



Casa abierta al tiempo

**Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa**

**Reconstrucción paleoflorística a partir de los
conjuntos palinológicos recuperados de los
lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto en el Valle
de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla y Oaxaca.**

TESIS

**Que para obtener el grado de
MAESTRA EN BIOLOGÍA**

P R E S E N T A

Sara Rosales Torres

Comité Tutorial:

Directora: Dra. Elia Ramírez Arriaga

Asesores: M. en C. Angélica Martínez Bernal

Dr. Alfonso Valiente Banuet

México D. F.

2016.

“La maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón Nacional de Posgrados de excelencia del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) de México como programa consolidado.”

**El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó**

Bióloga Sara Rosales Torres

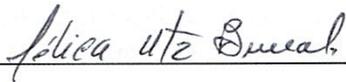
El día 23 de febrero del 2016.

Comité tutorial

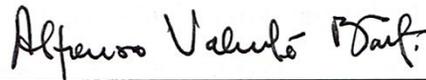
Directora: Dra. Elia Ramírez Arriaga



Asesora: M. en C. Angélica Martínez Bernal



Asesor: Dr. Alfonso Valiente Banuet



Sinodal: Dra. María del Rocío Zárate Hernández



Sinodal: Dr. Antonio Zoilo Márquez García



AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa que me brindó la oportunidad de adentrarme al fascinante mundo de la ciencia y me abrió cálidamente sus puertas.

A la Doctora Elia Ramírez Arriaga del departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por su invaluable dirección, por su gran apoyo y porque con suma paciencia me transmitió sus conocimientos, fundamentales para la elaboración del presente trabajo.

A la Maestra en Ciencias Angélica Martínez Bernal de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa por fungir como asesora, brindándome su motivación, apoyo, asesoría y orientación en el análisis de la vegetación para la elaboración de esta tesis.

Al Doctor Alfonso Valiente Banuet del Instituto de Ecología de la UNAM por su análisis crítico, valiosos comentarios y sugerencias que ayudaron a enriquecer el presente trabajo.

A la Dra. María del Rocío Zarate Hernández y al Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando por su orientación durante la elaboración de los análisis estadísticos. A los profesores Alberto Pérez Rojas, Antonio Zoilo Márquez García y Sara Lucia Camargo Ricalde por compartir sus conocimientos buscando una formación integral de sus alumnos.

Al Dr. Enrique Martínez Hernández, responsable del Laboratorio de Paleopalinología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo para utilizar las instalaciones para el procesamiento de las muestras de roca.

A todos mis compañeros de generación en la maestría, cuya amistad atesoro. Siempre conté con su apoyo y su motivación en los momentos más difíciles. En especial a mis compañeros Alan Chaparro, Rodrigo Rival, Montserrat Medina y Abigail Conde por su auténtico compañerismo.

El presente trabajo se realizó con parte del financiamiento Proyecto PAPIIT IN-114914 “Cambios palinoflorísticos y evolución de la vegetación a través del Paleógeno-Neógeno en Baja California Sur y centro de México”.

Esta tesis fue realizada gracias a la beca otorgada por dos años del CONACyT; número de registro de becario: 566239/302372.

Al Secretario General del Municipio de Santiago Miahuatlán, Lic. José Luis González, por su autorización para el muestreo en campo. Al Ing. Gerardo González que nos permitió el acceso a la cantera en Villa Alegría. Al señor Rafael Ponce Armenta y colaboradores por su apoyo en la colecta de muestras. Al Don Silvano que amablemente aceptó ser el guía en la localidad de Cerro Prieto.

Dedico con cariño esta tesis a mis dos hermosos hijos Isis y Diego, así como a mi esposo que supo comprender con paciencia las horas de entrega y dedicación a la presente investigación.

RESUMEN

Reconstrucción paleoflorística a partir de los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla y Oaxaca.

El objetivo fundamental de la presente investigación fue reconstruir la paleoflora de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante análisis paleopalínológicos y establecer sus afinidades paleofitogeográficas con otras formaciones Neógenas y Paleógenas de México. El área de estudio comprende dos localidades ubicadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán: los lacustres Villa Alegría al norte del valle en el estado de Puebla y los travertinos Cerro Prieto al sur del valle en el estado de Oaxaca. En los lacustres Villa Alegría se prospectaron tres secciones y se colectaron un total de 45 muestras de roca travertino. En los travertinos de Cerro Prieto, se prospectaron cinco secciones y se colectaron un total de 60 muestras. Las muestras se procesaron por el método convencional de extracción de polen fósil (Traverse, 2007). En Villa Alegría 44 de 45 muestras presentaron un total de 18,389 palinomorfos, de los cuales 2, 240 correspondieron a polen y esporas, el resto a algas y fungosporas. Se identificaron 68 taxa de los cuales el 80% (n=55) correspondieron a angiospermas, el 5.9% (n=4) a gimnospermas y el 14.7% (n= 10) a esporas. En Cerro Prieto de las 60 muestras procesadas 58 fueron positivas. En esta localidad se contabilizaron un total de 14,935 palinomorfos, de los cuales 2,546 correspondieron a polen y esporas, 12,412 de algas y fungosporas. Se identificaron 53 taxa de los cuales 71.7% (n=38) corresponden a angiospermas, el 7.5% (n= 4) a gimnospermas y el 20.7% (n=11) corresponde a esporas. Los conjuntos paleopalínológicos recuperados de ambos lacustres se analizaron con el fin de determinar las palinozonas. En la sección VA-2 y VA-3 de los lacustres Villa Alegría el elemento florístico más abundante fue *Fraxinus* sp., seguido por *Alnus* sp. y la familia Asteraceae. En la sección CP-1 el elemento dominante fue *Bursera* sp., seguido por la familia Anacardiaceae. En la mayoría de las secciones de Cerro Prieto los géneros que dominaron los conjuntos paleopalínológicos fueron *Fraxinus* sp, *Pinus* sp. y *Quercus* sp.. En la sección CP-3 de esta localidad domino *Bursera* sp.. En las ocho secciones de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto, quedaron definidas dos palinozonas que se caracterizaron por diversos taxa y se observó que la mayor diversidad de especies se concentró fundamentalmente en la parte media de la columna estratigráfica. Se analizó la riqueza (S), diversidad (H') y la equitatividad (J') de los taxa recuperados en los conjuntos paleopalínológicos. Para los lacustres Villa Alegría se observó que la mayor riqueza se presentó en la sección VA-3 con $S=29$, el mayor índice de diversidad de Shannon Wiener lo obtuvo la sección VA-2 con $H'= 2.95$, el valor más alto del índice de equitatividad de Pielou con $J'=0.77$ lo obtuvo la misma sección. Para los travertinos Cerro Prieto el valor más alto de riqueza se observó en la sección CP-3 con $S=38$, la diversidad más alta la presentó la sección CP-3 con $H'= 3.36$ y el valor más alto de equitatividad se observó en las secciones 3 y 4, ambas con $J'= 0.75$. Los taxa identificados en los conjuntos paleopalínológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto fueron asignados con

base en el actualismo a los probables tipos de vegetación que formaron parte de una flora local y regional, la cual se distribuía a lo largo de un gradiente altitudinal. Se realizaron análisis estadísticos multivariados, de conglomerados (clúster) y de componentes principales (PC) para corroborar las interpretaciones florísticas. Con base en la interpretación florística y los análisis estadísticos se reconstruyó la posible paleovegetación. Los análisis de agrupamiento para los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, agruparon a los elementos florísticos en cinco probables tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de galería, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Los análisis de componentes principales en ambas localidades corroboraron los resultados obtenidos para los análisis de agrupamiento. Esta vegetación se distribuía en un gradiente altitudinal de humedad en donde el bosque mesófilo de montaña ocupaba las zonas aledañas más altas y con mayor humedad, seguido por el bosque de pino-encino, en tanto que en el fondo del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se estableció el bosque tropical caducifolio y en las partes más secas el matorral xerófilo. La flora regional estuvo representada por el bosque mesófilo y el bosque de pino-encino en tanto que la flora local quedó representada por el bosque tropical caducifolio y un probable matorral xerófilo.

Los lacustres Villa Alegría presentan una mayor afinidad florística con la Formación Tehuacán que con los travertinos Cerro Prieto. Así mismo, se observó una estrecha relación paleofitogeográfica de estos lacustres con otras formaciones presentes dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y en el centro del país. La correlación paleofitogeográfica separó a las cuencas del centro de las del sur del país en dos grupos bien definidos de acuerdo a sus diferencias florísticas

La edad establecida por Dávalos-Álvarez (2006) por correlación estratigráfica para los lacustres Villa-Alegría fue Plioceno-Pleistoceno y para los travertinos Cerro Prieto fue Plioceno; esta edad no se modificó con los análisis paleopalinológicos en este estudio. Se realizó una correlación bioestratigráfica entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto basada en las biozonas de abundancia del género *Fraxinus* sp. y se observó que hay una correlación por biozonas de abundancia entre la parte media de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría y las secciones CP-1 y CP-2 de los travertinos Cerro Prieto.

Palabras clave: reconstrucción palinoflorística, Tehuacán-Cuicatlán, travertinos, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino encino, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo.

ABSTRACT

Paleofloristic reconstruction based on the palynological assemblages recovered from lacustrine Villa Alegria and Cerro Prieto of the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Puebla and Oaxaca.

The main objective of this research was to reconstruct the paleoflora of Lacustrine Villa Alegria (named by Dávalos-Álvarez, 2006) and the Cerro Prieto travertine through paleopalynological analysis, in addition to establishing palynofloristic affinities with other Neogene and Paleogene formations found in Mexico. The study area includes two localities situated within the Tehuacan-Cuicatlan Valley: Lacustrine Villa Alegria to the north of the valley in Puebla State, and the Cerro Prieto travertine in the south of the valley, Oaxaca State. In Lacustrine Villa Alegria, three sections were prospected and a total of 45 travertine rock samples were collected. In the Cerro Prieto travertine, five sections were prospected and a total of sixty samples were collected. All samples were processed under the conventional method of extracting fossil pollen (Traverse, 2007). In Lacustrine Villa Alegria, 44 samples contained a total of 18,389 palynomorphs was counted, of which 2,240 pertain to pollen and spores, while the rest were algae and fungal spores. 68 taxa were identified, of which 80% (n = 55) match angiosperms, 5.9% (n = 4) match gymnosperms and 14.7% (n = 10) are spores. In the Cerro Prieto travertine, of the 60 processed samples 58 were positive. Sums of 14,935 palynomorphs were counted there, of which 2546 pertain to pollen and spores and 12,412 are algae and fungal spores. 53 taxa were identified, of which 71.7% (n = 38) match angiosperms, 7.5% (n = 4) are gymnosperms and 20.7% (n = 11) pertain to spores.

The paleopalynological assemblages recovered from both locations were plotted with the Tilia Graph (Grimm, 1997) program. They were analyzed using the CONISS method in order to determine palynozones. In sections VA-2 and VA-3 of Lacustrine Villa Alegria, the most abundant floristic element was *Fraxinus* sp., followed by *Alnus* sp. and Asteraceae. In section VA-1 the dominant element was *Bursera* sp., followed by Anacardiaceae. In most sections of the Cerro Prieto travertine, the genera that dominated palynological assemblages were *Fraxinus* sp., *Quercus* sp. and *Pinus* sp. *Bursera* sp. was dominant in section CP-3 of said locality. Two palynozones were defined in all Lacustrine Villa Alegria and Cerro Prieto travertine sections; they were characterized by different taxa, and the greatest diversity of species was found to be concentrated mid-section. Richness (S), diversity (H') and evenness (J') of the taxa recovered within the palynological assemblages were analyzed.

In Lacustrine Villa Alegria, the highest level of richness was obtained in section VA-3 with S = 2 and the highest Shannon Wiener diversity rate was obtained in section VA-2 with H' = 2.95, as well as the highest value of the Pielou evenness index with J' = 0.77. For the Cerro Prieto travertine, the highest richness value was obtained from section 3 with S = 38, the highest diversity was also found in section 3 with H' = 3.36, and the highest evenness value was observed in sections CP-3 and CP-4, both with J' = 0.75. Based on actualism, the taxa identified within the

paleopalynological assemblages recovered from Lacustrine Villa Alegria and the Cerro Prieto travertine were classified and assigned to potential vegetation types that were part of the local and regional flora, which grew accordingly along an altitudinal gradient. Multivariate statistical cluster analysis and principal components (PC) were calculated to corroborate floristic interpretation. The cluster analysis for Lacustrine Villa Alegria grouped the observed floristic elements into five probable types of vegetation: cloud forest, pine-oak forest, gallery forest, deciduous tropical forest and desert scrub. On the other hand, cluster analysis grouped the observed floristic elements into four likely types of vegetation for the Cerro Prieto travertine: cloud forest, pine-oak forest, tropical deciduous forest and desert scrub. Principal component analysis in both locations corroborated the results obtained through cluster analysis. Based on floristic interpretation and statistical analysis, possible paleovegetation was rebuilt. For Lacustrine Villa Alegría, inferred vegetation types were cloud forest, pine-oak forest, gallery forest, deciduous tropical forest and desert scrub, which grew according to an altitudinal gradient of moisture. Cloud forest occupied the surrounding areas with the greatest altitude and highest humidity, followed by the pine-oak forest; meanwhile, tropical deciduous forest grew at the bottom of the Tehuacan-Cuicatlan Valley and desert scrub was established in the drier areas. Vegetation types that may have existed at the time of deposition the Cerro Prieto travertine are: cloud forest, pine-oak tropical deciduous forest and desert scrub. Regional flora was represented by cloud forest, pine-oak forest and gallery forest, while tropical deciduous forest and possible desert scrub represented local flora. The lakeside town Villa Alegria showed greater floristic affinity with the Tehuacan formation than the Cerro Prieto travertine. Likewise, there is a close paleophytogeographic relationship between both Lacustrine Villa Alegria and the Cerro Prieto travertine and other formations in the Tehuacan-Cuicatlan Valley and central Mexico. Paleophytogeographic correlation separated central Mexican basins from those in the south; two distinct groups derived from floristic differences. Through stratigraphic correlation, the age set by Dávalos-Álvarez (2006) for Lacustrine Villa Alegria was Pliocene-Pleistocene while the Cerro Prieto travertine was Pliocene; paleopalynological analysis did not change that. Correlation was discovered between the abundance biozones of both sites: the middle of section VA-3 of Lacustrine Villa Alegria and sections CP-1 and CP-2 of the Cerro Prieto travertine.

Keywords: paleofloristic reconstruction, Tehuacan-Cuicatlan, travertine, cloud forest, pine-oak forest, tropical deciduous forest, desert scrub.

“Darwin escribió que nuestro registro fósil es imperfecto, es como un libro que preserva sólo unas cuantas páginas, de estas páginas pocas líneas, de las líneas pocas palabras, y de estas palabras pocas letras”.

Stephen Jay Gould (1941-2002)

“El pasado se transforma. El científico se halla inmerso en un viaje perpetuo hacia un pasado que nunca podrá ser completamente conocido, y no hay final a la búsqueda de conocimientos”.

Richard Fortey.

