

FLORAS TROPICALES CRETÁDICAS DEL NORTE DE MÉXICO Y SU RELACIÓN CON FLORAS DEL CENTRO-SUR DE AMÉRICA DEL NORTE**CRETACEOUS TROPICAL RAINFORESTS FROM NORTHERN MEXICO AND ITS RELATIONSHIP WITH SOUTH-CENTRAL NORTH AMERICAN FLORAS****Emilio Estrada-Ruiz¹, Hugo I. Martínez-Cabrera², Judith Callejas-Moreno³, y Garland R. Upchurch, Jr.¹**

¹*Department of Biology, Texas State University, San Marcos, TX 78666, USA;* ²*Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, UQÀM, Canada;* ³*Secretaría de Energía, Av. Insurgentes Sur núm. 890, Col. Del Valle, Del. Benito Juárez, DF, 03100, México. Correo electrónico: emilkpaleobot@yahoo.com.mx*

RESUMEN

Estudios previos sugieren que las selvas tropicales y paratropicales dominadas por angiospermas tuvieron una distribución importante en América del Norte durante el Cenozoico temprano (Paleoceno-Eoceno). Investigaciones recientes indican que floras bajo condiciones megatermales podrían haber estado presentes en el norte de México y centro-sur de Estados Unidos de América desde el Cretácico Superior (ca. 73 Ma). En Coahuila, en los sedimentos de las formaciones Cerro del Pueblo y Olmos, se han documentado diversas floras que, por su contenido fosilífero y su ubicación paleogeográfica, sugieren la presencia de selvas tropicales y paratropicales. Aquí hacemos un breve recuento de la composición florística, características fisonómicas de las plantas, así como de las interpretaciones paleoclimáticas o paleoambientales de las paleofloras del norte de México y centro-sur de EU. También analizamos la similitud florística de estas formaciones basados en morfogéneros de la madera. Nuestros resultados muestran que la similitud florística entre formaciones tiene

cierta congruencia geográfica. Sin embargo, existen elementos con amplia distribución y otras plantas endémicas en localidades particulares, lo cual sugiere cierta diferenciación en su composición. La validez de este patrón es, sin embargo, preliminar debido a la ausencia de un entendimiento profundo de la composición florística de estas comunidades hasta el momento.

Palabras clave: selvas tropicales, Cretácico Superior, norte de México, centro-sur de América del Norte, plantas fósiles.

ABSTRACT

Previous studies suggest that tropical and paratropical forests dominated by angiosperms had an important distribution throughout North America during the Early Cenozoic (Paleocene-Eocene). Recent research indicates that warm and wet forests were present in northern Mexico and south-central of U.S. during the Late Cretaceous (ca. 73 Ma). In Coahuila, the floras from the Cerro del Pueblo and Olmos formations represent vegetation types with tropical and paratropical

affinities. In this paper we briefly review of the floristic composition and physiognomy of leaf and wood, and paleoecological interpretation of the floras from the Western interior of North America and northern Mexico. In addition, we analyzed floristic similarity patterns based on wood morphogenera. We show that floristic similarity patterns among paleofloras observe some geographic structure. There are, however, some morphogenera widely distributed across the region and other endemic to particular floras, which might suggest some degree of floristic differentiation. The validity of the patterns presented here is however preliminary and contingent to further identification of the fossil from these formations.

Key words: Tropical rainforests, Late Cretaceous, Northern Mexico, South-Central North America, fossil plants.

INTRODUCCIÓN

Uno de los grandes retos a resolver por parte de los paleobotánicos y paleoclimatólogos es el origen de las floras tropicales del pasado. De particular interés es el entendimiento del origen de floras tropicales dominadas por angiospermas durante la historia temprana de este grupo taxonómico (Cretácico Tardío). Primeras hipótesis sugerían que las floras tropicales y paratropicales dominadas por angiospermas tuvieron su origen durante el Cenozoico (Wolfe y Upchurch, 1987). Estudios más recientes con base en fisonomía de maderas y hojas, así como modelos paleoclimáticos indicarían que su origen se puede remontar al Cretácico Medio (Miller *et al.*, 2006; Wing *et al.*, 2009), aunque se propone que la extensión de estas selvas tempranas no habría sido tan grandes como

las del Cenozoico o las actuales (Burnham y Johnson, 2004; Estrada-Ruiz *et al.*, 2008).

Las selvas paratropicales crecen en rangos de temperatura media anual (TMA) de 20°C a 25°C, con una temperatura del mes más frío mayor a 5°C y, aunque la precipitación puede ser estacional, la temporada secano es prolongada (Wolfe, 1979). Otras características importantes para definir una selva paratropical es la presencia de hojas grandes siempre verdes, aunque algunas plantas son caducifolias, alta diversidad de lianas, así como una alta prevalencia de hojas con punta de goteo (> 50%) y con margen entero (57-75%) (Graham, 2010). Por otra parte, las selvas tropicales son densas y siempre verdes, el clima es siempre cálido y con una estación seca corta o inexistente. La TMA oscila entre los 18°C a 30°C, con una alta diversidad y abundancia de angiospermas (superior al 90%) (Burnham y Johnson, 2004). La proporción de hojas grandes (mesófilas y megáfilas) con margen entero superior al 75% y la precipitación media anual (PMA) oscila entre los 1 800 mm hasta los 9 000 mm, aunque hay lugares que sobrepasan los 10 000 mm (e.g., Cherrapunji en el noreste de India, Ureka en Guinea Ecuatorial, y en partes de la región del Chocó, al occidente de Colombia) (Morley, 2000; Burnham y Johnson, 2004; Corlett y Primack, 2011).

En el Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) en el norte de México y en el centro-sur de Estados Unidos (EU), existieron diferentes sistemas deltaicos y fluviales habitados por floras dominadas por angiospermas. En los últimos 25 años, se ha recabado mayor información paleoflorística de las primeras comunidades tropicales y paratropicales que existieron en la región.

Sin embargo, la identificación del material ha sido lenta. El caso más notorio es la Formación Olmos en Coahuila, en la que se han identificado sólo 24 de los más de 100 morfotipos documentados (Weber, 1972, 1978; Estrada-Ruiz, 2009).

Varios factores influyeron en el establecimiento y evolución de las floras que ocuparon el norte de México y centro-sur de EU durante el Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano). Uno de estos factores fue la paleolatitud y paleogeografía, muy distinta a la que se observa actualmente en la región. En esa región se desarrolló un mar epicontinental a lo largo de cuencas sedimentarias del centro-oeste de América del Norte, conocido como Western Interior Seaway. Este mar epicontinental cubría gran parte del este de México. Chihuahua y Coahuila conformaban una gran península caracterizada por diferentes hábitats que incluían sistemas fluviales y deltaicos como planicies de inundación, lagunas, pantanos, etc. (fig. 1). Otro de los factores, fue la concentración de CO₂, que fue tres a cuatro veces mayor (ca. 1600 ppmv) que en la actualidad (380 ppmv) (Beerling *et al.*, 2002) que por una parte contribuyó a que el clima fuera más homogéneo y cálido en el norte de México y centro-sur de EU (Graham, 2010).

Se han descrito varias floras cretácicas en América del Norte que ocupaban diferentes zonas climáticas. Floras fósiles bajo régimen climático microtermal (temperatura media anual (TMA) < 13°C) dominaban en el norte (70° a 60° de latitud Norte) y las de régimen mesotermal (TMA 13°-20°C) entre 60°N a 45°N. Condiciones megatermales (TMA > 20°C) se desarrollaron entre los 45°N a 35°N, incluyendo parte del norte de México y centro-sur de EU (fig. 1). En esta región, floras

de tipo tropical y paratropical (20° a 25°C) con dosel abierto y grandes árboles (hasta 50 m de alto) fueron comunes (Wheeler *et al.*, 1995; Wheeler y Lehman, 2001, 2009; Estrada-Ruiz *et al.*, 2010, 2012a, b). Otros elementos que sugieren un clima cálido y húmedo para esta región es la ausencia de anillos de crecimiento en angiospermas y baja prevalencia de coníferas, diversas palmas, alta frecuencia de hojas con margen entero (60 al 80%) y punta de goteo (drip tips) en al menos el 50%, así como la alta diversidad de hábitos de vida identificados (Wolfe, 1975, 1979; Upchurch y Mack, 1998).

