

INFERENCIA DEL PALEOCLIMA DE LA FORMACIÓN MIOCÉNICA EN IXTAPA CHIAPAS, UTILIZANDO LA FISIONOMÍA FOLIAR DE LOS FÓSILES

Denise Viridiana Hernández-Villalva¹, Laura Calvillo-Canadell²,
y Sergio R.S. Cevallos-Ferri³

RESUMEN

La relación que entre la vegetación actual y el clima representa en los fósiles un buen proxy paleoclimático, y como base o principio de estos estudios se encuentra una estrecha correlación con el actualismo biológico. Las hojas son órganos susceptibles e importantes de las plantas, que responden al medio en el que se establecen. Se han realizado estudios para demostrar la correlación entre el clima, los genes y el fenotipo; dicha correlación se refleja en la fisionomía de la hoja. Bajo esta premisa el objetivo de este trabajo es inferir los parámetros climáticos bajo los cuales se desarrolló la flora miocénica de Ixtapa, Chiapas. Con base en características foliares, se reconocieron 126 morfotipos que fueron analizados con la metodología CLAMP, que permite comparar a la flora fósil con 173 sitios actuales. El estudio realizado sugiere que en Ixtapa, Chiapas, durante el Mioceno Medio tardío (12.53 a 15.25 millones de años), se presentó un clima semifrío húmedo.

Este resultado, comparado con los climas que se han descrito en la actualidad de México, sugiere que en la región probablemente se desarrolló una vegetación similar a un Bosque Mesófilo de Montaña. La fisionomía predominante de las hojas fósiles incluye características como el tamaño micrófilo, margen entero, forma de la base aguda y ápice agudo. Dentro de los 126 morfotipos distintos se describieron dos ejemplares relacionados con las familias Moraceae y Sapindaceae. Este tipo de estudios representan una oportunidad para entender.

Palabras clave: Paleoclima, Ixtapa, Chiapas, fósil, fisionomía, hojas, CLAMP, Bosque Mesófilo de Montaña, Mioceno.

ABSTRACT

The relationship between vegetation and climate in the fossil represents a good proxy paleoclimatic, and as a basis or principle of these studies found a close correlation with biological actualism. The leaves are the most susceptible organ of plants because respond to the environment in which they grow. Studies have been conducted to demonstrate the correlation between climate, genes and phenotype, this correlation is reflected in the morphology of the leaf. Under this premise the goal of this work is to infer the climatic parameters under which Miocene flora developed Ixtapa, Chiapas. Based on leaf characteristics were recognized 126 morphotypes were analyzed with the CLAMP methodology that allows comparison to the fossil flora with 173 existing sites. The study suggests that in Ixtapa, Chiapas, during the late Middle Miocene (12.53 to 15.25 million years), appeared had a semi-cold wet weather.

This result, compared with climates that are described today in Mexico, suggests that the region probably developed in a similar Cloud Forest vegetation. The dominant physiognomy of fossil leaves includes size microphyll entire margin, acute form of the base and acute apex. Among the 126 different morphotypes described two related to Moraceae and Sapindaceae families. Such studies represent an opportunity to understand the relationship of climate and environmental scenarios as selectors vegetation.

Key words: Paleoclimatic, Ixtapa, Chiapas, fossil, fisionomy, leaf, CLAMP, Cloud Forest, Miocene.

INTRODUCCIÓN

El clima del pasado (paleoclima) se puede reconstruir mediante la interpretación del registro fósil y la relación

1. Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F.
Email: denise.hernandez.villalva@gmail.com

2 y 3. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, Circuito interior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México D. F.

2. Email: lccanadell@mac.com

3. Email: scrscfpb@unam.mx

que tiene con diferentes tipos de registros geológicos, ya sea de diatomeas, foraminíferos, corales, núcleos de hielo, anillos de crecimiento de árboles, sedimentos, polen, entre otros. Entender e inferir el paleoclima implica estudiar las variaciones climáticas de los diversos registros orgánicos/inorgánicos en distintas escalas temporales y geográficas.

El clima desempeña un papel primordial en la distribución de los tipos de vegetación. Los factores climáticos como luz, temperatura, humedad y viento, determinan un medio particular en el cual las plantas se adaptan (Huetz, 2005).

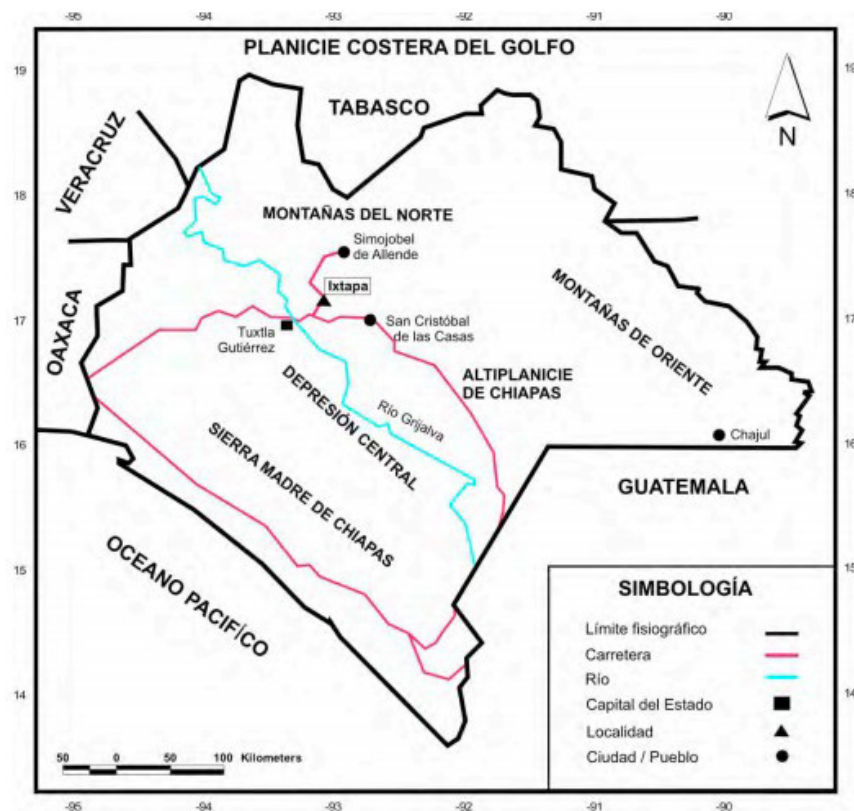


Figura 1. Mapa del estado de Chiapas, mostrando la ubicación de Ixtapa (Peralta, 2009).

Los requerimientos ambientales que tienen las plantas se ven reflejados en ellas mismas a través de su morfología y anatomía.

La hoja es fundamental para la sobrevivencia de la planta ya que se encarga de dos principales funciones, la producción de alimento y el intercambio de gases con el medio externo, gracias a la fotosíntesis (Huetz, 2005). La morfología de las plantas representa plasticidad en su fenotipo ligada a la información genética que contienen, su genotipo, muestra la adaptación que sus posibilidades genéticas ofrecen ante el medio ambiente que lo rodea (Spicer, 2009).

Muchos trabajos se han dedicado a establecer y demostrar la relación entre la fisonomía foliar y las condiciones climáticas y ambientales (Holdridge, 1947; Richards, 1998; Vareschi, 1992) y su extrapolación hacia floras del pasado (Dolph & Dilcher, 1979; Gregory-Wodzicki, 2000; Hinojosa, 2005; Jacobs, 1999; Richter, 1991; Wiemann *et al.*, 1998; Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Wolfe, 1993), quedando demostrado que la fisonomía de la vegetación tiende a caracterizar el clima de una región, independientemente de su composición florística (Spicer *et al.*, 2004). Con la ayuda de estos estudios se desarrolló bajo el trabajo de de Jack Wolfe y Spicer el método de análisis climático llamado CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) (Wolfe, 1990, 1993; Kovach y Spicer, 1995; Wolfe y Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer *et*

al., 2004). El método estadístico usado en CLAMP es el Análisis de Correspondencia Canónico (CANOCO) (Ter Braak, 1986, Spicer 2010), es un método de ordenación directo, usado en la ecología de plantas, donde se requiere de ordenar muestras, en este caso sitios de vegetación, basado en un conjunto de atributos (8 caracteres con 31 estados de carácter para las hojas). El Análisis de Correspondencia Canónica (CANOCO) y una ecuación de regresión múltiple desarrollada por Herman y Spicer (2004) estima ocho parámetros que describen el paleoclima del sitio.