ÍNDICE

RESUMEN	6
ABSTRACT	8
1. INTRODUCCIÓN	21
2. OBJETIVOS	26
2.1. Objetivo general.....	26
2.2. Objetivos específicos.....	26
3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	26
4. HIPÓTESIS	27
5. MARCO TEÓRICO	27
5.1. Diversidad florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC).....	27
5.2. Marco Geológico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC).....	29
5.3. Génesis de travertinos y litología de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto.....	33
5.3.1. Morfogénesis de los travertinos.....	34
5.3.2. Clasificación de los travertinos.....	35
5.3.3. Fechamiento de los travertinos.....	36
5.3.4. Tafonomía de los travertinos.....	36
5.3.5. Litología de los lacustres Villa Alegría.....	37
5.3.6. Litología de los travertinos Cerro Prieto.....	37
5.4. Edad de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto.....	39
5.5. Antecedentes paleopalinológicos.....	40
5.6. Consideraciones climáticas.....	46
5.6.1. Paleoceno (66 –56 Ma.).....	49
5.6.2. Eoceno (56 - 33.9 Ma.).....	49
5.6.3. Oligoceno (33.9 - 23 Ma.).....	51
5.6.4. Mioceno (23 - 5.3 Ma.).....	52
5.6.5. Plioceno (5.3 - 2.6 Ma.).....	53
5.6.6. Pleistoceno y Holoceno (2.6-0.01 Ma.).....	56
5.7. Origen de la flora actual en México.....	58
5.8. Vegetación del Valle de Tehuacán Cuicatlán.....	75
6. ÁREA DE ESTUDIO	76
7. METODOLOGÍA	82
7.1. Campo.....	82
7.2. Laboratorio.....	83
7.3. Análisis paleopalinológicos.....	85
7.3.1. Análisis cualitativos.....	85
7.3.2. Análisis cuantitativos.....	86
7.3.3. Análisis estadísticos.....	86
7.3.3.1. Riqueza, diversidad y equitatividad.....	86
7.3.3.2. Análisis multivariados.....	88
7.3.3.2.1. Análisis de conglomerados (clúster).....	88
7.3.3.2.2. Análisis de componentes principales.....	89
7.3.3.2.3. Reconstrucción paleoflorística.....	90

7.3.2.2.4. Análisis para la correlación de cuencas.....	90
7.3.3.2.5. Análisis para correlación estratigráfica.....	90
7.4. Análisis mineral de las muestras de roca.....	91
8. RESULTADOS Y ANÁLISIS DE RESULTADOS.....	92
8.1. Prospección palinológica.....	92
8.1.1. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	92
8.1.2. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	95
8.2 Conjuntos paleopalínológicos de los lacustres Villa Alegría.....	100
8.2.1 Sección VA-1.....	100
8.2.2 Sección VA-2.....	101
8.2.3 Sección VA-3.....	102
8.2.4 Palinozonas de los lacustres Villa Alegría.....	123
8.2.4.1 Sección VA-1.....	123
8.2.4.2 Sección VA-2.....	123
8.2.4.3 Sección VA-3.....	124
8.3 Análisis estadísticos de los lacustres Villa Alegría.....	126
8.3.1 Riqueza, diversidad y equitatividad.....	126
8.3.1.1. Riqueza.....	126
8.3.1.2. Diversidad de Shannon-Wiener.....	126
8.3.1.3. Equitatividad de Pielou.....	128
8.3.2. Análisis multivariados de los lacustres Villa Alegría.....	131
8.3.2.1. Análisis de conglomerados.....	131
8.3.2.1.1. Sección VA-1.....	131
8.3.2.1.2. Sección VA-2.....	132
8.3.2.1.3. Sección VA-3.....	134
8.3.2.1.4. Análisis de conglomerados integral de los lacustres Villa Alegría.....	137
8.3.3 Análisis de componentes, principales de los lacustres Villa Alegría.....	140
8.3.3.1 Sección VA-1.....	140
8.3.3.2 Sección VA-2.....	140
8.3.3.3 Sección VA-3.....	141
8.3.3.4 Componentes principales análisis integral de los lacustres Villa Alegría.....	142
8.4. Conjuntos paleopalínológicos de los travertinos Cerro Prieto.....	148
8.4.1. Sección CP-1.....	149
8.4.2. Sección CP-2.....	150
8.4.3. Sección CP-3.....	151
8.4.4. Sección CP-4.....	151
8.4.5. Sección CP-5.....	152
8.4.5.1. Sección compuesta.....	153
8.4.6. Palinozonas de los travertinos Cerro Prieto.....	179
8.4.6.1. Sección CP-1.....	179
8.4.6.2. Sección CP-2.....	180
8.4.6.3. Sección CP-3.....	180
8.4.6.4. Sección CP-4.....	181
8.4.6.5. Sección CP-5.....	181
8.4.6.6. Sección compuesta.....	182

8.5. Análisis estadísticos de los travertinos Cerro Prieto.....	187
8.5.1. Riqueza, diversidad y equitatividad.....	187
8.5.1.1. Riqueza.....	187
8.5.1.2. Diversidad.....	188
8.5.1.3. Equitatividad de Pielou.....	190
8.5.2 Análisis multivariados de los travertinos Cerro Prieto.....	193
8.5.2.1. Análisis de conglomerados.....	193
8.5.2.1.1. Sección CP-1.....	193
8.5.2.1.2. Sección CP-2.....	194
8.5.2.1.3. Sección CP-3.....	195
8.5.2.1.4. Sección CP-4.....	197
8.5.2.1.5. Sección CP-5.....	198
8.5.2.1.6 Análisis de conglomerados integral de los travertinos Cerro Prieto.....	201
8.5.3 Análisis de componentes principales de los travertinos Cerro Prieto	205
8.5.3.1. Sección CP-1.....	205
8.5.3.2. Sección CP-2.....	205
8.5.3.3. Sección CP-3.....	206
8.5.3.4. Sección CP-4.....	207
8.5.3.5. Sección CP-5.....	208
8.5.3.6. Componentes principales, análisis integral de los travertinos Cerro Prieto.....	209
8.6. Análisis mineral de las muestras de roca.....	216
8.7. Correlaciones palinoestratigráficas.....	217
8.7.1. Biozona de abundancia de los lacustres Villa Alegría.....	220
8.7.2. Biozona de abundancia de los travertinos Cerro Prieto.....	220
8.7.3. Biozona de abundancia entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.....	221
8.7.4. Correlación mediante análisis estadísticos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.....	225
9. DISCUSIÓN.....	228
9.1. Diversidad.....	228
9.2. Edad y ambiente sedimentario de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.....	229
9.2.1. Edad.....	229
9.2.2. Ambiente sedimentario.....	232
9.3 Interpretación florística y reconstrucción de la paleovegetación.....	235
9.4 Inferencias climáticas.....	258
9.5 Correlación palinoflorística de travertinos de Villa Alegría y Cerro Prieto con localidades Cenozoicas del centro y sur de México.....	280
9.5.1 Paleopalinología, paleoambientes y cronoestratigrafía.....	283
9.5.2 Afinidades palinoflorísticas.....	287
10. CONCLUSIONES.....	296
11. RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS.....	298
12. LITERATURA CITADA.....	300
13. ANEXOS.....	335
13.1. Anexo I. Muestras de rocas colectadas.....	335

13.2. Anexo II. Significado de las abreviaturas empleadas para los taxa y tipos de vegetación en el análisis de componentes principales.....	343
13.3. Anexo III. Coeficiente de correlación de Spearman r_s	344
13.4. Anexo IV. Lista de taxa recuperados de rocas sedimentarias de cuencas del centro del país que fueron incluidos en el análisis de correlación de cuencas en este estudio.....	345

ÍNDICE DE FIGURAS.

Figura 1. Columna litoestratigráfica de la región de Tehuacán-Teotitlán. En rojo están señalados los sedimentos Neógeno-Cuaternarios a los cuales pertenecen los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto.....	38
Figura 2. Escala geológica del Cenozoico, Modificado de Escala Geológica publicada por: The Geology Society of América, 2012.....	40
Figura 3. Registro global de isótopos de carbono y oxígeno en sedimentos del lecho marino. Se pueden apreciar los cambios en temperatura durante el Cenozoico. (Tomado de Zachos <i>et al.</i> , 2001).....	57
Figura 4. Zona de estudio. Tomado y modificado de Dávalos-Álvarez (2006).....	78
Figura 5. Vista satelital con la ubicación de las dos localidades de estudio (señaladas en rojo) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....	78
Figura 6. Lacustres Villa Alegría (afloramiento).....	79
Figura 7. Travertinos Cerro Prieto (afloramiento).....	80
Figura 8. Ubicación de las secciones prospectadas en la localidad lacustres Villa Alegría, Puebla.....	80
Figura 9. Ubicación de las secciones prospectadas en la localidad travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	81
Figura 10. Muestras de roca recolectadas en campo.....	83
Figura 11. Sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	92
Figura 12. Sección VA-2 de Villa Alegría: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	93
Figura 13. Sección VA-3 de Villa Alegría a) Prospección en campo, b) Altura total del afloramiento y c) Columna estratigráfica.....	94

Figura 14. Sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo, b) Altura del afloramiento y c) Columna estratigráfica.....	95
Figura 15. Sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	96
Figura 16. Sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	97
Figura 17. Sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	98
Figura 18. Sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.....	99
Figura 19. Diagramas polínicos de los lacustres Villa Alegría. A) sección VA-1, B) sección VA-2 y C) sección VA-3.....	110
Figura 20. Análisis CONISS de los lacustres Villa Alegría. A) sección VA-1, B) sección VA-2 y C) sección VA-3.....	125
Figura 21. Diagramas de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H') y equitatividad de Pielou (J') de las secciones de los lacustres Villa Alegría A) VA-1, B) VA-2 y C) VA-3.....	130
Figura 22. Dendograma de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría.....	135
Figura 23. Dendograma de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría.....	135
Figura 24. Dendograma de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría.....	136
Figura 25. Dendograma integral de los taxa recuperados dentro de los conjuntos palinológicos de todas las secciones de los lacustres Villa Alegría.....	139
Figura 26. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).....	144
Figura 27. A) gráfico de los componentes principales 1 y 2 de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).....	145
Figura 28. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. significado de las abreviaturas).....	146

Figura 29. A) gráfico del análisis de componentes principales 1 y 2 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).....	147
Figura 30. Diagramas polínicos de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2 y C) sección CP-3.....	154
Figura 31. Diagramas polínicos de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-4 y B) sección CP-5.....	155
Figura 32. Diagrama polínico de la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto.....	157
Figura 33. Análisis CONISS de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2 y C) sección CP-3.....	183
Figura 34. Análisis CONISS de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-4 y B) sección CP-5.....	184
Figura 35. Análisis CONISS de la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto.....	185
Figura 36. Análisis CONISS de la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto con litología.....	186
Figura 37. Diagramas de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H') y equitatividad de Pielou (J') de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2, C) sección CP-3, D) sección CP-4) y E) sección CP-5.....	192
Figura 38. Dendograma del análisis de agrupamiento de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto.....	199
Figura 39. Dendograma del análisis de agrupamiento de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto.....	199
Figura 40. Dendograma del análisis de agrupamiento de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto.....	200
Figura 41. Dendograma del análisis de agrupamiento de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto.....	200
Figura 42. Dendograma del análisis de agrupamiento de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto.....	201

Figura 43. Dendograma del análisis de conglomerados integral de los taxa presentes en los conjuntos palinológicos recuperados de todas las secciones de los travertinos Cerro Prieto.....	204
Figura 44. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-1 los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).....	210
Figura 45. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).....	211
Figura 46. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).....	212
Figura 47. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).....	213
Figura 48. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).....	214
Figura 49. A) gráfico del análisis integral de componentes principales 1 y 2 para los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).....	215
Figura 50. Diagrama de correlación de las secciones de los lacustres Villa Alegría por biozonas de abundancia basada en los géneros <i>Fraxinus</i> sp., <i>Alnus</i> sp. y <i>Pinus</i> sp. (no implica correlación temporal).....	222
Figura 51. Diagrama de la correlación de las secciones de los travertinos Cerro Prieto por biozonas de abundancia basada en el género <i>Pinus</i> sp. (no implica correlación temporal).....	223
Figura 52. Diagrama esquemático de la correlación por biozonas de abundancia entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, basada en el género <i>Fraxinus</i> sp., (puede no haber correlación temporal).....	224
Figura 53. Dendograma del análisis de conglomerados de correlación entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.....	226
Figura 54. Correlación estratigráfica de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante coeficiente de correlación r_s Spearman.....	227

Figura 55. Ambiente de depósito y formación de los travertinos A) de los lacustres Villa Alegría y B) de los travertinos Cerro Prieto.....	233
Figura 56. Reconstrucción de la vegetación regional del Plioceno-Pleistoceno al norte del valle de Tehuacán-Cuicatlán cuando se depositaron los lacustres Villa Alegría.....	256
Figura 57. Reconstrucción de la vegetación regional del Pleistoceno al sur del valle de Tehuacán-Cuicatlán cuando se depositaron los travertinos Cerro Prieto.....	257
Figura 58. Formación del lacustre Villa Alegría y los travertinos de Cerro Prieto comparados con la temperatura y CO ₂ globales, origen de las plantas C ₄ , pastos C ₄ y diversificación de las plantas suculentas durante el Mioceno/ Pleistoceno.....	262
Figura 59. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Eoceno inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007).....	276
Figura 60. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán del Eoceno medio al Oligoceno inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos Álvarez, (2006, 2007).....	277
Figura 61. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán del Oligoceno medio al Mioceno tardío, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez, (2006, 2007).....	278
Figura 62. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán del Mioceno medio al Pleistoceno inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007).....	279
Figura 63. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Pleistoceno, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007). En la reconstrucción del valle se muestran los cuerpos de agua donde se depositaron los travertinos de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto.....	280
Figura 64. Localidades del Cenozoico tomadas en cuenta para el análisis de correlación palinoflorística (VTC = Valle de Tehuacán-Cuicatlán).....	281
Figura 65. Dendograma de similitud obtenido con el programa PAST utilizando los datos de presencia-ausencia de los taxa reportados de las localidades del Cenozoico: Paraje Solo (Graham, 1976b), Formación la Quinta (Biaggi, 1978), Pichucalco Chiapas (Palacios-Chaves & Rzedowski, 1993), Formación Ixtapa (Martínez-Hernández, 1992), Simojovel-Chiapas (Graham, 1999), Formación Cuayuca (Ramírez-Arriaga, 2005), travertinos Cerro Prieto y lacustres Villa Alegría (presente estudio), El Campanario-Puebla (Dávalos-Álvarez <i>et al.</i> , 2007),	292

Formación Metztlán (Carrasco-Velázquez <i>et al.</i> , 2008), Formación Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez-Puebla (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1999).....	292
---	-----

Figura 66. Correlación espacial de las localidades del centro y sur del país del Cenozoico de acuerdo con el dendograma de similitud obtenido con índice de Raup-Crick.....	295
--	-----

ÍNDICE DE LÁMINAS.

LÁMINA I. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	112
LÁMINA II. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	114
LÁMINA III. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	116
LÁMINA IV. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	118
LÁMINA V. Lacustres Villa Alegría, Puebla.....	120
LÁMINA VI. Lacustres Villa Alegría (Puebla) y travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	122
LÁMINA VII. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	170
LÁMINA VIII. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	172
LÁMINA IX. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	174
LÁMINA X. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	176
LÁMINA XI. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.....	178

ÍNDICE DE TABLAS.