MATERIAL Y MÉTODOS

Nuestro principal objetivo en este trabajo es el proporcionar un breve resumen sobre la composición florística, ambiente y paleoclima propuesto para los principales conjuntos de floras que ocuparon el norte de México y centro-sur de EU. Como objetivo secundario nos planteamos la comparación de la composición florística de estas floras fósiles. Para ello nos basamos exclusivamente en maderas fósiles, debido a que éstas han sido relativamente mejor estudiadas para estas localidades. Reconocemos que las relaciones de parecido taxonómico presentadas aquí tienen el carácter de preliminar debido a que la identidad taxonómica de muchos de los fósiles es aún desconocida. Las floras que incluimos en este trabajo son Cerro del Pueblo, Olmos, San Carlos (México), Javelina, Aguja, McRae, Crevasse Canyon, Fruitland y Kirtland (EU). Además, añadimos nuevos datos de floras fósiles de la Fm. Olmos de Coahuila, México, de la Fm. San Carlos en Chihuahua, México y floras de las Cuencas de San Juan y Cutter Sag/Love Ranch en Nuevo México (EU). El material fósil de México ha sido recolectado

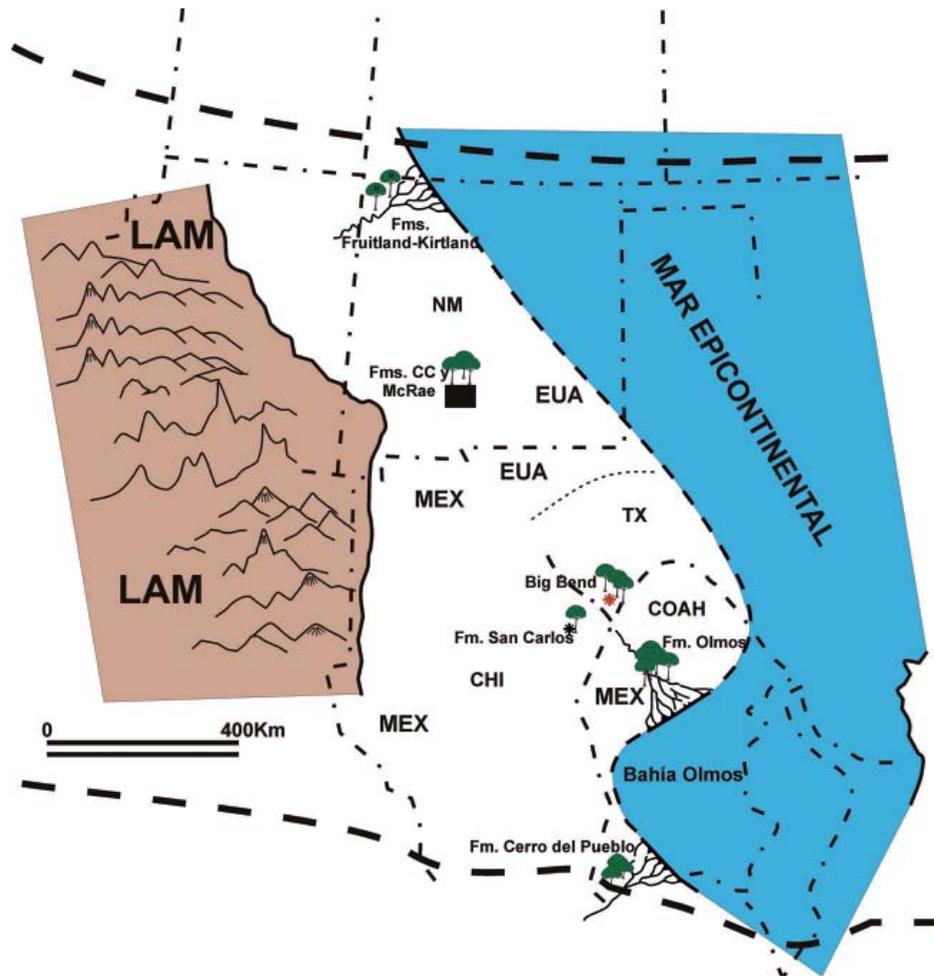


Fig. 1. Mapa paleogeográfico mostrando las localidades fosilíferas del Campaniano-Maastrichtiano (modificado de Flores Espinosa, 1989). MEX = México, COAH = Coahuila, CHI = Chihuahua; EU = Estados Unidos, NM = Nuevo México, TX = Texas, CC = Crevasse Canyon; LAM = Laramidia.

desde el 2004 a 2011 de las formaciones Cerro del Pueblo, Olmos y San Carlos, y se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM, México. El material de las formaciones McRae y Crevasse Canyon se encuentra depositado en la Colección de Paleobotánica en Texas State University, San Marcos Texas, EU.

En este estudio, recopilamos los registros fósiles de las formaciones mencionadas arriba (e.g., Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2010, 2011, 2012; Wheeler *et al.*, 1994, 1995; Wheeler y Lehman, 2000, 2009) y, con el objeto de comparar la similitud florística, se construyó una ordenación (*Multidimensional Scaling*: MDS). En dicha ordenación, las paleocomunidades más cercanas representan aquellas con mayor similitud florística, mientras que las más lejanas son las que tienen un menor número de morfogéneros en común. Para construir la ordenación usamos el índice de Sørensen para clasificar las paleocomunidades de acuerdo a su composición florística. Adicionalmente, realizamos un análisis de conglomerados en donde el dendrograma, también basado en el índice Sørensen, se construyó usando UPGMA. Los análisis se realizaron usando los paquetes Vegan y Cluster del programa estadístico R (R development core team, 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación hacemos un breve recuento de la composición florística, paleoclima y características generales de las floras cretácicas de la región. En la segunda parte de esta sección describiremos los resultados del análisis de similitud florística y discutiremos sus implicaciones en la historia de la región.

Floras del norte de México

Fm. Cerro del Pueblo. De las distintas floras que habitaron entre los 35° a 45°N de latitud, la flora de la Fm. Cerro del Pueblo es la que se encuentra en posición más sureña. En sus sedimentos se han encontrado numerosas plantas fósiles. Se han documentado familias como Musaceae, cf. Strelitziaceae, Arecaceae, Ranunculaceae, Lythraceae, Ceratophyllaceae, Phytolaccaceae, Rhamnaceae, Hamamelidaceae, Menispermaceae y Alismatales (e.g., Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 1998; Rodríguez-de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994; Estrada-Ruiz y Cevallos-Ferriz, 2007; Estrada-Ruiz *et al.*, 2009). Dicha composición indica que en el área se desarrolló una vegetación de tipo tropical; además, la presencia de gasterópodos de agua dulce, tortugas y de plantas acuáticas conjuntamente con el registro de las familias Lythraceae, Ranunculaceae y Ceratophyllaceae, indican que esta flora creció sobre grandes planicies de inundación con zonas lagunares (Rodríguez-de la Rosa *et al.*, 1998; Eberth *et al.*, 2005; Estrada-Ruiz *et al.*, 2009). Hasta el momento, no se ha encontrado relación taxonómica, por lo menos en lo que se refiere a las maderas a nivel genérico con alguna de las otras floras fósiles localizadas más al norte, por lo tanto esta flora no fue incluida en nuestro análisis de ordenación.

