, L., Jian, W., Ji, D., Guo, L., Wang, X., Liang, J., Xia, X., Ren, W., & Li, X. (2023). Quantitative Reconstruction of Paleoclimatic Changes in the Late Miocene Eastern Zhejiang Based on Plant Fossils. *Atmosphere*, 14(6), 986. <https://doi.org/10.3390/atmos14060986>

Yang, J., Spicer, R. A., Spicer, T. E., & Li, C. (2011). CLAMP Online: a new web-based palaeoclimate tool and its application to the terrestrial Paleogene and Neogene of North America. *Palaeobiodiversity And Palaeoenvironments*, 163-183. <https://doi.org/10.1007/s12549-011-0056-2>

Zayas-Ocelotl, L. (2010). Descripción e identificación de seis plantas fósiles, de la localidad de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala (Mioceno), con base en la arquitectura foliar [Tesis de Licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Zayas-Ocelotl, L., Castañeda-Posadas, C., Estrada-Cruz, E., & Andrés-Hernández, A. R. (2014). Hojas de angiospermas de San Esteban Tizatlán (Mioceno), Tlaxcala, México. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 327-342. <https://doi.org/10.4072/rbp.2014.3.05>

XI. ANEXO



Anexo 1. Matrix de datos de los caracteres morfológicos para la localidad de San Esteban Tizatlán

Score	Locality	Latitude	Longitude	Altitude	Date Collected	Completeness	Yes = 1 No = leave blank	Notes:	CLAM																																		
	San Esteban Tizatlan, Tlaxcala	19° 21' 33"	98° 15' 48"	2,400 m	2022-2023																																						
Species Number	Species / Morphotypes	Lamina		Margin Character States							Size Character States						Apex Character States			Base Character States			Length to Width Character States					Shape Character States															
		Unlobed	Lobed	No Teeth	Teeth	Teeth Regular	Teeth Irregular	Teeth Close	Teeth Distant	Teeth Round	Teeth Acute	Teeth Compound	Compound < 50%	Nanophyll	Leptophyll I	Leptophyll II	Microphyll I	Microphyll II	Microphyll III	Mesophyll I	Mesophyll II	Mesophyll III	Emarginate	Round	Acute	Attenuate	Cordate	Round	Acute	L:W < 1:1	L:W 1-2:1	L:W 2-3:1	L:W 3-4:1	L:W > 4:1	Obovate	Elliptic	Ovate						
1	660	1		1													1																				1						
2	718	1		1													1							1														1					
3	675-676	1		1													1						1					1										1					
4	662-723	1		1															1					1			1												1				
5	661	1		1																									1		1									1			
6	663-711	1		1																							1													1			
7	657	1		1																									1		1									1			
8	670-665	1		1																										1										1			
9	672	1		1																				1																1			
10	731	1		1																																				1			
11	547	1		1																				1																1			
12	690	1		1																																				1			
13	659	1		1																																					1		
14	669	1		1																																					1		
15	674	1		1																																					1		

Species Number	Species / Morphotypes	Lamina		Margin Character States										Size Character States						Apex Character States			Base Character States			Length to Width Character States					Shape Character States								
		Unlobed	Lobed	No Teeth	Teeth	Teeth Regular	Teeth Ir regular	Teeth Close	Teeth Distant	Teeth Round	Teeth Acute	Teeth Compound	Compound < 50%	Nanophyll	Leptophyll I	Leptophyll II	Microphyll I	Microphyll II	Microphyll III	Mesophyll I	Mesophyll II	Mesophyll III	Emarginate	Round	Acute	Attenuate	Cordate	Round	Acute	L:W < 1:1	L:W 1-2:1	L:W 2-3:1	L:W 3-4:1	L:W > 4:1	Obovate	Elliptic	Ovate		
16	715	1		1													1							1				1								1			
17	735	1		1														1						1				1								1			
18	678	1		1														1									1									1			
19	673	1		1										1													1									1			
20	677	1		1														1									1									1			
21	680	1		1										1												1										1			
22	692	1		1														1						1					1							1			
23	729	1		1																				1		1										1			
24	699	1		1													1									1										1			
25	706	1		1																				1					1							1			
26	658	1		1														1								1		1								1			
27	660	1		1																				1											1				
28	710	1		1																				1		1			1							1			
29	748	1		1																			1			1				1						1			
30	656	1		1																				1	1												1		



Locality	Latitude	Longitude	Altitude	Date Collected	Completeness	Yes = 1 No = leave blank	Notes:
San Esteban Tizatlan, Tlaxcala	19° 21' 33"	98° 13' 18"	2,400 m	2022-2023			

