

CONSIDERACIONES SOBRE LAS ANGIOSPERMAS (PLANTAS CON FLOR) FÓSILES EN MÉXICO

José Luis Ramírez¹ y Sergio R.S. Cevallos-Ferriz²

¹ Facultad de Ciencias, UNAM

² Instituto de Geología, UNAM

Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, Deleg. Coyoacán, México, D.F., 04510, México

RESUMEN

En los últimos años, la información sobre plantas fósiles recolectadas en México ha aumentado y permite contribuir a la generación de hipótesis cada vez mejor sustentadas, sobre la historia de la vegetación en este país. Aquí se documenta que desde el Cretácico superior, tiempo en que aparecen como registro fósil las angiospermas, estaban presentes en lo que hoy es el territorio nacional, plantas que se originaron tanto en el hemisferio norte como en el sur. Esta composición se mantiene durante el Terciario; además, en este tiempo se suman a la conformación de la paleovegetación de México, plantas con probable origen Asiático y/o Africano. La evidencia paleobotánica del Terciario sugiere que estas plantas llegan a México a través de los puentes que conectaron las latitudes altas de Norte América con Europa y Asia, y que se desplazaron posteriormente hacia el sur. Además, los nuevos registros presentados en este artículo sugieren que en México se dieron importantes procesos de diversificación y radiación de algunos linajes. También se presentan evidencias de un grupo de plantas que pudieron dispersarse de México a Centro y Suramérica.

INTRODUCCIÓN

La compleja evolución geológica de México ha determinado una fisiografía muy particular, que ha contribuido a que en el territorio se reconozcan paisajes variados. En el centro del país se albergan extensas zonas áridas, cuyo origen se debe, entre otros factores, al fenómeno de sombra orográfica producido por las sierras Madre Oriental y Occidental. Otro hecho importante en el que interviene esta complejidad geológica es el cambio de vegetación debido a diferencias altitudinales. La vegetación cambia al subir de las zonas costeras, donde es común encontrar vegetación tropical o subtropical (por ejemplo: costas de Veracruz), hacia las partes elevadas de las montañas donde dominan elementos boreales como los pinos (por ejemplo: Perote, Ver.). Otro cambio fácilmente detectable se relaciona a las variaciones de temperatura, reconocibles en el dominio, hacia el sur, de vegetación de clima cálido-húmedo (por ejemplo: Tabasco, Oaxaca, Chiapas), mientras que en las partes altas, en el norte, las plantas mejor representadas son aquellas capaces de vivir bajo condiciones de menor temperatura y precipitación (por ejemplo: Sonora, Chihuahua, Durango). Aunque en general estos patrones se reconocen con facilidad, es común encontrar plantas que no se apegan a ellos, por lo que requieren de una explicación particular. Tal es el caso de la vegetación que se establece a lo largo de cuerpos de agua, en zonas que en un contexto regional se catalogan como áridas, cuya composición contrasta fuertemente con las propias de estas áreas. Los fenómenos físicos que intervienen de forma importante en la selección de las plantas que se desarrollan en cada una de estas áreas, están ligados a la geomorfología, por lo que su conocimiento a través del tiempo y del espacio es básico para comprender la historia de la vegetación de México.

Las modificaciones en las características geográficas de una región, tienen mayor o menor impacto sobre las condiciones del ambiente, y por ende en la biología de los organismos. En la evolución de muchos organismos estas características se pueden reconocer y correlacionar con los cambios de la corteza terrestre. Así, en el caso de las plantas que viven en las zonas emergidas, la organización del relieve continental determina los principales modeladores de la selección a que son sometidas (sustrato, condiciones ambientales, etc.). Por tanto, el estudio de las características morfoanatómicas, fenológicas, etc., de las plantas, expresión de su adaptación, permite caracterizar a las comunidades actuales y del pasado.

Es poco lo que se puede decir de los estudios que se han hecho en México que consideran a los fósiles para entender la integración de las comunidades y la evolución de los linajes florísticos. A pesar de que se ha estudiado el registro fósil de México desde principios de este siglo, los trabajos paleobotánicos se consideran escasos y de contribución limitada para la geología y biología (Martins, 1871; Grisebach, 1883; Noe, 1931). Existen varias publicaciones dispersas y trabajos no publicados (tesis, informes, etc.), valiosos e importantes, para adentrarse en el estudio de las plantas fósiles, pero estos han sido menospreciados por mucho tiempo (Nathorst, 1899a, b; Berry, 1923; Biaggi, 1978). El resultado de esta limitada atención se ve reflejado en el limitado número de hipótesis que existen para explicar los aspectos históricos de la integración de los componentes florísticos en el país. El objetivo de este trabajo es presentar la información que proporcionan los microfósiles (granos de polen) y los macrofósiles (hojas, maderas, frutos, tallos, etc.) de 15 localidades fosilíferas (Tabla 1) y aportar nuestra interpretación sobre los cambios florísticos en el territorio

Tabla 1. Fósiles de plantas con flor de 15 localidades del Cretácico y Terciario de México.

