



Plantas fósiles e inferencia paleoclimática: aproximaciones metodológicas y algunos ejemplos para México

Hugo I. Martínez-Cabrera^{1,*}, José L. Ramírez-Garduño², Emilio Estrada-Ruiz³

¹ Estación Regional del Noroeste, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Luis Donaldo Colosio s/n y Madrid, campus Universidad de Sonora, 83000, Hermosillo, Sonora, México.

² Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Circuito Exterior, Del. Coyoacán, 04510, México, D.F.

³ Laboratorio de Ecología, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala, México, D.F., 11340, México.

*huismaca@yahoo.com

Resumen

La paleobotánica ha desarrollado diversos marcos analíticos que hacen uso de macrofósiles de plantas como herramientas en la determinación paleoclimática. Estas aproximaciones metodológicas pueden dividirse en dos grandes grupos: la Aproximación Morfológico Estructural (AME) y el Pariente Vivo más Cercano (PVM). El primer método estudia la variación estructural de órganos vegetativos con respecto al ambiente en comunidades actuales, y extrapola sus observaciones a comunidades fósiles con el objeto de hacer inferencias sobre el paleoclima. Por otra parte, el método del PVM se basa en la identificación taxonómica de especies en paleocomunidades lo que permite asignarles las tolerancias climáticas de las especies actuales con las que están más cercanamente emparentadas. Ambas aproximaciones tienen ventajas y desventajas propias de la naturaleza de los datos analizados y de los métodos utilizados. El objetivo de este artículo es mencionar la importancia de ambas aproximaciones, pero también señalar que éstas no siempre proveen evidencia paleoclimática inequívoca y que muchas veces pueden arrojar datos contradictorios que son resultado de diferencias en escala (geográfica, temporal y taxonómica) y de diferencias en los procesos tafonómicos. Se ilustran algunas de las ventajas y desventajas de las dos aproximaciones usando para ello tres casos de estudio de determinación paleoclimática en México. En este artículo también se hace un breve recuento de algunas aportaciones importantes en las que se relaciona la variación estructural en hojas y madera con la variación ambiental, y que han servido como base para el desarrollo del campo de la inferencia paleoambiental.

Palabras clave: fósil, hojas, madera, México, paleoclima, paleobotánica.

Abstract

Paleobotany research has developed multiple analytical frameworks using plant macrofossils as a tool for paleoclimate inference. These frameworks can be broadly divided into two groups: the taxon independent approach (TIA) and the nearest living relative (NLR). The TIA studies climate-driven phenotypic variation in extant plants and extrapolates the relationship between climate and structure to make paleoclimatic inferences. The NLR, on the other hand, relies on the taxonomic identification of the species in fossil assemblages to assign them the climatic tolerances of their nearest living relatives. Both frameworks have proven to be useful but have intrinsic flaws due to the nature of the data used and the particular methods employed. Our target here is to highlight the significance of these frameworks, but also to point out that they do not always provide unequivocal paleoenvironmental data, which is the result of differences in both scale (geographic, temporal and taxonomic) and taphonomical processes. Here we illustrate some of the advantages and flaws

of both frameworks using three examples of paleoclimate inference for some Mexican localities. In this paper we briefly review as well some of the relevant research relating leaf and wood structure to environmental variation that has served as the foundation for the field.

Keywords: fossil, leaves, wood, Mexico, paleoclimate, paleobotany.

1. Introducción

Además del reconocimiento de la diversidad vegetal del pasado, el objetivo central de la paleobotánica es el proveer información sobre el funcionamiento de los organismos en un contexto paleoecológico. Debido a que el clima ejerce gran influencia en los atributos estructurales y fisiológicos de las especies, el potencial de las plantas fósiles como clave para entender los climas del pasado fue reconocido en la historia temprana de la paleobotánica (Chaloner y Creber, 1990). En la madera, al igual que en las hojas, se reconoce una estrecha relación entre la expresión de características anatómicas particulares y diferentes variables climáticas. Desde las primeras décadas del siglo XX, los investigadores pioneros en el estudio anatómico de la madera (*e.g.*, Starr, 1912) y fisonomía foliar (*e.g.*, Bailey y Sinnott, 1915, 1916) observaron que ciertas características morfológicas y anatómicas se distribuían de manera diferencial en distintos sitios y que estas diferencias eran dictadas por el clima. Basada en esta relación carácter-clima, la paleobotánica ha desarrollado desde entonces diversos métodos para inferir variables climáticas empleando para ello distintos marcos analíticos. Además de los métodos isotópicos, que se basan en el análisis de los componentes químicos de las plantas fósiles (*e.g.*, $\delta^{13}\text{C}$) para inferir variables climáticas (*e.g.*, Frielingsdorf, 1992), existen dos aproximaciones metodológicas que usan la morfología y anatomía de las plantas fósiles para la determinación de paleoambientes continentales (Tabla 1). Los dos métodos yacen sobre principios distintos. En el primero, llamado Pariente Vivo más Cercano (PVC), se identifican taxonómicamente a los integrantes de un conjunto fósil y se les asignan las tolerancias ambientales de sus parientes vivos más cercanos. Este método considera que las tolerancias climáticas de los fósiles son similares a las de los linajes actuales con los que están emparentados (Uhl y Mosbrugger, 1999).

El segundo procedimiento, llamado “Aproximación Morfológico Estructural” (AME), o también conocido como “*Taxon Independent Approach*” (Tabla 1), supone que la expresión de estructuras anatómicas o morfológicas (*e.g.*, anillos de crecimiento, tamaño de vasos en madera, fisonomía foliar, etc.) responde a las presiones selectivas por parte del ambiente (*e.g.*, Poole, 1994, 2000; Uhl y Mosbrugger, 1999; Weimann *et al.*, 1999; Francis y Poole, 2002; Bamford *et al.*, 2002). Esta aproximación no precisa la determinación taxonómica de los organismos bajo estudio (Uhl y Mosbrugger, 1999). Estas dos aproximaciones, PVC y AME, tienen ventajas y desventajas propias de los datos

que usan para hacer sus inferencias (Tabla 1). El objetivo de este trabajo es ilustrar, con casos de estudio de comunidades fósiles mexicanas, algunas de estas ventajas y desventajas.

2. Pariente Vivo más Cercano (PVC)

Este método se basa en la determinación taxonómica de especies fósiles y en la asignación de las tolerancias ecológicas de las especies actuales con la que se piensa están más cercanamente emparentadas (Uhl y Mosbrugger, 1999). Evidentemente, este método supone que las tolerancias climáticas de los taxa no cambian en el tiempo (Tabla 1). Una ventaja de este método es que las inferencias pueden basarse en prácticamente cualquier estructura vegetal que sea taxonómicamente identificable. Existen, sin embargo, numerosos problemas relacionados con la identificación taxonómica de los fósiles y con el establecimiento de relación climática con taxones actuales (Tabla 1). Por ejemplo, en el caso de las dicotiledóneas, la dificultad en su identificación se incrementa progresivamente al estudiar plantas cronológicamente más distantes (Wolfe, 1993). Con plantas del Cretácico y el Paleógeno, sólo se pueden establecer relaciones sistemáticas generales, además de que existe una gran proporción de géneros extintos. Una situación similar se presenta cuando algunos taxones tienen una distribución geográfica y una diversidad más amplia en el pasado que sus representantes actuales. Debido a que la composición de las comunidades del pasado no son exactamente iguales a las que existen en la actualidad, en este procedimiento, es práctica común que se le otorgue mayor peso a algún taxa al hacer inferencias paleoambientales (Wolfe, 1981). Esto, sin embargo, puede ser impreciso en algunos casos debido a que ninguna asociación taxonómica del Cenozoico es exactamente igual a las actuales y, generalmente, la distribución geográfica y los rangos de tolerancia climática entre taxa fósiles y sus representantes contemporáneos pueden ser diferentes (Wolfe, 1981).

