ASPECTOS DE LA HISTORIA DE LA VEGETACIÓN DE MÉXICO CON BASE EN MACROFÓSILES DE ANGIOSPERMAS

SERGIO R. S. CEVALLOS-FERRIZ Y ALICIA SILVA-PINEDA

Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán; 04510 México D.F., México.

Resumen. La historia de la vegetación de México es conocida principalmente con base en extrapolaciones basadas en la flora actual y/o conocimiento paleobotánico realizado en otros países. Mientras que los macrofósiles comprueban que en el pasado, como en la actualidad, la flora de México tuvo relación con las de otras partes del mundo, su estudio evidencia que durante el Cretácico ésta tenía afinidad con las floras boreales, aunque varias de las plantas encontradas en estos sedimentos tienen relaciones filogenéticas cercanas con plantas que ahora crecen de manera natural en el hemisferio sur. En el Terciario la relación con las floras boreales se mantuvo, sugiriendo que, si bien algunas plantas se originaron en Gondwana, algunos de sus géneros o especies pudieron diferenciarse y aun tener una importante radiación en el hemisferio norte, como en el caso de ciertas Anacardiaceae y posiblemente algunas Leguminosae. Dentro de esta última familia, *Lysiloma* sugiere que taxa endémicos que hoy caracterizan a la vegetación de México tienen una larga historia, pues son conocidos del Oligoceno. Otra planta dentro de la familia, *Reinweberia*, señala la presencia de plantas que fueron endémicas de lo que hoy es el territorio nacional pero que se extinguieron, por lo que puede pensarse que la vegetación de México desde hace tiempo tiene un carácter distintivo. Los macrofósiles de angiospermas sugieren que sólo recientemente, posiblemente no hace más de 10 millones de años, se establecieron los tipos de vegetación que hoy reconocemos, aunque en el pasado pudieron existir formas semejantes.

Palabras clave: fósiles, historia, México, plantas, vegetación.

Abstract. The history of Mexican vegetation is mainly known through extrapolations based on its extant flora and/or paleobotanical work done in other countries. While macrofossils corroborate that in the past, as in the present, the Mexican flora had relationships with those of other areas, its study reveals that during the Cretaceous it had affinities with the boreal floras, though, some of the described plants have close phylogenetic relationships with plants now growing naturally in the southern hemisphere. During the Tertiary the relationship with the boreal floras continued, suggesting that if some taxa originated in Gondwana, at least some of their genera and species could differentiate and radiate in the northern hemisphere, as suggested by some Anacardiaceae and perhaps other Leguminosae. A legume, *Lysiloma*, suggest that endemic taxa that characterize the extant Mexican vegetation have a long history, since they are known from Oligocene sediments. Another plant of the same family, *Reinweberia*, also suggest that during the Tertiary there were endemic plants that became extinct, and underscores the fact that for a long time the Mexican vegetation have had a distinct composition. The macrofossils of angiosperms suggest that only recently, perhaps no more than 10 million years ago, the vegetation types recognized today were established, although, those of the past could be similar.

Key words: fossils, history, Mexico, plants, vegetation.

Aunque es bien sabido que los continentes y la vida sobre ellos tienen una historia larga y dinámica, poco se conoce acerca de las plantas de las cuales surge la vegetación actual de México. Datos aislados se han ido recabando a lo largo de cerca de 100 años de tra-

bajo con plantas fósiles. Sin embargo, se ha puesto más atención a plantas del Paleozoico y Mesozoico (Weber y Cevallos-Ferriz, 1995). En trabajos recientes, Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994 a) y Ramírez Garduño y Cevallos-Ferriz (1995) han resumido

la información que con base en macrofósiles se conoce sobre las plantas con flor fósiles de México. Mucha de la información que se refiere a este grupo de plantas fue obtenida principalmente por extranjeros en la primera mitad de este siglo, por lo que el material original se encuentra depositado en museos fuera de México. También, la información publicada se encuentra en revistas difíciles de conseguir, por lo que ésta no es accesible a todos los interesados, y por lo tanto, no siempre se ha tomado en cuenta en las reseñas históricas de la vegetación de México.

Aunque esta información se hubiera tomado en cuenta, las revisiones históricas hubieran sido un tanto equívocas, pues técnicas modernas de identificación de plantas fósiles han demostrado que un porcentaje muy alto, a veces superior al 75%, de las identificaciones hechas antes de los años setenta son erróneas aun al nivel de familia. No obstante, hacer una revisión taxonómica y continuar la colecta en las localidades, posiblemente permitiría tener una visión mucho más dinámica de la actual vegetación de México.

Los escasos trabajos realizados sobre las angiospermas fósiles de México en la segunda mitad de este siglo son mucho más confiables, aunque por ser limitados tan sólo permiten esbozar algunas ideas que trabajos futuros podrán ayudar a analizar. Diferentes porciones de la vegetación actual de México han sido explicadas como refugio o relicto de algunas otras vegetaciones, sin embargo, es necesario conocer con detalle cómo fue la vegetación ancestral de México para realmente fundamentar estas decisiones. Por ejemplo, se dice que una buena parte de la vegetación del sur de México representa un refugio de la flora Terciaria de América del Norte. Aunque las semejanzas son muchas y probablemente esta aseveración no se encuentre muy lejos de la verdad, cabe preguntarse qué tipo de vegetación existía antes de que se hiciera presente esta flora refugio en el sur de México. De la misma manera, en la actualidad crecen a lo largo de muchas cañadas en el territorio nacional floras que contrastan con las de sus alrededores, y que se utilizan como ejemplo de relictos. En este sentido cabe mencionar el trabajo de Lozano-García (1974) en el que estudiando hojas en travertinos de Apotla, Morelos, de edad muy joven, no logra identificar entre los fósiles a las plantas que actualmente crecen en ese cañón, lo que sugiere algunos cambios recientes al comparar la vegetación actual con la fósil. En un trabajo monográfico de gran calidad sobre las semillas y frutos de la Formación Clarno del Eoceno del oeste de América del Norte, Manchester (1994) refiere a la flora del Oligoceno de la localidad de Los Ahuehuetes, en Puebla, México, como un

refugio de las floras nortenas, debido a la presencia de taxa en común como son *Cedrelospermum* y *Eucomia*. En este punto vale la pena preguntarse si la vegetación de México siempre se ha formado a partir de procesos que dan lugar a refugios y/o relictos, o si tiene una historia distinta en la que se comparten elementos de otras floras con los suyos propios, dándole así un carácter distintivo a través del tiempo.