Dada la importancia de comprender los escenarios climático-ambientales como seleccionadores de la vegetación y la distribución actual, el objetivo de este trabajo es inferir el paleoclima de la formación miocénica Ixtapa, Chiapas, a partir de la fisonomía foliar fósil. Los estudios geológicos y taxonómicos sugieren que la Formación Ixtapa, Chiapas, se depositó bajo un clima predominantemente cálido húmedo (Martínez, 1992; Ferrusquía, 1996); las hojas fósiles recolectadas y sus características morfológicas (margen entero y lámina micrófila), permiten anticipar que el paleoclima cálido y húmedo se afirma.

SITIO DE ESTUDIO

El Municipio de Ixtapa se encuentra en la región central del estado de Chiapas, entre los 16°45' - 16°55' N y los 92°50' - 93°00' W, a unos 28 km de Tuxtla Gutiérrez

(Ferrusquía, 1996). El área de estudio corresponde a la porción sudoccidental de la Provincia Sierras Plegadas Norteñas y en ellas se conforma la subprovincia de la depresión de Ixtapa. La forma terrestre dominante es la planicie, a la que se le designa con el nombre Meseta Ixtapa, que se sitúa entre los 600 y 1200 m.s.n.m. El municipio Ixtapa forma parte de las regiones fisiográficas de los Altos de Chiapas y la Depresión Central (Ferrusquía, 1996) (Figura 1).

La interpretación geológico-ambiental de la Formación Ixtapa para el Mioceno Medio Tardío muestra variaciones volcánicas y epiclásticas que indican una sedimentación continental en ambientes fluvioacústicos, de energía baja y gran aporte de sedimentos inmaduros. En un estudio radioisotópico de K-Ar de la localidad con muestras líticas (de las cuales se extrajeron minerales aislados, biotita y plagioclasa), se obtuvieron edades que coloca a la Formación Ixtapa en un lapso de la parte Tardía del Mioceno Medio y la temprana del Mioceno Tardío, hace aproximadamente 12.53 a 15.25 millones de años (Ferrusquía, 1996).

1.1. Historia Geológica de Ixtapa, Chiapas

Los análisis hechos en el sitio de estudio mostraron una compleja historia geológica que va desde el Cretácico al Cenozoico temprano, presentándose un ambiente primariamente marino epicontinental que incluye zonas de litoral y que transita hacia secuencias que indican ambientes continentales. La presencia de dinoquites y polen de mangle en algunos estratos delgados de esta unidad indican la persistencia efímera de un ambiente transicional lagunar en un marco continental (Martínez, 1992). La presencia de abundantes interestratos de tobas, denotan actividad volcánica silícica explosiva cercana al área (Ferrusquía, 1996).

En el trabajo Contribución al Conocimiento Geológico de Chiapas, (Ferrusquía-Villafarane, 1996) se mencionan aspectos de la actividad tectónica de la región, destacándose que para el inicio de la parte tardía del Mioceno Medio, se dio un levantamiento regional, que se relaciona con la formación de un relieve abrupto sujeto a alta erosión. Este proceso disectó la formación y expuso a la secuencia Terciaria de Ixtapa. La Formación Ixtapa se encuentra sobre yaciendo al grupo Río Hondo, de edad Mioceno Medio e infra yaciendo a la Formación Punta de Llano del Plioceno Superior-Pleistoceno (Ferrusquía, 1996 y Peralta, 2009) (Figura 2).

MATERIAL FÓSIL

El material fósil foliar fue recolectado durante seis visitas realizadas a Ixtapa, Chiapas, desde el 2006 hasta el 2011. Este material se llevó al laboratorio de Paleobotánica

Terciario	Plioceno Superior-Pleistoceno	Fm. Punta de Llano
	Mioceno Medio-Tardío	Fm. Ixtapa
		Grupo Río Hondo (Conglomerado Zapotillo y Lutita Zapotal Viejo)
	Eoceno Medio	Fm. San Juan
Cretácico	Paleoceno	Fm. Soyaló
	Albiano-Santoniano	Fm. Angostura

Figura 2. Contexto Geológico de la Formación Ixtapa (Peralta, 2009).

del Instituto de Geología UNAM, para clasificar y limpiar. Los fósiles que se eligieron para el análisis de CLAMP fueron aquellos que presentaron mejor preservación y los que presentaran completos los caracteres foliares. De un total de 7100 ejemplares se registraron 126 morfotipos, elegidos por tener los caracteres morfológicos necesarios que requieren para desarrollar adecuadamente la metodología del CLAMP, como la forma de la hoja, ápice, base, margen, entre otros, (Wolf, 1993) (Anexo 1).

ANÁLISIS DEL MATERIAL FÓSIL

Para el estudio Paleoclimático de la localidad de Ixtapa, Chiapas, se utilizó la metodología de CLAMP, (Wolfe, 1990, 1993; Kovach and Spicer, 1995; Wolfe and Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer *et al.*, 2004). En las recientes versiones de CLAMP se cuenta con una base de datos meteorológicos y morfológicos climáticos de comunidades vegetales, actuales, principalmente del Hemisferio Norte. A este conjunto de datos actuales se le agregó la información obtenida de la formación Ixtapa, para después ser examinados con el programa estadístico CANOCO para Windows 4.0. Este estudio se realizó mediante un análisis multivariado que codifica la señal climática con base en la fisonomía de las hojas del registro fósil, ordenando en un espacio multidimensional a los sitios con datos meteorológicos, la información climática y los caracteres morfológicos, (Wolfe, 1990, 1993; Kovach and Spicer, 1995; Wolfe and Spicer, 1999; Spicer, 1999; 2000; 2007; 2008; Spicer *et al.*, 2004). Para importar los datos, del registro fósil a CLAMP se generó una matriz que toma en cuenta diferentes caracteres para las hojas fósiles propuestos por el mismo método, CLAMP; entre los caracteres se incluye, si es lobada, el tipo de margen, el tamaño de la lámina, el tipo de ápice, la forma de la base, la relación largo-ancho y la forma de la lámina. Se analizaron para la localidad de Ixtapa, Chiapas 126 morfotipos fósiles (Anexo 1). De cada uno se obtuvieron 31 diferentes estados

de carácter, 7 estados para el tipo de margen, 9 estados para el tamaño de lamina, 4 estados para el tipo de ápice, 3 estados para la forma de la base, 5 estados para la relación largo ancho, y 3 estados para la forma de la lámina. Los estados de carácter se capturaron en una matriz de datos de presencia y ausencia. Los resultados arrojados por CLAMP se compararon con la guía para clasificar el clima según el sistema de Köppen modificado por Enriqueta García, para obtener el paleoclima de la Formación Ixtapa, Chiapas.

RESULTADOS

El análisis realizado en base a CLAMP, se obtuvieron los siguientes resultados (Tabla 1).

Para la Temperatura Media Anual considerando el intervalo de incertidumbre se obtuvo un valor de 8.86°C hasta 12.1°C, la temperatura media del mes más cálido de 17.99°C hasta 21.55°C y la temperatura media del mes más frío de 0.24°C hasta 3.94°C. Respecto a la precipitación media se obtuvo un valor de 111.91m.

2.1. Predominancias morfológicas de los fósiles foliares

De las observaciones morfológicas de las hojas fósiles se obtuvieron dominancias en ciertos caracteres. Del total de 120 morfotipos tan solo el 0.07% presenta base cordada, este carácter se encuentra asociado con climas de vegetación decidua y fría. El ápice predominante es el ápice agudo, la relación con el ápice agudo siempre se verá relacionado con condiciones de humedad, a diferencia de la forma del ápice redondo contrario a la forma del ápice agudo. Hay una tendencia dominante en la presencia de margen entero. Una de las relaciones más fuertes del clima respecto con la morfología de las hojas es el margen dentado, relacionado con climas fríos. Para este estudio, la hojas muestran que

el margen dentado está representado por solo el 2%. Para el tamaño predominante, de los 120 ejemplares analizados, predomina el tamaño de hoja micrófila II con 39.16 %, seguida de la micrófila I con 23.33%.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados del análisis paleoclimático presentado nos indican que la localidad Ixtapa Chiapas, se caracterizaba por tener temperaturas bajas y alta humedad en el Mioceno Medio Tardío. Estos análisis revelaron lo contrario a lo esperado en nuestra hipótesis, en la que se esperaba encontrar un clima cálido-húmedo, por ello se rechaza la hipótesis propuesta. El parámetro de la temperatura media anual sugerida por CLAMP, de 8.86 °C hasta 12.1 °C, por sí sólo se rechaza la hipótesis de la existencia de un clima cálido-húmedo. Sin embargo esto sugiere que algo, diferente estaba ocurriendo respecto a la distribución de las plantas, el clima y la geología, en el Mioceno de Ixtapa, Chiapas, al resto del país.