Familia/Género	Cretácico			Eoceno				Ol	Ol-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>		✱													
<i>Infrutescencia</i>			✱												
<i>Jugella</i>		●													
<i>Spathiphyllum</i>	●														●
Cyperaceae					●										●
Dioscoreaceae															
<i>Rajania</i>															●
Gramineae					●	●		●	●	●		●			●
Liliaceae	●				●	●			●			●			
Smilacaceae															
<i>Smilax</i>															●
Musaceae															
<i>Tricostatocarpum</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>	∥	∥	∥			∥				∥					
<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>									✱	∥					
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																	
<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>Lecythydophyllum</i>														♣	
Lauraceae															
<i>Goepartia</i>														♣	
<i>Lauraceophyllum</i>			♣												
<i>Mespilodaphne</i>														♣	
<i>Nectandra</i>														♣	
cf. <i>Sassafras</i>			♣												
Leguminosae															
<i>Acacia</i>					●				♣	///					●
<i>Bajacalifornioxylon</i>										///					
<i>Bahuinia</i>					♣										
<i>Caesalpinia</i>					●										
<i>Cercidium</i>					///										
<i>Chamaecrista</i>							✱								
<i>Copaiferoxylon</i>										///					
<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>										///					
<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>Liriodendrophyllosum</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>										///					
<i>Coussapoa</i>														♣	
<i>Dorstenia</i>															
<i>Ficus</i>										///				♣	
<i>Maclura</i>										///					
Myricaceae															
<i>Eugenia/Myrica</i>					●										●

Myrtaceae	●			●	●											♣	
Myrsinaceae																	
<i>Heberdenia</i>																●	
<i>Parathesis</i>																●	
Onagraceae																	
<i>Ludwigia</i>					●					●							●
<i>Fuchsia</i>					●					●							
Passifloraceae																	
<i>Passiflora</i>																	●
Pellicieraceae																	
<i>Pelliciera</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>			☼		☼												
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>Mortonioidendron</i>																●	
Typhaceae																	
<i>Thypha</i>					●					●							
Ulmaceae					●												
<i>Cedrelospermum</i>					✿												
<i>Celtis</i>																●	
<i>Magdalenophyllum</i>					♣												
<i>Ulmus</i>					●											●	
Urticaceae					●												
Vitaceae																	
<i>Cissus</i>															●		

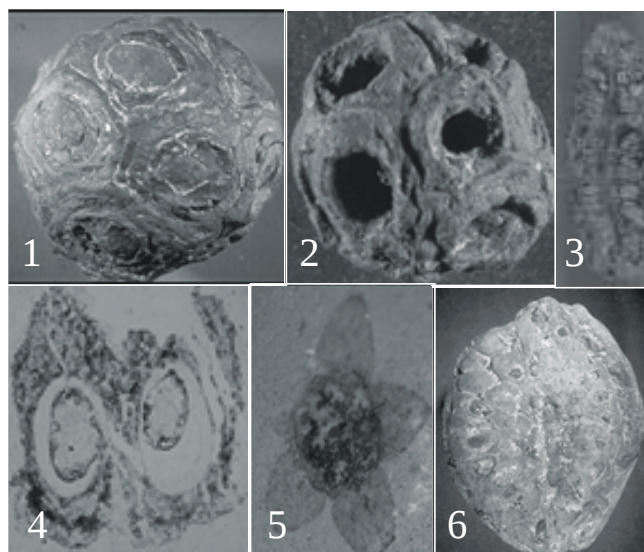
1 = Fm. Tarahumara, Cretácico Superior, Sonora; 2 = Fm. Olmos, Cretácico Superior, Coahuila; 3 = Fm. Cerro del Pueblo, Cretácico Superior, Coahuila; 4 = Fm. Jackson, Eoceno temprano, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas; 5 = Loc. Ahuehuetes, Eoceno/Oligoceno, Puebla; 6 = Fm. La Trinidad, Eoceno Superior, Chiapas; 7 = Fm. La Carroza, Eoceno, Nuevo León; 8 = Fm. Rancho Berlín, Oligoceno Inferior, Chiapas; 9 = Fm. La Quinta, Oligoceno Superior-Mioceno inferior, Chiapas; 10 = Fm. El Cien, Oligoceno superior-Mioceno inferior, Baja California Sur; 11 = Fm. Méndez, Mioceno inferior-Mioceno medio, Chiapas; 12 = Fm. Ixtapa, Mioceno temprano-Mioceno medio, Chiapas; 13 = Fm. Presa de Malpaso, Mioceno, Chiapas; 14 = Fm. Tehuantepec, Mioceno, Chiapas; 15 = Fm. Paraje Solo, Plioceno-Pleistoceno, Veracruz. ● = polen, ♣ = hoja, ✎ = madera, ✿ = flor/fruto

nacional a partir del Cretácico, tomando en cuenta principalmente a las plantas con flor (angiospermas). También se proponen procesos que se asocian a la integración de comunidades del pasado en latitudes bajas de América del Norte, en los que la información geológica es básica para conocer la evolución de las floras en territorio mexicano, y así entender de manera más completa, la vegetación actual del país. La información presentada aquí no proviene de una búsqueda exhaustiva, pero permite apreciar la potencialidad de los fósiles en la detección y solución de variados problemas geológicos y biológicos. La formación de barreras o puentes que facilitan la distribución de los organismos, el impacto de la modificación del relieve, la historia de los linajes y la asociación de éstos en comunidades, son algunos de los problemas a cuya solución puede aportar el estudio de las plantas fósiles.

