

Aunque cada vez existe mayor información sobre las plantas que habitaron en el pasado en lo que hoy es México, son muchos los huecos que persisten, además de que en ellos se contemplan ideas distintas sobre lo que pudo haber sido la historia de la vegetación del país.

Esta situación se explica mediante el enfoque que los distintos autores proponen para explicar esta historia. Cuando se utiliza como marco de referencia la vegetación actual existe una tendencia a describir la vegetación del pasado con los mismos parámetros, lo que se traduce en que se describan selvas siempre verdes, caducifolias, subcaducifolias, bosques de pino-encino, sabanas, chaparrales, etc., que tienen con-

notaciones particulares para la vegetación actual, aunque en ocasiones los verdaderos límites de estos tipos de vegetación sean difíciles de precisar. Si a pesar de que se cuenta con toda la información potencial para interpretar y definir a las comunidades actuales existen problemas para lograr un consenso en cuanto a lo que éstas son y significan, es aún más difícil compararla con las comunidades fósiles, de las que se tiene información relativamente parcial.

Esta práctica se ha basado en el principio del actualismo biológico, cuya premisa en los estudios paleontológicos es que los fenómenos que observamos en la actualidad pueden ser estudiados en el pasado. Si bien el actualismo biológico

es real y sigue vigente en los estudios paleontológicos y paleobiológicos, su interpretación debe ser cuidadosa. Por ejemplo, se debe aceptar que cuando se habla de angiospermas (plantas con flor), o algún otro grupo de plantas, éstas deben cumplir con una serie de características que las incluyan en el grupo, haciendo de su edad geológica un factor secundario a su definición. Sin embargo la forma en la que interactuaban con otros organismos las angiospermas del Cretácico comparadas con las actuales sí pudo tener cambios importantes, o aún más, la manera en que eran seleccionadas las plantas pudo tener aspectos distintos comparada con las formas actuales. Baste señalar que los es-

## LAS PLANTAS CON FLORES

S e r g i o R . S . C e v a l l o s F e r r i z



Héctor Hernández-Campos.

tudios paleoecológicos basados en la fisiología de las hojas del Cretácico y parte del Paleogeno requieren ser calibrados para que puedan equipararse con aquellos del resto del Terciario y Cuaternario. Por ejemplo los anillos de crecimiento de la madera de las plantas con flor aparecen hasta el Eoceno, casi 80 millones de años después del primer reporte del grupo en el registro fósil y el tamaño de las semillas se incrementa del Cretácico al Paleogeno.

En contraste con la sobrevaloración del actualismo biológico, una segunda opción es reconstruir la vegetación haciendo uso del registro fósil como la fuente de información primaria. Mientras que conocer y entender los distintos aspectos de la bio-

logía de las plantas actuales es importante para entender la biología del pasado, ir demostrando las diferencias que existieron a través del tiempo requiere aumentar la cautela en las interpretaciones con base en el material fósil. Los ejemplos del párrafo anterior demuestran grandes diferencias entre las plantas del Cretácico y las actuales, pero se puede añadir, por ejemplo, el hecho de que la dispersión de frutos o semillas por medio de animales fue importante sólo hasta el Eoceno. Los frutos de las Zingiberales (incluye al plátano y al ave del paraíso) del Cretácico respaldan esta idea, pues se ha notado que a diferencia de sus contrapartes actuales éstos tenían muchas semillas de tamaño

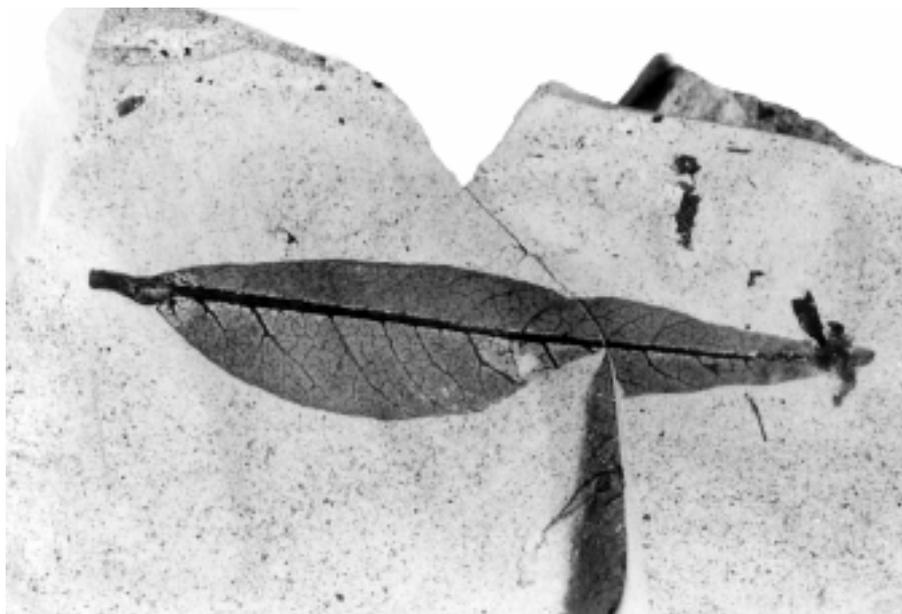
pequeño, carecían de arilo y la capa mecánica de la semilla ocupaba un lugar distinto en la cubierta. Los frutos cretácicos de Pandanacea (pandano, pah, Yucatán) también sugieren diferencias importantes en cuanto a la dispersión y germinación de sus propágulos comparados con los mecanismos que se observan en las plantas actuales del grupo. En las Haloragaceae también se han detectado diferencias importantes en la construcción del fruto entre las plantas fósiles y las actuales. En conjunto, la información muestra cambios importantes entre las plantas del Cretácico y las actuales, aún más, entre las plantas del Cretácico y las del Paleogeno. Si a esta información se añade el conocimiento que se tiene sobre la evolución de la flor durante el Cretácico y el Terciario, el panorama se vuelve aún más complejo, pero apoya la idea de que los procesos que moldearon a las angiospermas fueron los mismos que influyen sobre estas plantas en la actualidad, siendo la forma en la que actuaron lo que varía.

## EN EL REGISTRO FÓSIL

José Luis Ramírez

### CRETÁCICO

Aún es poco lo que se puede decir de la flora cretácica de México, pero es importante tener en mente que varias de las plantas estudiadas con detalle sugieren fuertemente la cercanía de Laurasia y Gondwana, y/o una historia más larga que la sugerida por su registro fósil conocido. Hay plantas de grupos que se postula se originaron en el Hemisferio sur, que tienen representantes en la parte sur de Laurasia, y en ocasiones más hacia el norte, como lo demuestra la presencia de frutos de Musacea (familia del plátano) en sedimentos del Cretácico superior en lo que hoy es Carolina del Norte. También se ha encontrado polen de Pandanaceae en el sur de Canadá. La cercanía de estas masas continentales se había postulado con anterioridad, sobre todo porque el registro polínico así lo sugería, pero la presencia de macrofósiles es más contundente. La distribución de estas plantas también sugiere que estos grupos pudieron haberse originado antes, cuando las placas con-