El tipo de paleoclima que obtuvimos con CLAMP, semifrío húmedo, en la actualidad en México pueden albergar vegetación del Bosque Mesófilo de Montaña. Es interesante que este tipo de vegetación ocupe una extensión reducida, y que contenga la mayor diversidad de especies de flora y fauna en relación a su área (Challenger 1998, CONABIO, 2010); alrededor de 2500 a 3000 especies de plantas vasculares habitan preferentemente en estos bosques (Rzedowski 1996, CONABIO, 2010). El Bosque Mesófilo de Montaña suele presentarse en la República Mexicana con una alta humedad y baja temperatura debido a su ubicación geo-orográfica en sitios de altitud superior a los ecosistemas tropicales que se encuentra hasta los 400m (Challenger, 1998; Rzedowski, 2006; CONABIO, 2010).

Tabla 1. Resultados de la estimación climática para la localidad Miocénica, Ixtapa Chiapas. TMA= temperatura media anual, TMCC= temperatura media del mes más cálido; TMF= temperatura media del mes más frío; MMEC= número de meses de la estación de crecimiento; PMEC= precipitación media durante la estación de crecimiento; PMMEC= precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; PMH-3= precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos; PMS-3= precipitación de los tres meses consecutivos más secos, HR= humedad relativa, ENTALPIA= entalpía.

	Parámetros paleoclimáticos para Ixtapa	Desviación Estándar
<u>TMA (°C)</u>	<u>10.48</u>	<u>1.62</u>
<u>TMCC</u>	<u>19.77</u>	<u>1.78</u>
<u>TMF (°C)</u>	<u>1.86</u>	<u>2.10</u>
<u>MMEC (mes)</u>	<u>6.41</u>	<u>0.76</u>
<u>PMEC (m)</u>	<u>111.91</u>	<u>19.33</u>
<u>PMMEC (m)</u>	<u>13.39</u>	<u>2.52</u>
<u>PMH-3 (cm)</u>	<u>64.53</u>	<u>13.14</u>
<u>PMS-3 (cm)</u>	<u>16.01</u>	<u>3.55</u>
<u>HR</u>	<u>67.24</u>	<u>6.35</u>
<u>HS</u>	<u>6.74</u>	<u>1.00</u>

Estudios paleoclimáticos y taxonómicos realizados para localidades miocénicas en México muestran la presencia de distintas comunidades vegetales que se desarrollan en distintos climas cálidos y húmedos. El estudio taxonómico de la descripción e identificación de hojas fósiles de Anacardiaceae, Rhamnaceae y el género *Lonchocarpus* (Leguminosae) en San Esteban Tizatlán (Hernández, 2010), refuerza la presencia de una comunidad vegetal de selva alta perennifolia (Castañeda-Posadas, 2004). Para el Este de Oaxaca Cevallos y Ramírez (2004) y Hernández (2010) proponen elementos florísticos relacionados con un bosque tropical perennifolio. Para Chiapas se han encontrado plantas fósiles afines a Meliaceae y Leguminosae en Simojovel de Allende (Castañeda-Posadas, 2007, y Calvillo-Canadell *et al.*, 2010, Hernández, 2010); en contraste de Ixtapa, Chiapas, en donde se han identificado a *Eugenia* (Myrtaceae) y *Tetracera* (Dilleniaceae), ambas relacionadas a un clima cálido y húmedo, aunque tienen una distribución cosmopolita. Los estudios sobre este tipo de géneros nos permite saber que existen elementos de climas cálidos y húmedos, los cuales pudieron haber accedido a ecosistemas distintos de mayor altura, y bajas temperaturas, recordando la compleja interacción y distribución de la vegetación en México.

La relación entre los fósiles y el clima sugiere un escenario de transición, donde las floras de climas tropicales se encuentran y ceden por cambios climáticos-ambientales, la asociación de los datos obtenidos sobre los factores tanto orográficos, climáticos y bióticos nos permite sugerir que se generó un cambio climático para esta zona semejantes a sitios templados. Estos resultados contrastan con la presencia de sitios más cálidos de edad semejante como son Simojovel de Allende, Chiapas. Como un panorama general, hablando del Mioceno de México podemos relacionar para la parte central y sur de México climas cálidos y húmedos donde se estima que se desarrollaba un tipo de vegetación propia de bosques y selvas, algunas porciones de México se encontraban al nivel del mar, algunas evidencias de invertebrados marinos de Simojovel de Allende nos cerciora tal acontecimiento, la ausencia de mayores evidencias faunísticas para la Formación Ixtapa provoca sugerir que en esta zona estaba retirada del mar y/o sufría elevaciones orográficas que propicia el cambio de clima y con el tiempo la selección e incorporación de elementos templados a partir de la vegetación calido-húmeda que se estableció en la región antes del Mioceno medio y que en la actualidad se puede correlacionar con condiciones similares a un Bosque Mesófilo de Montaña. Aunque este trabajo reporta el paleoclima a nivel local y no a nivel regional, por que se estudia una pequeña porción de la Formación de Ixtapa, Chiapas, es interesante la sugerencia de que la actividad tectónica con el vulcanismo estaban modificando el relieve de Ixtapa. Por ello se sugiere que a partir del Mioceno medio

de Ixtapa, Chiapas, se inicia la selección de la vegetación para dar lugar a un mesófilo que responde a las condiciones de altitud y humedad que surgen al modificarse los límites continentales que prestaba en la parte sur de México.

Tanto en el pasado como en la actualidad, Chiapas se caracteriza por una alta complejidad geográfica y biológica, el cambio de condiciones geológicas llevan de la mano cambios y fuerzas selectivas de las comunidades vegetales originales a través del tiempo. Gracias al trabajo que se realizó con las seis colectas del material, se observó que este depósito fosilífero es altamente diverso, reflejo de la misma vegetación que presentaba Chiapas en el Mioceno, y la vasta diversidad que se sigue presentando actualmente. Es por ello que es necesario un estudio taxonómico más a fondo, para el material de la Formación Ixtapa, que permita de manera certera referir a algunas familias y géneros de plantas que podrían ser claros indicadores de ciertos tipos de vegetación.

Este análisis paleoclimático es el punto de partida para la realización de diversos trabajos futuros a nivel taxonómico que podrán corroborar resultados a cerca del paleoclima y que ayudarán a comprender lo que ocurría en el Mioceno de Ixtapa. Así mismo es importante el entendimiento y conocimiento del pasado como del presente en la actualidad, sobre los diferentes patrones de distribución y composición florística de México, esto nos ayudará a desarrollar mejores estrategias para la conservación de los mismos en un presente y en el futuro.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se pudo realizar gracias al financiamiento con recursos de los proyectos de CONACYT 824339 y 104515 a cargo del Dr. Sergio Cevallos Ferriz y de la Dra. Laura Calvillo Canadell respectivamente, así como del proyecto integrado a PAPIIT con número 219810. Agradecemos a todos los que han colaborado para la realización de este trabajo en especial al Biólogo Javier Avendaño Gil, a todos los miembros del laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología UNAM y a Enoch Ortiz Montejo.