ESCENARIO CRETÁCICO

La información generada sobre las angiospermas fósiles de México indica que durante el Cretácico, en el territorio que hoy ocupa México, existieron comunidades en las que se mezclaban plantas cuyo origen establecido, con base en la distribu-

ción de las plantas actuales, se sitúa tanto en el hemisferio sur Pandanaceae, Fig. 1; Araceae, Fig. 2; Haloragaceae (Hernández-Castillo, G. y Cevallos-Ferriz, S. 1999), Fig. 4; Musaceae, Strelitziaceae (Rodríguez de la Rosa, R. y Cevallos-Ferriz, S., 1994), Fig. 6, como en el hemisferio norte (Hamamelidaceae, Fig. 3; Lythraceae? Phytolaccaceae, Ranunculaceae). Durante el Terciario, las plantas que supuestamente se originaron en el sur disminuyeron su influencia sobre la paleovegetación de México, siendo las plantas de latitudes altas de América del Norte las que incrementaron su presencia en la composición florística terciaria. Con base en estudios palinológicos, Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996) proponen que durante el Cretácico Superior se pueden reconocer en México tres provincias fitogeográficas. Dos de ellas se ubican en el norte del país y corresponden a la región de Laurasia sur, *Aquilapollenites* en la porción occidental y *Normapolles* en la porción oriental. La otra se identifica en la porción sur del país y está relacionada con Gondwana norte, y es correlacionable con las provincias de *Monocolpates* y *Nothofagidites*. El escenario fisiográfico del Cretácico facilitó la distribución de estos grupos polínicos, pues por el Este el relativamente relieve menos accidentado facilitó el avance de las mismas, y en el Oeste, aunque el relieve era más abrupto, era en ese sentido también



Figs. 1-6. Frutos del Cretácico de México. 1. Fruto relacionado con Pandanaceae con semillas *in situ*, 3x; 2. Fruto relacionado con Pandanaceae con semillas dispersas por lo que muestra algunos orificios, 3x; 3. Fruto relacionado con Hamamelidaceae, 1.5x; 4. Fruto de una Haloragaceae, 15x; 5. Flor de una planta de Rhamnaceae, 8x; 6. Fruto relacionado con la planta actual del ave del paraíso (Strelitziaceae), 1.5x.

uniforme, permitiendo que la distribución de las plantas se ampliara (Fig. 7) (Martínez-Hernández, *et al.* 1980a; Winker y Buffler, 1988). Aparentemente, la elevación del relieve en la zona occidental siguió un desplazamiento de norte a sur a través del tiempo. En contraste, en el oriente del país la evidencia de palinomorfs recuperados desde el Paleoceno (Rosales-Lomelí, *et al.*, 1992; Martínez-Hernández *et al.* 1980), parece indicar que el relieve dominante fue comparativamente menos accidentado que en la porción occidental y los ambientes de planicie costera pudieron ser muy extensos en la última región (Rosales-Lomelí *et al.* 1992). Estas condiciones diferentes en el relieve del territorio, bien pudieron determinar la existencia de dos vías de acceso de las plantas de latitudes altas hacia las latitudes bajas de América del Norte. Además, si esta propuesta es válida, cada una de las vías, con características geológico-ambientales diferentes, propició una selección diferencial para los taxa que podían establecerse en ellas.

PLANTAS DEL CRETÁCICO

Los fósiles de las angiospermas en México tienen nexos geográficos muy antiguos con otras partes del mundo. Sin embargo, estos deben ser interpretados con precaución. Se debe tener en cuenta que a principios del Mesozoico los continentes de los hemisferios norte y sur se encontraban relativamente cerca (Ortega-Gutiérrez *et al.* 1994), lo que permitió que en México se establecieran, además de plantas relacionadas con la zona austral de América del Norte, plantas asociadas con linajes del hemisferio sur.

Al reconocer que durante el Cretácico se desarrollaron en México plantas que ahora crecen en el hemisferio sur, no se puede aceptar de inmediato que los representantes actuales que crecen en el país derivan de linajes de este hemisferio. Un grupo de plantas que sugiere este patrón de evolución y dispersión es el de la familia Pandanaceae (Fig. 1). Los frutos del Cretácico de Coahuila asignados a esta familia tienen características de las que se infiere que se trata de una planta extinta, relacionada con dos plantas actuales del hemisferio sur. Granos de polen recuperados de la localidad Los Ahuehuetes, estado de Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996) también muestran la presencia de una planta de esta familia en el Eoceno del centro de México, sin embargo, esta familia crece hoy de manera natural sólo en el hemisferio sur (Cronquist, 1981).

Un caso similar, es el de la familia Rhamnaceae (Fig. 5). Miembros de este grupo crecieron durante el Cretácico en Coahuila y también se encuentran en el Eoceno de Puebla; pero a diferencia de las Pandanaceae que se extinguieron en el hemisferio norte, las Rhamnaceae continúan siendo un componente de la vegetación actual de México. Este registro fósil sugiere que el linaje de Rhamnaceae, que durante el Cretácico y Paleógeno se desarrolló en el hemisferio norte, evolucionó y se extendió hacia otras regiones. Posteriormente se extinguió en el hemisferio norte, pero el linaje persistió en el hemisferio sur.