3. Aproximación Morfológica Estructural

3.1. Anatomía de la madera

Existe una larga historia en el estudio eco-anatómico de la madera. En un principio, a inicios del siglo XX, fueron dos las formas en las que se abordó el problema. Mientras

Tabla 1. Comparación entre los métodos del Pariente Vivo más Cercano y Aproximación Morfológico Estructural.

Método	Criterios	Ventajas	Desventajas
Pariente Vivo más Cercano (PVC)	<ul style="list-style-type: none"> •Taxonómico •Tolerancias ambientales históricamente conservadas 	<ul style="list-style-type: none"> •Útil en conjuntos fósiles relativamente reciente •Cualquier parte de la planta es útil 	<ul style="list-style-type: none"> •Estructuras aisladas •Dificultad en la determinación taxonómica •No considera la evolución ecológica de los linajes •Énfasis en uno o pocos taxa •Determinación de parámetros exclusivamente cualitativa
Aproximación Morfológico Estructural (AME)	<ul style="list-style-type: none"> •Estructuras cuya expresión es fuertemente modelada por el ambiente 	<ul style="list-style-type: none"> •No necesaria la determinación taxonómica •Independiente de las afinidades taxonómicas •Reconoce el cambio de las tolerancias •Toma en cuenta todo el conjunto de estructuras para sus inferencias 	<ul style="list-style-type: none"> •Las estructuras anatómicas parecen no relacionarse de la misma manera con el ambiente a través del tiempo. •Los resultados se encuentran directamente relacionados a las técnicas de muestreo y al tipo de método empleado para obtenerlos y analizarlos.

algunos autores centraban su atención en grupos taxonómicos particulares y registraban la modificación de la estructura del xilema con relación al gradiente de cierta variable climática (*e.g.*, precipitación o temperatura), otros se interesaban por seguir el cambio en la expresión de los caracteres en comunidades establecidas en diferentes ambientes. Por ejemplo, Starr (1912) comparó a los individuos de *Alnus incana* que crecían en sitios con diferente precipitación y encontró que los individuos creciendo en sitios más húmedos se diferenciaban de los que crecían en ambientes xéricos por tener una mayor cantidad de vasos por milímetro cuadrado. Versteegh (1968) por ejemplo, mostró que en las floras leñosas de Indonesia los miembros de familias como Lauraceae, Anacardiaceae y Casuarinaceae que crecen en las montañas, son diferentes a los de las tierras bajas por poseer elementos de vaso con placas de perforación simple.

Conforme avanzaba el siglo XX el interés por entender de manera más clara la correlación entre las condiciones ambientales y algunos caracteres de la madera se hizo patente y se fueron incorporando un mayor número de elementos que proporcionaron la base sobre la que yace de manera más o menos sólida, las tendencias ecológicas del xilema secundario (Carlquist, 1975). Esta primera etapa, no se basó sino en la simple observación y documentación de

la variación anatómica. Posteriormente, fueron incorporadas herramientas de estadística descriptiva y sólo hasta la segunda parte de la década de los noventa se comenzaron a elaborar modelos de predicción climática. Aunque en muchos de estos trabajos señalan el potencial de la madera fósil como predictor paleoambiental, sus observaciones tardaron en incorporarse al estudio de floras fósiles.

Si bien no existía duda sobre el importante papel del clima como modelador de la expresión y evolución de la madera, no existía un consenso sobre qué condiciones climáticas afectaban de manera particular a ciertos caracteres. Carlquist (1975), realizó una primera síntesis en la que reconoció el papel del agua como el factor primario en la expresión de las características de la madera responde. Carlquist (1975) sugiere que, por ejemplo, el diámetro de los vasos, su frecuencia, engrosamientos en espiral y anillos de crecimiento están relacionados con la disponibilidad de agua. En trabajos más recientes, se ha encontrado que la mayoría de los caracteres de la madera guardan una relación más estrecha con la temperatura (*e.g.*, Baas y Schweingruber, 1987; Woodcock e Ignas, 1994; Weimann *et al.*, 1998a; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008).

Trabajos realizados en la primera mitad de la década de los ochenta comparan las características de los elementos

traqueales en diferentes floras. Baas y Carlquist (1985), al comparar categorías ecológicas análogas de las floras de Israel y California, USA, encuentran que si bien existen algunas tendencias paralelas en algunas características (e.g., longitud de los elementos de vaso, incidencia de placas de perforación escalariforme y engrosamientos en espiral), otras muestran un parecido parcial o nulo. Dada la similitud climática entre estas dos regiones, las diferencias anatómicas tienen origen en su distinta composición taxonómica. Esto debe ser tomado en cuenta al analizar floras fósiles pues el predominio de grupos taxonómicos con estrategias funcionales particulares y/o caracteres anatómicos filogenéticamente conservados, podría conducir a evaluaciones paleoambientales con un sesgo importante. De ahí la importancia de hacer análisis fisonómicos incorporando efectos filogenéticos. Esta área de estudio ha sido poco explorada a pesar de que es claro que algunos caracteres de la madera muestran correlación evolutiva con variables como temperatura o precipitación (e.g., Martínez-Cabrera, 2009).

Baas y Schweingruber (1987) encuentran en la flora europea que, en el gradiente macroclimático que va del boreal a mediterráneo, existe un decremento marcado en la incidencia de placas de perforación escalariforme, vasos (casi) exclusivamente solitarios y fibrotraqueidas. En este mismo gradiente, la frecuencia en el dimorfismo de los vasos y la proporción de las traqueidas vasculares se incrementan (Baas y Schweingruber, 1987). La porosidad anular y los engrosamientos en espiral alcanzan sus valores más altos en las zonas templadas. En relación con la humedad, la incidencia de placas de perforación escalariforme se incrementan y las traqueidas vasculares muestran menores frecuencias en el gradiente seco a México. Otras características, como el dimorfismo traqueal, engrosamientos en espiral y presencia de fibrotraqueidas tienen relación apenas perceptible con la disponibilidad de agua, mientras que los anillos de crecimiento y los vasos solitarios no muestran relación alguna con dicho parámetro.

La relación entre caracteres anatómicos y clima, aunque bien documentada, se había analizado únicamente sobre bases descriptivas. En este sentido, ante la falta de modelos para cuantificar la respuesta de los componentes anatómicos al ambiente, investigadores comenzaron a trazar la frecuencia de los caracteres de la madera a lo largo de gradientes climáticos y por lo tanto incorporaron más formalmente herramientas estadísticas. Por ejemplo, Woodcock e Ingas (1994), en la flora del este de los Estados Unidos y norte de México, encontraron que la variación de los caracteres podía ser atribuible al ambiente. La presencia de los caracteres fue sobrepuesta sobre una cuadrícula de 112 puntos y la frecuencia de éstos fue mapeada y analizada estadísticamente. Encontraron que los anillos de crecimiento son más frecuentes (100 %) por arriba de los 42° latitud, además su correlación con la temperatura media anual fue significativa. Aunque existe correlación entre los anillos de crecimiento y la temperatura, su presencia, sin

otros caracteres de respaldo, no puede ser tomada como un marcador climático confiable debido a que éstos también se encuentran en zonas tropicales. El arreglo tangencial y agrupamiento de los vasos se correlacionan con la temperatura y tienden a predominar en latitudes medias (Woodcock e Ingas, 1994). Fahn *et al.* (1985) describen incidencias igualmente altas en la flora del mediterráneo. Los radios homocelulares predominan en el norte para decrecer hacia el sur y su correlación con la temperatura es también significativa (Woodcock e Ingas, 1994). Sin embargo, los radios homogéneos son también altamente frecuentes en floras tropicales con alta evaporación (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008).