Hoja de Pistacia

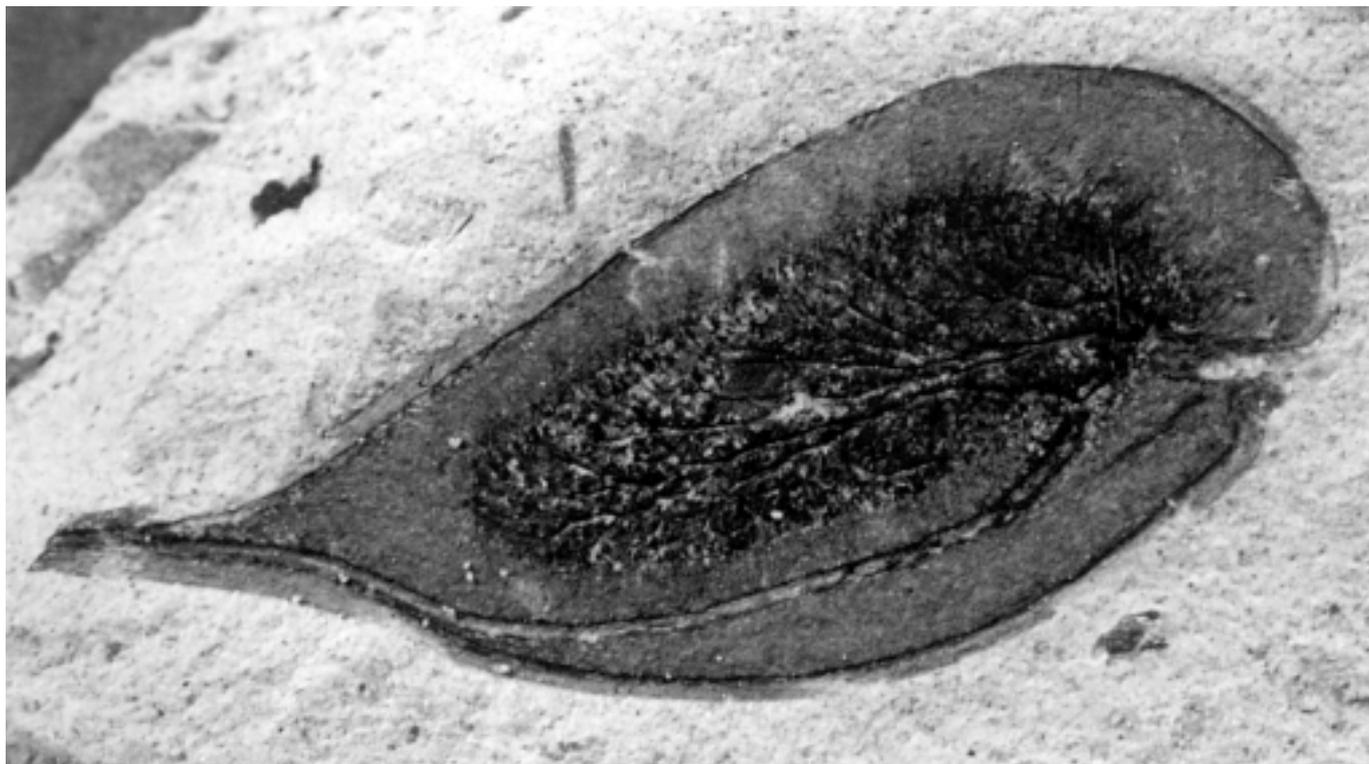


Foto de Eucommia

continentales estaban aún más cercanas. Llama la atención que en sedimentos del Cretácico inferior de México prácticamente no se han reportado angiospermas, siendo que una de las hipótesis más aceptadas sobre el origen del grupo sugiere que éstas iniciaron su desarrollo en latitudes bajas. Seguramente esta imagen del registro fósil cambiará cuando se realice trabajo paleobotánico y palinológico formal de estos sedimentos, ya que en este tiempo las plantas con flor formaban el componente menos representado dentro de las paleocomunidades.

Aunque las plantas mejor estudiadas del Cretácico de México se relacionan con grupos que se originaron en el Hemisferio sur, la presencia de semillas muy semejantes a las de *Caltha* (Ranunculaceae, familia del botón de oro y oreja de ratón) dentro de un coprolito en sedimentos del Cretácico superior de Coahuila, es una evidencia clara de que también se encuentran plantas que pertenecen a grupos que se originaron en el Hemisferio norte. La formulación de una propuesta sobre la organización de estas comunidades basadas en las angiospermas es aún prematura,

pero es un hecho que la diversidad es considerable, había organismos acuáticos y otros que crecían cerca de los cuerpos de agua. Es importante señalar la presencia de coníferas que crecían en estas zonas bajas, en las cercanías de los cuerpos de agua, aparentemente bajo condiciones distintas en las que se desarrollan la mayoría de sus representantes actuales. No se puede descartar que existieran plantas que crecían en zonas altas, alejadas de las zonas de depósito que ahora se conocen como localidades fosilíferas, pero el trabajo y la información disponible de las localidades mexicanas no permiten hacer esta distinción. No obstante, discusiones paleoecológicas basadas en los fósiles del Cretácico superior de Coahuila han sido sugeridas, pero éstas tienen un gran contenido de interpretación con base en ambientes actuales. Posiblemente las localidades del oeste de México, en contraste con las del este, representen zonas de mayor altura, pero por el momento ésta no se puede determinar.

Si se compara lo poco que se conoce de la flora cretácica del occidente y oriente de México, es obvio que comparten la pre-

sencia de algunos géneros. Como sucede con las plantas actuales, las especies de un mismo género pueden estar adaptadas a ambientes con características distintas, o bien, una misma especie puede tener una amplia tolerancia ambiental. El hecho de que en ambas zonas geográficas hayan convivido palmeras, *Podocarpus*, Taxodiaceae (familia del ahuehuete y el sabinero) o Cupressaceae (familia del ciprés) y *Parahyllanthoxylon* (planta extinta relacionada con el copal), tan sólo señala la necesidad de aumentar nuestro conocimiento sobre la ecología de estas plantas. Por ejemplo, el suelo en el que se desarrollaron las plantas en cada una de estas zonas debió haber sido distinto, pues la roca madre es diferente en las dos regiones, y por el estudio de las plantas actuales es bien sabido que el suelo puede desempeñar un papel importante en su selección. Mientras que en la región de Coahuila la secuencia sedimentaria y su contenido fósil apoyan la hipótesis de que el material se depositó en una planicie costera en la que se reconocen ambientes marinos, salobres y dulceacuícolas, los depósitos vulcano-sedimentarios de So-

nora, y probablemente de Baja California, sugieren la presencia de ambientes dulceacuícolas únicamente. El conocimiento geológico del área no permite, por el momento, conocer qué tan alto, respecto al nivel del mar, se desarrollaron las cuencas en las que el material vulcanosedimentario y las plantas fósiles fueron depositadas. Es importante tener presente que debió existir cierta influencia oceánica sobre las comunidades que dieron origen a estos yacimientos fosilíferos, pues mientras que unos se encontraban cerca de la costa oeste del mar epicontinental (Cannon Ball Sea), otras pudieran haber estado influidas por el océano Pacífico.

Desde el punto de vista biogeográfico los fósiles de ambas zonas son interesantes, ya que su hallazgo corrobora la hipótesis acerca de la larga y complicada historia de algunos grupos de plantas. Grupos de plantas como las Zingiberales (en donde se incluye Musaceae), Pandanaceae, Araceae (familia del alcatraz) y Haloragaceae tienen su centro de origen, de acuerdo con estudios hechos con plantas actuales, en el Hemisferio Sur. Sin embargo, el macrofósil más antiguo conocido de las dos últimas familias se encuentra en el Hemisferio norte, precisamente en Coahuila y Sonora. En contraste, los otros dos grupos de plantas comparten la presencia de taxa tanto en el Hemisferio sur (India) como en el del norte (Coahuila, Estados Unidos y Europa) durante el Campaniano. La idea de que durante el Mesozoico los continentes del Hemisferio norte y del sur estuvieron lo suficientemente cerca como para permitir la presencia de algunos taxa en ambas regiones geográficas, ha sido confirmada por evidencia encontrada en la Formación Tepalcatepec en los estados de Colima y Michoacán con la presencia de *Afropollis* (Winteraceae, familia de la chachaca, Oaxaca) en estratos del Albiano. Este hallazgo refuerza la idea de la proximidad de las regiones ecuatoriales de Gondwana y Laurasia a través del Tethys. Por otra parte, en las calizas del Aptiano temprano de la Formación Tlayua, la presencia

de *Retimonocolpites* (Laurales, familia del aguacate) sugiere que la diversificación temprana de este grupo, con más de 2 500 especies actuales, con centros de diversificación importantes en el Sudeste asiático y Brasil comenzó cuando los continentes del norte y sur se encontraban relativamente cerca uno de otro. Otros ejemplos que apoyan la proximidad de estas masas continentales son *Tricolpites* sp. (Hamamelidae, familia del liquidámbar) y *Jugella* sp. (similar a *Spathiphyllum*, Araceae) en la Formación Gran Tesoro en Durango. Aunque la edad de esta formación se ha considerado jurásica, la pre-