Marco geológico general

La distribución actual de los organismos sobre las tierras emergidas tiene una gran dinámica en la que el reparto de las masas continentales e islas es muy importante. Esta situación fue también significativa en el pasado, por lo que en los siguientes párrafos se presentan de manera sucinta algunos datos paleogeográficos que se consideran pertinentes a esta discusión. En virtud de que el registro fósil sólido de las plantas con flor inicia en el Cretácico inferior, los comentarios comenzarán en este período, en el que de manera definitiva se fragmenta la Pangea y en el que el vulcanismo también tiene importantes implicaciones para la discusión biogeográfica.

Uno de los modelos más recientes sobre el escenario continental durante el Cretácico propone dos fases mayores de reorganización de las placas, una hace aproximadamente 95 m.a. y la otra al final del período, hace 65 m.a. El sincronismo mundial de estas dos fases sugiere que la reorganización continental es iniciada por la subducción de los sistemas mayores de crestas o por la eliminación de las zonas de subducción debido al choque de los continentes.

En el Cretácico medio, Aptiano temprano, erupciones volcánicas masivas tienen lugar, dando como resultado el aumento de temperatura y de material del manto. Los basaltos que así emanaron formaron con el tiempo la mayoría de las placas oceánicas del oeste del Pacífico (Winterer, 1991). Estas erupciones se generalizaron a otros océanos, aumentando la producción de corteza oceánica en un 50 - 100 % durante un intervalo de tiempo que abarca de 125 a 80 m.a. La formación de las plataformas oceánicas, junto con el incremento en volumen de las crestas de los océanos Atlántico e Índico causó el incremento eustático más grande de nivel del mar desde el Paleozoico, mismo que se calcula en aproximadamente 250 m., lo que hizo que casi el 40 % de los continentes estuvieran inundados.

La expansión de la corteza oceánica en el Atlántico Sur inició en el Valanginiense (± 150 m.a.), aunque la apertura entre Sudáfrica y el sur de América del Sur se dio hace 130 m.a. (Scotese *et al.*, 1988). Esta apertura continuó hacia el norte y hacia el final del

Cretácico, entre 95 y 80 m.a., toda conexión entre África y América del Sur había cesado (Sclater *et al.*, 1977; Parrish, 1993). La parte central del Atlántico comenzó su formación en el Jurásico medio (± 178 m.a.), y para el Cretácico medio (± 110 m.a.) la apertura había llegado a la porción sur de Groenlandia, mientras que el estrecho de El Labrador comenzó a abrirse hace 95 m.a. (Scotese *et al.*, 1988). El Océano Ártico se formó por la rotación del norte de Alaska en sentido contrario de la manecillas del reloj, alejándose de las islas del ártico canadiense hace aproximadamente 131 a 110 m.a. (Rowley y Lottes, 1988).

Durante el Paleógeno (65 - 23 m.a.) el Atlántico tanto en el norte como en el sur continuó abriéndose, extendiéndose la separación de América del Norte y Eurasia, mientras que el Mar Noruego comenzó a abrirse en el Paleoceno. La formación de corteza oceánica en los mares de El Labrador y Tasman cesaron en ese tiempo. En el Neógeno ($\pm 23 - 0$ m.a.) se continuó con el desarrollo de la corteza oceánica y los océanos Atlántico e Índico se ampliaron.

El modelo de Pindell *et al.* (1988) propone que América del Norte y América del Sur divergieron entre el Jurásico medio y el Cretácico tardío (Campaniano). Algo que puede llamarse el Proto-Caribe se formó a consecuencia de esta separación continental en el Cretácico medio. La inserción de la placa Farallón entre América del Norte y América del Sur en el Cretácico medio resultó en un desplazamiento hacia el sureste del arco de las Antillas Mayores y la subducción de la corteza oceánica del Proto-Caribe (Ross y Scotese, 1988). A partir del Campaniano los movimientos relativos entre América del Norte y América del Sur han sido mínimos.

Durante el Paleógeno el movimiento de la placa Caribe continuó hacia el este con relación a América del Norte y América del Sur. Las perforaciones en mar profundo (deep-sea drilling) en Centro América sugieren que la circulación oceánica profunda se detuvo en el Eoceno tardío. Los cambios de sedimentos altamente silíceos del Eoceno medio en los Océanos Pacífico y Atlántico, a mucho menos silíceo en el Océano Atlántico durante el Oligoceno marca una restricción en la circulación interoceánica libre, sin embargo, la profundidad de ésta no se conoce (Donnelly, 1985). Al final del Eoceno, el Istmo Centroamericano formaba una estructura morfológica continua, pero no estaba emergente, por lo que no necesariamente debe pensarse en un corredor continuo entre América del Norte y América del Sur (Pindell *et al.*, 1988).

La aparición del Istmo de Panamá, uniendo de manera definitiva a América del Norte y América del Sur se da en el Neógeno. En un estudio reciente Duque-Caro (1990) sugiere que en las costas del sur

de América Central y el norte de América del Sur se pueden distinguir tres secuencias estratigráficas mayores. Del Oligoceno superior al Mioceno medio se infiere de los sedimentos un ambiente pelágico y hemipelágico, sugiriendo la presencia de océanos abiertos y profundos con circulación libre y activa. A partir de la parte superior del Mioceno medio y hasta el Plioceno inferior hay un cambio abrupto en la batimetría, lo que sugiere que durante este tiempo existieron algunas islas que pudieron haber facilitado el intercambio biótico entre América del Norte y América del Sur. Finalmente, en el Plioceno temprano el Istmo de Panamá emerge facilitando el intercambio de organismos entre las dos Américas.

Posibles rutas de intercambio biótico

La distribución de los dinosaurios en el Cretácico atestigua la presencia de dos mares epicontinentales en los continentes del hemisferio norte, y un puente en el Pacífico Norte, a través de Beringia, aunque aparentemente este puente se suspendió al final del Cretácico como lo sugiere la ausencia de Ceratopsidae en Asia (Cox, 1974). Este panorama geográfico tiene respaldo en cuanto a la distribución de mamíferos, ya que América del Norte había recibido para el final del Cretácico a varias familias de placentados y multituberculados asiáticos, sin embargo, es llamativo que varias familias Norte Americanas no pudieron cruzar, por lo que Kielan-Jaworowska (1974) propone una ruta con fuertes corrientes favoreciendo el movimiento hacia el este, y dificultando el movimiento hacia el oeste.