Fm. Olmos. También en Coahuila, en la región carbonífera ubicada en el área de Sabinas-Múzquiz, se localizan afloramientos de la Fm. Olmos (Campaniano superior-Mastrichtian inferior). Esta formación cuenta con una gran diversidad específica y tiene una variedad de formas de vida similar a la que se encuentran en las selvas tropicales y paratropicales actuales (figs. 2, 3). Además,

en esta formación, se ha observado un número variado de subambientes que incluyeron zonas pantanosas, planicies de inundación y/o lagunares; en este último ambiente es de donde se han recolectado recientemente una gran diversidad de hojas fósiles (Estrada-Ruiz, 2009; Estrada-Ruiz *et al.*, 2011). El sistema fluvial estaba representado por ríos entrelazados y subambientes con ríos meandrosos, que es de donde provienen todas las maderas fósiles formalmente descritas hasta el momento (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2010; Estrada-Ruiz y Cevallos-Ferriz, 2009). En la Fm. Olmos se ha recolectado una gran diversidad de hojas que, hasta el momento, excede los 100 morfotipos, principalmente de angiospermas y en menor medida representadas por gimnospermas (Weber, 1972, 1978; Estrada-Ruiz *et al.*, 2008, 2011; Estrada-Ruiz, 2009). Entre las angiospermas se encuentran hojas vinculadas con *Arecaceae* (e.g., *Sabalites*), *Araceae* (e.g., *Pistia*), *Euphorbiaceae* (e.g., *Manihotites*), *Nelumbonaceae* (e.g., *Exnelumbites*, fig. 2C), *Menispermaceae*, *Magnoliaceae*, *Fagaceae*, *Rhamnaceae*, *Lauraceae* y distintos tipos de *Laurales*, además de varias eudicotiledóneas basales (Weber, 1972, 1978; Estrada-Ruiz *et al.*, 2008; Estrada-Ruiz, 2009), así como una inflorescencia relacionada con *Arecaceae* (Weber, 1978). Con base en el estudio de las maderas de angiospermas, se han reconocido elementos pertenecientes a *Arecaceae* (e.g., *Palmoxylon*), *Fagaceae*, *Cornaceae*, *Malvaceae* s.l. (e.g., *Javelinoxylon*, fig. 3A, D), *Lauraceae* (e.g., *Paraphyllanthoxylon*), *Anacardiaceae/Burseraceae*, *Ericales* (e.g., *Sabinoxylon*, fig. 3C) y el género *Metcalfioxylon* (fig. 3E). Muchos de los miembros existentes de estas familias crecen en zonas subtropicales y tropicales (e.g., Weber, 1978; Cevallos-Ferriz y Ricalde-Moreno, 1995; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2010; Es-

trada-Ruiz, 2009). Además, se han descrito helechos acuáticos como *Dorfiella* y *Salvinia* (Weber, 1973, 1976) y diversas coníferas (Weber, 1975; Serlin *et al.*, 1980).

Estrada-Ruiz *et al.* (2008) realizaron un análisis de fisonomía foliar para determinar las condiciones climáticas de la Fm. Olmos (fig. 2). En éste se utilizaron diferentes ecuaciones de regresión simple y múltiple derivadas por distintos autores (e.g., Wolfe, 1979; Wing y Greenwood, 1993; Gregory, 1994; Wilf, 1997; Wiemann *et al.*, 1998). El trabajo muestra que la flora creció bajo una TMA entre 21° a 24°C, con una PMA entre 1.5-4 m (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008; Estrada-Ruiz, 2009), y temperatura media del mes más frío mayor a 5°C. De los 35 morfotipos analizados (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008; Estrada-Ruiz, 2009), el 72% presentó margen entero, 31% son de clase mesófila una a dos (Wolfe, 1993; Wilf *et al.*, 1998), y al menos el 50% presentan punta de goteo (ápice foliar extendido), todas estas características son comunes en componentes de selvas pluviales (figs. 2A, B, C). Se ha propuesto que esta flora representó la selva paratropical más húmeda y diversa que las demás floras del centro-sur de EU (Estrada-Ruiz *et al.*, 2008). La alta diversidad de palmeras representada por fósiles de tallos, hojas y una inflorescencia, así como la carencia de anillos de crecimientos marcados en maderas de dicotiledóneas, y con presencia de parénquima axial (e.g., vasicéntrico, paratraqueal, típico de zonas tropicales) apoyan esta hipótesis (Estrada-Ruiz *et al.*, 2007, 2008, 2010).

Fm. San Carlos. En afloramientos de la Fm. San Carlos (Coniaciano-Maastrichtiano), Chihuahua, en el municipio de Aldama, se han recolectado varias maderas perminera-

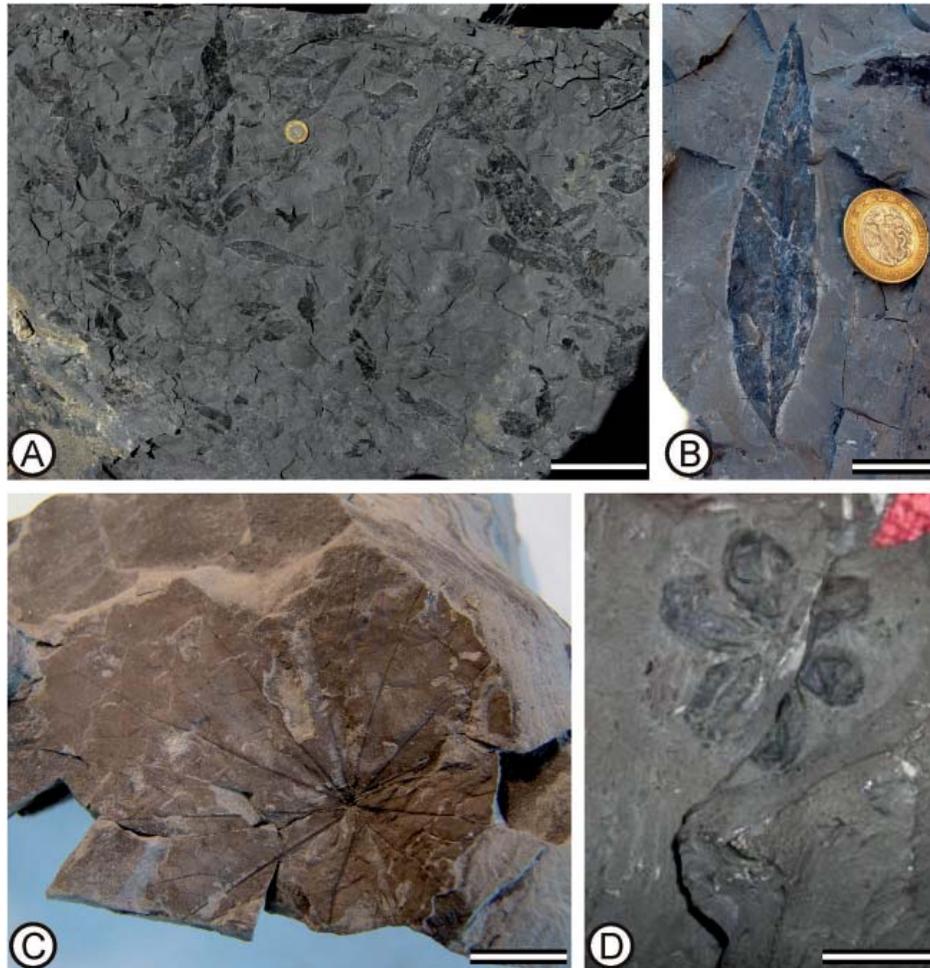


Fig. 2. Hojas y una estructura reproductiva de la Fm. Olmos, Coahuila, México. **A.** Impresiones de varias hojas de angiospermas (foto tomada en campo). Escala = 11.5 cm. **B.** Hoja de angiosperma con margen entero (foto tomada en campo). Escala = 2.8 cm. **C.** Hoja de Nelumbonaceae (*Exnelumbites*). IGM-PB 1290. Escala = 1.0 cm. **D.** Impresión de una flor sin determinar (foto sin número, Museo de Palaú, San Juan de Sabinas). Escala = 2.1 cm.