Con respecto al diámetro de los vasos, Fahn *et al.* (1985) encuentran un patrón similar al descrito por otros autores (e.g., Wheeler y Bass, 1991): el predominio de vasos con tamaño menor (50 µm) se incrementa en el norte y decrece hacia el sur y por lo tanto la variación es explicada por la temperatura. Sin embargo, la precipitación puede ser un factor que también determine el tamaño de los vasos. Por ejemplo, en las floras secas de regiones tropicales la incidencia de vasos pequeños es alta. Noshiro y Baas (1998) encuentran tendencias similares a las arriba mencionadas en el género *Cornus*. La densidad de los vasos es un carácter que se relaciona con la temperatura y la precipitación, así, los taxa con muchos vasos pequeños tienden a ser más abundantes en latitudes altas, mientras que en las zonas tropicales se encuentran, en general, maderas con pocos vasos pero con un diámetro mayor. La frecuencia del parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente se correlaciona directamente con la temperatura, mientras que el parénquima marginal, se correlaciona de manera inversa con la precipitación (Woodcock e Ingas, 1994). Estas tendencias en la variación del parénquima son paralelas a las encontradas en distintas localidades americanas por otros autores (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008).

Poco después, Weimman *et al.* (1998a) exploran las posibilidades de predicción climática de los caracteres de la madera a través regresión simple y múltiple. Estos autores modelaron la relación entre seis variables climáticas en función de los caracteres de la madera encontrando que las variables climáticas relacionadas con la temperatura (temperatura media anual, intervalo medio anual de temperatura y temperatura del mes más frío) fueron mejor descritas por modelos con un mayor número de caracteres. Los valores de correlación de estos caracteres con la temperatura fueron más altos que los asociados con la precipitación (precipitación media anual, precipitación del mes más seco). Al probar los modelos con diferentes sitios de validación (lugares con parámetros climáticos conocidos), encontraron que el intervalo de error era mayor cuando un menor número de muestras (tipos de madera) era incorporado. Por ejemplo, en los sitios que analizaron 25 o más tipos anatómicos distintos, la temperatura media anual presentaba un intervalo de error de 0.0-3.0° C, mientras que en lugares con un número menor de morfotipos el intervalo

se disparaba a 3.0-5.4° C. Las predicciones para el intervalo anual de temperatura y temperatura media del mes más frío fueron más erráticas.

El desarrollo de modelos que pretenden deducir las condiciones ambientales a partir de la fisonomía de la madera es todavía un área poco explorada. Contrariamente a lo que sucede con la fisonomía foliar, como se expone en la siguiente sección, no se han ensayado diversos métodos para intentar mejorar los intervalos de error de los modelos. Además, los trabajos que han hecho inferencia paleoambiental usando madera fósil de dicotiledóneas son asombrosamente escasos, condición que llama la atención si se considera la inmensa cantidad de evidencia acumulada que indica una relación entre el clima y la anatomía de la madera.

Probablemente el trabajo más importante con madera fósil fue realizado por Wheeler y Baas (1991), aunque éste no pretendió la elaboración de modelos de predicción, es importante pues acota la utilidad de la madera fósil como herramienta en la determinación paleoambiental. Wheeler y Baas (1991) cuantifican las frecuencias relativas de los caracteres anatómicos de la madera a través del tiempo (Cretácico al presente) para dos grandes áreas geográficas que corresponden con Laurasia (Norteamérica, Europa, Norte y noreste de Asia) y Gondwana (que incluye a las principales zonas tropicales como Sudamérica y África, además de regiones subtropicales y templadas como Nueva Zelanda). Los autores concluyen que la relación carácter/ambiente no ha sido constante a través del tiempo y por tanto ponen en tela de juicio la validez del concepto del uniformitarismo biológico. Por ejemplo, en el Cretácico las diferentes características de la madera proporcionan información contradictoria con respecto al clima debido al predominio de elementos anatómicos primitivos. Así, la baja frecuencia con que se presentan los anillos de crecimiento en el Cretácico sugiere, junto con evidencia de otras fuentes (*e.g.*, fisonomía foliar; Upchurch y Wolfe, 1987), un ambiente tropical no estacional. En contraste, el alto grado de vasos solitarios, e incluso el predominio de vasos con placas de perforación escalariforme (ambos caracteres considerados primitivos), sugieren clima templado. En consecuencia, según los autores, la frecuencia con la que los vasos solitarios se presentan en el Cretácico se puede explicar mejor por el estado evolutivo temprano de las dicotiledóneas, en lugar de ser la consecuencia de la representación de la modificación estructural dirigida por el ambiente. Otras características como los engrosamientos en espiral y la porosidad anular no se desarrollan sino hasta el Paleógeno temprano, por lo que su ausencia, según ellos, no es indicativa de estacionalidad sino hasta ese periodo. De acuerdo con los patrones que estos autores obtienen, las tendencias ecológicas del xilema en el Paleógeno pueden equipararse a las observadas en el presente, y por lo tanto las características de la madera pueden ser un auxiliar importante en la reconstrucción ambiental sólo a partir de esta época.

3.2. Fisonomía foliar

Bailey y Sinnott (1915, 1916) fueron probablemente los primeros investigadores que propusieron el uso de la fisonomía foliar de dicotiledóneas para inferir paleoclimas. Pese a que sus estudios fueron relativamente tempranos, éstos no adquirieron apoyo suficiente, sino hasta después, sin embargo, estos estudios posteriores, continuaron proponiendo el uso de hojas como herramienta en la inferencia paleoclimática con base en criterios meramente cualitativos y con una carga importante de subjetividad. Bailey y Sinnott (1915, 1916) compararon hojas de dicotiledóneas, pertenecientes a cuatro regiones con regímenes de temperatura diferentes y encontraron que hojas con márgenes enteros predominan en ambientes fríos, subtropicales y tropicales, mientras que hojas con márgenes dentados son muy frecuentes en regiones templadas. También señalan que la sequía muy posiblemente influye en la proporción de márgenes enteros en las floras árticas, alpinas y subalpinas. Por otro lado, reconocen que algunas floras secas, tropicales o subtropicales pueden tener altos porcentajes de hojas con márgenes dentados o espinosos y de manera complementaria, floras en ambientes templado-cálidos o subtropicales del este de Norte América presentan porcentajes bajos de hojas con márgenes enteros.

Entre la década de los sesenta y los setenta, se presentó la siguiente etapa en el desarrollo de esta disciplina y que consistió en la medición de los porcentajes de hojas con margen entero y correlacionarlos con el parámetro específico de la temperatura media anual (Wolfe, 1971). Este cambio en el método permitió disponer de un procedimiento más objetivo. No obstante, debido a los problemas que Bailey y Sinnott describieron, la calibración de datos excluyó vegetación árida (incluyendo la ártica, alpina y subalpina), centrándose en la vegetación húmeda y mésica del este de Asia (Wolfe, 1979). En este nuevo enfoque, el interés por utilizar la fisonomía foliar con relación a variables climáticas aumentó, aunque los resultados de investigaciones conducidas por diferentes investigadores no siempre coincidían. Por ejemplo, Dolph y Dilcher (1979) trabajando con datos bibliográficos de la flora en las islas Carolinas, consideran que la relación de varias características fisonómicas (incluido el tipo de margen) y el clima es muy general para utilizarla en trabajos paleoclimáticos. Dolph y Dilcher (1980) expresa una conclusión similar después de trabajar con muestras de Costa Rica. En respuesta a estas críticas, Wolfe (1993) argumenta que este tipo de resultados se presenta por el tipo de muestreo y técnicas estadísticas que se emplean para determinar la validez de la comparación entre clima y caracteres fisonómicos.