De los 60 géneros de mamíferos conocidos del Eoceno inferior de Europa, 34 también ocurren en América del Norte, y de estos sólo dos son compartidos por Europa y Asia. Esta situación sugiere una conexión directa a través del Atlántico Norte entre Europa y América del Norte, pero en la que Asia estaba aislada de Europa por un mar que unía al océano Ártico con el Tethys vía el estrecho de Turgai. En el Eoceno medio la unión con América del Norte se rompe por el aumento de la corteza oceánica en el mar Noruego (McKenna, 1975). Hacia el final del Eoceno las faunas norteamericanas y europeas sufren un gran cambio. Las formas arcaicas (multituberculados, varios roedores y titanoterios) de América del Norte desaparecen y son reemplazadas por cánidos, félidos, mustélidos, tapiroides, y rhinocerotidos que cruzaron vía Beringia (Webb, 1985). En Europa sucede un fenómeno similar. De acuerdo con McKenna (1983) casi todas las nuevas formas europeas tienen clara afinidad con elementos asiáticos o norteamericanos, sugiriendo que existió una nueva conexión de

Lámina 1: *Figura 1.* Fruto relacionado con la familia Musaceae (familia del plátano), con edad aprox. de 70 m.a.a.p., *Striatornata*, del Cretácico superior de Coahuila. *Figuras 2 - 4.* Frutos de *Tricostatocarpon* del Cretácico superior de Coahuila relacionados con las plantas actuales ave del paraíso y plátano. *Figura 5.* Infrutescencia de una planta del Cretácico superior de Coahuila emparentada con plantas de la familia Pandanaceae. *Figura 6.* Infrutescencia de una planta relacionada con la familia de los alcatraces actuales, que creció en los alrededores de Saltillo, Coah., hace aprox. 70 m.a.a.p. *Figura 7.* Corte longitudinal de una semilla, contenida en un coprolito, con una cámara aérea típica de la planta actual *Caltha*. *Figura 8.* Corte de una muestra de pedernal del Cretácico superior de Sonora mostrando raíces de palmera con distintas orientaciones. *Figura 9.* Impresión de un fruto alado de *Cedrelopspermum* colectado en la localidad Los Ahuehuetes, representa a una planta extinta de la familia Ulmaceae. *Figura 10.* Fruto alado de una planta que tuvo una amplia distribución geográfica en el Terciario y ahora se encuentra restringida a China, *Eucommia*. *Figuras 11-12.* Comparación de células contenedoras de cristales en el fruto de *Eucommia* actual (*Figura 11*) y fósil (*Figura 12*).

tierra firme. El retiro del mar epicontinental pudo facilitar esta situación, además de que Beringia estuvo activa como puente, aunque al parecer de manera intermitente.

Existen una serie de indicaciones de migraciones de vertebrados no marinos entre América del Norte y América del Sur durante el Cretácico terminal y el Paleoceno (± 70 a 56 m.a.). Se ha inferido que los dinosaurios hadrosaurios y ceratópsidos, así como probablemente los mamíferos condilartos migraron de norte a sur. En contraste, durante este tiempo los peces lepisosteidos, lagartijas teiidas e iguanodontas, serpientes anilidas y boideas, dinosaurios titanosaurios, y peces osteoglósidos y ariides, se movieron del sur al norte. Sin embargo, muchos de los organismos que vivieron en esa época no migraron, sugiriendo que el puente que utilizaron los migrantes era discontinuo y de una forma u otra seleccionó a las formas capaces de hacer el viaje. Este puente de conexión entre América del Norte y América del Sur pudo haber sido facilitado por las Antillas Mayores y la Cresta Aves, que formaban un arco magmático.

El gran intercambio biótico americano se da en el Plioceno-Pleistoceno, aunque poco antes, durante el Mioceno terminal existe evidencia de escasa migración hacia el norte, como lo atestiguan la presencia del perezoso terrestre en América del Norte, y hacia el sur, como lo sugiere la invasión del mapache y roedores cricétidos a América del Sur. Aparentemente el intercambio biótico tuvo su máximo durante el Blancano (2.8 - 2.6 m.a.), y le siguió en importancia otro intercambio durante el Irvingtoniano (2.0 - 1.9 m.a.). En el Pleistoceno, hace 1.4 m.a. es evidente otro intenso intercambio biótico.

La conexión entre África y América del Sur se ha reconocido desde hace tiempo para poder explicar la semejanza de ostrácodos no marinos tanto en Brasil como en África tropical (Krömmelbein, 1965). Además se conocen dos géneros de cocodrilos no marinos del Aptiano distribuidos del noreste de Brasil y Nigeria, y entre estas porciones del mundo existe también una gran similitud entre las tortugas. En el Cretácico superior esta conexión se termina, pero aparentemente continúan existiendo dos rutas basadas en islas. Hacia el norte se encuentra la de Ceará-Sierra Leona, mientras que hacia el sur Río Grande-Cresta Walvis servía de puente.

Durante el Paleógeno existe evidencia de intercambio faunístico de América del Sur a América del Norte, como lo muestra la presencia de ciertos edentados, notoungulados, y unitaterios. Existe además evidencia de intercambio en el Oligoceno, en el que intervienen capibaras, puercoespines y coypus. Algunos autores piensan que éste se llevó a cabo directamen-

te entre las Américas, sin embargo, evidencia reciente sugiere que el movimiento se realizó a través del Atlántico Sur, antes del Oligoceno.