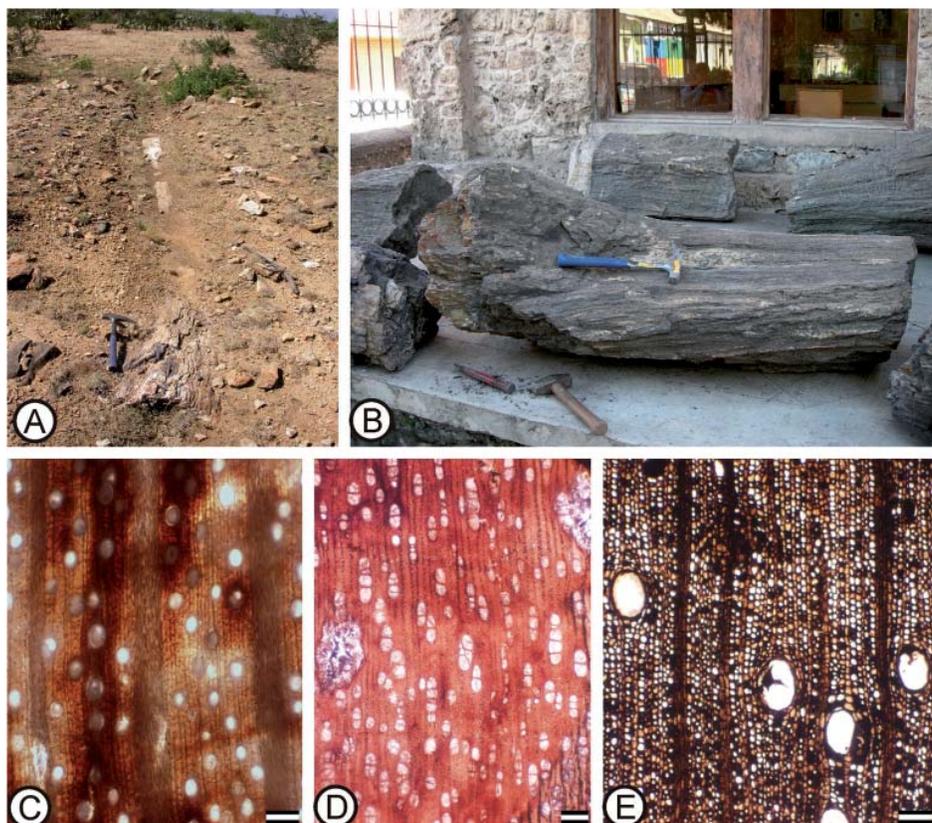


Fig. 3. Maderas de angiospermas y coníferas de la Fm. Olmos, Coahuila, México. **A.** Tronco permineralizado de *Javelinoxylon* sp. (Malvaceae s.l.) con 14 metros de longitud. IGM-PB 1293. **B.** Troncos de coníferas sin determinar, con 1.50 m de largo (muestras sin número del Museo de Múzquiz, Coahuila). **C.** Corte transversal (CT) de *Sabinoxylon pasac* (Ericales). Madera sin anillos de crecimiento con vasos solitarios, con un diámetro mayor a 100 μm . LPB-IGM 4519. Escala = 220 μm . **D.** (CT) *Javelinoxylon* sp. (Malvaceae s.l.). Madera sin anillos de crecimiento con vasos solitarios y en múltiples radiales, diámetro promedio de 80 μm . IGM-LPB 4666. Escala = 240 μm . **E.** (CT) *Metcalfeoxylon kirtlandense*. Madera sin anillos de crecimiento con vasos solitarios y abundante parénquima axial. IGM-LPB 4777. Escala = 140 μm .

lizadas de angiospermas (figs. 4A-C) y gimnospermas (fig. 4D) que actualmente están bajo estudio (figs. 1, 4). Hasta el momento se han identificado a los morfogéneros de *Javelinoxylon* (Malvaceae s.l.) (figs. 4A, B) que en este sitio alcanzaba hasta 14 m de longitud y un metro de diámetro y *Paraphyllanthoxylon* (fig. 4C) (Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011). *Javelinoxylon* y *Paraphyllanthoxylon* se han recolectado con anterioridad en localidades fosilíferas de Texas y Coahuila (figs. 3A, D) (Wheeler *et al.*, 1994; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007). Además de tallos de *Palmoxylon*, morfogénero común en el Cretácico Superior en el centro-sur de EU (Wheeler y Lehman, 2009). La ausencia de anillos de crecimiento en los leños de dicotiledóneas y su escaso desarrollo coníferas, así como la presencia de palmeras, sugiere que la flora de esta formación creció bajo un clima tropical (Estrada-Ruiz y Martínez-Cabrera, 2011).

Floras del centro-sur de EU

Big Bend National Park. En el centro-sur de EU existen varias floras cretácicas, en sedimentos de las formaciones Javelina y Aguja dentro del Big Bend National Park, Texas. Estas floras presentan géneros de maderas similares a las recolectadas en el norte de México (formaciones San Carlos y Olmos) (fig. 1). Estas maderas han sido recolectadas en estratos que atestiguan que la flora habitó tierras cercana a la costa (Fm. Aguja), así como tierra adentro, sobre planicies aluviales (Fm. Javelina). En la Fm. Aguja se han descrito 11 tipos de maderas angiospermas, como *Paraphyllanthoxylon*, *Metcalfeoxylon*, cf. Platanaceae, *Palmoxylon* y hojas de Arecaceae (e.g., *Sabalites*). En la Fm. Javelina (Maastrichtiano) se han descrito angiospermas como *Javelinoxylon*

(Malvaceae s.l.) y *Sabinoxylon* (Ericales), plantas que también se han documentado en sedimentos cretácicos de Coahuila y Chihuahua. Por otra parte, *Baasoxylon* (Malvaceae s.l.) se ha descrito en la Cuenca de San Juan, Nuevo México (Wheeler *et al.*, 1994; Wheeler y Lehman, 2000, 2009; Manchester *et al.*, 2010). Algunas de las maderas de angiospermas han sido recolectadas en posición de vida o desarrollo (*in situ*). En la Fm. Aguja, presentan un diámetro de 1.3 m, con contrafuertes y tallos rectos sin ramas en las zonas bajas, y ausencia de anillos de crecimiento (e.g., *Metcalfeoxylon* y *Agujoxylon*). Estas características sugieren que estos árboles representaron una comunidad tropical con un dosel abierto y una altura de entre 40 a 50 m (Lehman y Wheeler, 2001). La presencia de troncos de coníferas (Lehman y Wheeler, 2001; Wheeler y Lehman, 2005), de hasta un metro de diámetro, indica que este grupo taxonómico también estaba representado por grandes árboles y constituía elemento importante del dosel en esta paleoflora (Wheeler y Lehman, 2005).

Formaciones Crevasse Canyon y McRae.

En el centro-sur de Nuevo México se encuentran las formaciones Crevasse Canyon y McRae (cuencas Cutter Sag/Love Ranch) (fig. 1). Éstas contienen varias localidades con plantas fósiles. De la flora de Crevasse Canyon se tienen pocos registros, pero se han recolectado varias hojas afines a Laurales y maderas asignadas a *Metcalfeoxylon* (fig. 5A) y *Paraphyllanthoxylon* (Estrada-Ruiz *et al.*, 2012a, b). *Metcalfeoxylon* se ha reconocido en posición de vida o desarrollo (*in situ*), y se sugiere que se desarrollaron como elementos arbóreos de gran altura (fig. 5A). Además de los seis morfotipos de hojas recolectados todos presentan margen entero, lo cual sugiere condiciones húmedas pero el