*Las plantas mejor estudiadas del Cretácico de México se relacionan con grupos que se originaron en el Hemisferio sur; la presencia de semillas semejantes a las de Caltha dentro de un coprolito de Coahuila, es una evidencia de que también hay plantas originarias del Hemisferio norte.*

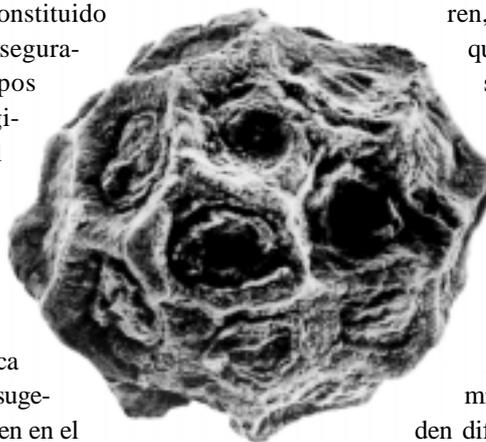
sencia de estos granos de polen sugieren que hay que reevaluarla, pues ahora se considera que la presencia de estas plantas permite correlacionar los sedimentos portadores de los granos de polen con estratos de Norteamérica de edad Albiana. La falta de resolución estratigráfica no permite decidir cuál es el fósil más viejo, lo que por sí sólo no significaría encontrar el lugar de origen de un grupo, pero si plantea que durante este tiempo, o poco tiempo antes, existieron puentes que permitieron la comunicación entre los dos hemisferios. No queda aun claro cómo estuvo constituido este puente, pero seguramente estos grupos de plantas se originaron antes del Campaniano.

Si, por ejemplo, se tomara en cuenta la diversidad de un taxón en una zona geográfica determinada para sugerir su lugar de origen en el Campaniano, tal como se ha

hecho con las plantas actuales, podría postularse que la familia Musaceae se originó en el Hemisferio norte, ya que en éste se encuentran varias especies de *Spirematospermum* y *Striatornata* (plantas relacionadas con el plátano y el ave del paraíso). Aún más, de acuerdo con Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, lo que hoy se incluye en *Spirematospermum* podría incluir varios géneros de Musaceae. Un razonamiento semejante se podría hacer con las Pandanaceae, pero en este caso su origen, al examinar el registro fósil del Campaniano, sería en la India en donde varias especies (aproximadamente 5) han

sido descritas como pertenecientes a *Virocarpum* (planta extinta relacionada con el pandano). Aunque el número de especies en este grupo se sigue discutiendo, otros registros fósiles del grupo sólo se conocen de Norteamérica, en donde polen, una hoja, y el fruto de Coahuila han sido asignados a la familia Pandanaceae. Los macrofósiles más antiguos de Araceae se han reportado en Coahuila, aunque de acuerdo con las plantas actuales su centro de origen es en África, lo que da origen a una situación semejante a la de los dos grupos anteriores. Estos datos sugie-

ren, en primer término, que cualquiera que haya sido el puente que permitió el intercambio de plantas durante el Campaniano funcionó en ambas direcciones, y segundo, que si bien un taxón puede originarse en un sitio, miembros de éste pueden diferenciarse posteriormente en otros lugares.



Fruto de Araceae

Familia/Género	Cretácico			Eoceno				OI	OI-Mi		Mioceno				P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Alismataceae															
<i>Sagittaria</i>				○											
Araceae															
cf. <i>Manicaria</i>	*														
Infrutescencia			*												
<i>Jugella</i>	○														
<i>Spathiphyllum</i>	○													○	
Cyperaceae				○										○	
Dioscoreaceae															
<i>Rajania</i>														○	
Gramineae				○	○			○	○	○				○	○
Liliaceae	○			○	○				○					○	
Smilacaceae															
<i>Smilax</i>														○	
Musaceae															
<i>Tricostocarpum</i>			*												
Palmae	○			○	○			○	○					○	✓
cf. <i>Astrocaryum</i>														○	
cf. <i>Attalea</i>														○	
cf. <i>Brahea</i>														○	
cf. <i>Chamaedora</i>														○	
cf. <i>Maximiliana</i>														○	
cf. <i>Manicaria</i>			*												
<i>Palmoxylon</i>	X	X	X		X				X						
<i>Phoenicites</i>		✓													
<i>Sabalites</i>		✓	✓												
Pandanaceae			*		○										
Strelitziaceae															
<i>Striatornata</i>			*												
Restionaceae															
<i>Aglaoredia</i>				○											
Acanthaceae															
<i>Bravisia</i>														○	
<i>Justicia</i>														○	
Agavaceae				○											
Amaranthaceae															
<i>Iresine</i>														○	
Amaranthaceae/ Chenopodiaceae				○	○				○					○	
Anacardiaceae				○											
<i>Anacardites</i>														✓	
<i>Comocladia</i>														○	
<i>Haplorhus</i>				✓											
<i>Pistacia</i>				✓											
<i>Pseudosmodium</i>				✓											
<i>Rhus</i>				✓											
<i>Tapirira</i>									*	X					
Annonaceae															
<i>Annona</i>														✓	
Apocynaceae															
<i>Allamanda</i>														✓	
<i>Apocynophyllum</i>														✓	
<i>Rabdadenia</i>				○											
Aquifoliaceae															
<i>Ilex</i>				○				○			○	○		○	
Betulaceae	○	○	○	○	○		○		○	○	○				
<i>Alnus</i>	○			○					○	○	○			○	
Berberidaceae															
<i>Berberis</i>				✓											
<i>Mahonia</i>				✓											
Bignoniaceae															
<i>Bignonoides</i>														*	
<i>Crescentia</i>														✓	
Bombacaceae															
<i>Bombacacidites</i>				○					○						
<i>Pachira</i>															
Boraginaceae				○											
<i>Pistilopollenites</i>	○	○	○						○	○					
<i>Tournefortia</i>														○	
Brunelliaceae															