Otros trabajos han encontrado asociación de otros caracteres foliares con el clima. Givinish (1984) por ejemplo, encuentra que en las áreas tropicales bajas las hojas son estrechas por influencia de temperaturas altas. Dolph y Dilcher (1980) reconocen que el tamaño de las hojas varía

con la temperatura, especialmente en hojas grandes de zonas cálidas. Otra contribución importante es propuesta por Wilf *et al.* (1998), quienes encuentran una fuerte relación entre la precipitación media anual y el promedio del área foliar.

Una vez que se aceptó la fisonomía foliar como un procedimiento adecuado y con gran potencial informativo, se comenzaron a ensayar diferentes análisis estadísticos. Wolfe (1993, 1995) por ejemplo, desarrolló métodos de ordenación para estimar las variables de temperatura y precipitación, basadas en el uso simultáneo de varios caracteres foliares. El método llamado *Climate Leaf Analysis Multivariate Program* (CLAMP) utiliza análisis de correspondencia canónica, relacionando a 29 caracteres foliares entre los que se encuentran el margen, tamaño, ápice, base y forma de la lámina, con parámetros climáticos. La revisión de los datos de CLAMP, así como otros conjuntos obtenidos en diferentes localidades ha derivado en la generación de varios modelos que incorporan diferentes caracteres de fisonomía foliar para calcular parámetros climáticos

La calibración cada vez más precisa de los métodos ha contribuido a reconocer las fuentes de error durante los muestreos. Por ejemplo, Wiemann *et al.* (1998b), indican que en la predicción de la temperatura media anual, el número de caracteres interrelacionados, así como las categorías en que éstos se describen, determinan los intervalos de error que cada uno de los parámetros meteorológicos pueden adoptar. Sin embargo, a pesar de que los modelos se perfeccionan al reconsiderar los errores y sus fuentes, la paleobotánica todavía tiene que resolver muchos problemas si se pretende que los resultados en las evaluaciones de floras fósiles sean significativos. Así, por ejemplo, diversos investigadores han enfocado su atención a estudiar la composición de hojarasca en bosques actuales y de esta manera saber si los parámetros paleoclimáticos se acercan a su verdadera naturaleza. La razón de tal enfoque es debida a que los muestreos de hojas, como el que integra CLAMP (Wolfe, 1993), fueron obtenidos directamente de plantas vivas y no de la hojarasca, medio en el cual las hojas son susceptibles de convertirse en fósiles. Los resultados en el análisis de la composición de hojarasca, muestran que las hojas que se depositan en la misma tienen tamaños diferentes que las hojas colectadas en el dosel (Greenwood, 1992). También Roth y Dilcher (1978) encontraron que las hojas depositadas en el fondo de un lago de Indiana, USA eran más pequeñas que las de las plantas alrededor del mismo. Con estas observaciones presentes en mente, Burham (1997) usó el modelo de regresión lineal múltiple de Wing y Greenwood (1993), para calcular la temperatura media anual en el parque nacional de Santa Rosa en Costa Rica, tomando datos de las hojas depositadas en la hojarasca. Sus resultados indican que existe una sobrestimación en la temperatura media anual de más de 7° C y a pesar de que este resultado puede depender directamente del método que se emplea (Wiemann *et al.*, 1998a), es claro que el error existe y llama a la revisión de otros aspectos metodológicos.

4. Determinación paleoclimática en paleocomunidades mexicanas: algunos ejemplos

En México se han estudiado pocas paleofloras bajo la perspectiva de la inferencia paleoclimática. A la fecha, la mayor parte de las floras mexicanas estudiadas corresponden al Oligoceno y Mioceno, y sólo una al Cretácico tardío. Aunque existen otros ejemplos (*e.g.*, Mioceno de Chiapas y Tlaxcala, Castañeda-Posadas, 2007), aquí sólo trataremos la inferencias hechas, bajo las dos aproximaciones, en tres paleofloras: Formación Olmos (Campaniano superior-Maastrichtiano temprano de Coahuila), Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno de Baja California Sur) y Tepexi de Rodríguez (Oligoceno de Puebla).

4.1. Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno), Baja California Sur

El estudio de esta región representa no sólo uno de los pocos esfuerzos de predicción climática en conjuntos de madera fósil, sino también uno de los aún más escasos esfuerzos orientados al cálculo de modelos predictivos (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008). Además del análisis de predicción, este trabajo, hace patente la estrecha relación entre la expresión de los caracteres anatómicos de la madera y el ambiente, pues de los 42 caracteres analizados, 76 % (32) estuvieron significativamente relacionados con una o más variables climáticas. La mayoría de los caracteres se relacionaron con la temperatura, seguido por la evaporación y la precipitación. En este sentido, la predicción de variables climáticas relacionadas con la temperatura y evaporación fueron más robustas que aquellas relacionadas con precipitación. Las estimaciones para la Formación El Cien sugieren ambiente tropical (temperatura media anual = 22.7-24.8°C) con relativamente baja variación de temperatura intra-anual (4.7-5 °C) así como relativamente alta evaporación media anual (754 mm), similar a diversas comunidades tropicales húmedas sudamericanas (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008). La disponibilidad de agua en la Formación El Cien fue inferida mediante el uso de características hidráulicas (*e.g.*, aquellas relacionadas con los vasos) del conjunto fósil en un análisis de componentes principales, y no a través de modelos de predicción. Este análisis sugiere, con base en el diámetro de vasos, una alta eficiencia conductora similar a selvas tropicales húmedas sudamericanas y mexicanas. Sin embargo, la elevada proporción de especies con porosidad semianular sugiere la presencia de un bosque semi-decduo.

La composición taxonómica de la flora de la Formación El Cien aporta información importante acerca de las posibles condiciones en las que prosperó (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2004, 2006; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006). Algunos de los parientes vivos de las especies presentes en la Formación El Cien se encuentran en las selvas bajas de la costa occidente de México, en particular

en Chamela, Jalisco. Algunos de los representantes actuales se restringen a las selvas bajas caducifolias (*Maclura* y *Ruprechtia*), otros se distribuyen principalmente en la selva baja subcaducifolia (*Andira*) como elementos perennes, así como los que pueden estar representadas en ambos tipos de vegetación o en ambientes riparios (*Ficus*, *Mimosa*, *Phyllanthus*). Taxa como *Tapirira*, *Copaifera* y *Tetragastris* en la actualidad no se encuentran distribuidos en la costa del Pacífico a estas latitudes. *Tapirira* se distribuye actualmente en ambientes más húmedos, a mediana elevación, en bosques de montaña (*T. mexicana*) o en selvas altas (*T. chimalapana*), principalmente en el sureste mexicano (Terrazas y Wendt, 1995). *Copaifera*, con distribución en Sudamérica y África, prospera en zonas tropicales y subtropicales secas y húmedas. *Tetragastris* se distribuye en bosques húmedos sudamericanos o en bosque de galería. Se encuentra también presente en el Estado de Quintana Roo (Martínez, 1987). Evidentemente, los requerimientos de humedad de estos tres últimos taxones son mayores que para los otros elementos del conjunto. Las tolerancias de algunas especies de los géneros del conjunto fósil pueden sobrelaparse con las de *Tetragastris*, *Tapirira* y *Copaifera* (*Andira*, *Ficus*, *Phyllanthus* y *Mimosa*); sin embargo, otras prosperan bajo condiciones de mayor estrés hídrico en Chamela (*Maclura tinctoria* y *Ruprechtia*; Lott, 2002). Cabe señalar que *Maclura tinctoria* puede estar también en bosques más húmedos (selvas altas perennifolias) como lo demuestra su presencia en Manaus, Brasil, con 2275 mm de PMA (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008).