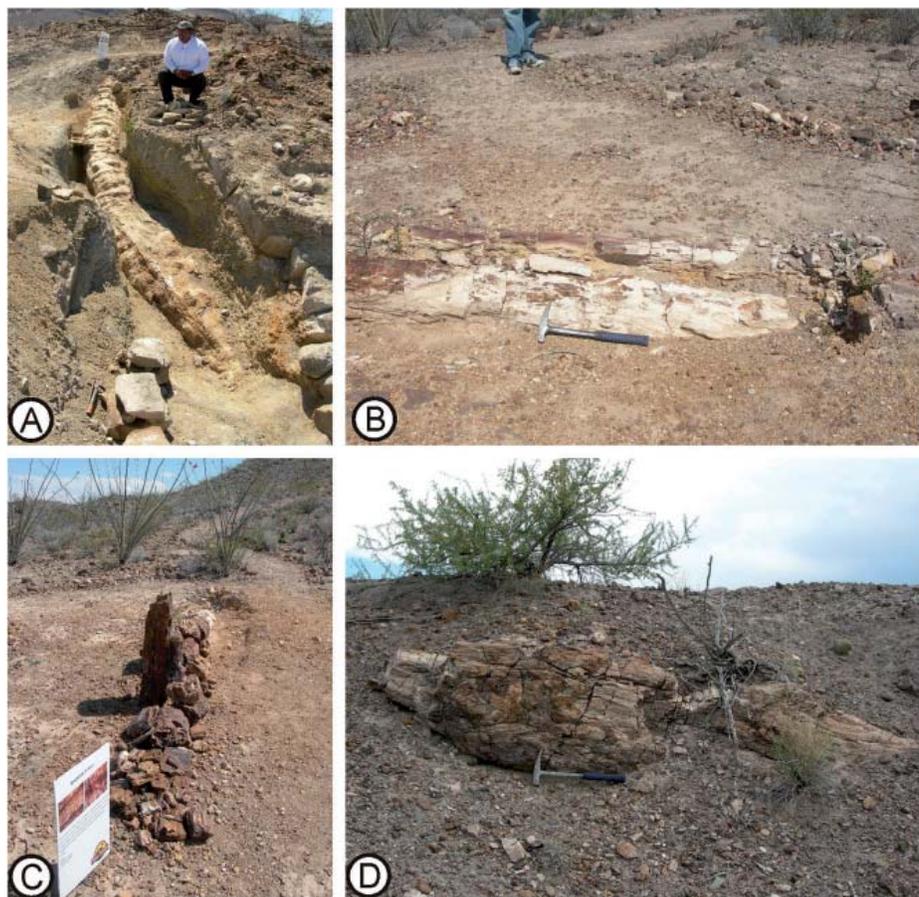


Fig. 4. Troncos permineralizados de angiospermas y coníferas recolectados en la Fm. San Carlos, Chihuahua, México. **A.** y **B.** Troncos permineralizados de *Javelinoxylon* sp. (Malvaceae s.l.) (fotos tomadas en campo, aún sin número de colección). **A.** Tronco permineralizado de 10 metros de longitud, y **B.** Con 4 metros de longitud (foto tomada en campo, aún sin número de colección). **C.** Tronco permineralizado de *Paraphyllanthoxylon* (cf. Lauraceae). 4 metros de largo (foto tomada en campo, aún sin número de colección). **D.** Tronco permineralizado de coníferas indeterminadas, con más de 9 metros de largo (foto tomada en campo, aún sin número de colección).

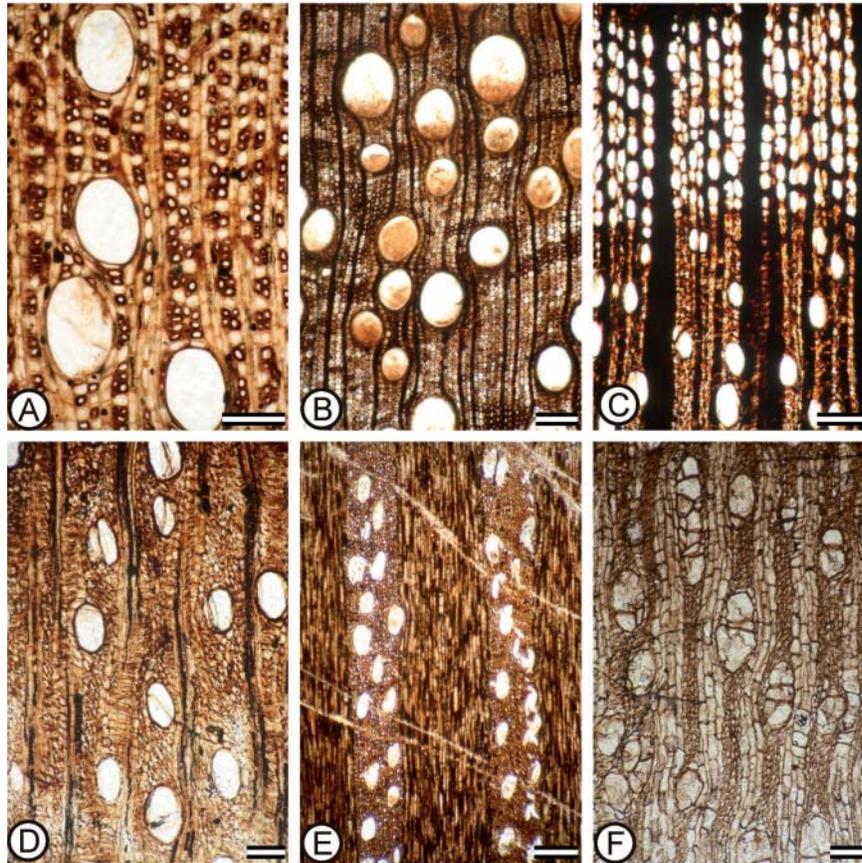


Fig. 5. Maderas de angiospermas de las formaciones Crevasse Canyon y McRae, Nuevo México, EU. **A.** (CT) *Metcalfeoxylon kirtlandense* de la Fm. Crevasse Canyon. Madera sin anillos de crecimiento con vasos solitarios. TXSTATE 1206-S1. Escala = 168 μ m. **B.** (CT). Madera de Myrtaceae de la Fm. McRae. Madera sin anillos de crecimientos y vasos solitarios, los vasos tienden a formar dos tamaños. TXSTATE 1201-S1. Escala = 80 μ m. **C.** (CT) Madera de Celastraceae de la Fm. McRae. Vasos solitarios sin anillos de crecimientos. TXSTATE 1200-S1. Escala = 130 μ m. **D.** (CT) Madera de Ericales, de la Fm. McRae. Vasos solitarios sin anillo de crecimiento. TXSTATE 1213-S3. Escala = 96 μ m. **E.** (CT). Madera de Platanaceae, de la Fm. McRae. Vasos solitarios, sin anillos de crecimiento. TXSTATE 1212-S2. Escala = 200 μ m. **F.** (CT) Madera de Lauraceae, de la Fm. McRae. Vasos solitarios y en múltiplos de dos a cinco vasos, sin anillos de crecimiento. TXSTATE 1222-S1. Escala = 96 μ m.

número limitado de ejemplares impide aseverarlo. La Fm. McRae presenta una diversa flora representada por angiospermas (fig. 5B-F) y en menor proporción por gimnospermas (Upchurch y Mack, 1998; Estrada-Ruiz *et al.*, 2011, 2012a, b). Se han recolectado varios tipos de estructuras reproductivas, hojas, tallos y maderas fósiles, que comprenden alrededor de 80 taxa, como Araceae, Arecaceae (e.g., *Sabalites*), Fagaceae, Nelumbonaceae (e.g., *Exnelumbites* morfotipo 2), Cupressaceae, Pinaceae y maderas de angiospermas relacionadas con Arecaceae (e.g., *Palmoxylon*), Myrtaceae (fig. 5B), Celastraceae (fig. 5C), Platanaceae (fig. 5E), cf. Annonaceae/Lauraceae, Lauraceae (fig. 5F), Ericales (fig. 5D) y de varias coníferas como Araucariaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae (Upchurch y Mack, 1998; Bogner *et al.*, 2007; Estrada-Ruiz *et al.*, 2011; Estrada-Ruiz *et al.*, 2012a, b). La flora de la Fm. McRae, tiene más 60 morfotipos angiospermas de hojas, el 80% con margen entero y sólo alrededor del 5% con punta de goteo (drip tips), con base en un análisis preliminar de fisonomía de la hoja la TMA que se obtuvo fue de 18°C a 23°C (datos sin publicar). Además de la ausencia de anillos de crecimiento en maderas de dicotiledóneas (figs. 5B-F) y poco marcados en las de coníferas, diversas palmeras, así como una alta variedad de formas de vida como lianas, plantas acuáticas, hierbas, arbustos y árboles sugieren una flora tropical a paratropical. Además, esto es soportado con el análisis de paleosuelos en la Fm. McRae que indica la dominancia de suelos de tipo argilisoles, que son indicativos de climas húmedos (Buck y Mack, 1995), característica típica de zonas tropicales.