Macrofósiles de angiospermas de México

Pocas son las floras contenedoras de plantas con flor que han sido estudiadas en México, y de éstas muchas de las identificaciones tienen que ser revisadas. Del Cretácico se conocen dos zonas en el estado de Coahuila. En la porción sur, se han colectado en sedimentos del Campaniano frutos permineralizados con semillas *in situ*, semillas permineralizadas contenidas en coprolitos, e impresiones de hojas. Entre los frutos de estas localidades sobresalen dos tipos relacionados con Zingiberales (figuras 1 a 4). *Striatornata sanantoniensis*, que está relacionada con Musaceae (figura 1) y *Tricostatocarpon silvapinedae* (figuras 2 a 4), aunque es asignable al orden es difícil de identificar dentro de alguna familia con base en el conocimiento actual. Al discutir sobre la relación de estos frutos con otros fósiles previamente reportados de otras partes del mundo, Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz (1994) señalan que *S. sanantoniensis* se relaciona con otros frutos de Musaceae encontrados hasta la fecha únicamente en Laurasia, asignados al género *Spirematospermum*. Ellos notan además, que este tipo de fruto es común en Europa en donde aparece en el Santoniano (85 m.a.) y desaparece en el Neógeno, mientras que en América del Norte este fruto se conoce del Campaniano (70 m.a.) de Carolina del Norte. El único otro registro de órgano reproductivo conocido de las Musaceae proviene del Eoceno medio de Oregon. Con base en semillas se identificó a *Ensete oregonense* (Manchester y Kress, 1994). En contraste con la estrecha relación taxonómica y cercana distribución geográfica de *Striatornata* y *Spirematospermum*, *Tricostatocarpon* encuentra su más cercano taxón en *Musa cardiosperma* de la India, colectado en sedimentos del Maastrichtiano (65 m.a.) de las series Deccan Intertrappean. Esta relación entre plantas que crecieron en Laurasia (*Tricostatocarpon*) y *Gondwana* (*M. cardiosperma*) apoya la hipótesis de Raven y Axelrod (1974) acerca de que el orden se originó en Gondwana de donde tuvo una rápida radiación en el Cretácico, volviéndose un elemento común de algunas floras de Laurasia. El registro fósil de órganos vegetativos del orden, aunque es frecuentemente cuestionado, apoya también esta idea. Sin embargo, es notoria la ausencia en el registro fósil de Gondwana de plantas indiscutiblemente relacionadas con Musaceae, mientras que éste es abundante en Laurasia, sugiriendo que si bien el orden pudo tener un origen gondwánico, posiblemente esta familia se di-

Lámina 2: *Figura 13.* Fruto de *Prosopis* colectado en la localidad Los Ahuehuetes. *Figura 14.* Vaina de *Mimosa* con una semilla claramente expuesta. *Figura 15.* Corte transversal de la madera de *Mimosoxydon* del Oligoceno de la Formación El Cien, B.C.S. *Figura 16.* El fruto de *Sophora* colectado en sedimentos del Oligoceno de los alrededores de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Figura 17.* Una *Sophora* actual para comparar con la figura 16. *Figura 18.* Una planta endémica de México en el Oligoceno de Puebla, *Lysiloma*, representada por su fruto. *Figura 19.* Una planta aparentemente endémica y extinta de México, *Reinweberia*.

ferenció en Laurasia de donde en tiempo posterior regresó a Gondwana.

Interesante en esta flora del sur de Coahuila es también la presencia de frutos de Pandanaceae (figura 5), una familia ampliamente distribuida en la actualidad en los trópicos del Pacífico Sur. Los macrofósiles asignados a esta familia son escasos. En 1942 Dorf señala la presencia de hojas en el Cretácico superior de Wyoming, aunque esta identificación tiene que ser corroborada (Hotton *et al.*, 1994). Frutos permineralizados de la India, colectados en las series Deccan Intertrappean han sido asignados a la familia y comparados con *Pandanus*. Cuando menos cinco especies se han descrito, aunque en una revisión Nambudiri y Tidwell (1978) sugieren reconocer sólo tres, mismas que aun necesitan mayor comparación para establecer si realmente son distintas. Este registro fósil también compartido entre Gondwana y Laurasia vuelve a sugerir que por alguna razón Laurasia durante el Cretácico fue importante en la radiación de un grupo que hoy primeramente ocupa el hemisferio sur. En el registro palinológico *Pandanites* refuerza esta idea, aunque a diferencia del fruto de la India comparado con *Pandanus*, el polen parece tener mayor relación con *Freyinetia*. Aquí cabe mencionar que el fruto del Campaniano de Coahuila tiene características que lo relacionan con el orden, pero no puede ser asignado a un género actual particular.

Un tercer fruto de Coahuila se ha asignado a la familia Araceae (figura 6). Desafortunadamente este es de los pocos registros de la familia del Cretácico, el resto del registro fósil es Terciario. En los sedimentos del Maastrichtiano de Coahuila, como compresiones carbonosas Weber (1972) reportó estructuras reproductoras semejantes a las de esta familia. El registro palinológico confiable sugiere la presencia de la familia en el Mioceno superior (Muller, 1981), sin embargo, macrofósiles de semillas apoyan que las tribus Monsterae, Lasieae y Pothoideae, así como la subfamilia Pistoideae ya estaban diferenciadas en el Oligoceno (Reid y Reid, 1915; Nikitin, 1944; Dorofeev, 1958, 1963; Rásky, 1964), y que la tribu Lasioideae se puede reconocer desde el Eoceno medio. Hojas de la tribu Philodendreae y espádices de la tribu Acoreae son también conocidos del Eoceno medio de América del Norte (Dilcher y Daghlán, 1977; Crepet, 1978). De acuerdo con la distribución actual del grupo, éste pudo haberse originado en el oeste de Gondwana-Laurasia, sufriendo después una gran extinción en África. Aunque el registro fósil ayuda poco a decidir sobre el origen del grupo, es interesante que hacia el final del Cretácico y durante el Terciario esta familia que actualmente se distribuye principalmente en los subtrópicos y trópicos tuviera una amplia dis-

tribución en Laurasia. Su distribución en el pasado sugiere, como lo hacen los grupos anteriores, que el hemisferio norte fue una importante zona en la que se desarrollaron plantas que hoy ocupan áreas geográficas completamente distintas a las que favorecieron el desarrollo de sus antecesores.

Dentro de un coprolito colectado en los sedimentos del Campaniano de los alrededores de Coahuila, se identificó una semilla muy semejante a las de *Caltha* (Ranunculaceae; figura 7). Comparten la presencia de una cámara aérea que puede ayudar a la flotación de las semillas. El orden Berberidales, al que pertenecen las Ranunculaceae, tiene de acuerdo con su distribución actual origen en Laurasia, tan sólo se piensa que Menispermaceae pudo haber tenido su origen en Gondwana; sin embargo, existe la posibilidad bastante fuerte de que esto no sea real. El escaso registro fósil de Ranunculaceae limita su contribución al entendimiento del origen y diversificación del grupo, sin embargo, su presencia en el Campaniano de Coahuila continúa apoyando el hecho de que durante aquel tiempo muchos grupos se vieron favorecidos en su desarrollo y evolución en el hemisferio norte.