Como se mencionó anteriormente, la presencia de taxa con porosidad anular y semianular, sugiere que la flora de la Formación El Cien prosperó bajo un clima tropical y seguramente con algún grado de estacionalidad en la disponibilidad de agua y/o con elementos caducifolios. Sin embargo, parece que la cantidad de agua fue suficiente como para mantener algunos taxones con preferencias más méxicas que aquellas presentes en Chamela (*Tetragastris*, *Tapirira* y *Copaifera*) y, sobretodo, que condicionaran la manifestación de vasos grandes y relativamente poco frecuentes. De otra manera, los vasos de dimensiones grandes resultarían selectivamente desventajosos. Los valores de duración de temporada seca del análisis de regresión indican una breve temporada de sequía. Estructuras sedimentarias como las marcas fluviales y de desecación, además de la brechificación, sugieren también la presencia de una corta temporada seca (Gidde, 1992; Fischer *et al.*, 1995), por lo que la manifestación de la porosidad anular y la mezcla de vasos grandes y pequeños (ambos patrones son manifestación de estacionalidad y/o caducifoliedad) pudo haber sido ventajosa al estrés hídrico de esta corta temporada seca reflejada en las facies superiores del miembro.

La composición taxonómica de conjunto fósil con la flora actual de la costa del Pacífico, particularmente con Chamela, es alta. En ambas, las leguminosas ocupan el primer lugar, seguidas por las euforbiáceas. En la Formación El Cien, las primeras concentran el 22 % del total, mientras

que las últimas ocupan el 9 %, dichas familias representan en Chamela el 14 % y 8.2 % respectivamente (Lott y Atkinson, 2002). El parecido al nivel genérico es también grande. Comparando los listados florísticos de Chamela (Lott, 1985 y 2002) con los géneros presentes en la Formación El Cien (relativos vivientes), se encuentra que al menos 8 (35 % de los géneros identificados) son compartidos por ambas localidades. De la misma manera, en el conjunto fósil se encuentran por lo menos dos de los géneros con más especies en Chamela (*Mimosa* y *Phyllanthus*). Desde un punto de vista histórico, la similitud florística entre Chamela y la Formación El Cien resulta fácilmente explicable por la continuidad que tuvieron en el pasado estas dos masas terrestres. El primero de los eventos tectónicos que derivó en la separación de la península da inicio en el del Paleógeno cuando la Placa Farallón se impacta contra la Placa Norteamericana. La colisión provocó la extensión en el fallamiento de la zona de subducción entre ambas placas, creando una zona de desplazamiento que se extendió a lo largo de la línea de costa de Baja California que, entonces, permanecía unida al oeste mexicano (Mckenzie y Morgan, 1969; Mammerlickx y Klitgard, 1982).

Del conjunto palinológico (Martínez-Hernández, inédito) de las fosforitas de la Formación San Gregorio (miembro San Juan de la Formación El Cien *sensu* Fischer *et al.*, 1995) se desprende una idea de la composición de la comunidad que contrapone la idea general representada por las maderas de la Formación El Cien. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996a) proponen una vegetación de tipo sabana o pastizal, donde dominan herbáceas de las familias Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Ephedraceae y gramíneas. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996b), argumentan que los requerimientos físicos para el depósito de las fosforitas, que caracterizan sobretodo la parte basal de la Formación El Cien, necesitan de la existencia de corrientes frías, donde la productividad es alta y que las celdas subtropicales de alta presión, que junto con las corrientes frías promueven el desarrollo de desiertos en las costas occidentales de los continentes. Además, factores como el deterioro climático que tuvo lugar hacia la segunda mitad del Eoceno y cuyo máximo se ubica en el Oligoceno (Novacek, 1999) también sugiere aridez regional. Sin embargo, muchas herbáceas, especialmente gramíneas, son polinizadas por el viento, y por lo tanto, la cantidad de polen que producen es considerablemente superior a la producida por otras plantas. Más aún, estos taxones, especialmente Gramineae y Chenopodiaceae, pueden dominar el paisaje en vegetaciones costeras con carácter halófilo (Rzedowski, 1978). Uno de los rasgos característicos del ambiente de depósito del miembro basal fueron los ciclos de regresiones y transgresiones marinas, marcadas sobre todo en el Miembro San Juan, así como el ambiente deltaico de la parte superior del mismo (Schwennicke, 1994; Fischer *et al.*, 1995). De tal forma, la alta representación de Chenopodiaceae-Amaranthaceae y Graminae pudo estar subordinada a este régimen de desecación e inundación y

por lo tanto representar una flora local. Alternativamente, las inferencias obtenidas usando caracteres anatómicos de la madera (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008), pueden representar sólo un subconjunto, muy localizado del clima de Baja California Sur durante esa época. En este sentido, hacen falta muestreos más detallados para la extensión geográfica y estratigráfica de estos dos tipos de vegetación.

En suma, los análisis fisonómicos, la composición florística y el ambiente de depósito sugieren que la paleoflora prosperó bajo condiciones tropicales con buena disponibilidad de agua. La disponibilidad continua de agua potenció la expresión de vasos grandes y poco frecuentes, característicos de los sitios en los que la distancia entre la evapotranspiración real y la potencial es menor: más similar a las selvas altas perennifolias. La fenología de los parientes vivos más cercanos del material identificado, señala la presencia de elementos perennifolios y caducifolios. Muchos de éstos coexisten en la costa del Pacífico en selvas subcaducifolias, otros, perennifolios, se restringen actualmente a sitios más húmedos en el sur de México. En este caso las inferencias usando PVC y AME en maderas concuerdan en lo general; sin embargo, el análisis palinológico (PVC) ofrece una hipótesis distinta.

4.2. Formación Olmos (Campaniano superior-Maastrichtiano temprano), Coahuila

Los afloramientos de la Formación Olmos del Cretácico Superior de la Cuenca de Sabinas contienen una de las floras más diversas del continente. A la fecha, se han recolectado aproximadamente 80 morfotipos de angiospermas y al menos 20 de gimnospermas. La presencia de hojas y maderas de dicotiledóneas en la formación proveen por lo tanto la oportunidad de contrastar estimados paleoclimáticos usando ambos órganos.

El análisis de fisonomía foliar de la Formación Olmos realizado por Estrada-Ruiz *et al.* (2008) utilizó diferentes ecuaciones de regresión simple y múltiple derivadas por distintos autores (*e.g.*, Wolfe, 1979; Gregory, 1994) y un total de 35 morfotipos de hojas de dicotiledóneas entre los que prevalecieron miembros del orden Laurales y en menor proporción *cf.* Menispermaceae (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008). El 72% de las hojas estudiadas presentó margen entero, mientras que el 30% fueron macrófilas, y el 50% de las hojas presentaron ápice atenuado (también conocidas como hojas con punta de goteo). Con base en estos caracteres, los estimados de la temperatura media anual fueron de 20-23 °C, temperatura del mes más frío menor a 10° C y precipitación media anual de 1.5 a 3 m. Estos valores y otros datos, que se mencionarán más adelante, sugieren que la flora de la Formación Olmos corresponde a una selva paratropical (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008). Adicionalmente, los autores analizaron las características anatómicas de la madera de la formación usando dos diferentes métodos: regresión y análisis de componentes principales (PCA). Usando diferentes ecuaciones de regresión múltiple