Familia/Género	Cretácico			Eoceno				OI	OI-Mi		Mioceno				P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Brunellia</i>														✓	
Burseraceae															
<i>Bursera</i>				○					○	○	○	○			○
<i>Protium</i>															
Caryophyllaceae				○											
Chloranthaceae															
<i>Ascarina</i>	○	○													
<i>Hedyosmum</i>	○														○
Clethraceae				○											
Combretaceae															
<i>Combretum/Terminalia</i>															○
<i>Laguncularia</i>															○
Compositae										○					○
<i>Ambrosia</i>					○				○						
Connaraceae															
<i>Connarus</i>															✓
Cornaceae														○	
<i>Cornus</i>														○	
Cunoniaceae															
<i>Weinmannia</i>														○	
Dichapetalaceae															
<i>Dichapetalum</i>															○
Eucommiaceae					○										
<i>Eucommia</i>				✓						○					
Euphorbiaceae															
<i>Alchornea</i>															○
cf. <i>Bernardia</i>															○
<i>Drypetes</i>															✓
<i>Euphorbia</i>					○										
<i>Manihonites</i>															
cf. <i>Sapium</i>															○
cf. <i>Stillingia</i>															○
cf. <i>Tetrorchidium</i>															○
cf. <i>Tithymalus</i>															○
Fagaceae	○				○										
<i>Castanea</i>					○	○				○					
<i>Corylus</i>					○										
<i>Quercus</i>					✓									○	○
<i>Nothofagus</i>										○					
Flacourtiaceae															
<i>Casearia</i>															○
<i>Laetia</i>															○
Grossulariaceae															
<i>Phyllonoma</i>													○		
Guttiferae															
<i>Symphonia</i>															○
Haloragaceae															
cf. <i>Myriophyllum</i>			*												
Hamamelidaceae															
<i>Liquidambar</i>													○	○	*
Juglandaceae					○	○			○	○	○				
<i>Juglans</i>															○
<i>Alfaroa/Oreamunoa</i>														○	○
<i>Engelhardia</i>					○	○			○			○			
<i>Platycarya</i>					○										
Lecythidaceae															
<i>Gustavia</i>															○
<i>Lecythidophyllum</i>															✓
Lauraceae															
<i>Goepartia</i>															✓
<i>Lauraceophyllum</i>															✓
<i>Mespilodaphne</i>															✓
<i>Nectandra</i>															✓
cf. <i>Sassafras</i>															
Leguminosae															
<i>Acacia</i>					○					✓	X				○
<i>Bajacalifornioxylon</i>														X	
<i>Bahuinia</i>					✓										
<i>Cassia?</i>								*							
<i>Caesalpinia</i>					○										

TABLE 1. Fósiles de plantas con flor de 15 localidades del Cretácico y Terciario de México. 1 Fm. Tarahumara, Cretácico Superior, Son.; 2 Fm. Olmos, Cretácico Superior, Coah.; 3 Fm. Cerro del Pueblo, Cretácico Superior, Coah.; 4 Fm. Jackson, Eoceno temprano, Coah., N.L., Tamps.; 5 Loc. Ahuehuetes, Eoceno/Oligoceno, Puebla; 6 Fm. La Trinidad, Eoceno superior, Chiapas; 7 Fm. La Carroza, Eoceno, Nuevo León; 8 Fm. Rancho Berlin,

Familia/Género	Cretácico			Eoceno				OI	OI-Mi		Mioceno				P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Cercidium</i>					X										
<i>Copaiferoxylon</i>										X					
<i>Cordia</i>										○					
<i>Desmanthus</i>															○
<i>Dioclea</i>															✓
<i>Hymenea</i>										*					
<i>Indigofera?</i>							*								
<i>Inga</i>															✓
<i>Leguminosites</i>					✓										✓
<i>Lysiloma</i>					*										
<i>Mimosa</i>					*										○
<i>Mimosoxylon</i>											X				
<i>Prosopis</i>					*										
<i>Reinweberia</i>					*										
<i>Senna?</i>							*								
<i>Sophora</i>					*										
Lentibulariaceae															
<i>Urticularia</i>															○
Loranthaceae															
<i>Struthanthus</i>															○
Lythraceae															
cf. <i>Decodon</i> gp.						*									
<i>Cuphea</i>															○
Magnoliaceae	○	○													
<i>Liriodendrophyllum</i>			✓												
<i>Magnolia</i>															○
Malpighiaceae					○										○
cf. <i>Malpighia</i>															○
cf. <i>Mezia</i>															○
cf. <i>Hiraea</i>															○
Malvaceae															
<i>Hampea/Hibiscus</i>															
Melastomataceae															○
<i>Melastomites</i>															✓
Meliaceae					○										
<i>Cedrela</i>					✓										○
<i>Guarea</i>															○
Moraceae															
<i>Artocarpus</i>		✓													
<i>Chlorophora</i>										X					
<i>Coussapoa</i>															✓
<i>Dorstenia</i>															
<i>Ficus</i>										X					✓
<i>Maclura</i>										X					
Myricaceae															
<i>Eugenia/Myrica</i>					○										○
Myrtaceae	○				○	○									✓
Myrsinaceae															
<i>Heberdenia</i>															○
<i>Parathesis</i>															○
Onagraceae															
<i>Ludwigia</i>					○					○					○
<i>Fuchsia</i>					○					○					
Passifloraceae															
<i>Passiflora</i>															○
Pelliceraceae															
<i>Pellciera</i>						○	○	○							○
Platanaceae															
<i>Platanus</i>	○	○			○					○					
Polygalaceae					○										
cf. <i>Securidaca</i>															○
cf. <i>Bredemeyera</i>															○
Polygonaceae					○					○					
<i>Coccoloba</i>															
Pontederiaceae															○
Portulacaceae					○										
Rhamnaceae															
<i>Gouania</i>															✓
<i>Karwinskia</i>					✓										
<i>Karwinskia/Zizyphus</i>			*		*										

Familia/Género	Cretácico			Eoceno				OI	OI-Mi		Mioceno				P
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Ranunculaceae															
cf. <i>Caltha</i>			*												
<i>Thalictrum</i>															○
Rhizophoraceae					○			○	○			○	○	○	
<i>Rhizophora</i>									○		○				○
Rosaceae															
<i>Cercocarpus</i>					✓										
<i>Fallugia</i>					✓										
<i>Holodiscus</i>					✓										
<i>Moquillea</i>															✓
<i>Rubus</i>														○	
<i>Sorbus</i>					✓										
<i>Vauquelinia</i>					✓										
Rubiaceae															
cf. <i>Alibertia</i>															○
<i>Borreria</i>															○
<i>Faramea</i>														○	○
<i>Guettarda</i>															✓
<i>Hoffmania</i>														○	
<i>Psychotria</i>														○	
<i>Rondeletia</i>														○	✓
<i>Terebrantia</i>															○
Rutaceae															
<i>Fagara</i>															✓
Sabiaceae										○					
<i>Matayba</i>														○	
<i>Meliosma</i>														○	
Salicaceae															
<i>Populus</i>										✓					○
<i>Salix</i>										✓					
Sapindaceae															
<i>Allophylus</i>															○
<i>Cardiospermum</i>										✓					
<i>Cupania</i>															○
<i>Matayba</i>															○
<i>Melisoma</i>															○
cf. <i>Paullinia</i>															○
<i>Sapindus</i>										✓					
<i>Serjania</i>															○
Sapotaceae										○	○	○	○	○	
Simaroubaceae															
<i>Simarouba</i>															✓
Solanaceae															
<i>Solanum</i>														○	
Sterculiaceae															
<i>Buettneria</i>															○
<i>Rebesia</i>										○					
<i>Tremelodendron</i>										○					
Styracaceae															
<i>Styrax</i>															○
Symplocaceae															
<i>Symplocos</i>															○
Theaceae															○
<i>Cleyera</i>															○
Thymelaeaceae															
<i>Daphnopsis</i>															○
Tiliaceae															
<i>Mortoniodendron</i>															○
Typhaceae															
<i>Thypha</i>															○
Ulmaceae										○					
<i>Cedrelospermum</i>										○					
<i>Celtis</i>															○
<i>Magdalenophyllum</i>										✓					
<i>Ulmus</i>										○					○
Urticaceae										○					
Vitaceae															
<i>Cissus</i>															○

Oligoceno inferior, Chis.; 9. Fm La Quinta, Oligoceno superior-Mioceno inferior, Chis.; 10 Fm. El Cien, Oligoceno superior-Mioceno inferior, B.C.S.; 11 Fm. Méndez, Mioceno inferior-Mioceno medio, Chis.; 12 Fm. Ixtapa, Mioceno temprano-Mioceno medio, Chis.; 13 Fm. Presa de Malpaso, Mioceno, Chis.; 14 Fm. Tehuantepec, Mioceno; 15 Fm. Paraje Solo, Plioceno.-Pleistoceno. ○-polen, ✓-hoja, X-madera, \*-flor/fruto.