Poco trabajo sistemático se ha realizado con las plantas conservadas como compresiones carbonosas del Maastrichtiano de Coahuila. No obstante, algunas hojas tienen similitud con las de las Menispermaceae, grupo al que se hizo referencia en el párrafo anterior. Otras han sido comparadas con Lauraceae, una familia que aparentemente tiene su origen en Gondwana, aunque a los géneros *Persea*, *Sassafras*, *Listea* y *Lindera* se les supone laurásicos. El material de Coahuila tiene un mayor parecido con *Sassafras* y *Listea*. Esta relación vuelve a señalar que si bien una familia pudo originarse en Gondwana, algunos de sus taxa pudieron desarrollarse en Laurasia.

El registro fósil de Arecaceae es amplio y controvertido (figura 8). Del Cretácico de México se han reportado cuando menos dos tipos distintos de hojas, tres de tallos, dos de raíces, y una inflorescencia o infutescencia. El origen del grupo se supone en el oeste de Gondwana, aunque establecer la dirección y tiempo de aparición de los distintos taxa es hasta la fecha complicado. Importante para la discusión de este trabajo es remarcar que un grupo primeramente subtropical a tropical en la actualidad tuvo en el pasado una importante radiación en el hemisferio norte.

Identificaciones recientes de plantas con flor fósiles del Terciario de México incluyen a aquellas de la localidad Los Ahuehuetes, en las cercanías de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Entre las plantas del Cretácico de México hay algunas que claramente sugieren una relación entre las floras boreales. Entre las plantas

Terciarias hay otras que continúan apoyando una cierta continuidad entre las floras del norte de América del Norte y las zonas tropicales del hemisferio norte. Por ejemplo, la presencia de una Ulmaceae extinta, *Cedrelospermum manchesteri* (figura 9), ha permitido dar mayor fuerza a la idea de que el taxón radía a partir

de un fenómeno de vicarianza en la población ancestral que separó a un linaje europeo y otro americano en tiempos pre-eocénicos. La comparación de estos linajes ha permitido postular la presencia de paralelismos evolutivos, como puede ser el aumento en la talla de sus frutos a través del tiempo. También se ha

Lámina 3; *Figura 20.* Hoja de *Karwinskia* con manchas oscuras típicas del taxon colectada en la localidad Los Ahuehuetes. *Figuras 21-22.* Hojas de *Pseudosmodium* mostrando su variabilidad durante el Oligoceno, de los alrededores de Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Figura 23.* Corte transversal de la madera de *Tapirira* colectada en el Oligoceno de Baja California Sur. *Figura 24.* Fruto de una planta *insertae sedis* relacionada con *Statzia*, sólo conocida de Alemania y México. *Figura 25.* Corte transversal de la madera de *Copaiferoxylon*, cuyos representantes crecen en la actualidad en América del Sur y África.

podido evidenciar cómo a través del tiempo un carácter puede fijarse en algunas poblaciones. Así, mientras que en Europa, los frutos de *Cedrelospermum* tienen los carpelos unidos distalmente formando una sola ala, en América del Norte éstos tienden a estar separados, formando dos alas, conforme el material es más joven. El registro fósil y la distribución actual de los miembros de la familia sugieren que ésta tuvo su origen en el hemisferio norte.

Eucommia constans, otra planta con fruto alado, recientemente descrita de la localidad de Los Ahuehuetes (figuras 10-12), refuerza la relación que existió entre las floras tropicales y aquellas de las zonas boreales del hemisferio norte. La amplia distribución del género en el Paleógeno inferior del hemisferio norte y su presencia en el Paleogéneo Superior de las zonas tropicales sugiere con mayor fuerza la continuidad e influencia de las floras norteñas en la región sur de América del Norte. Sin embargo, como se discutirá más adelante, continúa siendo problemático establecer una correlación entre la distribución temporal y espacial de los taxa y la vegetación.

Otras plantas fósiles de la localidad Los Ahuehuetes que apoyan una íntima relación entre las floras Terciarias de las zonas tropicales con las boreales de América del Norte son algunas Leguminosae (figuras 13 y 14, 16, 18 y 19). Aunque con base en evidencia neobotánica se cree que *Prosopis* se originó en África, pues ahí crece el representante menos especializado del género, *P. africana*, el registro fósil del taxón durante el Terciario se conoce sólo de Laurasia (figuras 13). Como en casos anteriores, es posible que el grupo se originara en Gondwana, pero al parecer durante el Terciario en Laurasia se dieron una serie de condiciones que promovieron su desarrollo, favoreciendo que *Prosopis* colonizara la zona tropical de América del Norte a través de alguna ruta laurásica.

De manera similar, el registro fósil de Mimoseae sugiere que Laurasia, durante el Terciario, fue importante para la radiación de grupos que ahora son importantes en América Central y América del Sur. Que la dispersión y diversificación del grupo era activa en el Eoceno medio del norte de América del Norte lo evidencian la presencia de estructuras reproductoras como *Protomimosoidea buehnanensis* Crepet y Taylor y *Eomimosoidea plumosa* Crepet y Dilcher; un fruto de *Eliasofructus clabornensis* Herendeen y Dilcher, y los folíolos de *Duckeophyllum eocenicum* Herendeen y Dilcher del sureste de Estados Unidos. Que el grupo estaba presente durante el Oligoceno en áreas geográficas que siguen siendo ocupadas por él lo muestra la presencia del fruto de *Mimosa tepexana* en el Oligoceno de Puebla (figura 14), la madera de *Mimosoxylon tenax* (figura 15), en el Oligoceno-Mioceno

de Baja California Sur y Oaxaca, y los granos de polen de *Mimosa* sp. en el Plioceno de Veracruz.

El trópico americano ha sido sugerido como uno de los mayores centros de diversificación de la tribu Sophoreae (Crepet y Herendeen, 1992). El registro fósil del grupo apoya fuertemente esta sugerencia, además de reconocer que la diferenciación entre los géneros *Sophora* y *Styphnolobium*, cercanamente relacionados, ya se había dado en el Terciario. Frutos, hojas y folíolos de Sophoreae se conocen del Eoceno medio del sureste de Estados Unidos y del Oligoceno de Oregon, además, folíolos del grupo se han reportado del Mioceno de Alaska. También se conocen, aunque su identificación debe ser reevaluada, folíolos de *Sophora* de estratos terciarios de Venezuela y República Dominicana (Berry, 1916, 1921, 1922, 1924). La presencia de *Sophora sousae* en el Oligoceno de Puebla (figuras 16 y 17), región geográfica en la cual sigue creciendo el género, sugiere que la historia de algunos taxa hoy típicos de la vegetación de México tienen una larga historia geológica.