BIBLIOGRAFIA

- Calvillo-Canadell L, Cevallos-Ferriz S.R.S, Rico-Arce L. 2009. Miocene Hymenaea flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. Review of Palaeobotany and Palynology 160, 3-4:126-134.
- Castañeda-Posadas C., 2007. Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul Chiapas. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de México. México, D.F. 160 p.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E. A. 2005. Geological setting and phytodiversity in México En: Vega F. J.,

- Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellanos Ballesteros, M., Cevallos- Ferriz, S.R.S y Quiroz-Barroso, S.A. Studies on Mexican Paleontology. Springer. Netherlands.
- CONABIO, 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 197 p.
- Ferrusquía-Villafaranca, I., 1996. Contribución al conocimiento geológico de Chiapas. El área Ixtapa-Soyaló. Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Boletín 109:1-135.
- García-Miranda, E., 1986. Apuntes de Climatología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 155p.
- García, R.J.M., 1988. Los recursos hídricos superficiales. Colección de Estudios Altoaragoneses. Huesca. 2: 224p.
- Leaf Architecture Working Group. 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 189p.
- Martínez-Hernández, E., 1992. Caracterización ambiental del terciario del terciario de la región de Ixtapa, del estado de Chiapas un enfoque palinoestratigráfico, Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 10(1): 54-64.
- Melendez A., 1999. Indicios Geológicos de los cambios climáticos a lo largo de los mil últimos millones de años. Revista Real Academia de las Ciencias Exactas Físicas Naturales. España. 93(1).
- Peralta, M.E., 2009. Arquitectura Foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 78p.
- Rzedowski, J., 1966. Datos biográficos de Faustino Miranda. Ciencia. México, 24: 5- 6, 171-175.
- Rzedowski, J., 1993. Diversity and origins of the Phanerogamic flora of Mexico. In: Hernández-Damian Ana Lilia, 2010. Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 69p
- Spicer, R.A., et al., 2004. The Foliar Physiognomic Record of Climatic Conditions During Dormancy: CLAMP and the Cold Month Mean Temperature. Journal of Geology. 112: 685-702.
- Spicer, R.A., 2000. Leaf Physiognomy and Climate Change. In: Culver SJ and Rawson P (ed) Biotic Response to Global change: the Last 145 Million Years. Cambridge University Press, Cambridge, 244-264p.
- Spicer, R. A., Bera, S., De Bera, S., Spicer, T. E.V., Srivastava, G., Mehrotra, R., Mehrotra, N., and Yang, J. 2011 Why do foliar physiognomic climate estimates sometimes differ from those observed? Insights from taphonomic information loss and a CLAMP case study from the Ganges Delta. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 302: 381-395.
- Velasco de Leon, P.M. 1999. Estudio Paleoeológico de una comunidad del Terciario en el Estado de Puebla. Tesis de Doctorado, Instituto de Geología Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 87 p.
- Wolfe, J.A., 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 9: 27-57.
- Wolfe, J.A., 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. Am. Sci. 66: 694-703.
- Wolfe, J.A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin, 2040: 1-71.
- Wolfe, J.A., 1995. Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. Ann. Rev. Earth and Planetary Sc., 23: 119-142.

DOCUMENTOS ELECTRÓNICOS

- Spicer, R.A., 2011. Clamp on line. <www.open.ac.uk/earthresearch/spicer/CLAMP/Clampset1.html> (Consultado 20 julio 2011).
- Spicer, R.A., 2011 Clamp on line. <<http://clamp.ibcas.ac.cn/>> (Consultado septiembre 2011 a Julio 2012).
- Página oficial de Chiapas. <www.ceieg.chiapas.gob.mx> (Consultado abril 2011).
- CONABIO. Tipos de vegetación. <<http://www.conabio.gob.mx/mapaservidor/incendios/modis/tablas2004/mayo/diurnas/terra/paso1/t1.040511.1623.html>> (Consultado 15 mayo 2011).

ANEXO 1

Morfotipos analizados en el análisis con CLAMP e imágenes de una bráctea, una semilla y un fruto encontrados bajo la misma localidad.

Lámina 1. M= Morfotipo del 1-8 y M18. Escala 1cm.

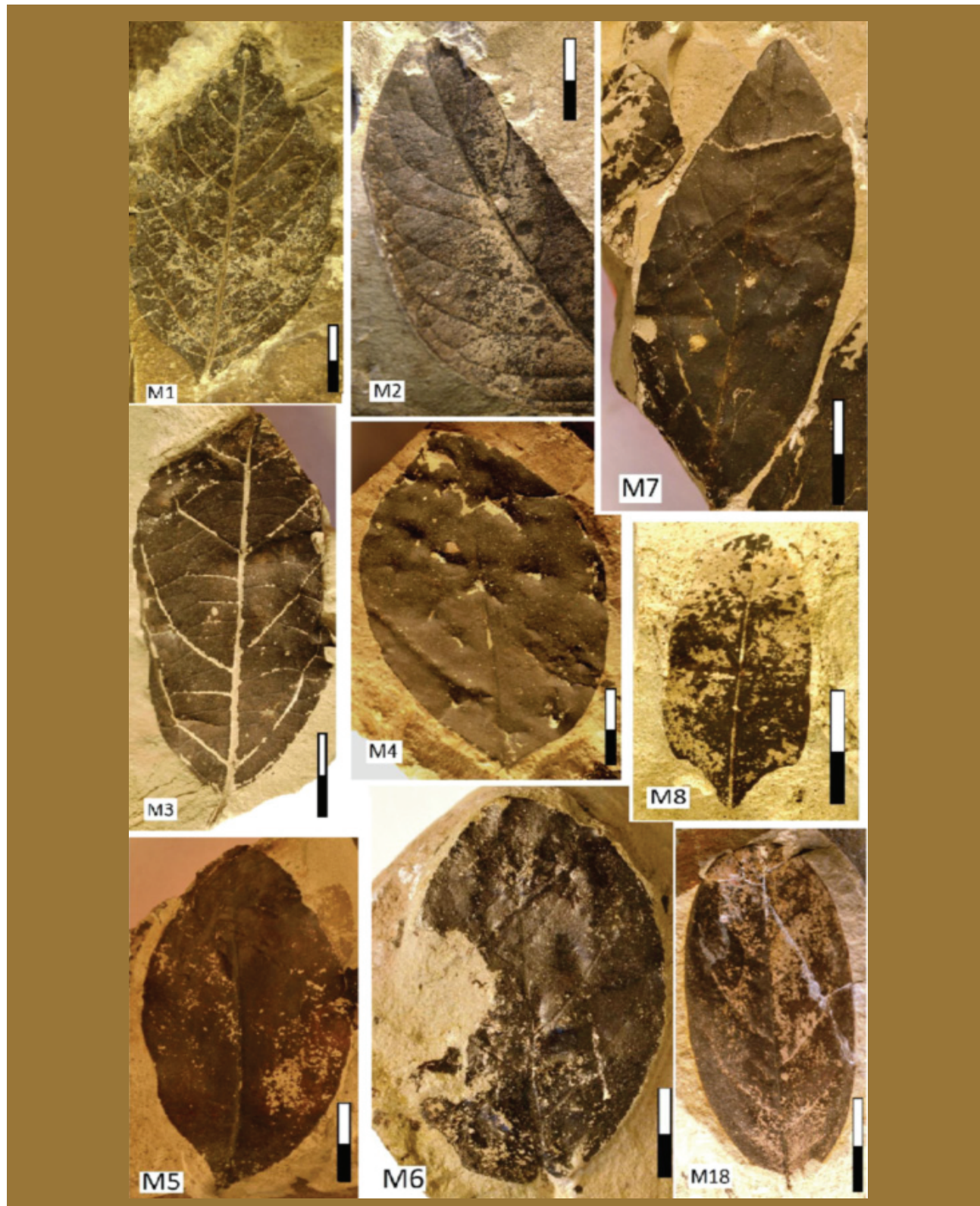


Lámina 2. M= Morfotipo 9, 15, 16, 21, 22, 25 y 26. Escala 1cm.