Formaciones Fruitland y Kirtland. En el norte de Nuevo México, en afloramientos de las formaciones Kirtland y Fruitland (Cam-

paniano-Maastrichtiano, Cuenca de San Juan) se han recolectado varias hojas y maderas de angiospermas y gimnospermas. Se ha documentado la presencia de las familias como Arecaceae (e.g., *Sabalites*), Euphorbiaceae (e.g., *Manihotites*), Nelumbonaceae, Araceae (e.g., *Pistia*), además de diversas hojas de Laurales, así como maderas de Malvaceae s.l., cf. Platanaceae, Lauraceae (e.g., *Paraphyllanthoxylon*) y los géneros *Baasoxylon* y *Metcalfeoxylon* y helechos acuáticos del género *Salvinia* (Kues *et al.*, 1977; Tidwell *et al.*, 1981; Wheeler *et al.*, 1995; Hudson, 2006; Wheeler y Lehman, 2009). Inferencias paleoclimáticas usando la fisonomía de la madera sugiere que esta flora se desarrolló en una temperatura media anual entre los 23 a 26°C, sugiriendo un ambiente de clima tropical (Hudson, 2006).

Similitud florística entre formaciones.

Los análisis de ordenación y de conglomerados (figs. 6A, B) reconocieron dos grupos principales. Las floras de las formaciones Olmos, San Carlos, Crevasse Canyon y Aguja conforman el primero de estos grupos (fig. 6B y Área I), y su similitud florística se debe a la presencia de *Paraphyllanthoxylon* en todas ellas. Otros morfogéneros compartidos son *Javelinoxylon* (en las formaciones Olmos, San Carlos y Javelina), y *Metcalfeoxylon* (formaciones Olmos, Aguja y Crevasse Canyon). Las formaciones Olmos y Aguja, sin embargo, tienen, hasta el momento, un gran número de elementos endémicos (tabla 1). El segundo grupo (fig. 6B y Área II) está compuesto por las formaciones Kirtland, Fruitland y Javelina, donde las primeras dos comparten al morfogénero *Baasoxylon* y xilotipos Hudson I y IV. La Formación Javelina se agrupa con estas formaciones debido a la presencia de *Baasoxylon*, aunque comparte a los morfo-

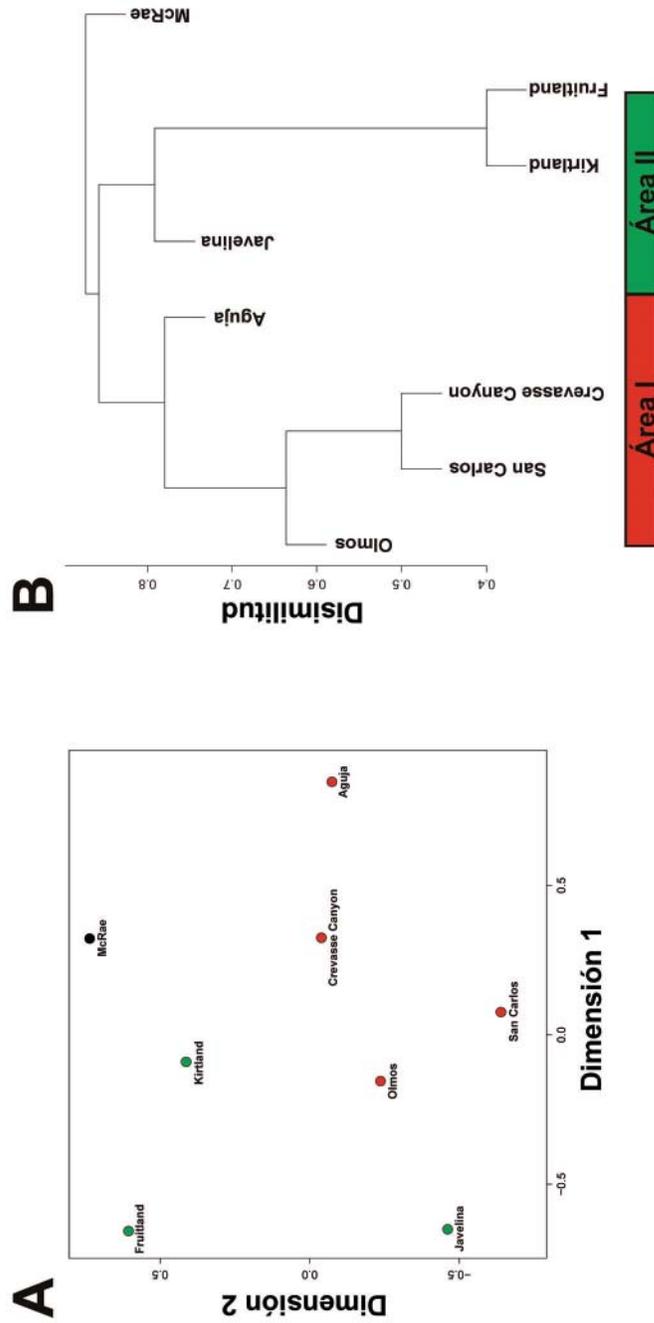


Fig. 6. A. MDS análisis mostrando la ordenación de las comunidades de acuerdo a su composición florística. B. Dendrograma UPGMA clasificando las paleocomunidades de acuerdo a su composición florística. Los colores en la parte inferior del dendrograma denotando la distribución geográfica de las floras, también fueron usadas en la gráfica de ordenación. Área I, corresponde al norte de México y sur-centro de EU; Área II, parte del centro y norte del centro-sur de EU.

géneros *Javelinoxylon* y *Sabinoxylon* con la Formación Olmos. La flora de Formación McRae sostuvo una mayor diferencia con cualesquiera de las otras paleocomunidades analizadas. Esta formación comparte *Metcalfeoxylon* con varias de las paleofloras (excepto Formación San Carlos) en los dos grupos mencionados con anterioridad, además de *Plataninium/Platanoxylon* con la Formación Kirtland. El resto de sus especies son endémicas (tabla 1).

Los grupos reconocidos por los análisis de ordenación y conglomerados muestran, de manera general, cierta congruencia con la distribución geográfica de las formaciones (fig. 6A). Las formaciones geológicas ubicadas en el norte de México y en la parte central del centro-sur de EU conforman el primer conglomerado de paleofloras (fig. 6A). Por otro lado, las floras de las formaciones ubicadas en el norte del centro-sur de EU forman el segundo conglomerado (fig. 6A). En este último grupo, sin embargo, se encuentra la Formación Javelina ubicada hacia el sur de nuestro transecto. Es interesante que la flora de esta formación sea tan diferente a la Formación Aguja, que está más cercana geográficamente. Esto sugiere que estas comunidades no han sido exhaustivamente estudiadas o bien que sus distintas condiciones climáticas o históricas influyeron en la conformación de composiciones particulares. Aunque existen especies ampliamente distribuidas en la región (*Paraphyllanthoxylon*, *Metcalfeoxylon* y *Javelinoxylon*), nuestro análisis indica una cantidad importante de elementos endémicos en varias formaciones, que, muy probablemente, se debe a que en muchas de estas formaciones el conocimiento de los grupos presentes está todavía en un estado muy temprano.

Debido a que existen reconstrucciones climáticas formalmente registradas sólo para las formaciones Kirtland (TMA = 23°C a 26°C) y Olmos (TMA = 21° a 24°C), es todavía poco claro si los patrones de similitud florística que presentamos aquí podrían ser el resultado de discriminación de especies de acuerdo con sus tolerancias ambientales a lo largo de un gradiente climático. Las formaciones Kirtland y Olmos representan los extremos norte y sur de las formaciones analizadas aquí y aunque sus rangos en TMA se traslapan, la localidad norteña parece ser más caliente. Sin embargo, como mencionamos anteriormente, es imposible hacer alguna inferencia significativa con tan sólo dos localidades. Los patrones de parecido florístico tampoco pueden ser atribuidos con certeza a un parecido en ambientes de depósito. Por ejemplo, las floras de las formaciones Kirtland y Fruitland crecieron en ambientes costeros, mientras que la Formación Javelina y las otras localizadas hacia el sur (e.g., Cevasse Canyon, McRae, San Carlos) se depositaron en ambientes más hacia dentro del continente. Por lo tanto, parece aún temprano, por nuestros tamaños de muestras, hacer alguna inferencia sobre las causas de los patrones preliminares que encontramos aquí.