Tabla 1. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).....	103
Tabla 2. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).....	105
Tabla 3. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).....	107
Tabla 4. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	157

Tabla 5. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	160
Tabla 6. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	162
Tabla 7. Conjunto paleopalinológicos recuperado de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	165
Tabla 8. Conjuntos paleopalinológicos recuperado de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).....	167
Tabla 9. Contenido de elementos traza de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, obtenidos por el análisis por fluorescencia.....	216
Tabla 10. Identificación de minerales contenidos en rocas de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.....	216
Tabla 11. Estudios paleopalinológicos realizados en localidades del Cenozoico del centro y sur de México incluidos en el análisis de correlación palinoflorística.....	282

RECONSTRUCCIÓN PALEOFLORÍSTICA A PARTIR DE LOS CONJUNTOS PALINOLÓGICOS RECUPERADOS DE LOS LACUSTRES VILLA ALEGRÍA Y CERRO PRIETO EN EL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN, PUEBLA Y OAXACA.

1. INTRODUCCIÓN

Desde que las plantas aparecieron en la superficie de la Tierra han estado sometidas a procesos históricos que han determinado su evolución y distribución en el planeta. La comprensión de dichos procesos es fundamental para entender el origen de las floras actuales. En particular, el periodo Cenozoico destaca como aquel en el cual evolucionaron la gran mayoría de los elementos que componen las comunidades vegetales actuales (Rzedowski 1978, Valiente-Banuet *et al.*, 2006) El periodo Cenozoico se remonta hasta hace 66 millones de años y ha sido un periodo en el cual se han presentado grandes cambios en su configuración geográfica teniendo consecuencias inmediatas sobre los climas locales y regionales del mundo. Asimismo, durante el Cenozoico se han presentado eventos tectónicos importantes que han modificado las corrientes marinas, tales como el vulcanismo del fondo marino asociado al rift del Atlántico Norte, la abertura de dos canales en el Antártico: Tasmania y el Pasaje Drake, la colisión de la India con Asia, y el subsecuente levantamiento de la cordillera de los Himalayas y el Tíbet, así como el cierre del canal de Panamá (Graham, 2011).

Estas modificaciones en los climas fueron determinantes en la distribución y configuración de las floras actuales. El establecimiento y la composición de una comunidad vegetal en un lugar dado, depende primeramente de procesos históricos asociados a la especiación y la extinción, de los procesos ecológicos que permiten a las especies formar parte de la comunidad y en donde el clima puede definir los rangos de tolerancia de las especies, fundamentalmente sus dos componentes principales: la temperatura y la precipitación, de los cuales, la temperatura es el factor que tiene mayor influencia en la forma en como los organismos se distribuyen en el planeta

(Terradas, 2001; Zunino y Zullini, 2003) puesto que condiciona las reacciones químicas, sobre todo en las plantas, teniendo un peso decisivo en la morfología, fisonomía y fisiología de los individuos, así como en la composición de las comunidades vegetales (Terradas, 2001).

Esta composición se ha modificado hasta obtener la configuración actual. La forma en la cual han evolucionado, está fuertemente ligada a los procesos históricos, a los cambios climáticos y evolutivos en consecuencia. En México las floras han cambiado dinámicamente durante todo el Cenozoico, en particular durante el Terciario (Valiente Banuet *et al.*, 2006) y su estudio es parte de una disciplina, la Paleobotánica, la cual nos permite conocer la historia de las comunidades vegetales (Archangelsky, 1970; Stewart, 1993).

La paleopalinología como una rama de la paleobotánica (Martínez-Hernández *et al.*, 1980b) se encarga de la descripción e identificación de microfósiles orgánicos denominados *palinomorfos*, los cuales suelen ser recuperados de rocas sedimentarias detríticas y químicas con diferente grado de pureza, pero también pueden ser obtenidos de sedimentos no consolidados de edad reciente (Cuaternario). Con base en la información aportada por los microfósiles recuperados de estos materiales se pueden inferir procesos históricos que relacionan tanto cambios climáticos como la distribución de tipos de vegetación. La paleobotánica se encarga del estudio de los vegetales que han vivido en el pasado geológico (Archangelsky, 1970) y por ende, la paleopalinología tiene como fin estudiar el polen fósil de plantas en el pasado.

Se entiende por fósil a todo resto de animal, planta o su huella que se ha conservado en las rocas (Black, 1976) no implicando que todos ellos, correspondan a grupos extintos, ya que una gran variedad de formas fósiles conocidas tienen representantes en la flora actual, por tanto, la paleobotánica tiene como fundamento principal para comprender a los seres vivos del pasado el

actualismo biológico que acepta *a priori* que los seres vivos del pasado se regían por las mismas leyes físicas y biológicas, considerando que sus necesidades son las mismas que las actuales (Meléndez, 1998). Todos los organismos responden a funciones determinadas y éstas, a su vez, responden al medio ambiental en que vive un individuo, por lo cual, homologando los fósiles con las plantas actuales, podemos deducir, con un método indirecto de análisis, la condiciones ambientales en las que vivió (Archangelsky, 1970).

Los palinomorfos de origen terrestre como el polen y las esporas, suelen ser producidos en grandes cantidades por diversos grupos de plantas y de hongos, debido a su pequeño tamaño pueden ser transportados a grandes distancias, por lo que pueden representar elementos tanto de la flora local (autóctona), como de la regional (alóctona). Debido a que su pared está constituida de esporopolenina (Erdtman, 1986; Jarzen & Nichols, 1996; Punt *et al.*, 1994), estos pueden preservarse durante millones de años y dadas sus características morfológicas distintivas de su pared (aberturas, estructura y ornamentación) es posible determinarlos a diferentes niveles taxonómicos como familia, género y/o especie. Algunos palinomorfos son de interés bioestratigráfico como los fósiles índices, es decir, son indicadores paleoambientales y paleoflorísticos que ayudan a establecer la edad de diversas unidades estratigráficas y formaciones geológicas. La unidad estratigráfica básica es la formación, que es un depósito de sedimentos en condiciones uniformes y que termina donde cambia la litología o hay un corte significativo en la continuidad de la sedimentación (Cotillón, 1993).

El objetivo principal de un estudio paleopalinológico es bioestratigráfico, es decir, permiten datar (fechar) la unidad de donde fueron colectados, detectar eventos geológicos importantes como transgresiones o regresiones marinas, determinar el ambiente sedimentario y correlacionar unidades estratigráficas (Fægri & Iversen, 1989). Sin embargo, también se pueden

comparar los granos de polen y las esporas fósiles con sus contrapartes recientes con el fin de poder extrapolar los requerimientos ecológicos de los taxa de la vegetación actual (Martínez-Hernández, 1992) lo que permite inferir la paleoflora y el paleoclima del área durante el lapso de tiempo en que se depositaron los sedimentos de la unidad litoestratigráfica estudiada (Fægri & Iversen, 1989).

Martínez-Hernández (1992) explica que, en general, al tratar de identificar al polen fósil y relacionarlo con taxa vivientes, se pueden distinguir tres casos:

- 1) Especies fósiles cuya afinidad botánica sea totalmente desconocida, que consecuentemente representen plantas extintas.
- 2) Especies fósiles que puedan ser referidas a más de un grupo de plantas (necesariamente relacionadas) pero cuyas características no son suficientes para decidir con qué grupo específico de plantas está relacionado dicho polen.
- 3) Especies fósiles que debido a sus rasgos morfológicos únicos, sean característicos y por lo tanto pueden ser asignados con certeza a plantas recientes. En este caso particular, es necesario conocer las características morfológicas de los grupos actuales para poder compararlos con los fósiles. Es por ello, que se realizan comparaciones con estudios de lluvia de polen actual para reconstruir la vegetación del pasado.

En México, los estudios palinoestratigráficos han permitido reubicar en el tiempo diversas formaciones geológicas (secuencia de rocas de litología, contenido fósil y edad semejantes), así como establecer el ambiente sedimentario donde fueron depositadas, tal es el caso, de la Formación Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999) y la Formación Cuayuca, en Puebla (Ramírez-Arriaga; 2005, Ramírez-Arriaga *et al.*, 2006; 2008) y la Formación

Mextitlán en Hidalgo (Carrasco-Velázquez, 2008). Además, permiten reconstruir las paleocomunidades, conocer las condiciones paleoclimáticas, ambientes de depósito y realizar estudios paleofitogeográficos sobre la historia evolutiva de diferentes linajes.

Asimismo, se genera información, que permitirá en un futuro trazar la historia de las especies, grupos de plantas o comunidades vegetales, de modo tal que se puedan comprender sus orígenes, migraciones, endemismos, relaciones paleoclimáticas y paleofitogeográficas en un ámbito global (Kedves, 1985; Crisci, 2001; Crisci & Posadas, 2003). La paleofitogeografía es una disciplina sintética que intenta documentar y entender los patrones de distribución de las plantas, así como reconstruir los cambios florísticos para inferir los tipos de vegetación a través del tiempo geológico (Brown & Limolino, 1998) y para ello se recurre al actualismo biológico.

La importancia de la presente investigación radica en reconstruir la flora para inferir la paleovegetación en la transición Plioceno-Pleistoceno del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, una zona caracterizada por una elevada diversidad florística con un alto grado de endemismo (Smith, 1965a; Smith, 1965b; Villaseñor *et al.*, 1990; Villaseñor, 1992; Dávila *et al.*, 1995; Dávila *et al.*, 2002) a partir de los análisis paleopalinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría, Puebla y los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca (Dávalos-Álvarez, 2006; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007) y contribuir al conocimiento de la diversificación vegetal y la evolución de las comunidades de plantas que actualmente se distribuyen en el área de estudio, con particular énfasis en el matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio, puesto que son los tipos de vegetación que actualmente dominan el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Además, se estableció la posible correspondencia de edad de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante correlaciones paleofitogeográficas con otras formaciones del Paleógeno y el Neógeno del centro del país.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general:

Reconstruir la paleoflora de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto, mediante análisis paleopalinológicos, así como establecer sus afinidades paleofitogeográficas con otras formaciones Neógenas y Paleógenas de México.

2.2 Objetivos específicos:

- Reconstruir la paleovegetación Neógena local y regional en Villa Alegría y Cerro Prieto.
- Precisar la edad de las formaciones mediante métodos paleopalinológicos.
- Establecer mediante el análisis de correlación las afinidades paleofitogeográficas con otras formaciones Paleógenas y Neógenas del centro de México.
- Contribuir al conocimiento paleoflorístico, paleoclimático y de ambientes de depósito de paleocuencas Neógenas en México.

3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Cuál es la edad de los lacustres Cerro Prieto y Villa Alegría?
2. ¿Qué tipo de vegetación local y regional existía cuando se depositaron los travertinos Cerro Prieto y los lacustres Villa Alegría?
3. ¿Qué condiciones climáticas pueden inferirse con base en los conjuntos paleopalinológicos recuperados, así como en la litología, basados en el actualismo?
4. ¿Cuáles son sus relaciones paleofitogeográficas con otras paleocuencas continentales Paleógenas y Neógenas?

4. HIPÓTESIS

Sí en las rocas sedimentarias objeto de estudio, se encuentran bien representados en el registro, palinomorfos fósiles de la selva baja caducifolia, matorral, tetechera y cardonal, entonces; se podrá establecer que la vegetación actual ya existía desde el Plioceno cuando se depositaron los sedimentos de Cerro Prieto y Villa Alegría. De este modo, se podrán establecer las afinidades paleoflorísticas de los lacustres, objeto de estudio con otras formaciones Neógenas y Paleógenas.

5. MARCO TEÓRICO

5.1 Diversidad florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC).

El territorio nacional abarca una superficie continental e insular de 1,964,375 km², de los cuales más del 60% corresponden a zonas áridas y semiáridas. Estas zonas áridas albergan una gran biodiversidad. Se han inventariado aproximadamente 6000 especies de angiospermas de las cuales entre el 50 y 60 % de ellas son endémicas (Rzedowski, 1991; Villaseñor, 2003); de estas zonas, destaca el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, el desierto más meridional del territorio nacional, ocupando un área de 10,000 km² que se distribuye al suroeste del estado de Puebla y al noroeste de Oaxaca (Godínez-Álvarez, 1998), siendo la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la región xerofítica Mexicana más sureña del país (Rzedowski, 1978). En ella confluyen dos biotas: la Neártica y la Neotropical; lo que la hace una de las regiones semiáridas con mayor biodiversidad y endemismo florístico del continente Americano (Dávila *et al.*, 1993; 2002).

La riqueza florística en el valle de Tehuacán-Cuicatlán da como resultado un mosaico de comunidades vegetales cuya presencia está íntimamente ligada a diferencias climáticas,

litológicas y edáficas, así como a la distribución de geo-formas asociadas a la evolución del paisaje del valle (Osorio *et al.*, 1996; Pérez *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 2000). La flora vascular del Valle de Tehuacán-Cuicatlán está conformada por 180 familias, 891 géneros y 2,686 especies (Dávila *et al.*, 1993) siendo este número de especies equivalente al 1% de la flora mundial. En cuanto a los endemismos, un total de 207 especies y 11 taxa infraespecíficos de Magnoliophyta son endémicos en el valle (Méndez-Larios *et al.*, 2004). La variada diversidad y valores de endemismo elevados son notorios en algunas familias, por ejemplo: se han reportado 24 géneros de cactáceas y 81 especies, siendo 76 de ellas nativas y 31 endémicas (Bravo-Hollis y Scheinvar, 2002); otras familias con mayor número de especies endémicas dentro del valle son: Acanthaceae (13 especies), Agavaceae (5 especies), Asclepiadaceae (10 especies), Asteraceae (35 especies), Bromeliaceae (13 especies), Cactaceae (28 especies), Crassulaceae (25 especies), Euphorbiaceae (14 especies), Fabaceae (14 especies) y Lamiaceae (18 especies), (Dávila *et al.*, 2002; Méndez-Larios *et al.*, 2004) y del total de las especies registradas en el valle 30% son endémicas (Smith 1965a; Dávila *et al.*, 1993).

Las cactáceas columnares constituyen un rasgo importante de la flora del VTC, puesto que en esta pequeña región se encuentran más del 64% de las especies de todo el país (Godínez-Álvarez, 1998) y 10% de los agaves del total registrado en el territorio nacional (Bravo-Hollis 1978; Arias *et al.*, 2001). Además, en el valle habitan 11% de total de las plantas vasculares del todo el territorio nacional (Toledo, 1994) y de este porcentaje 808 especies son plantas útiles siendo 90% de ellas nativas y 44 endémicas del valle, constituyendo una de las áreas con mayores recursos vegetales de México (Casas *et al.*, 2001). Los datos anteriores colocan al Valle de Tehuacán-Cuicatlán como una de las áreas con la mayor riqueza florística del país y los estudios que ayuden a entender su origen y evolución son de suma importancia.

5.2. Marco Geológico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC).

El sur de México tiene una historia geológica que se remonta al Proterozoico (Ortega-Gutiérrez, 1981; Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1994), con eventos tectónicos mayores ocurridos en el Paleozoico y el Mesozoico y durante el Cenozoico se modeló su estructura y morfología actual. En esta era se presentaron dos eventos mayores: a) el final de la orogenia Laramide y b) el desplazamiento del bloque de Chortis (Schaaf *et al.*, 1995; Alaniz-Álvarez, 1996; Moran-Zenteno *et al.*, 1996; Cerca, 2004; Cerca *et al.*, 2004). Además, en el sur de México se han documentado tres sistemas principales de fallas: la falla Caltepec, la falla Chacalapa y la falla de Oaxaca; esta última es un sistema Cenozoico ubicado al sur de la República Mexicana y que se extiende desde la parte sur del estado de Puebla hasta la parte central del estado de Oaxaca. La deformación por extensión asociada al sector norte de este sistema de fallas formó una semi-fosa o depresión tectónica conocida como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Dávalos-Álvarez, 2006). A continuación se detalla la historia geológica del valle.