(Wiemann *et al.*, 1998a; Wiemann *et al.*, 1999; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008), la temperatura media anual estimada (21.7-23.7° C) fue muy similar a los rangos obtenidos con el análisis fisonómico foliar. Por otra parte, la precipitación media anual calculada (4333 mm) fue considerablemente superior a las obtenidas con fisonomía foliar. El análisis de PCA usó únicamente características conductoras de varias comunidades actuales empleadas en análisis previos (Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2008; Castañeda-Posadas, 2007). Éstas fueron cinco bosques tropicales húmedos, una selva baja caducifolia, un bosque mesófilo de montaña, una selva mediana y un matorral xerófilo. La flora de la Formación Olmos resultó hidráulicamente más cercana a las comunidades mésicas y en particular a las selvas tropicales húmedas (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008). La conductividad hidráulica de la paleoflora de la Formación Olmos puede inferirse como alta debido a que el diámetro promedio de los vasos es superior a los 100 µm, característica común en zonas en donde la disponibilidad de agua es alta. Wheeler y Baas (1991, 1993), mencionan que la presencia de vasos con más de 200 µm de diámetro, es común de árboles que se desarrollan en zonas tropicales, mientras que vasos menores a 100 µm indican vegetación que crecen en ambientes de alta montaña con temperaturas relativamente frías. El índice de mesomorfía (Carlquist, 1988), que es calculado usando diámetro, frecuencia y longitud de vasos indica que la Formación Olmos tuvo características conductoras similares a las de las selvas altas.

La flora de la Formación Olmos presentó un porcentaje bajo de placas de perforación escalariforme, pero, en aquellas especies en las que estuvieron presentes, éstas tuvieron alto número de barras por placa de perforación. Esta característica contrasta con los datos arrojados por el registro fósil del Cretácico Superior, que indican una gran prevalencia de vasos grandes y largos con placas de perforación escalariforme (Bailey, 1954). Otras floras del Cretácico tardío tienen alta incidencia de maderas con placas de perforación escalariforme. Por ejemplo, Takahashi y Suzuki (2003), describen 14 especies representado 10 géneros del Albiano al Santoniano de Japón, de estas maderas ocho presentaron exclusivamente placas de perforación escalariforme por 4 con placas simples, y sólo 2 con ambos tipos, siendo mayor las plantas con placas de perforación escalariforme. Este patrón no ocurre en la Formación Olmos, de las 11 especies descritas (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2010, 2011; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992) sólo dos presentan placas de perforación exclusivamente escalariforme y *Sabinoxylon* con simple y escalariforme. Algunos autores mencionan que la presencia de placas de perforación escalariforme se encuentra en floras tropicales de alta montaña (15 al 33%) o en zonas tropicales de bosques de tierras bajas (0-8%) (Wheeler y Baas, 1991, 1993). Carlquist y Hoekman (1985), estudiando la flora de California, puntualizan que la presencia de placas de perforación es interpretada como relicto de zonas mésicas y sólo se presenta en pocas especies.

Otro carácter de importancia es la ausencia de anillos de crecimiento, condición típica en las floras tropicales en las que por lo regular se presentan en baja proporción. No es raro que la paleoflora carezca de anillos de crecimiento ya que esta condición era común durante el Cretácico Superior, para el Paleógeno la incidencia de anillos de crecimiento fue en aumento (Wheeler y Baas, 1991, 1993).

En suma, fisonomía foliar y anatomía de la madera sugieren que la flora de la Formación Olmos prosperó bajo alta disponibilidad de agua y temperaturas (20 a 24 °C), que según diferentes estimados, la ubican entre tropical y paratropical. Alto porcentaje con margen entero (72%) y con un 50% de hojas con puntea de goteo, así como maderas de dicotiledóneas sin presencia de anillos de crecimiento y la presencia de diversas palmas, apoyan la hipótesis de que esta flora corresponde una selva de tipo paratropical (20-25 °C). Esta formación también ilustra la mayor limitación del método del PVM: la dificultad, o imposibilidad en este caso, de asignar a los fósiles correspondencia con especies actuales y por lo tanto la dificultad en hacer inferencias paleoambientales usando el método del PVC. Debido a su edad, muchos de los géneros en la flora de la Olmos no viven en el presente y su afinidad es por tanto incierta, haciendo imposible cualquier inferencia usando esta aproximación. Adicionalmente, debido a la temprana edad de la formación, la utilidad de algunos caracteres indicadores del ambiente (e.g., ausencia de anillos de crecimiento) es limitada según Wheeler y Bass (1991).

4.3. Oligoceno de Puebla

El registro fósil de las localidades de Los Ahuehuetes, Punto Triple (ambas en Tepexi de Rodríguez, Puebla) y Chigmecatitlan (Izúcar de Matamoros, Puebla), indica que la diversidad de angiospermas y gimnospermas fue muy alta durante el Oligoceno en el sur de México. Además de que la composición florística (e.g., Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Garduño 1999; Ramírez *et al.*, 2000; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002) indica una asociación que no tiene equivalentes entre las comunidades vegetales modernas. Sin embargo, en la interpretación de los componentes florísticos se ha utilizado el método del PVC. Los autores indican que la distribución de organismos en el área de Tepexi de Rodríguez, se ubicaba en un gradiente altitudinal, resultando comunidades muy bien diferenciadas (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). Esta opción explicaría la presencia en áreas relativamente cercanas, de géneros como *Pinus* y *Picea*, con integrantes de las familias Burseraceae, Bombacaceae, Anacardiaceae y Leguminosae. Las condiciones ambientales propuestas por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999) corresponden a diferentes zonas. Una de las áreas es la que ellos consideran corresponde a la ubicación de una flora regional, delimitada por *Pinus*, *Picea*, gramíneas, *Ephedra* y helechos. Tal composición indicaría un clima templado-

frío en las cimas y subtropical-seco en las llanuras, aunque otros componentes, tales como juglandáceas, indican un clima más húmedo (bosque mesófilo), posiblemente en las laderas o cañadas.

El área correspondiente al lugar de distribución de una flora local en Los Ahuehuetes y Punto Triple, está integrada por *Ephedra*, chenopodiáceas, helechos y gramíneas. Todas estas plantas crecieron como componentes del sotobosque de una selva baja, cuyo componente arbóreo y arbustivo integró a las familias Leguminosae, Malpighiaceae, Liliaceae, Agavaceae y Arecaceae. Con los datos de esta composición florística, se propone un clima con temperaturas altas, marcada estación de sequía, aunque con abundante precipitación. En Chigmecatitlan, la composición es diferente a Los Ahuehuetes y Punto Triple, pues en esta región existe una abundancia mayor de plantas asociadas a componentes tropicales (Burseraceae, Bombacaceae, Anacardiaceae, Leguminosae y Sapotaceae), que en conjunto indicarían condiciones más tropicales que en las áreas antes mencionadas.

Las determinaciones taxonómicas de fósiles de hojas (e.g. Ramírez *et al.*, 2000; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2002), frutos (e.g. Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994 a,b) y semillas (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994c) cuando se utiliza el método del PVC, no ofrece una correspondencia estrecha con los resultados obtenidos con los registros polínicos en Los Ahuehuetes, llegando incluso a contradecirlos. La diversidad de macrofósiles en Los Ahuehuetes (la única de las tres localidades en las que se han estudiado este tipo de fósiles), es diferente a la registrada con los granos de polen. De las familias conocidas en la localidad a través del polen, no se ha recolectado aún ningún macrofósil (e.g., Cletraceae, Taxodiaceae, Labiatae). A pesar de que la composición taxonómica del polen de Punto Triple difiere respecto a Los Ahuehuetes, tampoco el registro de macrofósiles se relaciona enteramente a estas localidades.