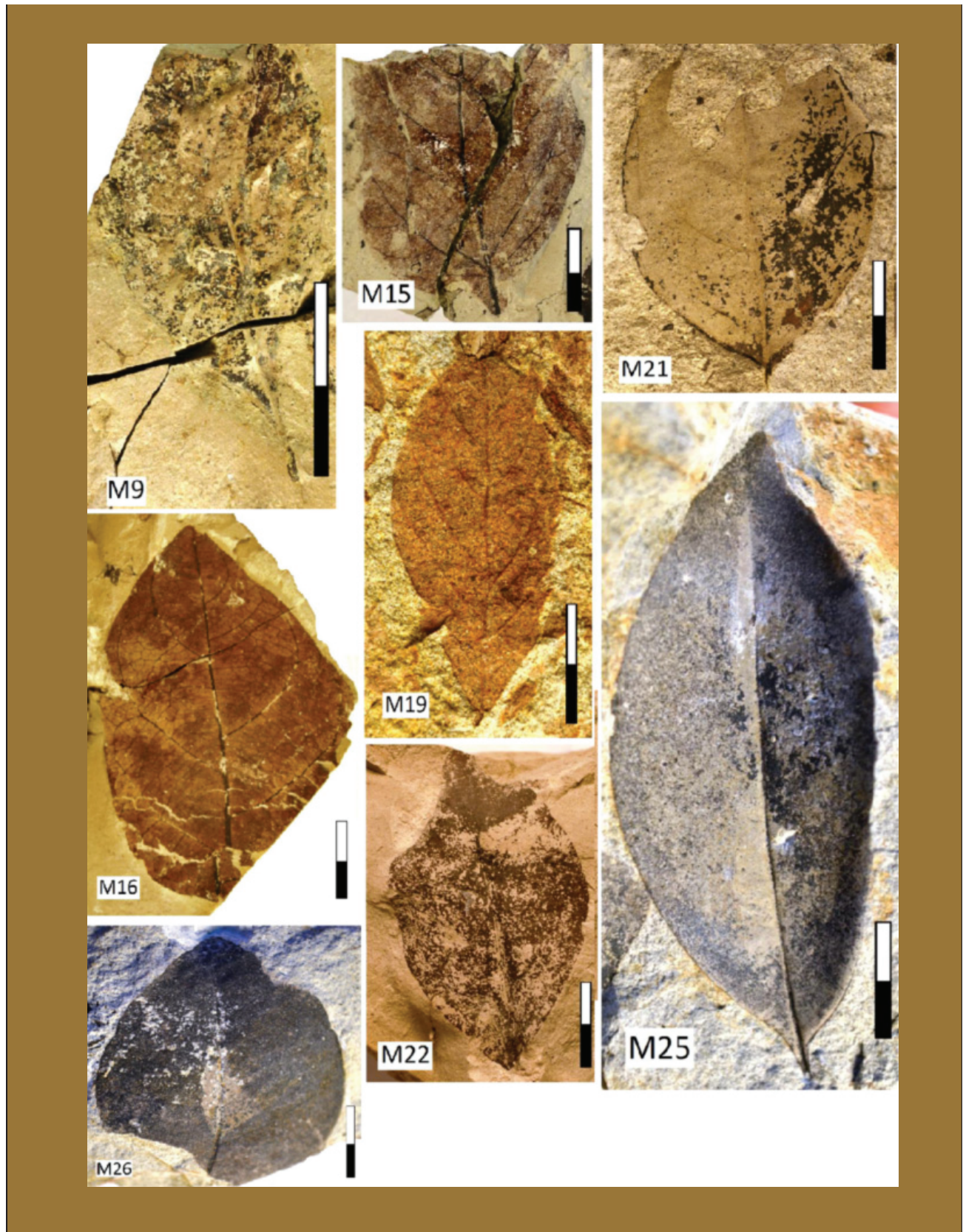


Lámina 3. M= Morfotipo del 29-32, 34 al 37 y 39. Escala 1cm.



Lámina 4. M= Morfotipo del 39.1 al 41, 46, 51, 52, 55, 56 y 58 . Escala 1cm.

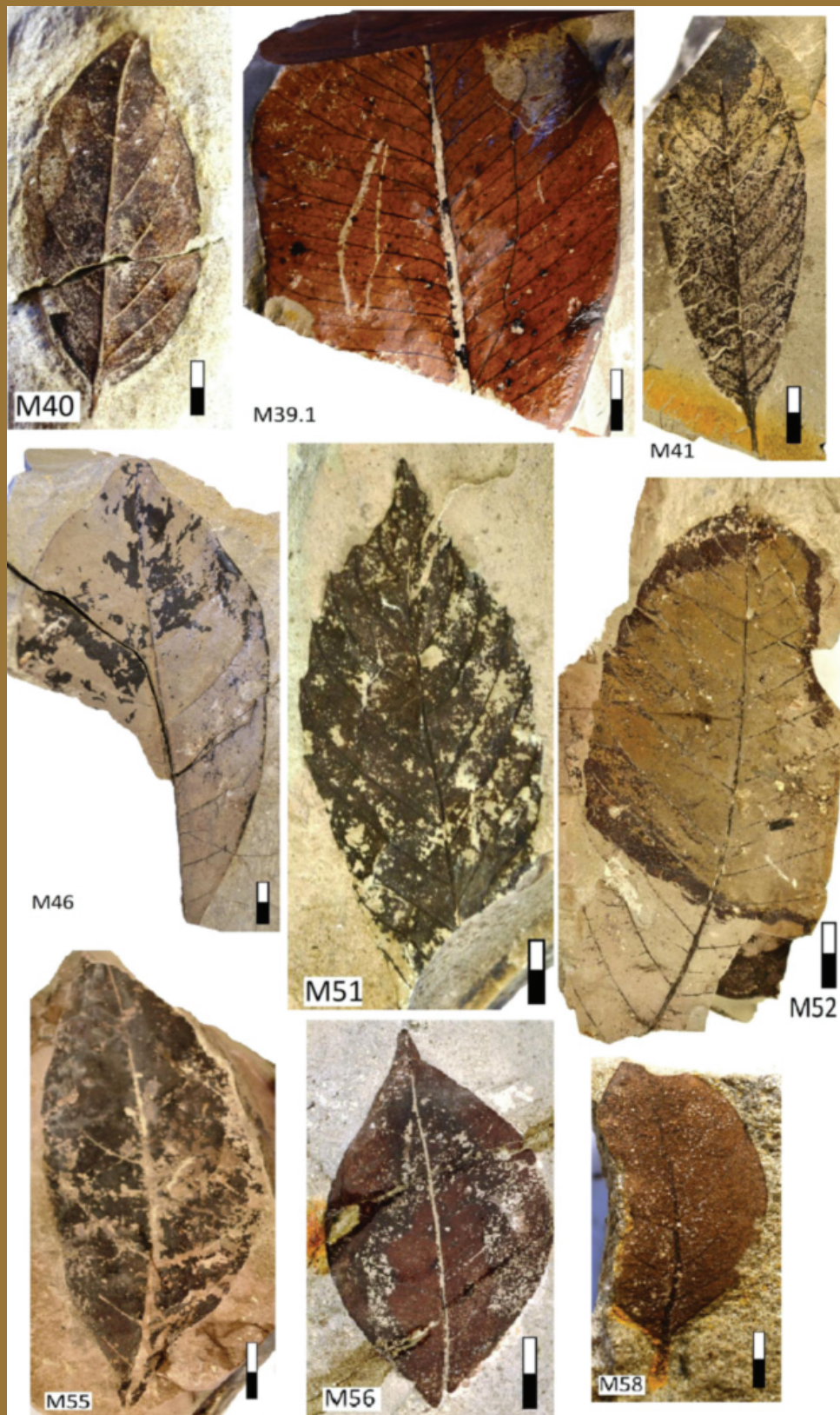


Lámina 5. M= Morfotipo del 60 al 62, 65, 68 y 69. Escala 1cm.