Otro caso similar se distingue en la familia Haloragaceae (Fig. 4; Hernández-Castillo, 1998, Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999). Un representante fósil del Campaniano de Huepac, Sonora, se relaciona con un grupo de plantas que tiene diversidad amplia en el hemisferio sur (Orchard, 1975). La presencia de fósiles de esta familia en otras regiones, sugiere que su linaje vivió y se desarrolló en el hemisferio norte. Eventualmente se extinguió en esta área y, en algún tiempo posterior el género *Myriophyllum* (el representante actual) que continuó evolucionando en el hemisferio sur, migró al hemisferio norte. Aun más, la planta fósil de Sonora, parece tener mayor afinidad con otra planta que hoy crece únicamente en Nueva Zelanda, que con los representantes de Norteamérica. Situaciones semejantes están ejemplificadas por plantas como los parientes del plátano (Musaceae) o el ave del paraíso (Strelitziaceae; Fig. 6) que crecieron durante el Campaniano en el sur de Coahuila y hoy lo hacen de manera natural en el hemisferio sur (Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994).

ESCENARIO TERCIARIO

Las tres provincias que se pueden distinguir con base en polen durante el Cretácico Superior, se desvanecen en el Paleoceno dando lugar a dos principales zonas paleofitogeográficas que se corresponden con la evolución del relieve de la República Mexicana. En el occidente, el continuo vulcanismo que dió origen a la Sierra Madre Occidental fue un importante factor físico que participó en la selección de las plantas que se establecieron en esta región. En contraste, el oriente

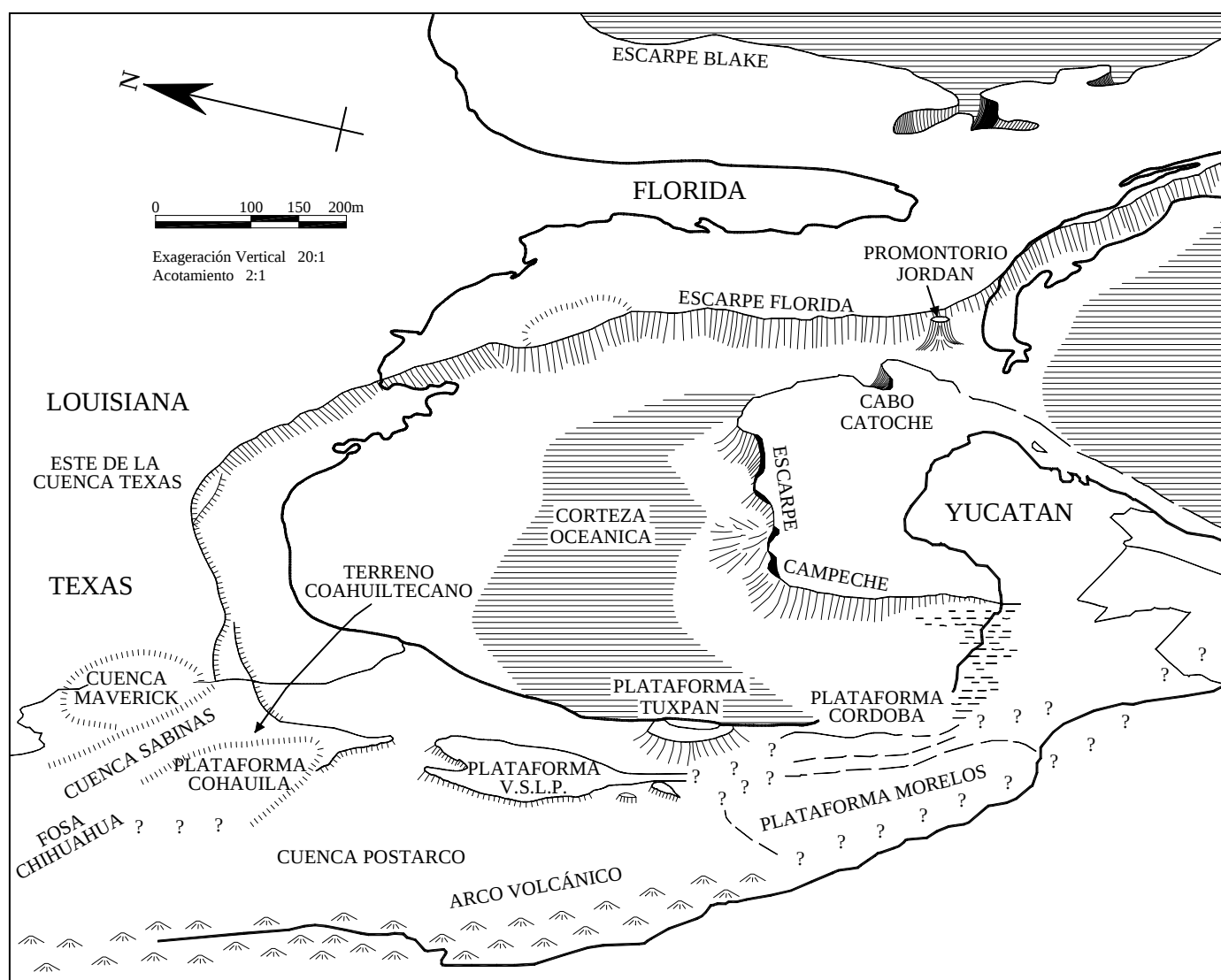


Fig. 7. Escenario paleofisigráfico de México durante el Cretácico.

de México continuó presentando ambientes típicos de planicie costera durante el Paleoceno (Rosales-Lomelí *et al.* 1992).