El basamento del Valle de Tehuacán-Cuicatlán es el complejo Acatlán de edad Paleozoica, compuesto por rocas metamórficas (esquistos, pizarras, gneises, cuarcitas y mármoles), sedimentarias (areniscas y lutitas) y volcánicas (diques). Este complejo fue sometido a deformaciones tectónicas e intrusiones magmáticas durante el Fanerozoico. Como consecuencia de estas fuerzas se formaron pliegues, diques, derrames de lavas, metamorfismo regional y de contacto. En la actualidad parte de este complejo basal aflora en la Sierra de Zapotitlán, en Miahuatepec, en Atzingo y en la formación Matzitzi. La mayoría de las rocas del complejo Acatlán son de origen continental provenientes de los continentes de Rodinia y Pangea (Centeno-García, 2004).

Durante el Jurásico medio se inició una transgresión marina con dirección Pacífico-proto Golfo de México y se prolongó hasta el Cretácico tardío. Durante este tiempo se depositaron los gruesos paquetes de rocas calizas constituidas por carbonato de calcio que afloran en gran parte del VTC (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) principalmente en la formación Zapotitlán, en San Juan Raya y Miahuatepec.

El territorio nacional empezó a emerger en el Campaniano y el Maastrichtiano hace aproximadamente 83.3 Ma. Durante esta edad las aguas del mar retrocedieron y aproximadamente hace 70 millones de años se inició el levantamiento tectónico y la compresión de las calizas marinas (Cerca *et al.*, 2007). Para el Cretácico tardío buena parte del territorio nacional ya se encontraba emergido (exceptuando la plataforma costera del Golfo de México y la Península de Yucatán). A lo largo del Cenozoico las tierras emergidas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se han venido separando paulatinamente de las costas del Golfo de México.

El levantamiento de las grandes cadenas montañosas del oriente del País (Sierra Madre Oriental) comenzó en el Cretácico tardío y prosiguió hasta finales del Eoceno. Este proceso, conocido como orogenia Laramide, es el resultado de la subducción de la placa de Kula debajo de la placa de Norteamérica (Nieto-Samaniego *et al.*, 2006). Posteriormente, se formaron los depocentros de la cuenca de Veracruz y se rellenaron con sedimentos clásticos provenientes del oeste del país de las tierras ya emergidas (Padilla y Sánchez, 2007).

Se inició la subsidencia de la corteza por flexión que originó la Sierra Zongolica (Padilla y Sánchez, 2007; Cerca *et al.*, 2007). Se formó la Sierra Mazateca con elevaciones promedio de 3250 msnm. Esta sierra se levantó asociada a la falla de Oaxaca y la orogenia Laramide probablemente a principios del Eoceno (Dávalos-Álvarez, 2006). La Sierra Mixteca con menores

elevaciones y valles intermontanos, se plegó en dirección sur–suroeste debido al desplazamiento del Terreno Xolapa y el Bloque de Chortis hacia el sur. Dicho movimiento originó montañas de bloque y valles por fallamiento lateral, que con levantamientos de diferentes edades desde el Eoceno temprano hasta el Oligoceno temprano (Nieto-Samaniego *et al.*, 2006).

Durante los últimos 14 millones de años se formó la Sierra de Juárez, ubicada al sur del valle de Tehuacán-Cuicatlán, en la porción norte del estado de Oaxaca y que forma parte de la Sierra Madre de Oaxaca (Ortiz-Pérez *et al.*, 2004); parte de la Sierra Zongolica al norte, la cual forma el flanco Este del valle, se extiende desde el centro de Veracruz colindando con el Estado de Puebla y forma parte la de porción sur de la Sierra Madre Oriental; la Sierra Cuicateca la cual forma parte de la Sierra Madre de Oaxaca en la zona conocida como la cañada. Además, se incrementaron las elevaciones de la Sierra Mazateca (Centeno-García y Dunkan-Keppie, 1999), la cual es un sistema montañoso al norte de Oaxaca y que forma parte del flanco Este del VTC en su porción media y final.

La Falla de Oaxaca se ubica al sureste del país y afecta el sur del Estado de Puebla así como parte del Estado de Oaxaca. El origen de esta falla es producto de una cabalgadura provocada por la yuxtaposición de los terrenos Zapoteco y Cuicateco (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1990) y se activó durante el Jurásico medio, el Cretácico temprano (Alanís-Álvarez, 1996) y durante el Cenozoico como falla normal (Centeno-García, 1988; Dávalos-Álvarez, 2006). Esta falla ha tenido un papel fundamental en la conformación de la geología del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, el cual es producto de un régimen extensional (Dávalos-Álvarez, 2006).

La cuenca del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha abierto paulatinamente en dirección sur-noroeste durante el Cenozoico conforme se ha dado la progresión de la falla y se ha rellenado

parcialmente por sedimentos de origen continental en cuatro pulsos sedimentarios (Figura 1) producto del levantamiento de la Sierra Mazateca, la Sierra Zongolica y en parte de la Sierra Mixteca (Dávalos-Álvarez, 2006).

El primer pulso (P1) marcó el inicio del régimen de extensión Cenozoica (comienza a formarse la cuenca del VTC) el cual se estima que ocurrió entre el Paleoceno tardío y el Eoceno temprano. Durante este pulso se depositaron los lechos rojos Tilapa y la Formación Mequitongo.

El segundo pulso sedimentario (P2) inició durante la propagación del fallamiento, del segmento A del sector norte de la falla al segmento B, momento en el cual se formaron las rampas Tilapia y Calipan. Como resultado de este pulso sedimentario se depositaron los conglomerados “El Campanario” a los que se les asignó una edad Eoceno medio-Oligoceno temprano.

El pulso sedimentario P3 se caracterizó por un fuerte basculamiento de las unidades eocénicas, lo que provocó un cambio en el nivel de base regional, lo cual se encuentra evidenciado por la discordancia que abarca del Eoceno tardío a la parte basal del Oligoceno tardío. Este pulso finalizó con el depósito de la Formación Tehuacán (27.1 ± 0.7 Ma., en la base; 16.4 ± 0.5 Ma, en la cima) el cual forma el principal relleno de rocas sedimentarias continentales del VTC.

La deformación continuó y durante la progresión del fallamiento se produjo una interacción de los segmentos de falla C al D, evidenciado por el abrupto cambio de facies de los sedimentos lacustres de la Formación Tehuacán a los conglomerados San Isidro, fechados para el Mioceno medio a tardío. Durante este lapso de tiempo se originó el pulso sedimentario P4. El fallamiento continuó hasta el Plioceno-Pleistoceno, puesto que los sedimentos de los lacustres Villa Alegría son las rocas afalladas (afectadas por una falla tectónica) más jóvenes del Valle de

Tehuacán-Cuicatlán. Dávalos-Álvarez (2006) coincidiendo con Centeno-García (1988) señalan que la reactivación más reciente de la falla de Oaxaca fue durante el Cuaternario (Pleistoceno y Holoceno).

Valiente-Banuet *et al.*, (2000), mencionaron que la cuenca endorreica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, fue seccionada por fenómenos tectónicos los cuales ocasionaron que los escurrimientos de la cuenca drenaran vía Río Santo Domingo hacia la cuenca del Río Papaloapan. El gran lago contenido en el valle se secó y a partir de ese momento se conformó la geomorfología actual del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Finalmente, en el Cuaternario tardío (Pleistoceno-Holoceno) se depositaron sedimentos aluviales, costras de carbonato de calcio y rocas de origen volcánico.

5.3. Génesis de travertinos y litología de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto.

La formación de los travertinos puede tener diversos orígenes. En zonas kársticas formadas por rocas calizas, el agua disuelve la roca y se carga con carbonato de calcio, en determinadas condiciones como en aguas termales o en cascadas, formando el travertino.

La palabra “travertino” proviene del italiano *Tivertino* (de *Tiverti*, Tívoli, Roma), refiriéndose a los materiales de las canteras de esa región (Comino y Senciales-González, 2012). Los travertinos son rocas sedimentarias químicas de precipitación inorgánica en ambientes lacustres o surgencias de aguas geotermales que emergen en fracturas o fallas. Pedley (1990) definió a los travertinos como tobas calcáreas donde el carbonato diagenético precipita en calcita. Son rocas carbonatadas de colores pardos, anaranjados o grises, hasta rojizos, por contener óxido de hierro. Estas rocas se originan en un ambiente de precipitación de carbonato cálcico disuelto en el agua, el cual puede ser de origen subterráneo o por escurrimiento.

Los travertinos son precipitados químicos de calizas continentales donde la precipitación está dada por la desgasificación (pérdida) del CO₂ en aguas sobresaturadas con carbonato de calcio (CaCO₃), (Pentecost, 2005). Estas rocas pueden estar compuestas por cristales de calcita, aragonita y limonita de capas paralelas con pequeñas cavidades, así como micrita que funge como una matriz o barro carbonatado compuesto por un agregado de cristales finos menores a 4 micras de aragonita o calcita rica en Mg.

5.3.1. Morfogénesis de los travertinos.

De acuerdo con Durán (1987) durante las condiciones climáticas frías, se limita el desarrollo de travertinos y se favorece la degradación de formaciones calizas, en tanto que en etapas de clima cálido a húmedo la formación de travertinos es más factible. Trinidad de Torres (1994) indicó que los travertinos no se depositan en periodos fríos y los cuerpos existentes estarán sometidos a erosión, de modo tal, que los travertinos solo se forman en periodos templados.

El proceso de formación de los travertinos comienza cuando formaciones de rocas calizas quedan expuestas a meteorización química por el agua de lluvia que al entrar en contacto con el CO₂ atmosférico forma ácido carbónico (HCO₃) y al entrar en contacto con el carbonato de la roca caliza la diluye y la transforma en una solución rica en calcio y iones de bicarbonato. Este proceso es controlado por la ecuación siguiente:



El agua rica en carbonatos se acumula en zonas de inundación o va a parar a los lagos; donde el proceso se invierte. Cuando el contenido de CO₂ en la atmósfera es menor se presenta un descenso en el contenido de anhídrido carbónico en el agua y se produce la precipitación de

carbonato de calcio. La concentración inicialmente está dada por el clima y luego la precipitación es regulada por la desgasificación del agua.

En las zonas geotermales, el agua se infiltra profundamente en procesos kársticos y sale al exterior por medio de fuentes hidrotermales o fracturas en donde se acumula para formar depósitos de fuente o surgencia en las que se produce la desgasificación de CO₂ y la precipitación del carbonato de calcio. En los ríos, los travertinos se desarrollan en las desembocaduras donde el cauce pierde profundidad y el contenido de gas carbónico; en tanto que, en los lagos se produce una pérdida del anhídrido carbónico disuelto al ser consumido por los organismos fotosintéticos unicelulares y plantas acuáticas del entorno (Trinidad de Torres, 1994).

También se encuentran travertinos, cuya formación es menos común como en zonas con aumento en la temperatura del agua, originados por discontinuidades tectónicas, volcanes, movimientos de la tierra, hidrotermalismo o por metamorfización incipiente (Comino y Senciales-González, 2012).

5.3.2. Clasificación de los travertinos.

Pentecost y Viles (1994) clasificaron a los travertinos en dos grandes grupos:

- a) Autóctonos (*in situ*): montículos (manantial), fisura/falla (manantial), áreas palustres (manantial), cascadas y cuevas (filtraciones y corrientes), embalses (filtraciones/corrientes/ ríos), costras fluviales (ríos y corrientes), clastos cimentados (filtraciones/corrientes/ríos), costras lacustres y arrecifes (lagos).
- b) Alóctonos (clásticos): se forman en medios turbulentos y contienen gran proporción de clastos como conos aluviales (corrientes/ríos), barras fluviales (corrientes/ríos), lagos y valles colmatados (filtraciones/corrientes/ ríos).

Otra clasificación está dada por Pentecost (2005) que subdividió a los travertinos en depósitos meteogenos y termógenos. Los travertinos meteogenos se forman en aguas de baja temperatura (ambiental) bajo contenido de carbón inorgánico disuelto, presión parcial de CO₂ menor a 0.1 atm y valores de pH elevados (7-8); tienen tasas de sedimentación bajas y su composición isotópica de carbono es generalmente negativa. Los travertinos termógenos por el contrario tienen tasas de sedimentación rápida (cientos de mmol cm⁻² a⁻¹) y valores de composición isotópica de carbono de -1 a 10 ‰.

De acuerdo con ambas clasificaciones, los travertinos de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto son travertinos autóctonos (*in situ*) y meteogenos.

5.3.3. Fechamiento de los travertinos.

Los travertinos pueden ser datados por varias técnicas dependiendo de su diagénesis; entre las técnicas utilizadas se encuentran las siguientes: Carbono-14, Uranio/Torio (U/Th), Resonancia electroespín (ESR), Termoluminiscencia (TL) y Racemización de aminoácidos (AAR). La técnica de Uranio/Torio dependerá del contenido de estos elementos (expresado en partes por millón) dentro de las rocas. La Racemización de aminoácidos requiere de ostrácodos presentes en las muestras, la Resonancia electroespín es una técnica poco empleada actualmente y que requiere condiciones especiales a la hora de coleccionar la muestra (Trinidad de Torres, 1994).

5.3.4. Tafonomía de los travertinos.

Los travertinos debido a que se depositan en un medio somero, aireado (oxidante) y altamente alcalino, no resultan ser materiales adecuados para la preservación de restos fósiles (Trinidad de Torres, 1994).

5.3.5. Litología de los lacustres Villa Alegría.

La litología que conforma los lacustres Villa Alegría, está caracterizada por rocas de travertino de color rojizo y amarillo, que intemperizan a tonos crema. Las rocas se encuentran estratificadas y porosas, formadas por micrita y en algunas zonas presentan calcita recristalizada de grano fino y anhédrico (que no presenta caras). En la secuencia hay capas inter-estratificadas de lodolitas color verde. La relación estratigráfica de los lacustres Villa Alegría está dada por un cambio de facies laterales (Dávalos-Álvarez, 2006). El ambiente de depósito de los sedimentos Villa Alegría es continental lacustre (Figura 1). Las aguas del lago que formaron esta secuencia eran muy ricas en carbonato, resultado de la disolución de rocas carbonatadas del Cretácico (Dávalos, 2006).

5.3.6. Litología de los travertinos Cerro Prieto.

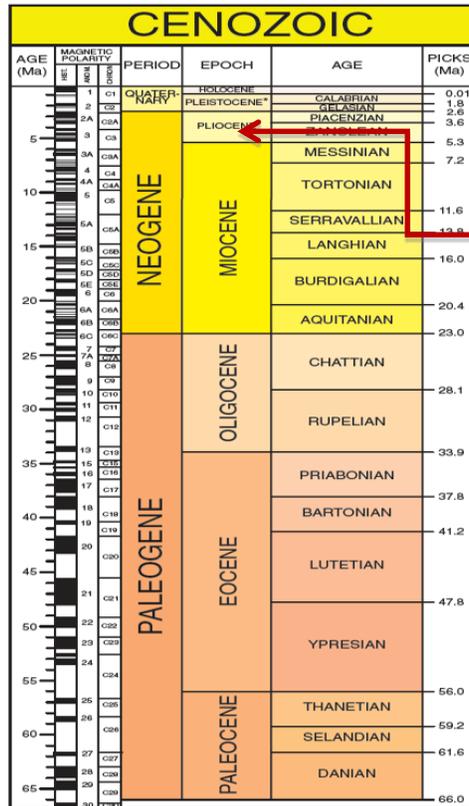
La litología que conforma los lacustres Cerro Prieto son travertinos bandeados de color rojo-amarillo, que intemperizan a color crema. Hacia la cima hay capas más calcáreas formando caliza gris. Los afloramientos forman una costra gris rica en carbonatos. El ambiente de depósito de los travertinos Cerro Prieto es en una zona de inundación en una depresión donde se acumulaban las aguas enriquecidas en carbonato. Los ambientes de depósitos de los travertinos, son asociados a manantiales termales, sin embargo en el valle no se observaron evidencias de alguna fuente de posible hidrotermalismo.