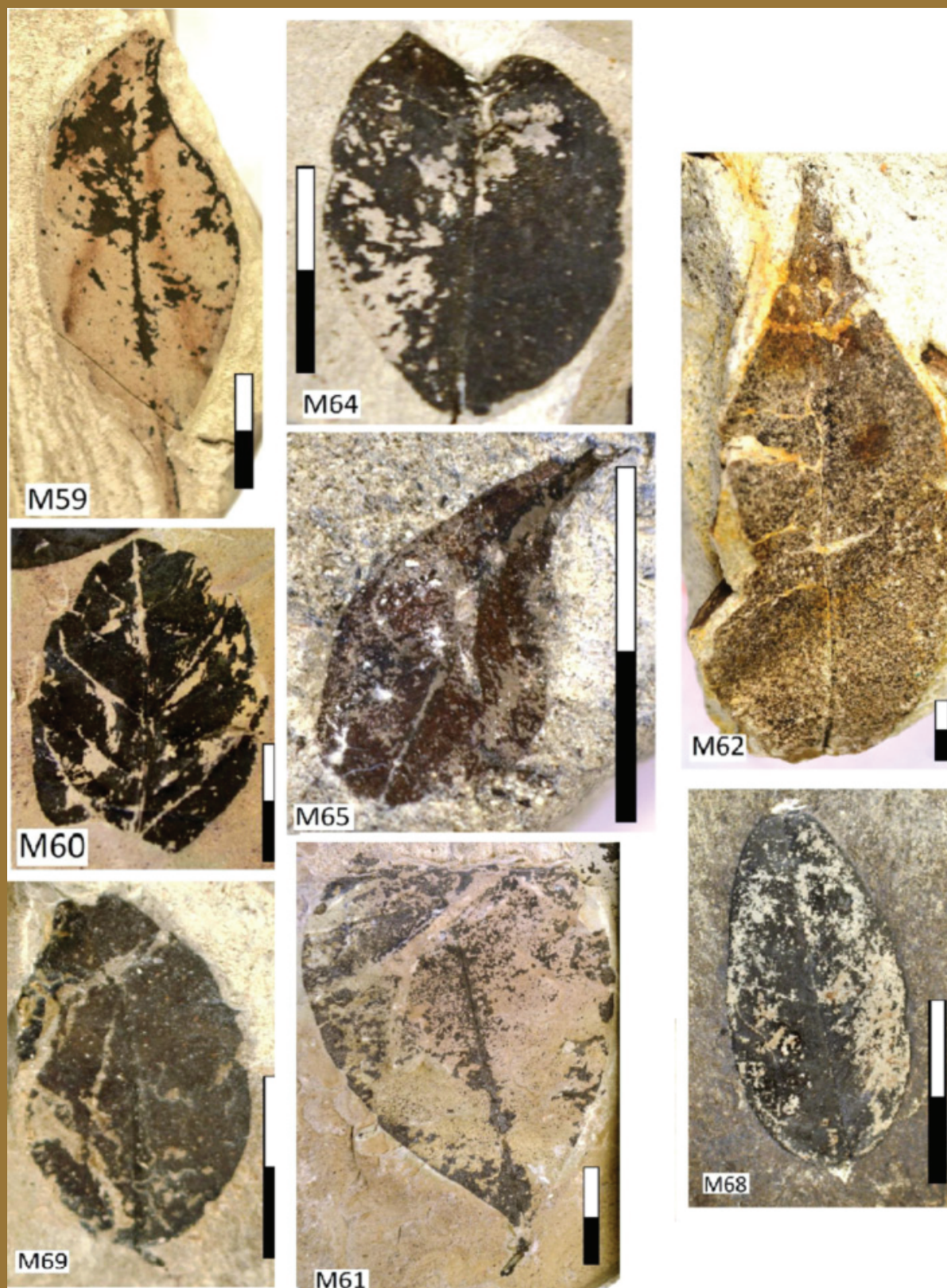


Lámina 6. M= Morfotipo del 72-80. Escala 1cm.

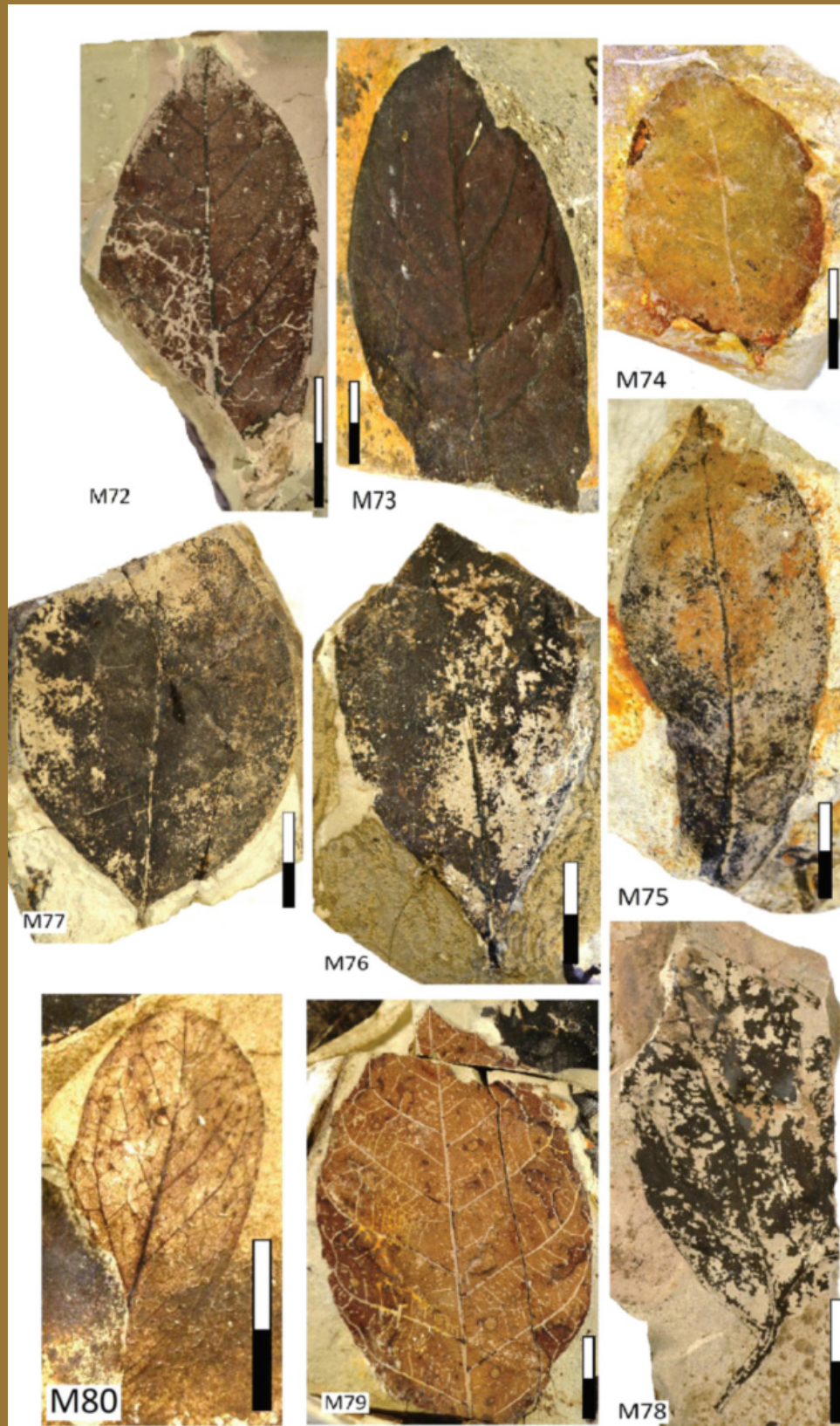


Lámina 7. M= Morfotipo del 81-87, 90 y 91. Escala 1cm

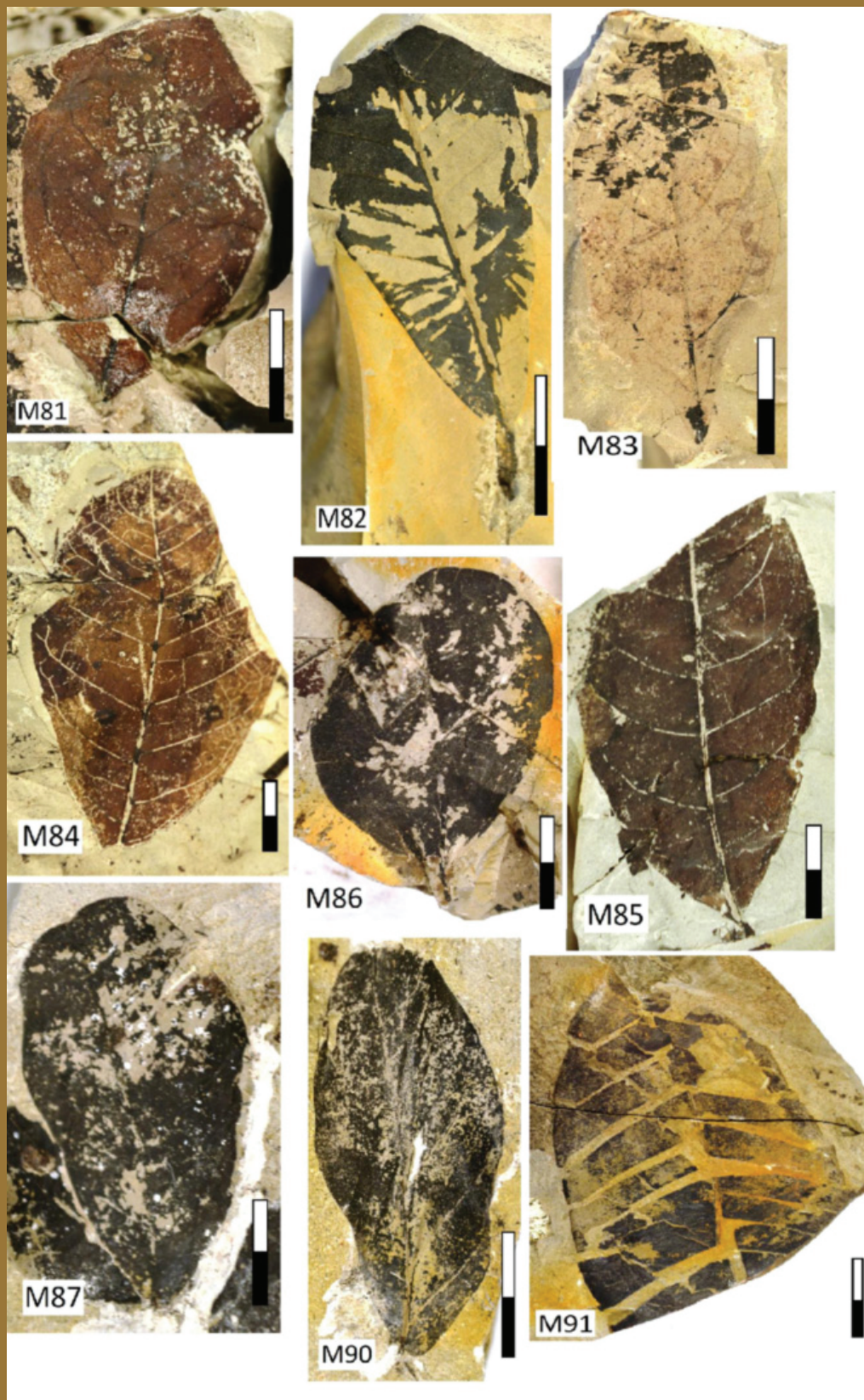


Lámina 8. M= Morfotipo 88, 92 al 98. Escala 1cm.