La propuesta de condiciones ambientales basada en macrofósiles en Los Ahuehuetes es muy difícil, pues las diferencias en afinidad de los fósiles con actuales, se agrega el hecho de que las características de los restos encontrados no necesariamente tienen relación con estructuras distintivas de sus homólogos actuales. Un ejemplo, son las hojas de encino (*Quercus*) encontradas en Los Ahuehuetes, que bien podrían estar relacionadas con los granos de polen de las plantas que crecerían muy cerca de los bosques de pináceas. Sin embargo, cuando se observan las características morfológicas de estas hojas, éstas no son de textura coriácea y tamaño grande, caracteres comunes en las especies de encino. Por el contrario, las hojas de encino en Los Ahuehuetes son pequeñas y aparentemente delgadas, con una forma más cercana a las especies con crecimiento rizomatoso, condición rara entre las especies de *Quercus*.

Estimados, producto de la fisonomía foliar (Velasco de León, 1999), sugieren que las temperaturas relativamente bajas (temperatura media anual 16.2°C; temperatura del mes

más frío 6.6°C y temperatura del mes más caliente 25.8°C) se deben a el alto porcentaje de hojas pequeñas o foliolos, entre otros caracteres. En este caso, los relativos vivientes de algunos de los fósiles en la actualidad crecen en áreas con temperaturas superiores a la estimada para la localidad, indicando probablemente evolución de preferencias climáticas. Sin embargo, estos resultados podrían estar relacionados con el hecho de que la calibración de los modelos se hizo excluyendo especies provenientes de climas particulares, y por lo tanto, están sesgados. Estos resultados muestran que a pesar de que los modelos predictivos basados en fisonomía foliar proveen valiosa información información paleoclimática, también plantean la necesidad de una revisión crítica y la búsqueda una calibración más precisa del método incluyendo el muestreo de una mayor variedad de comunidades vegetales.

5. Conclusiones

La paleobotánica como ciencia ha desarrollado múltiples marcos analíticos que usan a las plantas como medio de obtención de información paleoclimática. A pesar de que estos métodos han demostrado ser exitosos, tienen limitantes originadas en las características de los datos que usan, procedimientos analíticos poco explorados, o debido a que los procesos biológicos e históricos que les subyacen no han sido lo suficientemente estudiados. En el método del AME, por ejemplo, la impronta que el clima deja en la expresión de algunos caracteres tiene algún ruido estadístico producto de su respuesta diferencial a varios factores (e.g., el tamaño de los vasos del xilema responde a la temperatura y precipitación por lo que sus señales pueden ser confundidas) o debido a que los modelos de predicción, especialmente para maderas, han sido poco explorados. En el PVC, la dificultad radica en que la identificación taxonómica no siempre es posible, y ésta se incrementa conforme más nos alejamos del presente (e.g., Cretácico); además, la similitud taxonómica no puede ser inmediatamente traducida en parecido ambiental. Aquí no buscamos la descalificación de estos métodos sino crear conciencia de sus limitantes y de estimular el desarrollo de esta disciplina en México.

Agradecimientos

Agradecemos a los editores su invitación para participar en este número especial dedicado a la paleobotánica, y a dos revisores anónimos por sus comentarios.

Referencias

Baas, P., Carlquist, S., 1985, A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel: *International Association of Wood Anatomist Bulletin n.s.*, 6, 349-355.
Baas, P., Schweingruber, F.H., 1987, Ecological trends in the wood anatomy

of trees shrubs and climbers from Europe: *International Association of Wood Anatomist Bulletin n.s.*, 8, 245-274.
Bailey, I.W., 1954, *Contributions to Plant Anatomy: Chronica Botanica*, Waltham, MA., 259 p.
Bailey, I.W., Sinnott, E.W., 1915, A botanical index of Cretaceous and Tertiary Climate: *Science*, 41, 831-834.
Bailey, I.W., Sinnott, E.W., 1916, The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves: *American Journal of Botany*, 3, 24-39.
Bamford, K.B., Roberts, E.M., Sissoko, F., Bouaré, M.L., O'Leary, M.A., 2002, An extensive deposit of fossil conifer wood from the Mesozoic of Mali, southern Sahara: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186, 115-126.
Burham, R.J., 1997, Stand characteristics and leaf litter composition of a dry forest hectare in Santa Rosa National park, Costa Rica: *Biotropica*, 29, 384-395.
Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2002, *Bauhcis moranii* gen. et sp. nov. (Cercideae, Caesalpinieae) an Oligocene plant from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico, with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122, 171-184.
Carlquist, S., 1975, *Ecological strategies of xylem evolution*: University of California Press, Berkeley, CA., 259 p.
Carlquist, S., 1988, *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag, Heidelberg & Berlin, 384 p.
Carlquist, S., Hoekman, D.A., 1985, Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora: *International Association of Wood Anatomist Bulletin n.s.*, 6, 319-347.
Castañeda-Posadas, C., 2007, Modelo paleoclimático basado en los caracteres anatómicos de la madera de las rocas miocénicas de las regiones de Panotla, Tlaxcala y Chajul, Chiapas: *Instituto de Geología, México, Universidad Nacional Autónoma de México*, tesis de maestría, 160 p.
Cevallos-Ferriz, S.R.S., Weber, R., 1992, Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Coahuila: *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 10, 65-70.
Chaloner, W.G., Creber, G.T., 1990, Do fossil plants give a climatic signal?: *Journal of Geological Society*, 147, 343-350.
Dolph, G.E., Dilcher, D.L., 1979, Foliar physiognomy as an aid in determining Palaeoclimate: *Palaeontographica Abteilung B*, 170, 151-172.
Dolph, G.E., Dilcher, D.L., 1980, Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica: *Biotropica*, 12, 91-99.
Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007, Fossil wood from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145, 123-133.
Estrada-Ruiz, E., Upchurch, G.R., Jr, Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2008, Flora and climate of the Olmos Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian), Coahuila, Mexico. A preliminary report: *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions*, 58, 273-283.
Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2010, Fossil woods from the Olmos Formation (late Campanian-early Maastrichtian), Coahuila, Mexico: *American Journal of Botany*, 97, 1179-1194.
Estrada-Ruiz, E., Upchurch, G.R. Jr, Wolfe, J.A., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2011, Comparative morphology of fossil and extant leaves of Nelumbonaceae, including a new genus from the Late Cretaceous of Western North America: *Systematic Botany*, 32, 337-351.
Fahn, A., Werker, E., Baas, P., 1985, Wood anatomy of trees and shrubs from Israel and adjacent regions: *Israel Academy of Science Press, Jerusalem, Israel*, 221 p.
Francis, J.E., Poole, I., 2002, Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil woods: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 182, 47-67.
Fischer, R., Gllivier, C., Gidde, A., Schwennicke, T., 1995, The El Cien Formation of southern Baja California, Mexico: stratigraphic precisions: *Newsletters on Stratigraphy*, 32, 137-161.