La presencia en el sur de México de plantas provenientes de latitudes altas de América del Norte (e.g., *Alnus*, *Cedrela*, *Engelhardtia*, *Mimosa*, Fig. 8, *Platanus*, *Populus*, Fig. 9; *Pterocarya*, *Salix*, Fig. 10; *Tapirira*, *Tilia*) sugiere que éstas debieron estar presentes en esta zona antes del surgimiento del Eje Neovolcánico Transversal, pues éste funciona como barrera biogeográfica de singular importancia. Además de la presencia de esta barrera, la constante perturbación de las comunidades en los alrededores de la zona, debida a la actividad volcánica, debió ser un factor selectivo de importancia en la evolución de los linajes y las comunidades. Para comprobar esta hipótesis es necesario documentar las relaciones entre las plantas y los cambios en el medio físico derivados de la actividad volcánica. Por ejemplo, se requiere tener presente que la historia del vulcanismo en México es larga y compleja (Mooser *et al.*, 1974; Negendank, 1972; Bloomfield, 1975), y tan sólo considerar el desplazamiento y el carácter de las emisiones del Eje

Neovolcánico Transversal, es reconocerlo como un importante modelador de la vegetación actual en el centro del país.

VEGETACIÓN TERCIARIA

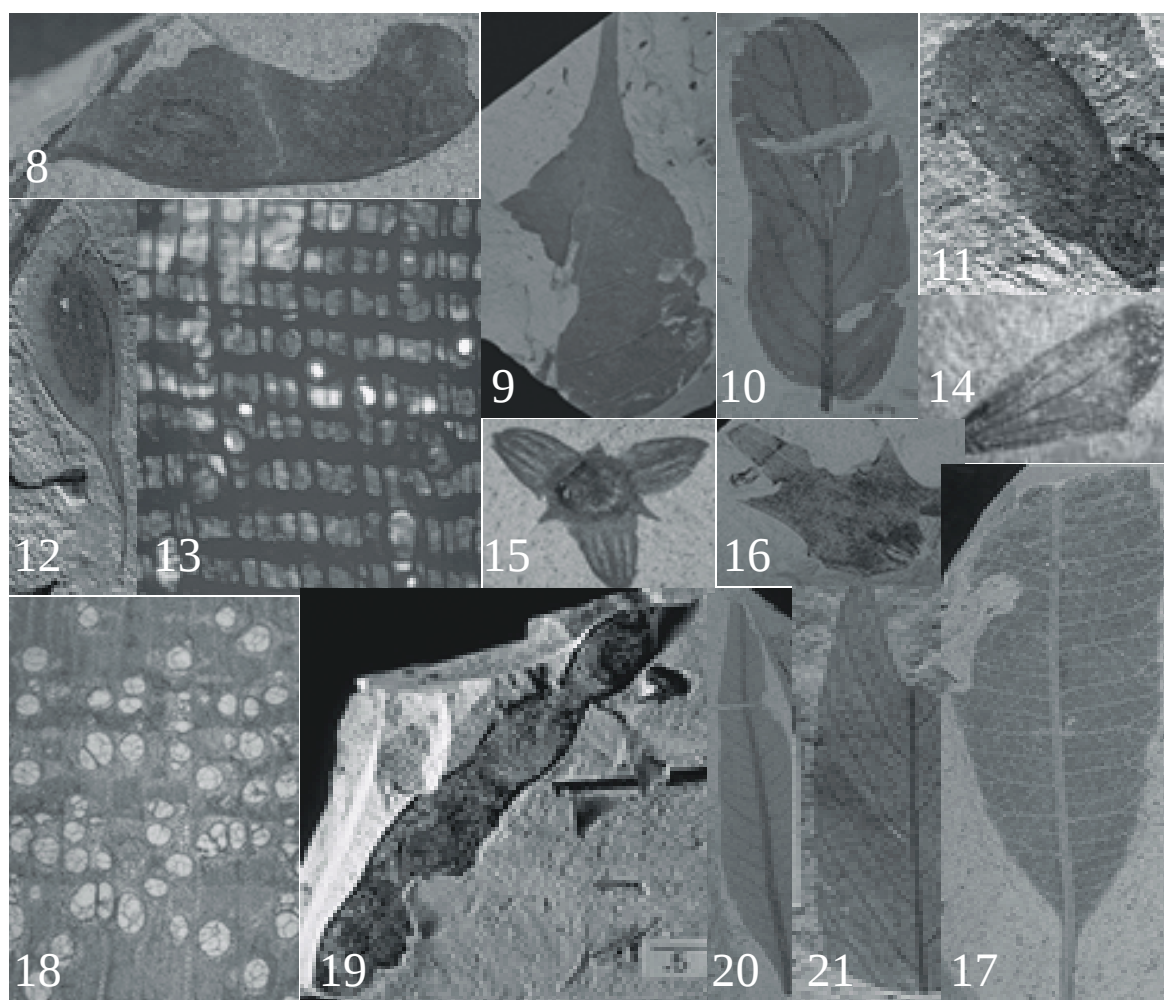
Los estudios que se han desarrollado para explicar el origen de la flora terciaria de latitudes altas en Norte América sugieren que durante el Paleógeno existieron puentes (tanto en el oeste como en el este) que conectaron a Europa y Asia con América del Norte (Tiffney, 1985a, 1985b). La documentación de estos intercambios es cada vez mayor y la forma en que estos puentes funcionaron, comienza a entenderse mejor. Si a latitudes altas de América del Norte llegaron plantas euroasiáticas, y como en el Paleógeno y buena parte del Neógeno no existían barreras significativas que restringieran la distribución de las plantas de latitudes altas a bajas en América del Norte, entonces se puede inferir que las plantas terciarias con afinidad europea o asiática encontradas en México, seguramente llegaron a través de esta vía (e.g., *Cedrelospermum* Fig. 11;