5.4. Edad de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto.

Los depósitos lacustres del Neógeno-Cuaternario se encuentran señalados en la Figura 1 con las siglas N-Qn, así como en la columna litoestratigráfica (Figura 2) La edad tentativa asignada a los lacustres Villa Alegría por Dávalos-Álvarez (2006) es del Plioceno-Pleistoceno (ver columna litoestratigráfica de la Figura 1); para la asignación de esta edad el autor se basó en la correlación estratigráfica con la localidad de Tepexi de Rodríguez (Pie de Vaca) en Puebla, empleando ignitas fósiles (moldes y contramoldes) de camélidos y félidos reportadas en los lacustres Villa Alegría y que fueron correlacionadas con ignitas de la localidad de Tepexi de Rodríguez (Dávalos-Álvarez, 2006); reconocida como del Oligoceno inferior gracias a estudios palinoestratigráficos (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). Por otro lado, es necesario considerar su posición estratigráfica con los lacustres Altepexi ubicados al SE de la ciudad de Tehuacán, en Puebla, ya que presentan un cambio lateral superior de facies (interdigitación) con los sedimentos de los lacustres Villa Alegría, lo que podría colocarlos como del Mioceno superior.

Para los travertinos Cerro Prieto, Dávalos-Álvarez (2006) les asignó una edad del Pleistoceno, aunque subrayó que es difícil establecer la edad exacta de los sedimentos basándose únicamente en su posición estratigráfica. Los travertinos Cerro Prieto afloran en el borde poniente del valle y guardan una relación estratigráfica con los travertinos de San Antonio Texcala, localizados en el Municipio de Zapotitlán en estado de Puebla y que fueron fechados por el método uranio/torio (U/Th) con una edad de 52 ± 5 ka. (Michalzik *et al.*, 2001), sin embargo, dicho autor considera que no se tienen evidencias sólidas para determinar la edad de estos depósitos. La presente investigación puede brindar información substancial que ayude a

esclarecer la edad de los travertinos y así poder establecer su edad geológica. En la Figura 2, se ubica la edad de los lacustres Villa Alegría con respecto al Cenozoico.



Edad inferida por Dávalos-Álvarez (2006), para los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto

Figura 2. Escala geológica del Cenozoico, Modificado de Escala Geológica publicada por: The Geology Society of América, 2012. www.geosociety.org/science/timescale.

5.5. Antecedentes paleopalinoológicos.

Estudios previos de la flora del Terciario realizados en algunas formaciones en México son los siguientes: Basamentos de Tampico, Misantla, Veracruz, del Paleoceno-Eoceno con un ambiente de depósito marino, fueron analizados para PEMEX y se encontraron esporas, polen, dinoflagelados, escolodontes, y tecamebas, así como algunos granos de polen de importancia cronoestratigráfica como: *Momipites tenuipolus*, *Tricolpopollenites hians*, *Pandaniidites*,

Nudopollis terminalis, *Retitricolpites anguloluminosus*, *Pistillipollenites cf.*, *Mcgregori*, *Anacolosidites claibornensis*, *Cicatricosisporites*, entre otras; con base en estos resultados, fue como se asignó la edad a los depósitos marinos (Rosales-Lomelí *et al.*, 1992)

Martínez-Hernández *et al.*, (1980), analizaron la Formación Claiborne en Tamaulipas, cuyo ambiente de depósito es marino a continental. Los resultados mostraron una colección de palinomorfos dominada por *Bombacacidites claibornensis*, *Choapollenites eximius*, *Sernapollenites duratus*, *Proxapertites spp.* y *Castanea spp.*, fechando esta formación para el Eoceno.

El grupo Esperanza en Simojovel Chiapas fue analizado por Tomasini-Ortíz y Martínez-Hernández (1984). Su análisis, realizado en ambiente de depósito lagunar costero, dio como resultado, una datación para el Eoceno-Oligoceno y la existencia de una comunidad de manglar con abundante polen de *Zonocostites* y *Pelliceroipollis*, así como una diversidad de dinoflagelados.

En la Formación Pie de Vaca, en Tepexi de Rodríguez, Puebla, depositada en un ambiente continental (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996b; 1999) fechada como del Eoceno superior–Oligoceno inferior, encontraron paleocomunidades en un gradiente altitudinal formando un mosaico de vegetación, con bosques de coníferas, pastos y *Ephedra*, bosques con *Bursera*, compuestas y leguminosas del género *Acacia*, entre otras; bosques húmedos con especies de los grupos *Momipites*, *Aglaoreidia cyclops* y *Eucommia*.

Ahora bien, como la edad de los lacustres Villa Alegría, fue asignada por correlación con la Formación Pie de Vaca, es necesario comentar lo que se conoce de esta formación. El basamento de la región de Tepexi, está constituido por rocas metamórficas paleozoicas del

Complejo Acatlán. La secuencia cretácica de la Formación Tlayua, de 300 m de espesor, yace discordante sobre este complejo. Las rocas cenozoicas están encima de las calizas cretácicas, aunque en ocasiones descansan sobre el Complejo Acatlán, así mismo las calizas mesozoicas están cubiertas por los sedimentos continentales de la Formación Pie de Vaca y estos yacen bajo la Formación Agua de Luna (Pantoja-Alor *et al.*, 1989).

En un trabajo palinoestratigráfico Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999), indicaron que hubo un error de asignación de la edad de estos sedimentos, pues se basaron sólo en la litología y en los icnofósiles, asociados a las calizas lacustres de la localidad de Pie de Vaca, que forman la base de dicha formación. Inicialmente Padilla y Sánchez (1973), establecieron una columna estratigráfica y consideraron a esta formación correspondiente al grupo Balsas. En 1984 elaboraron un mapa geológico del área de Tepexi de Rodríguez y reconocieron al grupo Balsas como indiferenciado. Applegate *et al.*, (1984), consideraron que esta formación se encuentra constituida por conglomerados y areniscas, sobre la que yacen discordantemente las calizas lacustres con icnofósiles de un flamenco, felinos y camellos, asignándole una edad del Eoceno-Oligoceno.

Fernández-Becerra (1985), indicó que las calizas lacustres con icnofósiles yacen sobre el grupo Balsas. Posteriormente, Pantoja-Alor *et al.*, (1989), consideraron una nueva unidad litoestratigráfica, a la que nombraron Pie de Vaca, que es una secuencia de 53 metros de espesor, formada por conglomerados, areniscas, limonitas y calizas lacustres y le fue asignada una edad cronoestratigráfica del Plioceno-Pleistoceno basados en la edad de la icnofauna de la localidad de Pie de Vaca. Esta icnofauna está constituida por huellas de camélidos y felinos que alcanzaron gran talla durante el Plioceno y el Pleistoceno (Applegate, 1987).

Retomando, Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999), con base en su estudio palinoestratigráfico, asignaron una edad del Paleógeno tardío (Eoceno-Oligoceno), basándose en las heterozonas de los géneros de importancia en el Terciario de América del Norte. En dicho estudio los autores encuentran una composición de palinomorfos de flora regional o alóctona y flora local o autóctona. La flora regional se caracterizó por la presencia de bosques de coníferas con abundancia de *Pinus* y *Picea*, creciendo en las serranías, seguidas por un ecotono con diversas gramíneas, efedráceas y helechos.

La flora local estaba dominada por efedras, chenopodiáceas, helechos y gramíneas, que formaban parte del sotobosque de una selva baja. Así como algunos árboles y arbustos pertenecientes a las familias Fabaceae, Malpighiaceae, Liliaceae, Agavaceae y Arecaceae. Por lo anterior los autores consideraron que la flora de esta formación formaba la extensión más meridional de las floras mesófilas subtropicales y floras tropicales que caracterizaron el Terciario de América del Norte, así como un corredor para la flora Arcto-Terciaria y Neotropical.

Ramírez-Arriaga *et al.*, (2013) en la Formación Mequitongo al norte del estado de Oaxaca, con una edad del Eoceno, determinaron con base en sus hallazgos paleopalínológicos la existencia de una flora constituida por un bosque de galería integrado por *Alnuspollenites* y *Cupressosites*, un bosque mesófilo de montaña integrado por *Momipites*, *Celtis*, *Pinus*, *Quercus*, *Liquidambar* y Polypodiaceae, así como un bosque tropical caducifolio compuesto por: Caesalpinaceae, *Bursera*, Asteraceae, Sapindaceae, *Chenopodipollis* y *Selaginella*.

En la Formación Cuayuca, al suroeste del Estado de Puebla, asignada al Eoceno tardío-Oligoceno temprano por Ramírez-Arriaga (2005), se encontró un total de 100 taxa de los cuales: 3% eran algas, 15% esporas de pteridofitas y briofitas, 8% gimnospermas y 74% angiospermas

(5% monocotiledóneas y 69% dicotiledóneas). Determinaron varios tipos de vegetación como pastizales, matorral esclerófilo, bosque de pino, bosque de galería, bosque tropical lluvioso y bosque decíduo; para el Oligoceno, estudios hechos por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1996a), en la Formación San Gregorio, La Purísima, Baja California Sur, en sedimentos de origen marino; encontraron dinoquistes de los cuales *Chiropteridium lobospinosum* fue de importancia cronoestratigráfica. Además, reportaron polen de las familias, Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Ephedraceae, Sterculiaceae, Bombacaceae y Melastomataceae.

Ramírez-Arriaga *et al.*, (2014) realizaron un estudio en rocas del Mioceno medio de la Formación Tehuacán y determinaron la existencia de un bosque mesófilo de montaña integrado por *Pinus*, *Liquidambar*, *Quercus* y *Juniperus*, un bosque tropical caducifolio con representantes de las familias Burseraceae, Leguminosae y Cactaceae e infirieron condiciones semiáridas para ese periodo de tiempo.

Para el Mioceno, se han realizado otros estudios como son: en la Formación Tubutama en Sonora (Martínez-Hernández y Tomasini, 1986) encontraron condiciones secas con la presencia de elementos xéricos como Asteraceae, Poaceae, Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Fabaceae y *Boerhavia* taxa característico de la vegetación desértica y el matorral espinoso, en tanto que en sedimentos de Pichucalco, al norte de Chiapas (Palacios y Rzedowski, 1993) determinaron vegetación de manglar con *Rhizophora* y *Pelliciera* y polen representativo de bosque mesófilo de montaña; en la Formación Ixtapa, en el estado de Chiapas Martínez-Hernández (1992) encontró abundante polen de *Rhizophora* spp., *Pelliceria* spp., *Engelhardtia* spp., Poaceae y *Liliacidites*; señalando que durante el Mioceno se observaron comunidades de Manglar, abundantes Pteridophytas y bosques de *Engelhardtia* .

Para el Plioceno, Graham (1976a), realizó un estudio en la Formación Paraje Solo en Veracruz en ambientes de depósito de laguna costera, donde encontró 110 diferentes palinomorfos, destacando la vegetación de manglar, el bosque tropical deciduo y el bosque de pino-encino.

Hay pocos estudios del Cuaternario en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC). El primero de ellos fue realizado por Brunet (1967). En su análisis basado en los sedimentos terciarios de la cuenca, concluyó que los escurrimientos del área drenan por el río Santo Domingo y posteriormente al río Papaloapan para desembocar en el Golfo de México y que fueron los procesos geomorfológicos del Cuaternario los que ocasionaron la actual aridez del VTC.

Vita-Finzi (1970) realizó un análisis de alta resolución en depósitos aluviales del Cuaternario en diversas localidades del VTC y notó un hiatus (ausencia) de deposición durante el Último Máximo Glacial. En otras palabras, durante ese lapso de tiempo hubo estabilidad tectónica en el valle sugiriendo que el sector norte de la Falla de Oaxaca estuvo inactivo.

McAuliffe *et al.*, (2001) realizaron un estudio de la erosión del suelo y de los cambios de la vegetación en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán; su análisis señala que la actividad agrícola ha impactado e intensificado la aridez en el VTC. Así mismo señalaron que el Pleistoceno fue un periodo de intensa erosión y que probablemente la incisión del VTC se dio durante la transición Pleistoceno-Holoceno; posteriormente se depositaron sedimentos aluviales.

Canúl-Montañez (2008) realizó una reconstrucción paleoambiental en la localidad de San Juan Raya en el municipio de Zapotitlán de las Salinas (Puebla) y reportó una composición mixta de *Pinus*, pastos y plantas riparias con una edad de $25,220 \pm 60$ años ^{14}C A.P., en un clima frío-húmedo. Posteriormente reporta un incremento de *Pinus* para los $12,980 \pm 190$ años ^{14}C A.P y

entre 12,980 y 6,790 años ^{14}C A.P., un bosque mesófilo de montaña; después de 6790 ± 60 años ^{14}C A.P., reportó un bosque tropical caducifolio, y hace 5020 ± 40 años ^{14}C A.P., observo elementos de pastizal y bosque tropical caducifolio, concluyendo que las condiciones áridas en el VTC se establecieron para el Holoceno medio.

Medina-Sánchez (2010) realizó un estudio de la evolución ambiental de la cuenca de San Juan Raya en el Municipio de Zapotitlán de las Salinas (Puebla) analizando el papel de los procesos geológicos y ambientales en la formación de terrazas aluviales del Pleistoceno y Holoceno e infirió la existencia de una vegetación mixta en un clima mucho más frío que el actual, con altas tasas de evaporación que permitieron la formación de tufa dentro del VTC y observó que el establecimiento de las condiciones climáticas semiáridas actuales fue alrededor de 2300 años.

5.6. Consideraciones climáticas.

Las modificaciones en el clima a lo largo del Cenozoico (Figura 3) han determinado la distribución y configuración de las floras actuales del planeta. Casi todas las especies tienen asociado un rango térmico, de humedad y de radiación relacionado con su fenología y fisiología (Boccanell y Lewis, 2006) cuando las temperaturas varían estas especies disminuyen o aumentan su rango de distribución. Un incremento de 1°C en la temperatura del planeta puede causar cambios significativos en la composición y distribución de las comunidades vegetales, a nivel individual estas variaciones provocan cambios en la fenología, modificando la floración, así como cambios fisiológicos, tales como un aumento en la producción de biomasa, por ejemplo: se ha demostrado que cuando aumenta el contenido de CO_2 en la atmósfera los pinos producen mayor biomasa (Lorente *et al.*, 2004). De igual modo, variaciones en la temperatura pueden generar

cambios en la productividad primaria, en las tasas de fotosíntesis, en las tasas de germinación y en los rangos de distribución altitudinal (Pineda-López *et al.*, 2008) por tanto, la temperatura es un factor que ha jugado un rol importante en la composición y evolución de las comunidades vegetales.