## TERCIARIO

Si comparamos las plantas del Eoceno con las del Cretácico es obvio que hay una “modernización” de ellas, que seguramente puede ser detectada en las comunidades del Paleoceno. Sin embargo, se debe tener claro que durante el Paleoge-

mientras en el occidente los terrenos volcánicos dominaban, lo que seguramente generaba prominencias de diferentes alturas, en el oriente, amplias planicies costeras con elevaciones mucho menores daban forma al paisaje. También durante el Paleogeno no existía el eje neovolcánico ni las sierras al sur de éste, además

del vulcanismo en el centro y oriente de México. Estas condiciones permiten pensar que las plantas y floras establecidas en latitudes más altas de Norteamérica pudieron aumentar su área de distribución hacia el sur con relativa facilidad. Aunque es mucho lo que nos falta por conocer de las plantas y la vegetación del Paleoceno en lo que hoy es México, es importante comprender que el registro fósil apoya la idea de una continuidad entre la flora de altas latitudes y la de bajas latitudes de Norteamérica. Esta continuidad tiene implicaciones fitogeográficas importantes, pues si en las altas latitudes de Norteamérica se ha demostrado que durante el Paleógeno su vegetación tuvo nexos importantes con la vegetación de Europa y Asia, es de esperarse que estas plantas tengan al menos algunos representantes en latitudes bajas de Norteamérica.

En el límite del Paleoceno-Eoceno de Tamaulipas, en la Cuenca de Burgos, Martínez-Hernández *et al.*, reportan la presencia de *Engelhartia* y *Platycaria* (plantas de la familia del nogal). Al analizar la distribución de estos taxa y tomando en cuenta el registro fósil, resulta que la distribución disyunta actual de *Engelhartia*, por ejemplo, puede explicarse mediante su extinción en varias regiones del Hemisferio norte, subsistiendo ahora sólo en Asia y México (Tamaulipas y Oaxaca). Si se acepta esta hipótesis, muchos de los taxa con afinidad asiática que crecen ahora en México, como *Melisoma* (palo blanco, Veracruz), *Turpinia* (manzanillo, Chiapas) y *Liquidámbar* pudieron haber llegado al territorio nacional en un periodo tan reciente como el Paleoceno-Eoceno, a través de los puentes del este y oeste de Norteamérica y su subsecuente desplazamiento hacia el sur.

Los estudios palinológicos de los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas sugieren que la vegetación que allí se estableció durante el Paleoceno-Eoceno era semejante a la del este de los Estados Unidos. Aún más, aparentemente esta flora alcanzó sitios más sureños. Los macro y microfósiles del Oligoceno de Puebla también atestiguan la expansión de las



Hoja de *Rhus*

no, en territorios que hoy forman México, existían condiciones de orografía, hidrografía, climatología, etc., completamente distintas a las actuales. En términos muy generales puede afirmarse que

de que lo que hoy se conoce como Península de Baja California estaba unida al continente. Desde luego, dentro de este panorama no se puede descartar la presencia de algunas elevaciones producto

floras de altas latitudes hacia las bajas latitudes de Norteamérica. Este panorama de la vegetación de México, que comienza a documentarse, nos hace preguntarnos sobre los factores que regían la distribución de estas floras.

Durante mucho tiempo se utilizó el modelo de las geofloras para explicar la distribución pasada y actual de las plantas y su forma de asociarse. Esta propuesta sugiere que las comunidades actuales tienen mucho tiempo de haberse formado (posiblemente desde el Cretácico) y que de acuerdo con los cambios climáticos, ambientales o geológicos se movieron como un todo de un área geográfica a otra, como lo planteó Axelrod en 1978. En contraste, más recientemente se propuso que, si bien se podía reconocer cierta homogeneidad en las floras terciarias, especialmente durante el Eoceno, las distintas comunidades detectadas en distintos momentos geológicos y en diferentes áreas geográficas se habían formado por el movimiento individual de las especies, dependiendo de la capacidad particular de migración y establecimiento de cada una, lo que dio origen al concepto de la flora boreotropical.

Tomando en cuenta la hipótesis de la flora boreotropical, más recientemente se ha documentado que durante la mayor parte del Eoceno existió un clima relativamente estable y uniforme en el Hemisferio norte, que aunado a la cercanía de los continentes o a la presencia de puentes formados por islas que los conectaban, permitieron la expansión de la distribución de las plantas más allá de su lugar de origen.

El oeste de Norteamérica se caracteriza por una intensa actividad volcánica que formó enormes depósitos fosilíferos que contienen muchos taxa de la llamada flora boreotropical desde el Eoceno, o antes. Este punto es importante para el entendimiento del origen de la vegetación de México, pues su vegetación durante el Paleógeno, por poseer elementos comu-

nes, puede entenderse como una extensión hacia el sur de la flora boreotropical, pero hay que verla como una extensión con características propias. Dichas características la da la forma en la que se asocian las plantas representantes de la flora de latitud mayor, —*Mimosa* (sensitiva, uña de gato), *Rhus* (sumaque), *Cedrelospermum* (planta extinta de la familia del olmo), *Eucommia* (planta que hoy sólo crece en China), *Karwinskia* (tullidora)— en conjunto con los elementos propios de las floras del sur de Norteamérica — *Reinweberia* (planta extinta de la familia del frijol), *Pseudosmodium* (tetlate, hincha huevos), *Comocladia* (cinco negritos, Chiapas)— La importancia de estos nexos resalta cuando se quiere explicar la presencia de plantas con afinidades asiá-

*En contraste con la sobrevaloración del actualismo biológico, se puede reconstruir la vegetación haciendo uso del registro fósil como la fuente de información primaria.*

ticas (*Eucommia*), africanas (*Copaifera*) o europeas (*Statzia*, planta extinta e *insertae sedis*) en la vegetación terciaria de México, pues su presencia se remonta a la conformación de la flora boreotropical en latitudes bajas de Norteamérica. Algunas de las plantas fósiles conocidas de México vivieron en latitudes mayores de Norteamérica, Asia y Europa, en donde tienen un excelente registro fósil como es el caso para *Cedrelospermum*, *Eucommia*, *Rhus*, *Mimosa*. Sin embargo, dos plantas, *Statzia* y *Pistacia* (pistache), un grupo con características particulares en sus hojas, llaman la atención, pues sólo se les conoce de dos zonas geográficas. Se han recolectado en Alemania, en Rott, y en México, en los alrededores de Tepexi de Rodríguez. Sin embargo, otros fósiles de plantas comunes a estas dos localidades se han encontrado en otras partes de Europa y latitudes altas de Norteamérica. La distribución disyunta de estas plantas in-

trduce interesantes problemas biogeográficos y biológicos. De hecho, si la edad de Eoceno que algunos autores atribuyen a los sedimentos poblados es correcta, el registro fósil sugeriría que dichas plantas se originaron en México y posteriormente pasaron a Europa, en donde se han encontrado en sedimentos más jóvenes, oligocénicos.