Evidencia sobre plantas que de una u otra forma ayudan a caracterizar a la vegetación de México y que tienen una larga historia geológica la brinda la presencia de *Lysiloma mixteca* en los sedimentos oligocénicos de los alrededores de Tepexi de Rodríguez, Puebla (figura 18). Que este sea el único registro fósil del género que se conoce hasta el momento puede ser explicado parcialmente por su distribución geográfica actual, limitada a México, el sur de Estados Unidos, América Central y el Caribe, en donde el trabajo paleobotánico generalmente ha sido escaso, o bien, a que su reconocimiento indiscutible se basa en los frutos, que para ser distinguidos de otros afines requieren de la presencia de un replum separándose del resto del fruto. Cualquiera que sea la causa, es importante que este fósil vuelve a señalar que algunos de los elementos de la vegetación actual de México tienen una larga historia.

De la misma localidad de Los Ahuehuetes y también relacionada con las Leguminosae se conoce un fruto, *Reinweberia ornithopoides*, que aunque guarda cierta semejanza con Papilionoideae no es posible asignarlo a algún miembro actual de la subfamilia (figura 19). Sin embargo, su presencia introduce otro elemento importante para el entendimiento de las floras terciarias que se desarrollaron en el territorio nacional. Si en el pasado se pueden reconocer una serie de plantas que son casi exclusivas del territorio nacional, no es imposible que en ese tiempo existieran también plantas endémicas de México. Posiblemente, *R. ornithopoides* pertenezca a este grupo de plantas que dan a la vegetación del pasado de México un carácter particular.

El género *Karwinskia* tiene en la actualidad también algunas especies prácticamente endémicas de México y ha sido recolectado de los sedimentos de la localidad Los Ahuehuetes (figura 20). Su registro fósil, escaso y controvertido, se conoce del suroeste y sureste de Estados Unidos. El de la primera región geográfica requiere de ser revaluado, mientras que el de la segunda fue descrito como un género nuevo debido a la complejidad al reconocer sus especies con base en caracteres foliares únicamente. El estudio hecho con el material de Los Ahuehuetes, basado en un análisis fenético agrupa a los fósiles con las especies actuales de *Karwinskia* y deja a un lado a los géneros *Rhamnus* y *Berchemia*, dando confianza a esta determinación y volviendo a establecer la presencia de taxa comunes entre lo que hemos llamado el norte y el trópico de América del Norte.

De la familia Anacardiaceae se conocen de México cuando menos dos géneros con base en macrofósiles. Aunque el origen de la familia se ha pensado en Gondwana, algunos de sus taxa aparecen en el registro fósil en el Eoceno u Oligoceno de América del Norte. De la localidad Los Ahuehuetes se han reconstruido hojas de *Pseudosmodium* a partir de folíolos dispersos (figuras 21 y 22), documentando la gran variabilidad que se da en las hojas y folíolos de los taxa de esta familia. Apparently el taxón de Puebla representa una especie nueva y vuelve a marcar la presencia en el pasado geológico de plantas actuales típicas de muchas regiones de México. Interesante es también la presencia de *Tapirira* en el Oligoceno de Baja California Norte (figura 23), Oligoceno-Mioceno de Baja California Sur y Oligoceno de Chiapas. *Tapirira*, una planta que en la actualidad crece del sur de México hacia América del Sur, tiene su registro más antiguo en el Eoceno de América del Norte, y éste se vuelve más joven conforme más sureño es el registro.

Plantas del registro fósil que en cuanto a su distribución pasada o actual plantean problemas biogeográficos interesantes incluyen a una planta de la localidad semejante a *Statzia* (figura 24), Los Ahuehuetes y *Copaiferoxylon* (figura 25), de la Formación El Cien de Baja California Sur, ambas con edad oligocénica. La planta semejante a *Statzia* está representada por estructuras reproductoras conocidas de México y Alemania. En ninguna otra parte de Europa o América del Norte ha sido reportada, aunque otras plantas colectadas junto con *Statzia* son frecuentemente documentadas de otras localidades. Esta situación llama la atención pues en ambas zonas geográficas se han colectado fósiles de manera abundante por más de 150 años. Por otra parte, *Copaiferoxylon* se conoce sólo de su madera, pero la planta

actual a la que se parece de manera más cercana, *Copaifera*, crece de manera natural actualmente en Brasil y África. Su registro fósil es escaso, se le conoce del Oligoceno de Túnez y el Mioceno de Somalia. Sin embargo, en el material de Túnez se reportan canales radiales en la madera, que es un carácter ausente en las plantas actuales, por lo que de manera confiable esta planta sólo se conoce de México y Somalia.

Discusión

La ausencia de información paleobotánica relacionada con las plantas con flor en México creó un vacío de conocimiento en el que parecía que durante algún tiempo no crecieron plantas, o que su distribución fue muy restringida, en lo que hoy es el territorio nacional. Aunque esta situación era difícil de aceptar, la falta de datos hizo recurrir a extrapolaciones que si bien generaron hipótesis de trabajo interesantes, tenían que ser corroboradas con fósiles. La acumulación de trabajo neobotánico detallado ha permitido recientemente reexaminar estas hipótesis, aportando más datos sobre el origen de algunos elementos de la flora actual de México (v.g., Rzedowski, 1992, Wendt, 1993).

El escaso registro fósil discutido en este trabajo aporta algunos puntos interesantes. En primer término, señala la presencia de varias localidades fosilíferas que ya han comenzado a aportar información. Aquí cabe señalar que además se conocen otras localidades en los estados de Coahuila, Chiapas, Chihuahua, Jalisco, Oaxaca, Sonora y Veracruz con fósiles cuya edad varía del Cretácico al Terciario. Desde luego, los travertinos cuaternarios ampliamente distribuidos en la República Mexicana serán una fuente de información muy importante en el entendimiento de la historia de la vegetación de México.