Esta composición se ha modificado hasta obtener la configuración actual. La forma en la cual han evolucionado, está fuertemente ligada a los procesos históricos, a los cambios climáticos y evolutivos en consecuencia. En México las floras han cambiado dinámicamente durante todo el Cenozoico, en particular durante el Terciario, pero ¿Cuáles son los factores que determinan el clima del planeta y que han influenciado la composición y distribución de las floras? De manera general son los siguientes:

1. Posición de las masas continentales con respecto a los mares debido a la fragmentación de los supercontinentes y deriva continental (Sanz-Herráiz, 2009). Estos cambios incluyen separación de los continentes, apertura del océano Atlántico, transgresiones y regresiones marinas, colisión de las placas tectónicas y levantamiento de las grandes cordilleras (Ruddiman & Kutzbach, 1989).
2. Cambios en el eje de inclinación de la tierra (Wolfe, 1978; Zachos *et al.*, 2001), los cuales influyen en la incidencia de los rayos solares y cantidad de luz solar disponible para las plantas.
3. El ritmo o periodicidad de los ciclos terrestres como la oblicuidad, la excentricidad y la precesión del eje terrestre, mismos que afectan la distribución e incidencia de la energía solar sobre el planeta (Zachos *et al.*, 2001).
4. Cambios en las corrientes marinas.

5. Aumento o disminución de los gases de efecto invernadero (metano y CO₂).

6. A nivel local: cambios en la altitud y aridez por sombra orográfica.

Durante los últimos 66 millones de años, el clima de la tierra ha seguido una compleja evolución. A principios del Cenozoico el clima del planeta era mucho más caliente que en la actualidad y se ha enfriado paulatinamente (Figura 3) con periodos intercalados de calentamiento y enfriamiento que han afectado tanto a gran escala como a escala local (Zachos *et al.*, 2001). A continuación se hace una breve revisión de los cambios climáticos ocurridos durante el Cenozoico, los cuales han sido inferidos por varios métodos como: cambios en las concentraciones de CO₂ atmosféricos medidos en rocas carbonatadas, sedimentos y en hielo glaciar, paleotemperaturas marinas y volumen de hielo terrestre empleando isotopos de oxígeno y carbono, fluctuaciones en la posición relativa del planeta con respecto al sol (variación Milankovith), estimación de la paleoaltitud de las cadenas montañosas utilizando floras fósiles, estimación de las tasas de precipitación utilizando los anillos de crecimiento de estalactitas, reconstrucción de paleotemperaturas con racemización de aminoácidos en huevos fósiles, ecología de las especies registradas en sedimentos lacustres, cambios en la temperatura marina por cambios en los alquenos en sedimentos marinos, cambios en la temperatura en tierras tropicales por solubilidad de gases nobles, cambios en la concentración de CO₂ atmosférico utilizando la densidad de los estomas en hojas fósiles y estimación de la paleotemperatura a través del margen foliar (Graham, 2011).

5.6.1. Paleoceno (66 – 56 Ma.)

La flora fósil del Grupo Midway (Wolfe, 1968) para el Paleoceno temprano y la flora Wilcox estaban constituidas por elementos de un bosque tropical lluvioso y se desarrollaron en un clima cálido con una temperatura media anual del 27° C aproximadamente. Los elementos de estas floras estuvieron caracterizados por poseer hojas grandes con ápices de goteo los cuales son comunes en las comunidades de clima cálido con altas precipitaciones. Wolfe (1978) indicó que en esta misma flora Wilcox se observó una reducción en el tamaño de las hojas y un cambio en el margen de las mismas, dichos cambios son indicadores de un periodo de enfriamiento paulatino y reducción en las precipitaciones. Este cambio climático es corroborado en el conjunto Claiborne, rico en leguminosas típicas de vegetación tropical seca como en la actualidad; finalmente se observó un periodo de sequía en el límite Paleoceno/Eoceno en la flora del Mississippi. Zachos *et al.*, (2001), observó una anomalía o aberración climática que escapa a la variabilidad climática normal en el límite del Paleoceno/Eoceno la cual se caracterizó por un aumento en las temperaturas del fondo marino y en la superficie del océano, este aumento generó un incremento en la humedad atmosférica y las precipitaciones.

5.6.2. Eoceno (56 - 33.9 Ma.)

Wolfe (1978) observó que la vegetación cambió drásticamente hacia finales del Eoceno en latitudes medias y altas del hemisferio Norte debido a que la temperatura decayó entre 12 y 13° C, de modo tal, que las áreas ocupadas por bosques tropicales fueron remplazadas por bosques templados de hoja decidua. Sin embargo, este mismo autor realizó una revisión de trabajos paleobotánicos tales como las secuencias de hojas recuperadas en el grupo Puget en Washington con una edad estimada de entre 50 y 34 millones de años donde la composición de

las hojas demostró fluctuaciones climáticas a lo largo de dicho periodo entre condiciones cálido-húmedas a cálido-secas.

Otro de los trabajos revisados fue el de la región Gulf en Alaska (Wolf, 1977) cuya flora reflejó un calentamiento durante este periodo y que fue corroborado por los datos aportados de la flora Susaville del Eoceno medio tardío de Alaska, cuya media estimada fue de 22° C. Así mismo Wolf (1978) indicó que durante este periodo Norte América se encontraba ubicada en latitudes más bajas que las actuales y que el este de esta parte del continente rotó hacia el sur durante el terciario. Zachos *et al.*, (2001) indicaron que se presentó un periodo de calentamiento al cuál se le conoce como el óptimo climático del Eoceno temprano. Wolf (1978) sugirió que dicho calentamiento pudo deberse a un cambio en el eje de inclinación de la tierra que favoreció mejores condiciones de luz en latitudes altas.

Las temperaturas cálidas del Eoceno temprano decayeron paulatinamente hasta el Oligoceno de acuerdo con los datos obtenidos del análisis de isotopos $\delta^{18}O$ recuperados del lecho marino; el descenso pudo deberse a una caída en las temperaturas del fondo marino de 7° C (Zachos *et al.*, 2001). Este mismo autor observó una aberración climática para este periodo en el límite Eoceno-Oligoceno, hace unos 34 millones de años aproximadamente, donde se incrementó la placa de hielo continental de la Antártida y las temperaturas decayeron.

Kotthoff *et al.*, (2013) recuperaron palinomorfos del lecho marino de la costa este de Estados Unidos en New Jersey y encontraron que para finales del Eoceno los conjuntos palinológicos contenían altos porcentajes de polen bisacado el cual corresponde a bosques de coníferas e indicaron que la temperatura media anual decreció aproximadamente 3° C en la transición Eoceno-Oligoceno.

5.6.3. Oligoceno (33.9 - 23 Ma.)

Durante el Eoceno terminal se observó un drástico descenso en la temperatura que condujo hacia una rápida expansión del hielo de la Antártica y la Glaciación Oi-1, esta capa de hielo persistió gran parte del Oligoceno (Zachos *et al.*, 2001). En tanto que Wolf (1978) observó en su revisión paleobotánica, la falta de diversidad de especies en las floras de altas y medianas latitudes durante el Oligoceno temprano y argumentó que dicha carencia pudo deberse al evento del Eoceno terminal que consistió en un acelerado enfriamiento del clima, lo que ocasionó que los elementos de clima cálido-húmedo redujeran considerablemente sus áreas de distribución o se extinguieran. Wolfe (1978) atribuyó los cambios climáticos en el Oligoceno a un decremento en la inclinación del eje de rotación de la tierra hace 30 millones de años.

Esta carencia de diversidad del Oligoceno temprano persistió hasta mediados del periodo, inferencia hecha a partir de que se observó una mayor diversidad en el registro fósil, sobre todo a finales del Oligoceno. Zachos *et al.*, (2001) señalaron que en el límite Oligoceno-Mioceno (hace 23 millones de años aproximadamente) se presentó una anomalía climática la cual consistió de un breve máximo glacial que fue seguido por una serie de glaciaciones intermitentes menores. Estas condiciones climáticas adversas aceleraron las tasas de recambio y especiación en ciertos grupos, así como la extinción de otros.

Kotthoff *et al.*, (2013) basándose en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de sedimentos marinos de las costas de New Jersey, dedujeron que hace unos 23.4 millones de años las temperaturas eran mucho más cálidas y que estas disminuyeron entre 3 y 4° C; como consecuencia, se observó una expansión de los bosques de coníferas, reflejado en los altos porcentajes de polen bisacado recuperado de dichos sedimentos.

5.6.4. Mioceno (23 - 5.3 Ma.)

Wolfe (1978) indicó que el rango de temperaturas medias anuales fueron tan altas como 26 a 27°C, sin embargo, los conjuntos paleopalinológicos recuperados por Müller (1966) en Borneo muestran un decremento de 5° C en las temperaturas y un fenómeno similar se observó en el polen recuperado del Oligoceno-Mioceno, de Puerto Rico por Graham y Jarzen (1969) donde las temperaturas decrecen 18° C con respecto a la media indicada arriba. Estos autores mencionaron que la presencia de elementos fríos se pudo deber a la existencia de montañas más altas que el área de depósito y agregó que dichas suposiciones no estaban soportadas por evidencia geológica. Siete años después, Graham (1976b) reporta a partir de estudios de sedimentos del Mioceno de Paraje Solo, en el estado de Veracruz, un descenso de la temperatura de 19°C sugiriendo que dichas temperaturas eran mucho más frías que las que se presentan en la actualidad. En una revisión detallada, Graham (2011) observó que los bosques boreales se movieron episódicamente alrededor de latitudes altas del mundo, la aparición del bosques de coníferas en las montañas Rocallosas hace 45 Ma; debido a la sombra orográfica generada por el levantamiento de las grandes cadenas montañosas y los sistemas de baja presión en el Golfo de México, la vegetación tierra adentro se modificó, dando lugar a pastizales, matorrales y elementos pre-adaptados a condiciones semiáridas (la UNESCO, 1993, define como semiárida a la zona donde la evapotranspiración supera a la precipitación en una relación 0.5-0.2, en estas zonas las precipitaciones anuales son de 200 a 400 milímetros).

En el Mioceno medio (hace 15 millones de años) el volumen de hielo en la Antártida se redujo considerablemente y la temperaturas de los océanos fueron mucho más calientes, alcanzando el óptimo climático de este periodo entre 17 y 15 millones de años. Este fue seguido por un enfriamiento gradual y por el restablecimiento de la capa de hielo de la Antártida que se

prolongó hasta finales del Mioceno donde se presentó un enfriamiento adicional que marca el fin de este periodo y el principio del Plioceno, tal como lo indican los registros de $\delta^{18}O$ recuperados de sedimentos del lecho marino (Zachos *et al.*, 2001). Hace unos 15 Ma., el volumen de hielo permaneció bajo y la temperatura del fondo marino relativamente alta, con la excepción de breves periodos de glaciación hace unos 24 Ma. Durante este lapso de tiempo se extinguieron muchos corales. Para el Burdigaliano (17 a 15 Ma.) se experimentó un calentamiento que alcanzó su óptimo y se diversificaron los caballos, aparecieron los leones. Posteriormente se observó un gradual enfriamiento y restablecimiento de la capa de hielo en la Antártida durante el cual aparecen los pastos C4 (Zachos *et al.*, 2001).

A principios del Mioceno medio (16.3 Ma.) la vegetación de Norteamérica consistía en matorrales-chaparral y pastizal-savanas, con algunos elementos desérticos; ésta vegetación probablemente derivó de elementos preadaptados a condiciones áridas provocadas por la sombra orográfica de las grandes cadenas montañosas y los factores edáficos a nivel local (Graham, 2011). Para el Mioceno tardío la expansión de los hielos glaciares ocasionaron una regresión marina de 40 a 50 metros dejando cuencas marinas aisladas con acumulación de sal, que a su vez se redujo en el resto de las aguas marinas del Hemisferio Norte, ocasionando un aumento en las temperaturas y creando las condiciones necesarias para una retroalimentación del enfriamiento global así como una mayor estacionalidad alrededor de 4.8 Ma.

5.6.5. Plioceno (5.3 - 2.6 Ma.)

Para principios de esta época, el hielo en el Ártico estaba muy extendido. El clima de la tierra fluctuó en periodos frío-áridos a periodos cálido-húmedos (Graham, 2011). Para el Plioceno la faja Neovolcánica Transversal ya presentaba elevaciones de moderaras a altas, que

formaron una clina altitudinal desde manglares en la costa hasta bosques de coníferas de *Abies* y *Picea* en las zonas montañosas más altas (Graham, 2011).

Durante el Plioceno temprano emergió la Península de Yucatán y la conexión entre el Pacífico y el mar Caribe fue interrumpida (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Para el Plioceno medio las temperaturas marinas incrementaron significativamente (~ 3.5 ° C), la cobertura de hielo en el Ártico se redujo hasta el 90% de su extensión previa y el gradiente de temperatura del ecuador a los polos se redujo en 9.04 ° C, comparado con el actual (Haywood y Valdes, 2003). El clima era estacional con temperaturas invernales de 5.4 °C más calientes que en el presente. Las concentraciones de CO₂ fueron relativamente moderadas (~ 350 ppm), aunque, hay reportes de concentraciones superiores a 400 ppmv (Haywood y Valdes, 2003) y los niveles del mar fueron entre 35 ± 18 metros más altos a los largo de las costas del Atlántico que en la actualidad, lo que modifico la configuración continental y redujo la salinidad de los océanos en 0.25 psu. Las tasa de precipitación en el hemisferio norte y en latitudes medias se incrementaron con promedios de 0.2 a 2 mm/día, excepto en el centro y suroeste de Estados Unidos donde se redujeron, asimismo, se observó un reducción de hasta 4 mm/día en el Latinoamérica, Centroamérica y Sudamérica, cambios provocados por alteración en la trayectoria de las tormentas y circulación débil de las celdas Hadley (Haywood y Valdes, 2003). Al finalizar el Plioceno medio el clima se fue modificando con un descenso paulatino de la temperatura originado por un lento descenso en los niveles de CO₂ atmosférico.

En tanto, el centro y sureste de México sufrió una intensa orogenia que conllevó a cambios climáticos a nivel regional y local que afectaron a las biotas, modificando su composición y distribución. También se observaron cambios en la temperatura de la superficie

del mar y su salinidad lo que modificó la forma en que las corrientes oceánicas regulaban la temperatura del planeta.

Entre 3.5 y 2.4 millones de años el volumen del hielo en el Ártico alcanzó dos terceras partes del hielo que en el Pleistoceno. Por ejemplo: la Placa de hielo Laurentide hace 2.6 millones de años se extendió hasta el valle del río Mississippi. Posteriormente se presentó un periodo de breve calentamiento. Hace 3 millones de años se observó una extensa glaciación como resultado del descenso en los niveles de CO₂ (Lunt *et al.*, 2008); al finalizar el Plioceno los océanos fueron más fríos por el aporte de agua de deshielo glacial y esto se tradujo en menos precipitación al interior de los continentes y mayor estacionalidad. Los efectos de estos cambios a nivel global en la vegetación se vieron reflejados en la expansión de los bosques secos estacionales, matorrales, savanas y pastizales (Graham, 2011).

La presencia de placas de hielo en Norteamérica seguramente afectaron las condiciones climáticas para el centro y sur de México como bien indicó Markgraf & Seltzer (2001) quien demostró que los eventos que ocurren en una parte del mundo usualmente tienen impacto a nivel global. Otro evento que impactó el clima del hemisferio norte fue el cierre del Istmo de Panamá hace 3.5 Ma. El flujo de agua proveniente del océano Pacífico fue interrumpido y se modificaron las corrientes de circulación del Golfo, en particular, el flujo de la corriente fría hacia el norte se intensificó, generando un incremento en la surgencia y como consecuencia, se levantaron corrientes de agua fría a lo largo de las áreas costeras promoviendo la aridez (Graham, 2011). Los estudios previos sugieren que durante el Plioceno las condiciones climáticas variaron entre periodos de enfriamiento, seguidos por un clima cálido y mucho más húmedo para el Plioceno medio y al finalizar este periodo se observó un enfriamiento del clima global que culminó en la Glaciación del Pleistoceno; se deduce que durante el Plioceno medio las condiciones eran más

bien húmedas y no áridas. Estos datos climáticos deben de tomarse en cuenta considerando que los lacustres Villa Alegría tienen una probable edad del Plioceno-Pleistoceno.