La presencia en México de plantas con origen en África puede explicarse mediante conexiones entre África-Asia-Norteamérica, o África-Asia-Europa-Norteamérica. Aunque no se puede descartar la posibilidad de que el intercambio de algunas plantas se realizara vía Sudamérica, a través de Centroamérica o las Antillas. Por el momento las vías de intercambio mejor documentadas son aquellas que se die-

ron por medio de los continentes del Hemisferio norte. En esta discusión es importante la presencia de madera fósil de *Copaiferoxylon* (planta de la familia del frijol) en Baja California Sur, pues en la actualidad sólo crece en África y en el este de Sudamérica. Su registro fósil, basado en made-

ras, señala que también vivió durante el Oligoceno en Túnez y en el Mioceno en Somalia, aunque debe aclararse que en el material de Túnez se describieron canales radiales, que no se conocen de la planta actual, por lo que el único registro confiable es el de Somalia. Esta misma planta se ha reportado del Plio-Pleistoceno del Golfo de México con base en el polen. Su presencia obviamente refleja nexos entre esta planta del Oligoceno-Mioceno de Baja California y las actuales de África y Sudamérica. Su distribución actual en el este de Sudamérica sugiere que ésta pudo haber sido una vía de intercambio entre los hemisferios, sin embargo no se puede descartar que haya llegado a México por el Norte. El hecho de que su registro fósil más antiguo se haya encontrado en Baja California Sur así lo sugiere. La ausencia de registro fósil fuera de las áreas mencionadas hace indispensable esperar a conocer un poco



Fruto de Eucommia

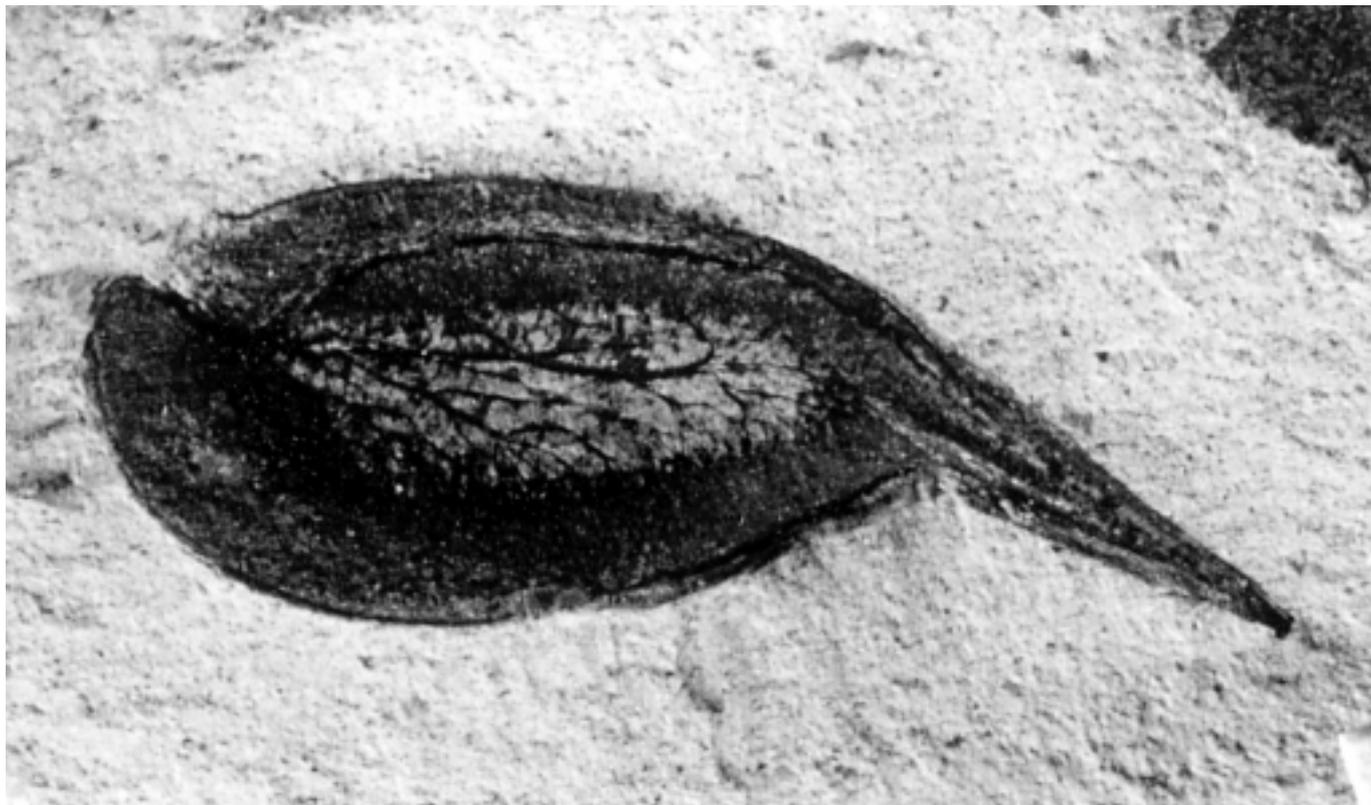
más sobre los lugares en los que habitó esta planta, para entender su distribución en ambos continentes y hemisferios.

Entender la continuidad y amplia distribución, temporal y espacial, de la flora boreotropical en latitudes bajas de Norteamérica es importante, pues no sólo permite comprender mejor el origen de la vegetación de México, sino también sustentar su importancia como un área activa en la diversificación y radiación de algunos taxa desde hace mucho tiempo. Por ejemplo, plantas relacionadas con *Tapirira* (jobo, Anacardiaceae, familia del mango), *Mimosa* y *Acacia* (algarrobo, Leguminosae) son conocidas en la actualidad de Norte y Sudamérica y las dos primeras están bien documentadas en el registro fósil en latitudes altas y bajas de Norteamérica. Durante el Oligoceno ya se habían manifestado los primeros esbozos del Eje Volcánico Transversal, lo que sugiere, entre otras ideas, que estas plantas atravesaron esta zona geográfica con anterioridad, o bien que fueron costeando hasta alcanzar la zona sur de México. Cualquiera

que haya sido la vía, para la discusión actual lo importante es qué elementos de la flora boreotropical estaban presentes hasta el sur de México en el Oligoceno, hace aproximadamente 20-25 millones de años. *Tapirira* es una planta interesante pues aunque a la familia se le ha asignado un origen gondwánico, el primer registro de *Tapirira* es del Eoceno de Oregón. Nuevas muestras señalan su presencia en el Eoceno en Wyoming, siguiendo una serie de reportes del Oligoceno y Oligoceno-Mioceno en Baja California, Baja California Sur y Chiapas, respectivamente. Esto es, el registro a través del tiempo muestra un desplazamiento hacia el sur. A este patrón de movimiento de plantas de norte a sur pudiera también añadirse *Copaifera*, de la que hablamos en el párrafo anterior, además de *Karwinskia* (Rhamnaceae). También importante, para visualizar este movimiento hacia el sur de algunas plantas, es la presencia de *Haplorhus* (de la familia del pirú) en el Oligoceno de Puebla. *Haplorhus* es en la actualidad una planta endémica de Perú, por lo

que su presencia allá sugiere que de alguna forma se trasladó de México a su actual lugar de desarrollo. Esto implica pensar en una distribución más amplia del género en el pasado geológico y su extinción en algún momento en las zonas al norte del Perú. Aunque esta idea resulta atractiva hay que encontrar una explicación a la forma en que la planta franqueó la separación que existía en aquel momento entre Norte y Sudamérica. Los modelos tectónicos actuales para la zona sugieren que difícilmente pudo haber intercambio de norte a sur, o en sentido contrario, antes de 3 m.a.a.p. Sin embargo, existen algunas propuestas que sugieren que durante el Terciario medio existieron islas que sirvieron como puente entre los dos continentes. Desafortunadamente no se conocen más fósiles de este género, pero como se verá adelante, y lo ejemplificaron *Copaifera*, *Tapirira* y *Karwinskia* arriba, *Haplorhus* no son las únicas plantas que necesitan una explicación para entender su distribución actual.