Copaiferoxylon, *Chlorophora*, *Eucommia* Fig. 12; *Ficus*, *Mimosa* Fig. 8; *Pistacia* Fig. 20; *Prosopis* Fig. 19; *Statzia* Fig. 15; Fig. Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994a, b).

La influencia de plantas asiáticas en la vegetación de México hace evidente la presencia de algunas especies de *Engelhardia* (Juglandaceae), y *Mahonia* (Figs. 14, 16; Berberidaceae). Los nexos florísticos con Europa se reconocen por la presencia de *Cedrelospermum* (Fig. 11), *Statzia* (Fig. 15) y *Pistacia* (Fig. 20). Estos dos últimos géneros de plantas únicamente se conocen de Rott, Alemania (Weyland, 1937) y de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Como se expuso en los párrafos anteriores, algunos linajes con esta afinidad geográfica pueden haberse originado en el Cretácico, aunque el lugar de origen de algunos de ellos es aún debatido.

Entre las plantas recientes existen también problemas para establecer su origen o área de dispersión. Por ejemplo, aunque las Berberidaceae (Figs. 14, 16) se comparten con Asia y por algún tiempo se pensó que el grupo se originó allá, estudios recientes sugieren que América del Norte pudo haber sido un importante sitio de diversificación y radiación de cuando menos algunos miembros del grupo. De manera similar, si es correcta la edad eocénica para los fósiles de Los Ahuehuetes en Tepexi de Rodríguez, Puebla, plantas como *Statzia* (Fig. 15) pudieron haber llegado de América del Norte a Europa, ya que los puentes o vías que utilizaron para aumentar su distribución geográfica debieron funcionar en varias direcciones.

En el Oligoceno y Oligoceno-Mioceno del sur de México se han realizado varios trabajos palinológicos en los que se reportan plantas cuyo origen paleotropical y/o neotropical ha



Figs. 8-21. Frutos, hojas y maderas de plantas terciarias de México. 8. Fruto de *Mimosa* (Leguminosae), 3x; 9. Hoja de un álamo (*Populus*, Salicaceae), 0.5x; 10. Hoja de un sauce (*Salix*, Salicaceae), 1.5x; 11. Fruto alado de una planta extinta pariente del olmo (*Cedrelospermum*, Ulmaceae), 3.5x; 12. Fruto de una planta que hoy sólo crece en los bosques húmedos de China (*Eucommia*, Eucommiaceae), 2.5x; 13. Madera de una planta emparentada con el higo (Moraceae), 25x; 14. Foliolo (porción de hoja que parece una hoja completa) de *Berberis* (Berberidaceae), 2.5x; 15. Flor/fruto de una planta extinta cuya relación con plantas actuales es incierta (*Statzia*, Incertae sedis), 4.5x; 16. Foliolo de *Mahonia* (Berberidaceae), 1x; 17. Hoja de *Comocladia* (Anacardiaceae), planta que sólo crece en México y las Antillas, 2x; 18. Madera de otra planta emparentada con el higo (Moraceae), 25x; 19. Fruto del mezquite (*Prosopis*, Leguminosae), 2.5x; 20. Foliolo de la hoja de una planta de Pistache (*Pistacia*, Anacardiaceae), 2x; 21. Una hoja de *Karwinskia* (Rhamnaceae), una planta a veces llamada aturdidora, 1.5x.

sido debatido. En las discusiones que hacen Langenheim *et al.* (1967), Biaggi (1978), Tomasini y Martínez-Hernández (1984), prevalece la idea de que si la planta o el grupo al que ésta pertenece, tiene origen en el hemisferio sur, de acuerdo al estudio de plantas actuales, entonces la planta es de afinidad neotropical. Sin embargo, tal opinión es débil, no cuenta con suficientes argumentos y requiere conjuntar el estudio neo y paleobotánico para ofrecer una discusión más amplia sobre la distribución de las floras actuales y fósiles, que puede dar como resultado una visión distinta a las propuestas hasta ahora sobre el origen de los grupos.

PLACAS TECTÓNICAS Y LA INTEGRACIÓN DE COMUNIDADES

A pesar de que el estudio del movimiento de placas tectónicas a lo largo del Terciario es importante para la comprensión de la flora actual de México, no es nuestro objetivo detallar esta dinámica. Sin embargo, es necesario mencionar algunos desplazamientos de placas relevantes para explicar la distribución y relaciones geográficas de las angiospermas en México. Uno de ellos es el movimiento de la placa Farallón, que originó el arco volcánico establecido durante el Paleógeno en la región de la actual Mesoamérica (Ortega-Gutiérrez *et al.* 1994).