5.6.6. Pleistoceno y Holoceno (2.6 – al presente)

Después de un breve período de calentamiento, las condiciones frías regresaron hace 1.7 millones de años, fluctuando en periodos glaciales (entre 18 y 20) los cuales estuvieron influenciados por los ciclos de Milankovich que duran aproximadamente 100,000 años y solo fueron interrumpidos por breves periodos interglaciares de 10,000 años (Graham, 2011). Durante el Pleistoceno, las poblaciones de especies de pinos contrajeron y aumentaron sus áreas de distribución hacia el sur acorde con los ciclos glaciares e interglaciares, (Sánchez-González, 2008). Durante el último máximo glacial, hace 25,000 años los datos de las cuencas lacustres del centro de México indicaron niveles bajos, probablemente asociados a un periodo más frío, los límites altitudinales de *Pinus* y el zacatonal alpino descendieron aproximadamente 1000 y se observaron cambios en la composición de la vegetación en un gradiente de humedad de las costas al interior de la Faja Volcánica Transmexicana (Caballero *et al.*, 2010).

En Michoacán hace 45,000 años, el lago Cuitzeo presentó una disminución en la profundidad sugiriendo episodios de aridez (Israde-Alcántara *et al.*, 2010). Un estudio realizado con base en el avance de morrenas y glaciares en los volcanes más elevados del Eje Neovolcánico Transversal en el centro de México mostró una fase fría y húmeda entre los 36,000 y 30,000 años aproximadamente, seguida por un clima más cálido y posiblemente más seco entre 26,000 y 21,000 años y posteriormente regresaron las condiciones frías y más secas (Heine, 1973). Tal como señaló Gagan *et al.*, (2000) uno de los lapsos de tiempo más fríos del Holoceno fue el Younger Dryas (12,800 a 11,500 años BP) en el cual las temperaturas en la superficie del

océano Pacífico en los trópicos alcanzaron temperaturas de entre 4 y 6° C. En el océano Atlántico las temperaturas de la superficie también fueron mucho más frías debido al aporte de agua dulce proveniente de los glaciares. Durante el Pleistoceno medio, en los periodos interglaciales se han registrados incrementos en los niveles del mar de entre 35 y 40 m por arriba de la línea de costa actual (Edeso, 1992). Los estudios previos para este periodo sugieren que las condiciones climáticas durante el Pleistoceno fueron mucho más frías que en la actualidad y el clima se ha venido deteriorando hasta alcanzar las condiciones actuales hace aproximadamente 5000 años.

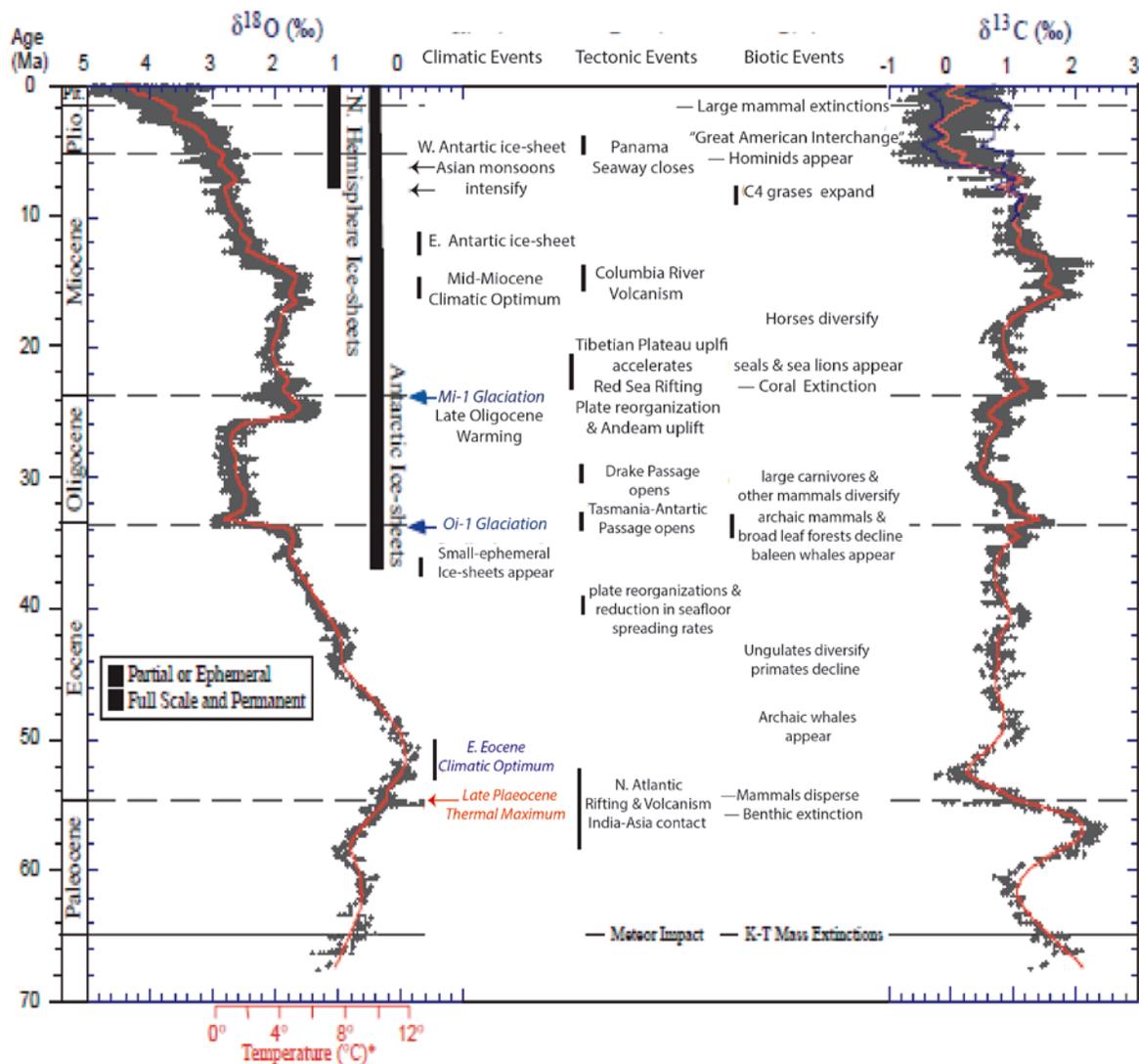


Figura 3. Registro global de isótopos de carbono y oxígeno en sedimentos del lecho marino. Se pueden apreciar los cambios en temperatura durante el Cenozoico. (Tomado de Zachos *et al.*, 2001).

5.7. Origen de la flora actual en México.

Rzedowski (1991; 1992) realizó un análisis de los posibles orígenes de la flora actual de nuestro País. Su estudio parte del hecho, de que la mayoría del territorio mexicano, se encuentra ubicado en el reino florístico Neotropical, y que, en la flora del país se reconocen tres elementos geográficos principales: el boreal, el meridional y el endémico o autóctono. Explica que, en términos generales, la afinidad boreal es mayor que la afinidad meridional, además, mencionó que una buena parte de la flora del país se originó en Centro y Sudamérica; asimismo, hay géneros con afinidades africanas como el género *Bursera*, al igual que el género *Prosopis*. Del mismo modo, infirió que los linajes Gondwánico llegaron probablemente por la ruta de Laurasia gracias al clima cálido que predominó gran parte del Terciario.

Las escasas afinidades florísticas entre América tropical y África son indicadoras de linajes que se separaron antiguamente, incluso en el Cretácico; sin embargo, hay grupos que presentan afinidades importantes con la flora de África y Madagascar (Rzedowski, 1991; 1992) entre los cuales están las pteridofitas, ya que entre México y África se comparte el 13% del total de las especies del país (Moran y Smith, 2001), Por otro lado, el bosque tropical caducifolio tiene más afinidades con la flora de Centro y Sudamérica, que con las floras de Norteamérica (Rzedowski y Calderón, 2013) en tanto que el bosque mesófilo de montaña tiene géneros y especies relacionados con la flora de Sudamérica y los Andes (Rzedowski, 1978) y el matorral xerófilo tiene más afinidades meridionales, donde los elementos predominantes son el neotropical y el endémico (Rzedowski, 1978; Rojas *et al.*, 2013).

Rzedowski (1992) indicó que el bosque mesófilo de montaña de México y de Centroamérica presenta un conjunto de géneros comunes con el este de Asia, los cuales se

encuentran bien representados en el este de Estados Unidos tales como: *Cleyera*, *Deutzia*, *Disrylium*, *Engelhardtia*, *Microtropis* y *Mitrastemon*.

Sharp (1966) postuló el origen asiático de muchos de estos elementos, los cuales, probablemente utilizaron como vía migratoria el estrecho de Bering y el oeste de Norteamérica en un clima mucho más cálido, aunque, no se descartan elementos que migraron a través de las Antillas. Axelrod (1979) indicó que un porcentaje importante de plantas de Norteamérica procede de antecesores Laurasiáticos de clima subtropical, sin embargo, muchos de esos grupos se extinguieron en el hemisferio Norte con el recrudescimiento del clima (condiciones más frías). Graham (1976a) con base en sus hallazgos paleopalinológicos explicó que los elementos boreales (*Abies*, *Arce*, *Carya*, *Cedrus*, *Cornus*, *Engelhardtia*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Nyssa*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Ulmus*) ya se encontraban presentes en Veracruz y Chiapas para el Mioceno, así como algunos componentes de clima cálido. Algunas investigaciones paleobotánicas realizadas en la formación Pie de Vaca en Tehuacán, Puebla, registran frutos de *Eucomia* y son de edad Paleógena. Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999) indicaron que con base en la presencia de palinomorfos de los géneros *Sophora*, *Prosopis*, *Pseudosmodium* y *Cercocarpus* se puede inferir la existencia de un ambiente semiárido para el Paleógeno en el sureste de México, no obstante, Valiente-Banuet (comunicación personal) señala que todos estos elementos actualmente pueden ser observados en el Chaparral, pero parecen haber evolucionado en bosques mucho más húmedos. Rzedowski (1978) hizo hincapié en que es sumamente escasa la información sobre la presencia de fósiles de plantas xerófilas y que dicha escasez, puede deberse a su naturaleza misma (suculentas) así como a la pobre formación de suelos y sedimentación en los desiertos. También indicó que la edad de la flora árida es difícil de ubicar en el tiempo geológico.

Axelrod (1979) sugirió que el desierto sonorense en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos existe como tal desde el Pleistoceno y que los taxa que actualmente ocupan el desierto de Sonora provienen de diferentes fuentes y diferentes tiempos durante el Cretácico y el Paleógeno-Neógeno a partir de sitios locales secos. En cambio Rzedowski (1992) infiere que los orígenes de la vegetación desértica se pudieron haber manifestado desde el Cretácico, dicha inferencia la realizó con base a los hallazgos fósiles de los géneros *Prosopis*, *Vauquelinia* en el Eoceno, sin embargo, Axelrod (1979) señaló que muchos linajes del desierto Sonorense ya se encontraban desde Principios del Terciario, no así el desierto, ya que esta condición es sumamente reciente.

Axelrod (1975) indicó que algunas comunidades de bosque tropical o subtropical del Cretácico tardío y Paleoceno son las precursoras del bosque de laurel-encino-palma del Eoceno, incluyendo especies como: *Brunellia*, *Clethra*, *Colubrina*, *Dodonaea*, *Karwinskia*, *Pithecellobium*, *Platanus*, *Ficus*, *Persea*, *Quercus*, *Sabal*, *Thouinia* y *Zanthoxylum*. Además, para el Eoceno se documentó la flora “Wilcox” que incluye a los géneros *Bumelia*, *Clethra*, *Dodonaea*, *Karwinskia*, *Pithecellobium* y algunas leguminosas (este grupo actualmente posee una buena representación dentro de las floras árida y semiáridas).

Los climas de tipo “B” se expandieron al interior del continente para el Eoceno debido al efecto de continentalidad y los antecesores de los taxa xerófilos presentes hacen su aparición (Axelrod, 1939, 1950, 1975, p. 291; Leopold & MacGinitie, 1972). Estos eran pequeños árboles y arbustos de la vegetación de tierra firme del Eoceno medio de la flora del Green River de la región central de las Rocallosas como *Bursera*, *Celtis*, *Caesalpinia*; otras leguminosas, así como enredaderas (*Cardiospermum*). La presencia de fósiles de *Bursera* desde el Eoceno concuerda con los análisis filogenéticos realizados por Becerra (2005) que indicó que este género comenzó a

diversificarse hace 60 millones de años y dedujo que los posibles orígenes del bosque tropical caducifolio pueden remontarse al Paleoceno, de igual modo Valiente-Banuet (comunicación personal) señala que el género *Bursera* evoluciono al cobijo del bosque tropical caducifolio.

Axelrod (1991) realizó un análisis de los registros fósiles de Norteamérica y encontró los siguiente elementos florísticos: *Metasequoia*, *Carpinus*, *Cercidium*, *Corylopsis*, *Crednaria*, *Juglans*, *Magnolia*, *Platanus*, *Rhododendron*, *Quercus*, *Vitis*, *Fokienia*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Thuja*, *Zamia*, *Acer*, *Bauhinia*, *Betula*, *Carya*, *Castanea*, *Cercidiphyllum*, *Cinnamomum*, *Cissus*, *Cornus*, *Corylus*, *Eucommia*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Magnolia*, *Menispermun*, *Nyssa*, *Persea*, *Platanus*, *Prunus*, *Pterocarya*, *Rhamnus*, *Robina*, *Sabal*, *Sapindus*, *Sassafras*, *Viburnum*, *Zelkova*, *Zizipus*, *Cedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Alnus*, *Myrica*, *Ulmus*. Posteriormente, dichos elementos se segregarían para constituir algunos de los tipos de vegetación actuales tales como chaparral, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y bosque de galería. De la lista anterior se puede observar que muchos elementos forman parte del bosque mesófilo de montaña y Rzedowski (1978) postuló que los orígenes de este tipo de vegetación se pueden remontar hasta el Eoceno. En México, hay registros fósiles de bosque mesófilo de montaña del Eoceno y selva tropical en rocas de Chiapas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Axelrod (1991) documentó en los registros fósiles de Norteamérica, elementos florísticos que enriquecieron, aún más, las floras del Eoceno: *Larix*, *Fagus*, *Liriodendron*, *Nyssa*, *Populus*, *Anonaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Icacinaceae*, *Menispermaceae*, *Myristicaceae*, *Myrtaceae*, *Aesculus*, *Crataegus*, *Sassafras*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*, *Chamaexiparis*, *Sorbus*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Aesculus*, *Ostrya*, *Pseudolarix*, *Celtis*, *Cercocarpus*, *Mahonia*, *Philadelphus*, *Ribes*, *Sapindus*, *Rhus*, *Vaquelinia*, *Prosopis*, *Ilex*. Actualmente, varios de estos elementos tienen sus áreas de distribución en climas húmedos y subhúmedos, formando parte del bosque tropical

caducifolio como *Prosopis*, *Sapindus*, *Celtis* y del Chaparral como *Cercocarpus*, *Ribes*, *Rhus*, *Vauquelinia* e *Ilex*.