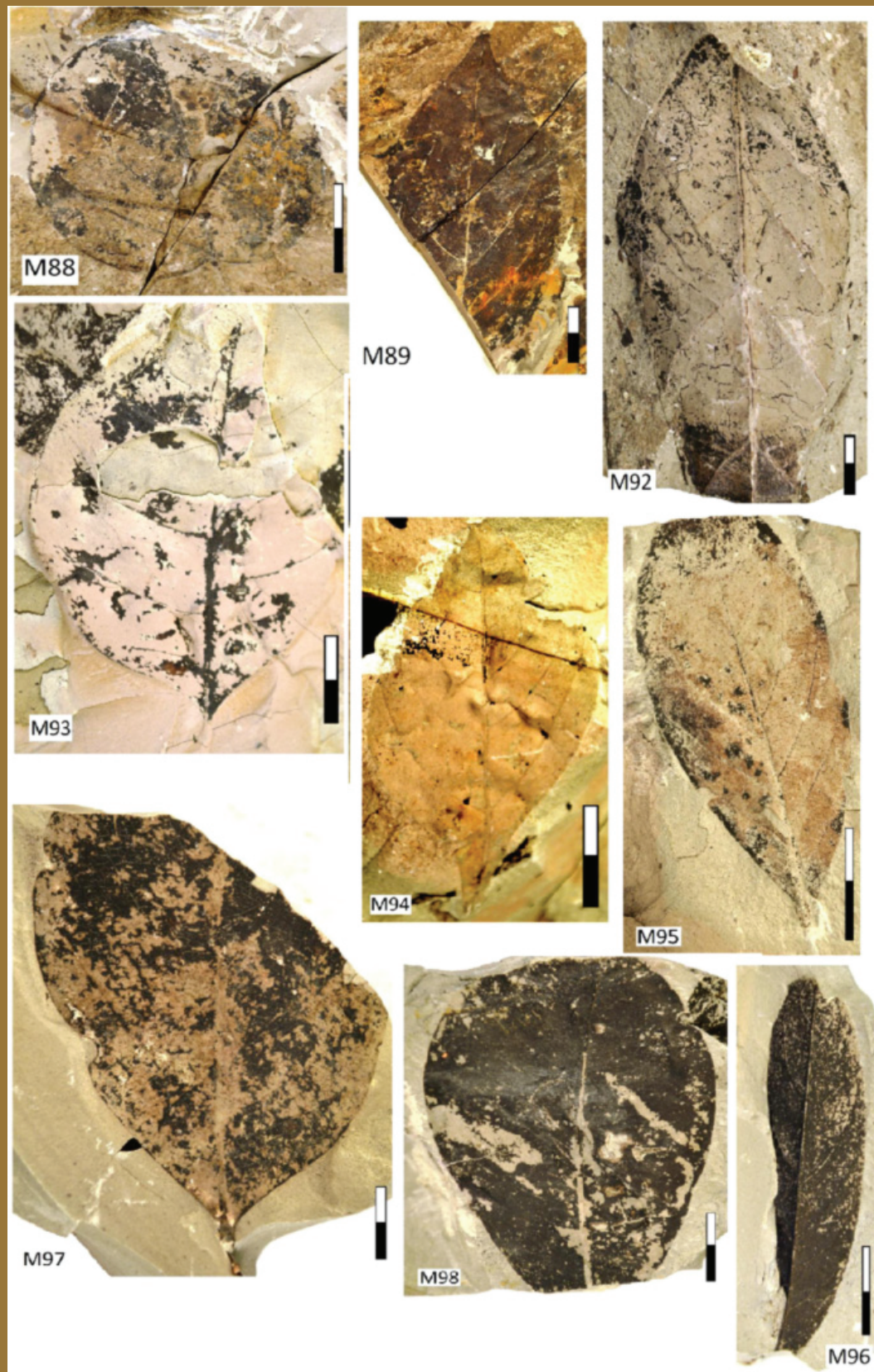


Lámina 9. M= Morfotipo 99, 108, 109, 110, 111, 112, 114, 115 y 116. Escala 1cm.

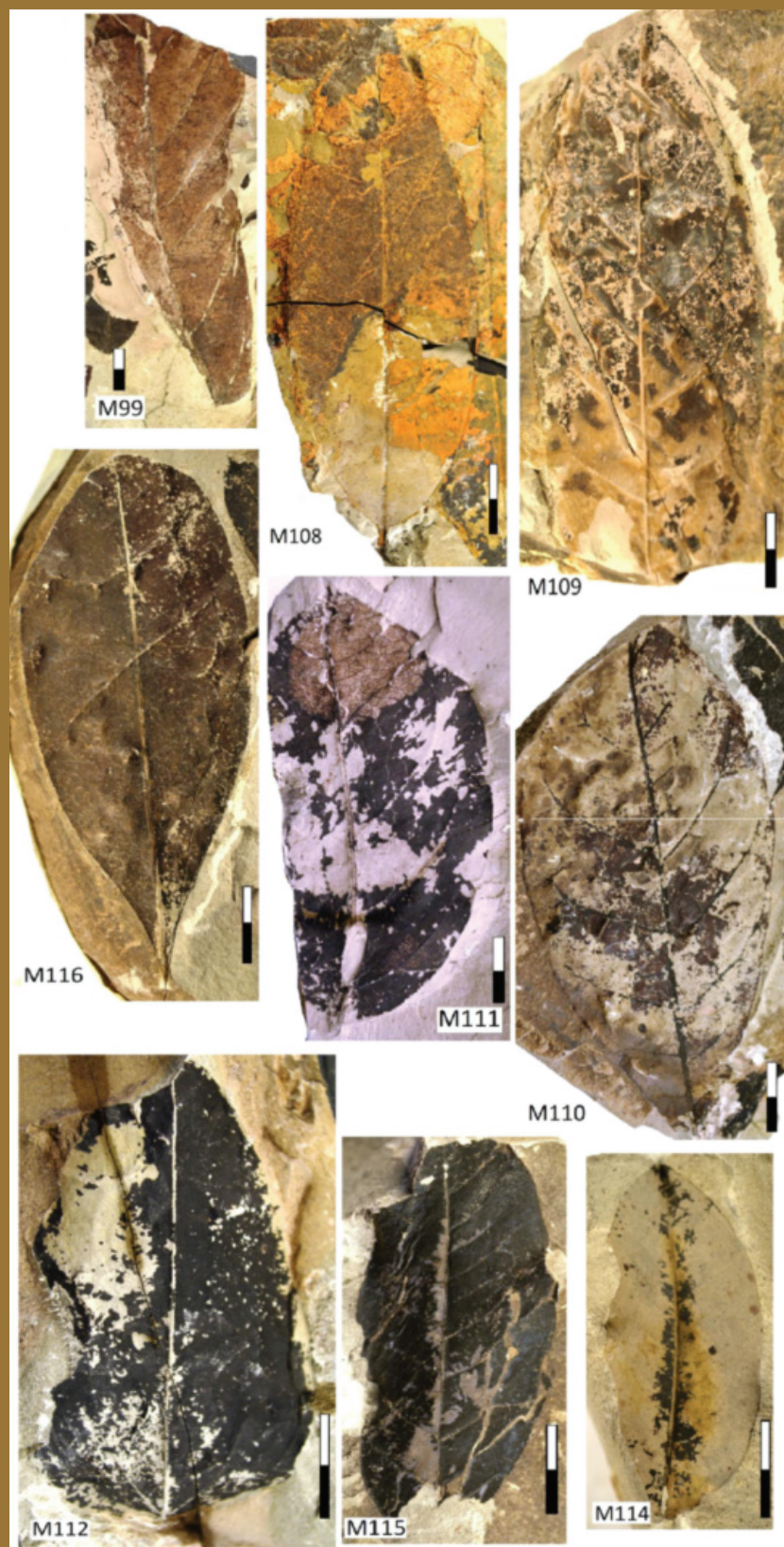


Lámina 10. M= Morfotipo 119, 119.1, 121, 123-129. Escala 1cm.