CONCLUSIÓN

Las selvas tropicales y paratropicales con alta precipitación tuvieron una importante extensión en el norte de México y centro-sur de EU durante el Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano). Éstas crecieron principalmente a lo largo de sistemas fluviales y deltaicos. Nuestros análisis demuestran que la similitud florística entre estas formaciones muestra una asociación muy general con la posición geográfica relativa de las

Tabla 1. Tabla comparativa mostrando las localidades con el registro de maderas fósiles.

NORTE DE MÉXICO		CENTRO-SUR DE EU			
CUENCA DE SABINAS	Fm. San Carlos	BIG BEND NATIONAL PARK	CUENCA DE SAN JUAN	CUENCAS CUTTER SAG/ LOVE RANCH	Fm. McRae
<i>Javelinoxylon weberi</i>	<i>Javelinoxylon deca</i>	<i>Javelinoxylon multiporosum</i>	<i>Fms. Fruitland/Kirtland</i>	<i>Fm. Crevasse Canyon</i>	<i>Metcalfeoxylon</i>
<i>Javelinoxylon</i> Xilotipo 1	<i>Paraphyllanthoxylon anazasii</i>	<i>Sabinoxylon wicki</i>	<i>kirtlandense</i>	<i>Metcalfeoxylon kirtlandense</i>	sp.
<i>Javelinoxylon</i> Xilotipo 2		<i>Baasoxylon parenchymatosum</i>	<i>Paraphyllanthoxylon anazasii</i>	<i>Paraphyllanthoxylon anazasii</i>	<i>Baasia armendarisense</i>
<i>Metcalfeoxylon</i> Xilotipo 1		<i>Gassonoxylon araliosum</i>	<i>Baasoxylon parenchymatosum</i>		<i>Fulleroxylon armendarisense</i>
<i>Paraphyllanthoxylon</i> sp.		<i>Javelina vine</i>	<i>Chalkoxylon cretaceum</i>		<i>Pygmaeoxylon paucipora</i>
<i>Sabinoxylon pasac</i>			Hudson Xilotipo 1		<i>Platanoxylon</i> sp.
<i>Quercinium centemoe</i>			Hudson Xilotipo 4		<i>Ulmium</i> sp.
<i>Wheletoxylon atascosense</i>					
<i>Coahuilaxylon terrazastae</i>					
<i>Olmosoxylon upchurchii</i>					
<i>Muzquizoxylon porrasii</i>					

paleofloras y, por lo tanto, podría estar relacionada con factores históricos asociados a los rangos de distribución de las especies. Debido a la carencia de reconstrucciones paleoclimáticas para la mayoría de las localidades, es difícil asegurar que la alta congruencia entre la similitud florística y posición geográfica de las comunidades también responda a una diferenciación climática entre éstas a lo largo de un gradiente. Por otra parte, nuestros resultados indican la presencia de muchos elementos endémicos en varias de las formaciones lo cual puntualiza: 1) que existió cierta diferenciación florística entre estas floras, o bien 2) que nuestro conocimiento de su composición florística es todavía muy grande, y por tanto la zona en general necesita ser mejor estudiada. Existe otro grupo de especies con amplia distribución a lo largo de la zona de estudio (*Javelinoxylon*, *Sabinoxylon*, *Metcalfeoxylon*, *Paraphyllanthoxylon*, *Palmoxylon*), lo que sugiere, por una parte, una historia florística común entre estas floras, pero también que ciertos morfogéneros que ocuparon el norte de México y centro-sur de EU tuvieron amplias tolerancias ambientales.

La mayoría de estas asociaciones se caracterizaron por presentar hojas con margen entero (> 60%), tamaño de hoja de clase mesófila, maderas de angiospermas sin anillos de crecimiento y con poco desarrollo en la de las coníferas; representando comunidades con grandes árboles (hasta 50 m de altura). Aunque se tienen sólo reconstrucciones climáticas cuantitativas en dos formaciones (Fms. Olmos y Kirtland), las características vegetativas de sus elementos florísticos, y su misma identidad en algunos casos, así como los ambientes de depósito demuestran una asociación de tipo tropical. Las floras de Olmos y McRae representan

hasta la fecha, las floras más diversas para toda la región del norte de México y centro-sur de EU.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACyT, México, por el apoyo a sus proyectos posdoctorales (Estancias Posdoctorales y Sabáticas al Extranjero para la Consolidación de Grupos de Investigación). A los revisores del trabajo, que gracias a sus comentarios el manuscrito se mejoró notablemente. A PASAC (Paleontólogos Aficionados de Sabinas, AC) de Coahuila y a Ernesto Carrillo y Juan Derma de DECA Parque Cretácico de Chihuahua, por todo su apoyo en el trabajo de campo. A Héctor Porras director del Museo de Múzquiz, y al ingeniero Martín Galicia, director del Museo de Palau, San Juan de Sabinas, Coahuila. Al INAH de Coahuila y Chihuahua por las facilidades prestadas para nuestra investigación. Al Departamento de Biología de Texas State University, Texas, EU. HIMC también agradece una beca otorgada por FQRNT.

LITERATURA CITADA

- Berling, D.J.; B.H. Lomax, D.L. Royer, G.R. Jr. Upchurch, y L.R. Kump, 2002. "An atmospheric pCO₂ reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils". *Proceeding of the National Academy of Science of U.S.A.*, **99**: 7836-40.
- Bogner, J.; K.R. Johnson, Z. Kvacek, y G.R. Upchurch, 2008. "New fossil leaves of Araceae from the Late Cretaceous and Paleogene of Western North America". *Zitteliana*, **A47**: 133-147.

- Buck B.J., y G.H. Mack, , 1995. "Latest Cretaceous (Maastrichtian) aridity indicated by paleosols in the McRae Formation, south-central New Mexico". *Cretaceous Research*, **16**: 559-572.
- Burnham, R.J., y K.R. Johnson, 2004. "South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests". *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, **359**: 1595-1610.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., y O.S. Ricalde-Moreno, , 1995. "Palmeras fósiles del norte de México". *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, **66**: 37-106.
- Corlett, R.T., y R.B. Primack, 2011. *Tropical Rain Forests: an Ecological and Biogeographical Comparison*. Wiley-Blackwell; 2nd ed. 336 pp.
- Eberth, D.A.; C.R. Delgado-De Jesús, J.F. Leberkno, D.B. Brinjmán, R.A. Rodríguez-de la Rosa, y S.D. Sampson, 2004. "Cerro del Pueblo Fm (Difunta Group, Upper Cretaceous), Parras Basin, Southern Coahuila, Mexico: reference sections, age, and correlation". *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **21**: 335-352.
- Estrada-Ruiz, E., 2009. "Reconstrucción de los ambientes de depósito y paleoclima de la región de Sabinas-Saltillo, Estado de Coahuila, con base en plantas fósiles del Cretácico Superior". Tesis doctoral, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 251 pp.
- Estrada-Ruiz, E., y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2007. "Infructescences from the Cerro del Pueblo Formation (late Campanian), Coahuila and El Cien Formation (Oligocene-Miocene), Baja California Sur, Mexico". *International Journal of Plant Sciences*, **168**: 507-519.
- , 2009. "*Palmoxydon enochii* sp. nov. de la Formación Olmos (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior), Coahuila, México". *Ameghiniana*, **46**: 577-585.
- Estrada-Ruiz, E., y H.I. Martínez-Cabrera, 2011. "A new Late Cretaceous (Coniacian-Maastrichtian) *Javelinoxylon* wood from Chihuahua, Mexico". *IAWA Journal*, **32**: 519-528.
- Estrada-Ruiz, E.; L. Calvillo-Canadell, y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2009. "Upper Cretaceous aquatic plants from northern Mexico". *Aquatic Botany*, **90**: 282-88.
- Estrada-Ruiz, E.; H.I. Martínez-Cabrera, y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2007. "Fossil wood from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico". *Review of Palaeobotany and Palynology*, **145**: 123-133.
- , 2010. "Fossil woods from the Olmos Formation (late Campanian-early Maastrichtian), Coahuila, Mexico". *American Journal of Botany*, **97**: 1179-1194.
- Estrada-Ruiz, E.; G.R. Jr. Upchurch, y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2008. "Flora and climate of the Olmos Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian), Coahuila, Mexico". *Journal of Paleogeography*, **1**: 1-12.