Documentar la presencia de estas plan-



tas —flora del pasado geológico en México— es importante, pues aunque existe la tendencia en los trabajos neobotánicos a aceptar que muchas de las plantas actuales del sur de México tienen una historia en el país mucho más larga que la postulada hace algunos años, todavía es común escuchar y leer que la presencia de plantas con afinidad con el sureste de Estados Unidos se debe de alguna manera al desplazamiento de esta última hacia el sur durante las glaciaciones pleistocénicas. La presencia desde el Paleógeno de algunos elementos de la flora boreotropical y en el Neógeno de muchos más, combinados con elementos más típicos de México está bien documentada para el país. A partir de antecedentes históricos, mencionados en los párrafos anteriores, se vislumbra una larga historia en la que los componentes de la flora boreotropical estaban bien establecidos en México. Conforme se entienda mejor la manera en la que la vegetación de México fue adquiriendo su estado actual, el concepto de refugio tan usado para explicar los com-

ponentes actuales de la vegetación del sur de México (y de otros lugares), deberá adecuarse. De esta manera, debemos encontrar plantas con una amplia distribución y otras con distintos grados de restricción geográfica. Aún más, es de esperarse que en el registro fósil aparezcan plantas históricamente endémicas (aquellas que a través del tiempo sólo se conocen de una región determinada), mismas que se deben diferenciar de las plantas que representan refugios endémicos (aquellas que sólo se conocen en una región debido a que se extinguieron en otras).

No sólo entre las plantas fósiles, sino también entre las plantas actuales se encuentran ejemplos que sugieren nexos geográficos con Sudamérica. Entre éstas se pueden incluir géneros propios de “tierra caliente” como *Tapirira*, *Anthurium* (cuna de Moisés), *Aspidosperma* (chichi), *Brosimum* (ramón), *Byrsonima* (nanche), *Castilla* (hule), *Cecropia* (guarumo), *Chamaedora* (palma trepadora), *Hymenea* (caupinoli), *Jacobinia* (muñtle), *Lasiacis* (carrizo del ratón), *Maranta* (platanillo),

*Maxillaria* (orquídea), *Piptadenia* (espiño negro), *Pseudolmedia* (tepetomate), *Psidium* (guayaba), *Theobroma* (cacao) y *Zamia* (palmitas), así como numerosos taxa de Leguminosae. Otro grupo de plantas, propio del bosque mesófilo, que mantiene también esta relación, son, *Alloplectus*, *Billia* (castaño de la sierra), *Brunellia* (baraja), *Cavendishia* (limoncillo), *Centropogon*, *Clusia* (manzana del diablo), *Deppea*, *Drymonia* (viejito), *Fuchsia* (aretillo), *Hedyosmum*, *Hoffmania* (tepecajete cimarrón), *Hypocyrtia*, *Macleania*, *Oreopanax* (palo de danta), *Podocarpus*, *Roupala* (palo de zorrillo), *Satyria*, *Tabouchina*, *Topobea* (mata de palo) y *Weinmannia* (cempoalchal).

Los nexos entre África-México y Sudamérica-México son también sugeridos por plantas cuya distribución tan distante puede asumirse se originó en el tiempo en el que las masas terrestres estaban juntas, o mediante puentes, y cuya permanencia hasta la actualidad ha dependido de la capacidad de establecimiento y evolución en los ambientes en

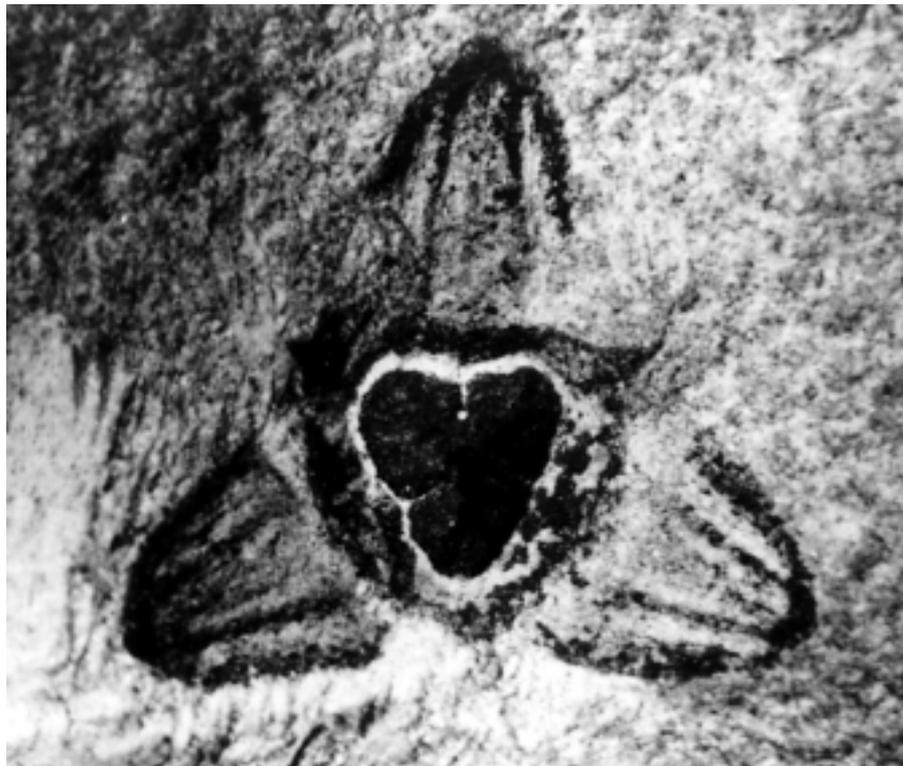
donde se presentan, por ejemplo *Carpodiptera* (palo de halcón), *Ceiba* (ceiba), *Chlorophora* (moral amarillo), *Erblichia* (flor de mayo), *Guarea* (bejuco blanco), *Hirtella* (icaquillo), *Lonchocarpus* (palo de oro), *Lippia* (orégano), *Swartzia* (corazón azul), *Trichilia* (cucharillo), *Urera* (chichicaste) y *Vismia* (nancillo amarillo).

## PERSPECTIVAS

Pueden buscarse explicaciones complementarias al intercambio de plantas entre Gondwana y Laurasia, en el territorio nacional, si se entienden las rutas de migración y la evolución de los linajes, lo que también implica el entendimiento de la evolución geológica del país. La evolución de ciertos taxa puede relacionarse con los cambios geológicos en el occidente del país, comparada con los eventos en el oriente. El vulcanismo ocurrido durante el Cretácico y el Paleógeno determinó la permanencia de algunos grupos y propició el origen y evolución de otros, lo que da sentido, por ejemplo, a la hipótesis de que los pinares y encinares que dominan las regiones altas de las sierras en Norteamérica son comunidades clímax, seleccionadas por los constantes fuegos a los que fueron sujetos desde el inicio de su diversificación biológica.

Para poder establecer la historia de la vegetación de México es indispensable tener presente los movimientos de la Placa Farallón, que tiene influencia en la dispersión de plantas continentales hacia las islas de las antillas, en el desplazamiento hacia el norte del bloque que va a formar la península de Baja California, y hacia el sudeste del Bloque Chortis que posibilitó la dispersión de un grupo muy grande de plantas cuya evolución estuvo bajo la influencia del vulcanismo.

El movimiento de la Placa de Farallón tuvo un efecto adicional sobre el Arco Volcánico que se estableció durante el Paleógeno en la región de la actual Mesoamérica, lo que propició un desplazamiento de las islas hacia el noreste (mar Caribe). La gran cantidad de plantas antillanas compartidas con la flora de la Costa del Pacífico



Flor/fruto de *incertae sedis*

de México, y no con la flora del Golfo de México, además de la presencia de algunos taxa en las Islas Revillagigedo relacionados con la flora del Caribe, se explica a partir de la posición que guardaban estas islas en el pasado con respecto a la costa del Pacífico mexicano, lo que propició el aumento de la distribución geográfica de los taxa de esa región. Es muy probable que antes de su desplazamiento las islas ya contuvieran una importante cantidad de plantas comunes a la parte continental y occidental del territorio nacional, aunque al adoptar su posición actual los taxa continuaron evolucionando, como lo sugiere la comparación de *Comocladia* fósil del estado de Puebla, con las especies actuales que se desarrollan en México y aquellas de las islas del Caribe.