- Frielingendorf, J., 1992, Klimamarken in Neogenen Hölzern vom Niederrhein: Geological Institute, University of Cologne, tesis doctoral, 118 p.
- Gidde, A., 1992, Sedimentology of the Miocene Cerro Colorado Member (upper part of the El Cien Formation in Baja California Sur, Mexico): Zentralblatt für Geologie und Paläontologie 6 (Teil I), 1467-1477.
- Givinish, T.J., 1984, Leaf and canopy adaptations in tropical forests, *en* Medina, E., Mooney, H.A., Vázquez-Yanes, C. (eds.), Physiological ecology of plants of the wet tropics: Dr. W. Junk, The Hague, 51-84.
- Greenwood, D.R., 1992, Taphonomic constrains on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates: Review of Palaeobotany and Palynology, 71, 149-190.
- Gregory, K.M., 1994, Paleoclimate and Paleoelevation of the 35 Ma Florissant flora, Front Range, Colorado: Palaeoclimates, 1, 23-57.
- Lott, E.J., 1985, Listados florísticos de México III. La Estación de Biología de Chamela, Jalisco. Herbario Nacional, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Lott, E.J., 2002, Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala, *en* Noguera, F.N., Vega-Rivera, J.H., García-Alderete, A.N., Quesada-Avenidaño, M. (eds.), Historia Natural de Chamela: Instituto de Biología, UNAM, México, 99-136.
- Lott, E.J., Atkinson, T.H., 2002, Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco, *en* Noguera, F.N., Vega-Rivera, J.H., García-Alderete, A.N., Quesada-Avenidaño, M. (eds.), Historia Natural de Chamela: Instituto de Biología, UNAM, México, 83-97.
- Magallón-Puebla, S., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1994a, Fossil legume fruits from Tertiary strata of Puebla, Mexico. Canadian Journal of Botany, 72, 1027-1038.
- Magallón-Puebla, S., 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, 80-95.
- Magallón-Puebla, S., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1994c, Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in North America: *Cedrelospermum manchestearei* from Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 81, 115-128.
- Mammerlickx, J., Klitgard, K.D., 1982, Northern east Pacific rise: evolution from 25 m.y.b.p. to the present: Journal of Geophysical Research, 87, 6751-6759.
- Martínez, M., 1987, Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, 1220 p.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2004, A new species of *Tapirira* (Anacardiaceae) from early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico: International Association of Wood Anatomist Bulletin n.s., 103-118.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2006, *Maclura* (Moraceae) wood from the Miocene of the Baja California Peninsula, Mexico: Fossil and biogeographic history of its closer allies: Review of Palaeobotany and Palynology, 140, 113-122.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2008, Palaeoecology of the Miocene El Cien Formation (Mexico) as determined from wood anatomical characters: Review of Palaeobotany and Palynology, 150, 154-167.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Poole, I., 2006, Fossil woods from early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 138, 141-163.
- Martínez-Cabrera, H.I., Jones, C. S., Espino, S., Schenk, H.J., 2009, Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. American Journal of Botany, 96, 1388-1398.
- Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 1996a, Oligocene phosphorite sequence and presence of low-biomass from San Gregorio FM., Baja California, Mexico, *en* Ninth International Palynological Congress: Houston, Texas, Program and Abstracts, 98.
- Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 1996b, 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.
- Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 1999, Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México-Implicaciones cronoestratigráficas: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 16, 187-207.
- McKenzie, D.P., Morgan, W.J., 1969, Evolution of triple Junctions: Nature, 224, 125-133.
- Noshiro, S., Baas, P., 1998, Systematic wood anatomy of Cornaceae and allies: International Association of Wood Anatomist Bulletin n.s., 19, 43-97.
- Novacek, M.J., 1999, 100 million years of land vertebrate evolution: the Cretaceous-early Tertiary transition: Annals of Missouri Botanical Garden, 86, 230-258.
- Poole, I., 1994, "Twig" wood anatomical characters as palaeoecological indicators: Review of palaeobotany and palynology, 81, 33-52.
- Poole, I., 2000, Fossil angiosperm wood: its role in the reconstruction of diversity and palaeoenvironment: Botanical Journal of the Linnean Society, 134, 361-381.
- Ramírez, J.L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2002, A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: American Journal of Botany, 89, 535- 545.
- Ramírez, J.L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Silva Pineda, A., 2000, Reconstruction of leaves of two new species of *Pseudosmodingium* from Oligocene strata of Puebla México: International Journal of Plant Science, 161, 509-519.
- Ramírez-Garduño, J.L., 1999, Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, tesis de maestría, 118 p.
- Roth, J.L., Dilcher, D., 1978, Some considerations in leaf size and leaf margin analysis of fossil leaves: Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 30, 165-171.
- Rzedowski, J., 1978, Vegetación de México. Limusa. México, D.F., 432 p.
- Schwennicke, T. 1994. Deep and shallow water phosphorite bearing strata of the upper Oligocene of Baja California, México (San Juan Member, El Cien Formation): Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, (Teil I), 567-580.
- Starr, A.M., 1912, Comparative anatomy of dune plants: Botanical Gazette, 54, 265-305.
- Takahashi, K., Suzuki, M., 2003, Dicotyledonous fossil wood flora and early evolution of wood characters in the Cretaceous of Hokkaido, Japan: International Association of Wood Anatomists Journal, 24, 269-309.
- Terrazas, S.T., Wendt, T., 1995, Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae)-a numerical approach: Brittonia, 47, 109-129.
- Uhl, D., Mosbrugger, V., 1999, Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data: Palaeontography, Palaeontology, Palaeoecology, 149, 15-26.
- Upchurch, G.R., Wolfe, J.A., 1987, Mid-Cretaceous to Early Tertiary vegetation And climate: evidence from fossil leaves and woods, *en* Friis, E.M., Chaloner, W.G., Crane, P.R. (eds.), The Origin of Angiosperms and their Biological Consequences: Cambridge University Press. Great Britain, 75-105.
- Velasco de León, P., 1999, Estudio paleoecológico de una comunidad del Terciario en el Estado de Puebla: Instituto de Geología, México, Universidad Nacional Autónoma de México, México, tesis doctoral, 120 p.
- Versteegh, C., 1968, An anatomical study of some woody plants of the mountain flora in the tropics (Indonesia): Acta Botanica Neerlandica, 17, 151-159.
- Wheeler, E., Baas, P., 1991, A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy: International Association of Wood Anatomy Bulletin n.s., 12, 275-332.
- Wheeler E.A., Baas, P., 1993, The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions: Paleobiology, 19, 486-497.

- Wiemann, M.C., Wheeler, E., Manchester, S.R., Portier, K.M., 1998a, Dicotyledonous wood anatomical characters as predictor of climates: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 139, 83-100.
- Wiemann, M.C., Manchester, S.R., Dilcher, D.L., Hinojosa, L.F., Wheeler, E.A., 1998b, Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves: *American Journal of Botany*, 85, 1796-1802.
- Wiemann, M.C., Manchester, S.R., Wheeler, E.A., 1999, Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters: *Palaios*, 14, 459-474.
- Wilf, P., Wing, S.L., Greenwood, D.R., Greenwood, C.L., 1998, Using leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example: *Geology*, 26, 203-206.
- Wing, S.L., Greenwood, D.R., 1993, Fossils and fossil climate: The case for equable continental interiors in the Eocene: *Philosophical transactions of the royal Society of London* ser. B, 341, 243-252.
- Wolfe, J.A., 1971, Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 9, 27-57.
- Wolfe, J.A., 1979, Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and their relation to forests of other areas of the Northern Hemisphere and Australasia: U. S. Geological Survey Professional Paper 1106.
- Wolfe, J.A., 1981, Paleoclimatic significance of the Oligocene and Neogene floras of the Northwestern United States, *en* Niklas, K.L. (ed.), *Paleobotany, Paleoclimatology, and Evolution: V. 2*. Praeger Publishers, New York, 79-101.
- Wolfe, J.A., 1993, A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages: U.S. Geological Survey Bulletin 2040.
- Wolfe, J.A., 1995, Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages: *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23, 119-142.
- Woodcock, D.W., Ignas, C.M., 1994, Prevalence of wood characters in eastern North America: what characters are most promising for interpreting climates from fossil wood?: *American Journal of Botany*, 82, 1243-1251.

Manuscrito recibido: Enero 28, 2013.

Manuscrito corregido recibido: Abril 10, 2013.

Manuscrito aceptado: Agosto 7, 2013.