De las localidades conocidas se desprende, aunque no fue discutido en las páginas anteriores, que a partir del Oligoceno, y seguramente con anterioridad, existían diferentes tipos de vegetación. Para la Formación El Cien, de Baja California Sur, se ha postulado que los caracteres anatómicos de la madera sugieren la presencia de una vegetación que crecía en un ambiente semejante al de las selvas bajas caducifolias del Pacífico Sur de México, aspecto que se ve reforzado en parte por la composición florística hasta ahora conocida en la que se han detectado plantas relacionadas con *Copaifera*, *Mimosa*, una probable *Acacia* (Leguminosae), *Ficus*, *Maclura* (Moraceae), y *Tapirira* (Anacardiaceae). En contraste, en la localidad de Los Ahuehuetes, en el estado de Puebla, el conjunto florístico sugiere la presencia de una vegetación se-

mejante a un chaparral, compuesto entre otras plantas por algunas emparentadas con *Mimosa*, *Sophora*, *Prosopis*, *Lysiloma*, *Reinweberia* (Leguminosae), *Cedrelospermum*, *Magdalenophyllum* (Ulmaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae), *Karwinskia* (Rhamnaceae), *Cercocarpus* (Rosaceae), y *Statzia* (insertae sedis). Aunque no se discutieron los fósiles de algunas localidades del Oligoceno-Mioceno de Veracruz y Oaxaca por que requieren de una revisión taxonómica, es importante señalar que el tamaño de sus hojas y la presencia en algunos de ellos de puntas de goteo sugieren la presencia de una vegetación con un carácter más tropical que las dos anteriores. Es importante señalar que se evitaron términos usados para la descripción de la vegetación actual para describir a la vegetación del pasado. Esto obedece a que si bien ciertas características sugieren el desarrollo de tipos de vegetación semejantes a las actuales, la composición florística no siempre se correlaciona de manera cercana. Por ejemplo, en la flora de Puebla que es la mejor conocida hasta ahora hay elementos que en otras floras fósiles se han reportado en conjuntos paleoflorísticos en los que la humedad en el ambiente de la paleocomunidad parece ser notablemente mayor. Además, en las localidades hasta ahora estudiadas con mayor detalle aparecen algunos elementos "exóticos" que van dando a las paleofloras características peculiares, por lo que es necesario continuar aportando información que permita en su oportunidad decidir el tipo de vegetación.

En cuanto a los elementos "exóticos" mencionados en el párrafo anterior son importantes dos tipos, uno que señala la presencia de plantas endémicas probablemente extintas y otro que sugiere que en la zona tropical de América del Norte se originaron algunos taxa. Dentro del primer tipo son importantes *Reinweberia* y la planta semejante a *Statzia*. *Reinweberia* fue comparada ampliamente con material actual y fósil y no se encontró algún género que compartiera sus características. La planta semejante a *Statzia* tiene en el Oligoceno de Alemania un taxón del que parece ser vicariante, más no coespecífico, además de que en la actualidad no existe un taxon que reúna las características de esta planta fósil, por lo que se le tiene por el momento como *insertae sedis*.

Dentro del segundo grupo hay algunas plantas que no se habían reportado previamente en el registro fósil, y cuya distribución actual está más ligada con la porción sur de América del Norte, así como América Central y América del Sur. Entre ellas están *Lysiloma*, y *Pseudosmodingium*. Si bien se puede argumentar que su desconocimiento previo en el registro fósil se puede deber a falta de muestreo o a la dificultad de identificación, es un hecho que su primer y único

registro fósil se encuentra en la localidad Los Ahuehuetes de Puebla, lo que sugiere que su origen y diversificación se dio en la porción tropical de América. Sólo el tiempo y trabajo futuro podrá dar mayor fuerza o corregir esta observación.

Existe otro grupo de plantas que crecieron en el pasado en México, algunas de las cuales forman parte de su vegetación actual, pero que también se conocen del registro fósil de la porción norte de América del Norte, formando parte de la llamada flora boreotropical Terciaria del Hemisferio Norte. Entre ellas hay formas relacionadas con *Sophora*, *Prosopis*, *Mimosa*, *Acacia* (Leguminosae), *Ficus* (Moraceae), *Tapirira* (Anacardiaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Cedrelospermum* (Ulmaceae), *Karwinskia* (Rhamnaceae), y *Cercocarpus* (Rosaceae). Estas plantas obviamente muestran que durante el Terciario la vegetación de México compartía muchos elementos con las floras nortenas, lo que sugiere que la vegetación de este tiempo en México representaba una extensión hacia el sur de la flora boreotropical, en la que los elementos "exóticos" dan una composición particular a la flora boreotropical del sur del Hemisferio Norte.

Como resultado de la relación de la flora de la zona tropical de América del Norte con la flora boreotropical es de esperar que la flora Terciaria de la primera región tenga relaciones con las floras de Europa y Asia. En repetidas ocasiones se ha discutido la semejanza entre las floras de Europa y Asia con la de América del Norte, también se han señalado posibles rutas y tiempos de migración de las plantas. Desafortunadamente la información que tenemos de las plantas fósiles, con base en macrofósiles, en el sur de América del Norte es aún insuficiente para aseverar si esta extensión hacia el sur de la flora boreotropical se da al mismo tiempo en que esta flora es dominante del paisaje en latitudes altas, o si su presencia hacia el sur se debe a cambios en factores abióticos cuando aquello que se pudiera llamar flora boreotropical típica comienza a desaparecer.

Las plantas fósiles que han servido para la discusión de la vegetación del pasado de México muestran que, como en el presente, ésta estuvo compuesta por elementos que llegaron de otras zonas geográficas, en ocasiones lejanas, como pueden ser Europa y Asia. Aún existen plantas con distribución que aunque sugieren esta relación, como *Statzia*, su distribución biogeográfica plantea interesantes problemas. Otras plantas sugieren además, una cierta relación con la flora de Gondwana en la que la biogeografía plantea distribuciones por explicar, como lo muestra la presencia de *Copaiferoxylon* en Baja California Sur y Somalia. La presencia de plantas fósiles no reportadas con anterioridad de otras zonas geográficas es otro

elemento importante de la vegetación del pasado de México, que tiene semejanza con la presencia de elementos endémicos en la actualidad. La evidencia que ahora se tiene sobre el posible origen de algunos taxa en latitudes bajas de América del Norte sugiere que esta zona geográfica fue un sitio importante para el desarrollo, diversificación y radiación de algunos linajes.