La evidencia que ha señalado Stanley (1936) sobre la gran cantidad de plantas actuales antillanas, compartidas con la flora de la costa del Pacífico de México, y no con la flora del Golfo, y la presencia de algunos taxa en las islas Revillagigedo relacionadas con la flora del Caribe (Johnston, 1931), puede explicarse a partir de la posición que guardaban las Antillas Mayores en el pasado con respecto a la costa del Pacífico mexicano. Bajo esta idea, las islas formarían un corredor biológico por el lado del Pacífico. Si las islas se movieron hacia el este, se propició un incremento en la distribución geográfica de los taxa presentes en la región occidental.

Es muy probable que antes de su desplazamiento, las islas ya integraran una importante cantidad de plantas comunes a la parte continental y occidental del territorio nacional. Al adoptar su posición actual los taxa continuaron evolucionando, como lo sugieren la evidencia con plantas actuales y la presencia de fósiles. En el caso del género *Comocladia* (Fig. 17), descubierto como fósil en el estado de Puebla, se ha encontrado una relación entre las especies actuales que se desarrollan en México y otras de las islas del Caribe (Ramírez, 1998). Las características que presenta el fósil son intermedias entre las especies actuales de las dos regiones y puede considerarse como un ancestro común entre ellas. Por otro lado, la afirmación de que el ámbar del Oligoceno o Mioceno, tanto de Simojovel, Chiapas, como el de República Dominicana fue producido por el mismo tipo de planta, *Hymenaea* (Leguminosae), también apoya esta hipótesis.

El arco volcánico establecido al sur de México y que dio origen a algunas de las islas del Caribe, también ha sido utilizado por algunos autores para explicar la presencia de plantas con ascendencia en el hemisferio sur en los sedimentos terciarios de América del Norte. Las islas que formaban el arco volcánico servirían como “escalones” en el puente entre América del Norte y del Sur. Como se expuso en párrafos anteriores, parece más probable que los linajes que tienen esta relación biogeográfica, analizada con base en la distribución de plantas actuales, tengan en el hemisferio norte una historia más larga, cuando menos desde el Cretácico.

En el caso de la protopenínsula de Baja California, entendiendo su posición en una latitud más al sur hace posible considerar al registro fósil en la parte norte de ese territorio (hoy San Diego, California) como perteneciente a México. De esta manera se puede conocer a 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 Formación El Cien, localizada aproximadamente en la parte media de Baja California Sur contiene un conjunto florístico tropical del Oligoceno-Mioceno. Esta vegetación se puede caracterizar como tropical, fuertemente influenciada por el mar, semejante a la que se distingue hoy en las costas de Jalisco y Nayarit (Cevallos-Ferriz y Barajas Morales, 1994). Este tipo de vegetación se extendió a lo largo de la costa del Pacífico, como lo muestra la bien conocida flora del Oligoceno-Mioceno de Chiapas. Esta última tuvo una composición compleja y en cierta forma es una asociación ancestral de las selvas bajas actuales de la costa del Pacífico.

Existe otra vía adicional para explicar el movimiento de plantas hacia el sur, que involucra el desplazamiento durante el Terciario inferior de una porción de corteza continental conocido como Bloque Chortís (Ortega-Gutiérrez *et al.* 1994). Esta hipótesis sugiere que durante el desplazamiento del bloque por la margen occidental del territorio de México, se registró un intenso intercambio de plantas con el continente. Posteriormente el choque con la parte continental al sur del país incrementó la complejidad fisiográfica de esa región, de tal forma que el origen de la Sierra Madre del Sur se reconoce como resultado de ese proceso.

La influencia sobre la fisiografía del sur de México que el choque produjo, repercutió en las condiciones climatológicas e hidrográficas de la región, y por consiguiente ha participado en la conformación florística de la región. Este esquema tal vez pueda explicar, en primer lugar, la gran diversidad vegetal del Estado de Chiapas frente en comparación con el resto de las 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 Centro América de plantas que tienen una muy relevante diversificación en la vertiente noroccidental de México (e.g., *Pinus*, *Quercus*, *Karwinskia*, etc.; Fig. 21) y que en esta región presentan pocas especies. De hecho, la Depresión de Nicaragua (área que equivaldría al extremo austral

del bloque emplazado), marca el límite meridional de la distribución de *Pinus*, de otras coníferas consideradas boreales, así como de varios elementos tipificados como holárticos como *Acer*, *Arbutus*, *Arceuthobium*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Ostrya* y *Platanus* (Rzendowski, 1978).

CONCLUSIONES

Al aceptar que representantes de familias de plantas para las que se postula un origen en el hemisferio sur vivieron en México durante el Cretácico-Paleógeno, e incluso después, no necesariamente se debe entender que estas plantas llegaron de América del Sur a México durante el Terciario. Sus representantes en México pueden ser miembros de linajes cretácicos que durante algún tiempo fueron exitosos en el hemisferio norte. Esta situación sugiere que al hablar del origen geográfico de las plantas debe tenerse muy clara la relación entre los diferentes linajes. Por ejemplo, si bien es cierto que en la actualidad la flora de México tiene un gran contenido de plantas cercanamente relacionadas con aquellas del hemisferio austral, es muy probable que deriven de linajes que se desarrollaron en el hemisferio norte.

PERSPECTIVAS DE ESTOS ESTUDIOS

Es necesario continuar el reconocimiento, a través de fósiles, de las plantas que crecieron en México en el pasado, y relacionarlas con la evidencia geológica para poder generar ideas de cómo se conformó la vegetación actual de México. Este análisis proveerá una visión más dinámica de los factores que se conocen hoy como modeladores de la distribución y asociación de los organismos, y resaltarán su importante papel en la comprensión de las plantas y sus comunidades en el pasado.