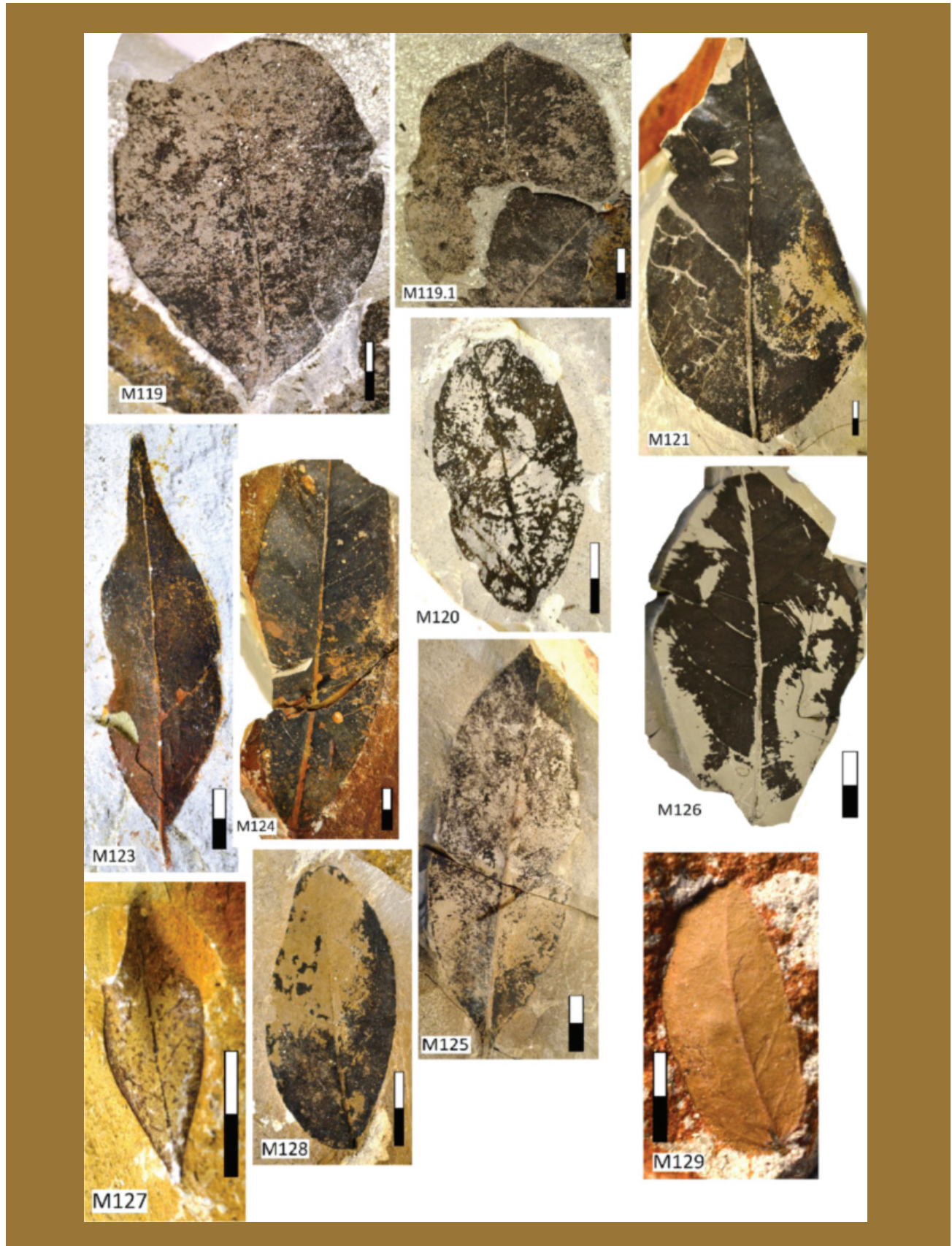


Lámina 11. M= Morfotipo 130-133, 136-140, 142, 143, 145 y 149 . Escala 1cm.

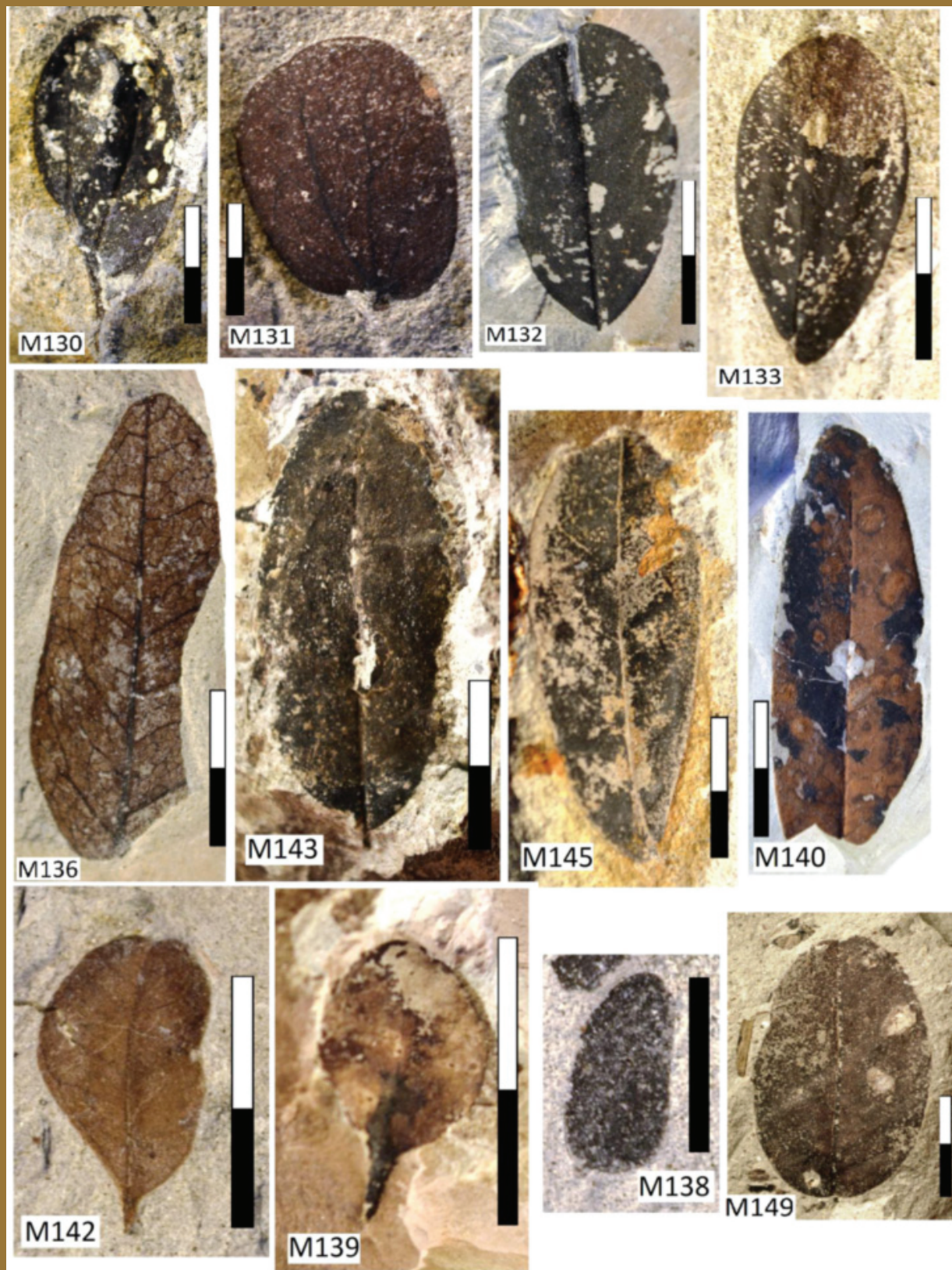


Lámina 12. M= Morfotipo 146-148,150, MEG1 Y MEG2 . Escala 1cm.