Literatura citada

- Berry E.W. 1916. The Lower Eocene floras of Southeastern North America. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 91:1-481.
- Berry E.W. 1922. Tertiary Fossil plants from Venezuela. *Proceedings of the U.S. National Museum* 59:553-579.
- Berry E.W. 1923. Miocene fossil plants from Southeastern Mexico. *Proceedings of the U.S. National Museum* 62:1-27.
- Berry E.W. 1924. Middle and Upper Eocene floras of southeastern North America. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 92.
- Cox C.B. 1974. Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *Journal of Biogeography* 1:75-94.
- Crepet W.L. 1978. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: an aroid inflorescence. *Review of Palaeobotany and Palynology* 25:241-252.
- Crepet W.L. and Herendeen P.S. 1992. Papilionoid flowers from the Early Eocene of Southeastern North America. En: *Advances in legume systematics: 4. The fossil record*. Herendeen P.S. and Dilcher D.L. Eds. The Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 43-55.
- Dilcher D.L. y Daghlán C.P. 1977. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: *Philodendron* leaf remains. *American Journal of Botany* 64:526-534.
- Donnelly T.W. 1985. Mesozoic and Cenozoic plate evolution of the Caribbean region. En: *The great American biotic interchange*. Stehli F.G. and Webb S.D. Eds. Plenum Press, New York. pp. 3-16.
- Dorf E. 1942. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region: II. Flora of the Lance Formation at its type locality, Niobrara County, Wyoming. *Publication of the Carnegie Institute of Washington* 58:79-168.
- Dorofeev P.I. 1958. Novye dannye ob oligocenovos flore d. Rezenki v Zapadnoj Sibiri. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 123:171-174.
- Dorofeev P.I. 1963. *Terticnye flory Zapadnoj Sibiri*. Izd. Nauk SSSR, Moskva, Leningrad. (en ruso).
- Duque-Caro H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiology in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77:203-234.
- Hotton C.L., Leffingwell H.A. and Skvarla J.J. 1994. Pollen ultrastructure of Pandanaceae and the fossil genus *Pandaniidites*. En: *Ultrastructure of fossil spores and pollen*. Krumm M.H. and Doyle J.A. Eds. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 173-191.
- Kielan-Jaworowska Z. 1974. Migrations of the Multituberculata and the Late Cretaceous connections between Asia and North America. *Annals of the South African Museum* 64:231-243.
- Krömmelbein K. 1965. Neue, für Vergleiche mit Westafrika wichtige, Ostracoden-Arten der brasilianischen Bahia-Serie (Ober Jura/Unter Kreide) in Wealden Fazies. *Senckenbergiana Lethaia* 46:1772-1813.
- Lozano García S. 1974. *El travertino de Apotla, Edo. de Morelos. Un estudio paleobotánico y paleoecológico*. Tesis, Facultad de Ciencias UNAM. 59pp.
- Magallón-Puebla S., and Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteri* from Mexico. *Review of Paleobotany Palynology* 81:115-128.
- Magallón-Puebla S., and Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994b. *Eucommia constans* n.sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. *International Journal of Plant Sciences* 155:80-95.
- Magallón-Puebla S., and Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994c. Fossil legume fruits from the Tertiary strata of Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 72:1027-1038.
- Manchester S.R. 1994. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon. *Palaeontographica Americana* 58:1-205.
- Manchester S.R. and Kress, W.J. 1993. A fossil banana, *Ensete oregonense*, based upon seeds from the Eocene of North America and its biogeographic implications. *American Journal of Botany* 80:1264-1272.
- McKeena M.C. 1975. Fossil mammals and Early Eocene North Atlantic land continuity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:335-353.
- McKeena M.C. 1983. Holartic landmass rearrangements, cosmic events, and Cenozoic terrestrial organisms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70:458-489.
- Muller J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Botanical Review* (Lancaster) 47:1-142.
- Nambudiri E.M. y Tidwell W.D. 1978. On probable affinities of *Viracarpus* Sahni from the Deccan Intertrappean flora of India. *Palaeontographica Abt. B.* 166:30-43.
- Nikitin P.A. 1944. Akvitanskaya flora Lagernogo Sada. *Izdat. Tomskogo Universitate* 7:11-14.
- Parrish J.T. 1993. The palaeogeography of the opening South Atlantic. En: *The Africa-South America connection*. W. George and Lavocat R, Eds, Clarendon Press, Oxford, 8-27.
- Pindell J.L., Cande S.C., Pitman W.C., Rowley D.B., Dewey, J.F., LaBercque J. and Haxby W. 1988. A plate-kinematic framework for models of Caribbean evolution. *Tectonophysics* 155:121-138.
- Ramírez-Garduño J. L. and Cevallos-Ferriz S. R. S. 1995. Leaves with Anacardiaceae /Sapindaceae affinity from

- Tertiary strata near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* **82** (Suplement):90.
- Raven P.H. and Axelrod D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**:539-673.
- Rázky K. 1964. Studies of Tertiary plant remains from Hungary. *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. Pars Mineral. Paleontol.* **56**:63-69.
- Reid C. y Reid E.M. 1915. The Pliocene floras of the Dutch-Prussian Border. *Med. Rijksop. Delfstoffen* **6**:1-178.
- Rodríguez-de la Rosa R.A. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994. Upper Cretaceous zingiberalean fruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico. *International Journal of Plant Sciences* **155**:786-805.
- Ross M.I. and Scotese C.R. 1988. A hierarchical tectonic model of the Gulf of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics* **155**:139-168.
- Rowley D.B. and Lottes A.L. 1988. Plate-kinematic reconstruction of the North Atlantic and Arctic: Late Jurassic to present. *Tectonophysics* **155**:73-120.
- Rzedowski J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias* **6**:47-56.
- Scater J.G., Hellinger S. and Tapscoth C. 1977. The paleobathymetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the present. *Journal of Geology* **85**:509-552.
- Scotese C.R., Gahagan L.M. and Larsen R.L. 1988. Plate tectonic reconstruction of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. *Tectonophysics* **155**:27-48.
- Velasco de León P. y Cevallos-Ferriz S. R. S. 1995. Leaves similar to those of *Karwinskia* (Rhamnaceae) from Tertiary strata near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* **82** (Suplement): 94.
- Webb S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: *The great American biotic interchange*. Stehli F.G. and Webb S.D. Eds. Plenum Press, New York, 351-386.
- Weber R. 1972. La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México. *Boletín Sociedad Geológica Mexicana* **33**:5-19.
- Weber R. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 1995. Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México. *Boletín Sociedad Botánica México* **55**:141-148.
- Wendt T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. and Fa J. Eds. Oxford University Press, New York. pp. 595-680.
- Winterer E.L. 1991. The Thetian Pacific during Late Jurassic and Cretaceous Times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **87**:253-265.