- chtian), Coahuila, Mexico. A preliminary report". *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions*, **58**: 273-283.
- Estrada-Ruiz E.; G.R.Jr. Upchurch, J.A. Wolfe, y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 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.
- Estrada-Ruiz, E.; G.R. Jr. Upchurch, E.A. Wheeler, y G. Mack, 2012a. "Late Cretaceous angiosperm woods from the Crevasse Canyon and McRae formations, south-central New Mexico, USA: part 1". *International Journal of Plant Sciences*, **173**: 412-428.
- Estrada-Ruiz, E.; J.M. Parrot, G.R. Jr. Upchurch, E.A. Wheeler, D.L. Thompson, G. Mack, y M.M. Mindy, 2012b. "The wood flora from the Upper Cretaceous Crevasse Canyon and McRae formations, south-central New Mexico, USA: a progress report". *Field Guide of New Mexico Geological Society, 63rd Field Conference, Sierra County*, pp. 121-136.
- Flores Espinoza, E., 1989. "Stratigraphy and sedimentology of the Upper Cretaceous terrigenous rocks and coal of the Sabinas-Monclova area, northern Mexico". Ph.D. Dissertation, University of Texas at Austin. 315 pp.
- Graham, A., 2010. "A Natural History of the New World, the Ecology and Evolution of Plants in the Americas". University of Chicago Press, Chicago. 617 pp.
- Gregory, K.M., 1994. "Paleoclimate and Paleoelevation of the 35 Ma Florissant flora, Front Range, Colorado". *Paleoclimates*, **1**: 23-57.
- Hudson, P.J., 2006. "Taxonomic and paleoclimatic significance of Late Cretaceous wood from the San Juan Basin, New Mexico". M.S. Thesis, University of Nebraska Omaha. 82 pp.
- Kues, B.S.; J.W. Froehlich, J.A. Schiebout, y S.G. Lucas, 1977. "Paleontological survey, resource assessment, and mitigation plan for the Bisti-Star Lake Area, northwestern New Mexico". Report to the US Bureau of Land Management, Albuquerque, New Mexico, October 31, 381 pp.
- Lehman, T.M., y E.A. Wheeler, 2001. "Fossil dicotyledonous forest from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas". *Palaios*, **16**: 102-108.
- Manchester, S.R.; Lehman, T.M., y Wheeler, E.A., 2010. "Fossil palms (Arecaceae, Coryphoideae) associated with juvenile herbivorous dinosaurs in the Upper Cretaceous Aguja Formation, Big Bend National Park, Texas". *International Journal of Plant Sciences*, **171**: 679-689.
- Miller, I.M.; Brandon, M. y Hickey, L., 2006. "Using leaf margin analysis to estimate the mid-Cretaceous (Albian) paleolatitude of the Baja BC block". *Earth and Planetary Science Letters*, **245**: 95-114.
- Morley, R.J., 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Wiley, Chichester, UK. 378 pp.

- R Development Core Team, 2008. "R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria". ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rodríguez-de la Rosa, R., y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 1994. "Upper Cretaceous Zingiberaleanfruits with in situ seeds from southeastern Coahuila, Mexico". *International Journal of Plant Sciences*, **155**: 786-805.
- Rodríguez-de la Rosa, R.A.; Cevallos-Ferriz, S.R.S., y Silva-Pineda, A., 1998. "Paleobiological implications of Campanian coprolites". *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **142**: 231-254.
- Serlin, B.; T.H. Delevoryas, y R. Weber, 1981. "A new conifer pollen cone from the Upper Cretaceous of Coahuila, Mexico". *Review of Palaeobotany and Palynology*, **31**: 241-248.
- Tidwell, W.D.; S.R. Ash, y L.R. Parker, 1981. "Cretaceous and Tertiary floras of the San Juan Basin". Lucas, S.G., J.K., Rigby, y B.S. Kues. eds. *Advances in San Juan Paleontology*. University of New Mexico Press. Albuquerque. pp. 307-332.
- Upchurch, G.R. Jr., y G.H. Mack, 1998. "Latest Cretaceous leaf megaflores from the Jose Creek Member, McRae Formation of New Mexico". *New Mexico Geological Society Guidebook*, **49**: 209-222.
- Upchurch, G.R. Jr.; E. Estrada-Ruiz, y S.R.S. Cevallos-Ferriz, 2008. "Did tropical rainforest vegetation exist during the Late Cretaceous? New data from the late Campanian to early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico". AGU Congress, Houston, TX, US. abstract #PP11D-07.
- Weber, R., 1972. "La vegetación maestrichtiana de la Formación Olmos de Coahuila, México". *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **33**: 5-19.
- _____, 1973. "*Salvinia coahuilensis* nov. sp. del Cretácico Superior de México". *Ameghiniana*, **10**: 173-190.
- _____, 1975. "*Aachenia knoblochii* n. sp. an interesting conifer of the Upper Cretaceous Olmos Formation of Northeastern Mexico". *Palaeontographica*, **152B**: 76-83.
- _____, 1976. "*Dorfiella auriculata* f. gen. nov. sp. nov. un género de helechos acuáticos del Cretácico Superior de México". *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología*, **3**: 1-13.
- _____, 1978. "Some aspects of the Upper Cretaceous angiosperm flora of Coahuila, Mexico". *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **30**: 38-46.
- Wheeler, E.A., 2011. "Insidewood-A web resource for hardwood anatomy". *IAWA Journal*, **32**: 199-211.
- Wheeler, E.A., y P. Baas, 1991. "A Survey of the Fossil Record for Dicotyle-

- donous Wood and its Significance for the Evolutionary and Ecological Wood Anatomy". *IAWA Bulletin*, **12**: 257-332.
- , 1993. "The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions". *Paleobiology*, **19**: 486-497.
- Wheeler, E.A.; T. Lehman, y P.E. Gasson, 1994. "Javelinoxylon, an Upper Cretaceous dicotyledonous tree from Big Bend National Park, Texas, with presumed Malvacean affinities". *American Journal of Botany*, **81**: 703-710.
- Wheeler, E.A.; J. McClamer, y C.A. LaPasha, 1995. "Similarities and differences in dicotyledonous woods of the Cretaceous and Paleocene. San Juan Basin, New Mexico, USA". *IAWA Journal*, **16**: 223-254.
- Wheeler, E.A., y T.M. Lehman, 2000. "Late Cretaceous woody dicots from the Aguja and Javelina formations, Big Bend National Park, Texas". *IAWA Journal*, **21**: 83-120.
- , 2005. "Upper Cretaceous-Paleocene conifer woods from Big Bend National Park, Texas". *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **226**: 233-258.
- Wheeler, E.A., y T.M. Lehman, 2009. "New Late Cretaceous and Paleocene dicot woods of Big Bend National Park, Texas, and review of Cretaceous wood characteristics". *IAWA Journal*, **30**: 293-318.
- Wiemann, M.C.; S.R. Manchester, D.L. Dilcher, L.F. Hinojosa, y E.A. Wheeler, 1998. "Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves". *American Journal of Botany*, **85**: 1796-1802.
- Wilf, P., 1997. "When are leaves good thermometers?". *Paleobiology*, **23**: 373-390.
- Wilf, P., Wing; S.L., Greenwood, D.R. y Greenwood, C.L., 1998. "Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example". *Geology*, **26**: 203-206.
- Wing, S.L., y D.R. Greenwood, 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., 1975. "Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary". *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62**: 264-79.
- , 1977. "Paleogene floras from the Gulf of Alaska region". *U.S.G.S. Professional Paper*, **997**: 1-108.
- Wolfe, J.A., 1979. "Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia". *U.S.G.S. Professional Paper*, **1106**: 1-37.

- Wolfe, J.A., 1993. "A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages". *US Geological Survey Bulletin*, **2040**: 1-71.
- Wolfe, J.A., y G.R. Upchurch, 1987. "North American non-marine climates and vegetation during the Late Cretaceous". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**: 33-77.