REFERENCIAS

Berry, E. W. 1923. Miocene plants from southern México. Proc.U.S. Nat. Mus. 62(19):1-27.

Biaggi, R., 1978, Palynology and Paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, Mexico. Master Thesis. Walla Walla College, 92 p.

Bloomfield, K., 1975, A late Quaternary monogenetic field in Central Mexico. Geol. Rundschau, 64(2), 476-497.

Cevallos-Ferriz, S. and Barajas-Morales, J., 1994, Fossil Woods from the El Cien Formation in Baja California sur: Leguminosae. IAWA Journal, 15(3): 229-245.

Cronquist, A., 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.

Grisebach, A. 1883. La vegetación de México. Clima, formaciones vegetales y regiones. Centro de vegetación. La Naturaleza, primera serie, 6:251-279.

Hernández-Castillo, G., 1998, Plantas permineralizadas del Cretácico superior de Sonora, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 47 p.

Hernández-Castillo, G. y Cevallos-Ferriz, S., 1999, Reproductive and vegetative organs with affinities to Haloragaceae from the Upper Cretaceous Huepac chert locality of Sonora, Mexico. American Journal of Botany 86(12): 1717-1723.

Johnston, I.M., 1931, The flora of Revillagigedo Islands. Proceedings of the California Academy of Sciences IV 20, 9-104.

Magallón-Puebla, S. and Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1994a, Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchesteari* from Mexico. Review of Paleobotany and 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 Science, 155(1), 80-95.

Martínez-Hernández, E., Almeida-Leñero, L., Reyes-Ayala, M. y Betancourt-Aguilar, Y. 1980a, Estudio palinológico para la determinación de Ambientes en la cuenca Fuentes-Río Escondido (Cretácico superior), región de Piedras Negras, Coahuila. UNAM, Instituto de Geología Revista 4:167-185.

Martínez-Hernández, E., Hernández-Campos, H. y Sánchez-López, M. 1980b, Palinología del Eoceno en el Noreste de México. UNAM, Instituto de Geología, Revista 4: 155-166.

Martínez-Hernández, E., y E. Ramírez-Arriaga, 1996, Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 58: 87-97.

Martins, C. 1871. Las poblaciones vegetales, su origen, su composición y sus emigraciones. La Naturaleza, primera serie, 2:18-27,148-154,241-250.

Mooser, F., Nairn, A.E. and Negendank, J.F., 1974, Paleomagnetic investigations of the Tertiary and Quaternary igneous rocks, VII a paleomagnetic and petrologic study of volcanics of the Valley of Mexico. Geol Rundschau, 63(2), 451-483.

Nathorst, A. 1899. Pflanzenresten aus dem Neocom von Tlaxiaco. In Félix J. y H. Lenk, Beitr. z. Geol. u. Paläo. d. Rep. México. II theil, pp. 51-54.

Negendank, J.F.W., 1972, Volcanics of the Valley of Mexico. N. Jb. Miner. Abh., 116, 308-320.

Noé A. C. 1937. Migración y evolución de las faunas y floras fósiles americanas y sus relaciones estratigráficas aparentes en las costas del Atlántico y Pacífico. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, X(1-2):61-73.

Orchard, A.O., 1975, Taxonomic revisions in the family Haloragaceae 1. The genera *Haloragis*, *Haloragodendron*, *Glyschrocaryon*, *Meziella* and *Gonocarpus*. Bulletin of the Auckland Institut and Museum 10: 1-299.

- Ortega-Gutiérrez, F., Sedlock, R.L. and Speed, R.C., 1994, Phanerozoic tectonic evolution of Mexico, in Speed, R.C. ed., Phanerozoic Evolution of North American Continent-Ocean Transitions: Boulder, Colorado, Geological Society of America, DNAG Continent-Ocean Transect Volume pp: 265-306.
- Ramírez, J.L., 1998, Analisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en Los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 118 p.
- Rodríguez de la Rosa, R. and Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1994, Upper Cretaceous zingiberlean fruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico. *International Journal of Plant Science*, 155(6), 786-805.
- Rosales-Lomelí, J., Ayala-Nieto, M. y Martínez-Hernández, E. 1992, Investigación palinológica de fósiles terciarios en una columna de la cuenca Tampico-Misantla. Proyecto CAO-1405 (informe inédito).
- Rzedowski, J., 1978, Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.
- Stanley, P.C., 1936, Las relaciones geográficas de la flora mexicana. *Anales del Instituto de Biología, México*, 7, 9-16.
- Tiffney, B.H., 1985a, Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal Arnold Arboretum* 66: 73-94.
- Tiffney, B.H., 1985b, The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal Arnold Arboretum* 66: 243-273.
- Tomasini-Ortiz, A.C. y Martínez-Hernández, E., 1984, Palinología del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. *UNAM, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 50, 61p.
- Weyland, H. 1937, Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärflora. *Palaeontographica Abt. B.* 83: 67-122.
- Winker, C.D. and Buffler, R.T., 1988, Paleogeographic evolution of early deep-water Gulf of Mexico and margins, Jurassic to Middle Cretaceous (Comanchean): *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, v. 72, p. 318-346.