En el caso de la protopenínsula, entender su posición en una latitud más sureña hace posible considerar al registro fósil en la parte norte de ese territorio (hoy San Diego, California) como perteneciente a México, y por lo tanto permite conocer las plantas que crecieron en México en el Eoceno o antes, aunque en la actualidad

este registro se encuentre fuera de los límites políticos del país. La localidad de El Cien, que está aproximadamente en la parte media de Baja California Sur, contiene un conjunto florístico del Oligoceno-Mioceno cuya ubicación ancestral refiere una asociación de plantas tropicales en la vertiente del Pacífico, de la que se puede asumir una vegetación tropical fuertemente influida por el mar, y que seguramente se extendió a lo largo de la costa como lo muestra la bien conocida flora del Oligoceno-Mioceno de Chiapas, misma que es compleja en términos de su composición y que en cierta forma es el antepasado de las selvas bajas actuales de la costa del Pacífico.

En el caso del desplazamiento del Bloque Chortis, su prolongada cercanía con las costas al sur del Pacífico, permitió que durante su migración mantuviera un intenso intercambio de plantas con el continente. El choque con la parte continental al sur del país incrementó la complejidad fisiográfica de esa región. Así, el origen de la Sierra Madre del Sur se reconoce como resultado de ese proceso. Este esquema tal

vez pueda explicar, en primer lugar, la mayor diversidad vegetal del estado de Chiapas frente a todas las demás regiones fisiográficas del país, donde la conjunción de plantas con diferentes afinidades se ha mantenido como un misterioso proceso de integración florística. En segundo lugar, explica la distribución con límite en Centroamérica de plantas que tienen una muy relevante diversificación en la vertiente occidental de México —*Pinus* (pino), *Quercus* (encino), *Karwinskia*, etc. De hecho, la Depresión de Nicaragua (el extremo austral del bloque emplazado), marca el límite meridional de la distribución de *Pinus* y las demás coníferas consideradas boreales, así como de varios elementos holárticos como *Acer* (maple), *Arbutus* (madroño), *Arceuthobium* (flor de pino), *Carpinus* (mora de la sierra), *Fraxinus* (fresno), *Liquidámbar*, *Ostrya* (tzutujte) y *Platanus* (cicamoro).

Aunque es mucho todavía lo que se debe documentar para dar firmeza a las ideas expuestas arriba, los trabajos palinológicos realizados en el país subrayan la importancia del vulcanismo en la evolución de los taxa y las comunidades. Aunque en este escrito se hace referencia sólo de manera somera a la influencia del vulcanismo sobre la evolución de los taxa y/o comunidades, el siguiente ejemplo permite un acercamiento a lo importante que este fenómeno pudo haber sido a lo largo del tiempo, sobre todo en el territorio nacional, que ha sido fuertemente influido por este fenómeno a lo largo de la costa occidental y de las zonas centro y sur. A partir del registro polínico del barrero Texcoco 1 con una longitud de 2 065 m, se puede demostrar la influencia del vulcanismo sobre la sucesión de la flora en la cuenca del Valle de México. La sección estudiada comprende del Mioceno (2 065 - 830 m) al Plioceno (830 - 300 m). El conjunto florístico, comenzando en la base de la sección (2 065 - 2 000 m), sugiere un clima tropical en el que se desarrollaron *Malpighiaceae* (familia del nanche), *Rubiaceae* (familia del café) y *Leguminosae* (familia del frijol), que no vuelven a presentarse en el resto de la

columna. Estos elementos parecen indicar la presencia de una cuenca de depósito muy cercana al nivel del mar. A los 1970 m, el conjunto polínico representa una comunidad semejante al bosque mesófilo con *Engelhartia*, *Ilex* (junco serrano) y *Anemia* (helecho), en donde también se encuentran elementos boreales que comienzan a aparecer con baja frecuencia como *Pinus*, *Alnus* (aile, aliso) y *Quercus*. Luego de la introducción de estos elementos boreales, otros empiezan a ser más frecuentes y se asocian a *Chenopodiaceae*-*Amaranthaceae* (familias del epazote y alegría), gramíneas (familia del pasto) y compuestas (familia del girasol). La abundancia de *Pinus* y *Quercus* es muy variable, sin embargo, estos cambios en la zona se asocian al intenso vulcanismo que favorece la selección de estos taxa y no permite el restablecimiento del bosque mesófilo. A partir de los 725 m (Plioceno) parece estabilizarse la actividad volcánica y permitir el restablecimiento del bosque mesófilo integrado por *Ilex*, *Betula* (alamo), *Engelhartia*, *Juglans* (nogal), *Carya* (nuez) y *Liquidámbar*. Sin embargo, la presencia de estos bosques es intermitente con intercalaciones de bosque mixto de *Pinus* y *Quercus*, donde las composiciones varían y aún es posible encontrar coexistiendo elementos mesófilos (e.g., *Liquidámbar*). Estos cambios sugieren el establecimiento del bosque mesófilo en condiciones de mayor humedad, afec-

tado en mayor o menor grado por la intensidad de los eventos volcánicos.

El ejemplo anterior señala la necesidad de abandonar algunas ideas muy arraigadas. Por ejemplo, que la presencia de gimnospermas, tanto fósiles como actuales, necesariamente deben relacionarse con climas fríos. Esta relación no necesariamente funciona en el pasado, y tiene importantes excepciones en la actualidad. Entre las plantas con flor, géneros como *Ilex*, *Quercus*, *Populus* (chopo), *Salix* (sauce llorón), *Alnus*, etc., se han relacionado con condiciones climáticas que permiten el establecimiento de elementos típicamente boreales. Sin embargo, en el registro fósil de *Ilex* se observa que éste se asocia con diversos conjuntos de plantas en el territorio nacional a lo largo del tiempo. La conclusión —después de observar asociaciones de fósiles— es que la definición y tipos de comunidades que se conocen en la actualidad no tienen por qué encontrarse en el pasado. Aunque en la actualidad la presencia de una planta o un grupo de plantas en un lugar determinado puede ser el resultado de un conjunto de factores (climáticos, edáficos, genéticos, etc.), no se puede afirmar que idénticos factores, y las mismas plantas, hayan permanecido sin cambio a través del tiempo. Sólo mediante trabajos en los que se conjunte la visión paleo y neobotánica se podrá lograr un mejor entendimiento de la historia de la vegetación de México. ■

#### Sergio R.S. Cevallos-Ferriz

Departamento de Paleontología, Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

#### José Luis Ramírez

Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México

#### Referencias bibliográficas

- Burnham, R.J. y Graham, A. (en prensa). The History of Neotropical Vegetation: New Developments and Status. *Missouri Botanical Garden*.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58: pp. 129-136.
- Lozano-García, S. 1996. La vegetación del Cuaternario tardío en el Centro de México: registros palinológicos e implicaciones paleoclimáticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58: pp. 113-127.

tánica de México, 58: pp. 113-127.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14: pp. 3-21.
- Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of Angiosperms from the Cretaceous and early Tertiary of the North America area. *The Botanical Review*, 56(4): p. 393.
- Tiffney, B. H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66: pp. 73-94.
- Tiffney, B. H. 1985b. The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66: pp. 243-273.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous woods and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin n.s.*, 12(3): pp. 275-332.