En la Formación Carroza en Nuevo León se encontraron elementos florísticos de las familias Myrtaceae, Fabaceae (*Inga*, *Senna* y *Chamaecrista*) y del género *Bursera*, los que sugieren la existencia de un bosque tropical caducifolio presente en el Eoceno (Rodríguez-Reyes, 2009; Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Durante el Paleoceno tardío en los fósiles del grupo Wilcox y del Eoceno medio en la flora Susanville al oeste de Estados Unidos, ya se pueden distinguir elementos de vegetación paratropical caracterizada por hojas grandes siempre verdes y con punta de goteo y margen entero que sugieren temperaturas medias anuales de 25° C y condiciones de humedad como (Wolfe, 1977; 1978; Estrada-Ruíz, 2013), así como una flora pantrópica que responde a condiciones de menor humedad, diferenciándose de esta manera la Flora Madro-Terciaria, a partir de la cual se origina la flora desértica actual del país, que para Axelrod (1979) es de origen más reciente, y la ubica en el Cuaternario, lo que no concuerda con la edad sugerida para este tipo de vegetación por Rzedowski (1978, 1992) y lo señalado por Axelrod (1975).

Axelrod (1958; 1975) explicó que para el Eoceno-Oligoceno, a juzgar por la flora Florissanta, numerosos taxa ya estaban presentes como: *Celtis*, *Cercis*, *Cercocarpus*, *Colubrina*, *Conzattia*, *Cotinus*, *Daphne*, *Dodonaea*, *Euphorbia*, *Ephedra*, *Mahonia*, *Morus*, *Platanus*, *Populus*, *Prosopis*, *Ptelea*, *Rhus*, *Rhamnus*, *Robina*, *Sapindus*, *Stipa*, *Thouinia*, *Trichilia*, *Vauquelinia* y *Zizyphus* (*Condalia*). Descendientes de las alianzas de la flora Florissanta forman parte del bosque esclerófilo y el chaparral de hoy en día. De igual modo, documentó que los modernos taxa esclerófilos aparecen entre el Eoceno tardío y el Oligoceno en Norteamérica, en la

Sierra Madre Oriental y el este de México, y que muchos de estos elementos florísticos forman parte de los bosques de pino-encino, chaparral, pastizal, matorral subtropical árido y vegetación subdesértica y/o desértica. También mencionó que estos elementos florísticos pudieron haber coexistido en estrecha asociación y que conformaban un tipo de vegetación muy diferente al actual. Dichos elementos son: *Acacia*, *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Bumelia*, *Bursera*, *Ceanothus*, *Comarostaphylos*, *Cupressus*, *Dioon*, *Erythrina*, *Fraxinus*, *Fremontodendron*, *Garrya*, *Gaultheria*, *Ilex*, *Juglans*, *Juniperus*, *Karwinskia*, *Myrica*, *Leucaena*, *Persea*, *Pithecellobium*, *Pinus*, *Quercus*, *Rhamnus*, *Ribes*, *Robina*, *Sabal*, *Sangaretea*, *Salix e Inguandia*.

Axelrod (1958) señaló que la flora esclerófila conocida como “Flora Madro-Terciaria” derivó en lo que actualmente son los encinares y el chaparral, así como en algunos elementos de bosque caducifolio, el bosque de coníferas y aportó elementos florísticos que posteriormente constituyeron parte la flora de las áreas desérticas de México. Para esta misma época de tiempo, Graham (1976b) colocó el origen del bosque mesófilo de montaña.

Actualmente, la flora esclerófila se encuentra distribuida en habitas discontinuos de clima subhúmedo (mediterráneo) a semiárido con lluvias en verano en Norte América y Eurasia. Esta vegetación constituye un remanente de una flora esclerófila proveniente del bosque subtropical laurásico, y que evolucionó en respuesta a la expansión de nuevas zonas adaptativas de clima seco (Axelrod, 1975) sin embargo, Valiente-Banuet *et al.*, (2006) señalo que los componentes importantes de la vegetación de clima semiárido son taxa Terciarios que se desarrollaron en condiciones mesicas y que solo mucho después toleraron las condiciones secas al cobijo de especies nodrizas Cuaternarias que preferentemente colonizan espacios abiertos y se les ha observado en estadíos tempranos en la sucesión. Se ha calculado que los taxa modernos de la flora esclerófila en Norte América aparecieron en el Eoceno medio y migraron difundándose

ampliamente en los hábitos de clima seco hacia finales del Terciario; esto puede deberse al efecto nodriza comentado antes. Es precisamente esta vegetación esclerófila la que se conoce como “vegetación esclerófila Madro-Tetis” y que ocupaba un amplio cinturón en la región de Norteamérica-Euroasia, posteriormente apareció en los bordes secos del trópico de Norteamérica constituyendo la “Geoflora Madro-Terciaria” en el suroeste de Estados Unidos y partes adyacentes de México. Esta flora se expandió durante el Oligoceno y el Mioceno cuando el clima se tornó más seco; y derivó en el actual chaparral de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1998).

Los elementos florísticos esclerófilos forman hoy parte de la vegetación perennifolia y el chaparral que se presenta en lugares con clima mediterráneo en la actualidad, así como en lugares con lluvias en verano y con precipitaciones en verano e invierno, en México ha sido observado en clima tropical con lluvias en verano (Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Las estructuras adaptativas de esta flora (hojas pequeñas, esclerófilas, hábitos de germinación particulares) surgen como respuesta al establecimiento de condiciones climáticas más secas a nivel global. Todas estas exaptaciones (de acuerdo con Ridley, (1993) es cualquier carácter que realiza una función diferente de la razón por la que se desarrolló originalmente) que pudieron haberse originado en laderas a sotavento, valles intermontanos, en sitios con deficiencia mineral y suelos superficiales que son malos para retener agua. Durante el Paleoceno tardío y Neógeno temprano, la vegetación esclerófila se extendió ampliamente en cada continente en latitudes medias. El origen de la “Flora Madro-Terciaria” se especula para el Eoceno (40 Ma.) derivado de un cinturón mundial de vegetación que abarcaba la región de Norteamérica-Euroasia. Posiblemente en las planicies centrales se desarrollaron los bosques tropicales secos, con bosques deciduos y de coníferas en las zonas más altas; son estos los componentes de la vegetación que dominaron durante esa época

y que se vieron afectados por sistemas de alta y baja presión, que propiciaron condiciones de aridez a partir del Oligoceno.

Durante el Oligoceno, las hojas compuestas se hacen más comunes en el registro fósil de México, lo que sugiere que es a partir de este periodo cuando las condiciones climáticas más húmedas del Paleoceno y el Eoceno decrecen; probablemente en respuesta a el enfriamiento durante este lapso de tiempo y al descenso de las concentraciones de CO₂ atmosférico; por ejemplo: en la formación Coatzingo, en Puebla, se observaron elementos de bosque tropical caducifolio o chaparral de las familias Anacardiaceae y Rosaceae, así como de los géneros *Rhus*, *Pistacia*, *Comocladia* (Anacardiaceae), *Inga*, *Pithecellobium*, *Mimosa*, *Sophora*, *Cladrastis*, *Apuleia*, *Berberis*, *Mahonia*, *Salix*, y *Populus*. En Cuayuca de Andrade, Puebla, se colectaron maderas fósiles de los géneros *Prioria*, *Dalbergia*, Boraginaceae, como *Cordia* con anillos de crecimiento bien definidos, que son indicadores de mayor estacionalidad (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012). Axelrod *et al.*, (1991) observaron algunos elementos florísticos característicos de los pastizales por lo que dedujeron sus orígenes desde el Paleógeno y cuando se incrementaron las condiciones de clima seco durante el Mioceno tardío los pastizales experimentaron una rápida radiación y expansión de sus áreas de distribución, además, se observaron otros elementos de clima templado como: *Ailanthus*, *Diospyrus*, *Hamamelis*, *Phoebe*, *Liquidambar*, *Salix*, *Tilia*, *Cocculus*, *Thuja*, *Complonia*, *Vaccinium*.

Del mismo modo, taxa con requerimientos xéricos relativos, habitaban en lugares secos, laderas expuestas o colinas distantes a las cuencas de inundación. En estas cuencas se depositó polen fósil que puede ser analizado actualmente.

Para el Oligoceno superior (26.8 millones de años) Hernández-Hernández *et al.*, (2014) con base en la filogenia y en los relojes moleculares, postuló el origen de las Cactáceas en la región de Chile y Argentina (Sudamérica). Otro análisis realizado por Edwards *et al.*, (2005) sugirió que el origen de las cactáceas también es para esta época.

Durante el Mioceno temprano (23-18 Ma) comenzó en México la formación de la Sierra de la Giganta en Baja California Sur (Challenger, 1998; Challenger y Soberón, 2008). Las temperaturas globales disminuyeron y finalizó la glaciación Oligoceno-Mioceno (Zachos *et al.*, 2001). Ya adentrados en el Mioceno, el registro fósil de México en la Formación El Cien de Baja California Sur, presenta elementos de maderas que recuerdan una selva baja, pero el estudio ecológico señala humedad y temperaturas elevadas plausibles para el establecimiento de una selva alta (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2006) y entre las plantas reconocidas de esa localidad se encuentran *Ficus*, *Macrura*, *Androxylon*, *Mimosoxylon*, *Tapirara* (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Axelrod (1991) observó en el registro fósil de Norteamérica del Mioceno la presencia de elementos florísticos de las familias: Fagaceae, Spiraceae, Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Ericaceae y Cyperaceae, así como de los géneros *Diervillea*, *Symphoricarpus*, *Vaccinium*, *Carex*, *Cyperus*, *Oenothera* y *Corylus*. El clima global sigue una tendencia general hacia condiciones más áridas a partir del Mioceno, y la vegetación se adapta a estas nuevas condiciones. En las zonas más húmedas se estableció el bosque mesófilo de montaña, en las zonas más templadas con menor elevación y humedad el bosque de pino-encino y el encinar, luego el pastizal, hasta el matorral xerófilo en el sur de Norteamérica. Thorne (1986) señaló que el matorral subtropical de ese periodo, derivó en la vegetación xerófila del actual desierto de Mojave en los Estados Unidos de Norteamérica al observar en el registro fósil del Mioceno elementos tales como: *Acacia*,

Baccharis, *Cercidium*, *Condalia*, *Lycium*, *Washingtonia*, *Acalypha*, *Bursera*, *Colubrina*, *Condalia*, *Prosopis*. Algunos de ellos actualmente forman parte de la vegetación del desierto Chihuahuense y la zona semiárida de Tamaulipas.

Pérez-García *et al.*, (2012) señalaron que el posible origen del bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia se remonta a 20 millones de años y está asociado a la flora terciaria de Norteamérica. Eguiarte (1995) con base en análisis filogenético encontró que la familia Agavaceae se originó hace 14 millones de años e indicó que el registro fósil de las agaváceas es prácticamente nulo, aunque, Ramírez-Arriaga *et al.*, (2014) encontraron granos de polen de esta familia en rocas del Oligoceno tardío-Mioceno medio (27.1 a 15.6 Ma.) de la Formación Tehuacán, en el estado de Puebla, lo que indica que el origen de esta familia es mucho más antigua, que lo que señalan los relojes moleculares. En cambio Álvarez de Zayas (1989) sugirió a partir de consideraciones biogeográficas, que la familia se originó en el Eoceno, entre 37 y 57 millones de años, siendo este estudio más coherente con los fósiles reportados para México.

En el Mioceno tardío, los pastizales se expandieron a nivel mundial, probablemente se debió a la reducción en los niveles de CO₂ atmosférico y al gradual enfriamiento. En el Plioceno (5.3 a 2.6 Ma.) se observó un enfriamiento adicional en el clima del planeta lo que conllevó al crecimiento en la placa de hielo en la Antártida y por consiguiente a un aumento en las condiciones de aridez (Zachos *et al.*, 2001). En el estado de Hidalgo, el registro fósil contiene restos de *Maclura*, *Androxylon*, (Familia Fabaceae) *Mimosoxylon*, (perteneciente a las mimosoideas) y *Tapirara*, los cuales hablan de condiciones de menos humedad (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2012).

Durante el Pleistoceno (2.6 a 0.01 Ma.) el clima de la Tierra se enfrió aún más, como consecuencia de este fenómeno se presentó la glaciación del Pleistoceno que condicionó a muchos taxa al concentrarse en pequeñas áreas del sur de Norteamérica. Durante esta época, la configuración geológica del país es prácticamente la actual. En la sección de consideraciones climáticas (arriba) se mencionó que durante los lapsos de tiempo que son más fríos, se incrementa la aridez y se explicaron brevemente las causas de dicho incremento. Asimismo en esta época se presentan varios intervalos glaciales los cuales favorecieron las condiciones de aridez en el mundo.

Es muy conveniente en este apartado, comentar algunos estudios que hablan sobre el posible origen de los desiertos del país. Raven (1963) señaló que en su estudio palinológico del Pleistoceno, se encontraba presente polen de elementos florísticos de desierto, entremezclados con elementos del bosque de *Juniperus-Pinus* y concluyó que la composición florística de los desiertos, tal cual como es actualmente, es de origen reciente posiblemente post-Pleistoceno. Axelrod (1958), consideró que es para este periodo, cuando se constituye el desierto Sonorense como tal y que el género *Larrea* que es un componente fisonómico importante de la vegetación desértica del norte del país muestra sus formas actuales hasta el Holoceno; del mismo modo, Raven (1963) señaló que el origen de este género es sudamericano. Otro autor que considera que los desiertos mexicanos son de origen muy reciente son Valiente-Banuet *et al.*, (2000) sugiriendo que la configuración actual del desierto del Valle de Tehuacán-Cuicatlán no se dio, sino hasta este lapso de tiempo, basado en sus observaciones en campo, señala que la geomorfología del valle como es hoy, es sumamente reciente, que los elementos florísticos del matorral xerófilo son en su mayoría elementos que pueden ser observados en el bosque tropical caducifolio, señalando que este tipo de vegetación ha servido como una fuente de especies para el matorral xerófilo

cuando las condiciones de aridez se intensificaron para el Holoceno. En otras palabras, si bien es cierto que en el registro fósil se observan los linajes de especies que actualmente están presentes en la flora desértica del país, estos linajes evolucionaron en condiciones de mayor humedad que la actual y en otros tipos de vegetación.

Anderson & Van Devender, (1995) analizaron el polen presente en restos fósiles de nidos de ratones del género *Neotoma* sp., recolectados en la Sierra Bacha en el estado de Sonora y encontraron que muchos de los elementos florísticos del actual desierto de Sonora ya estaban establecidos hace 10,000 años. Los conjuntos palinológicos mostraron una diferencia en las condiciones climáticas hace 9000 años con la presencia de *Fouquieria columnaris*; sin embargo, el polen de *Larrea divaricata* y *Simmmondia chinensis* que pueden ser considerados como un indicador del establecimiento de las modernas condiciones semiáridas del actual desierto Sonorense, solo fue observado hasta hace unos 5400 años, concluyendo que el actual desierto de Sonora no tiene más de 5000 años.

En México, algunos tipos de vegetación no están representados en el registro fósil como se encuentran en la actualidad, tal es el caso de la selva alta de los Tuxtlas, Veracruz. Graham (1977) estudio la Formación Paraje Solo del estado de Veracruz y encontró solo una especie de los arboles dominantes de la selva alta perennifolia (*Terminalia*) y señaló que el establecimiento de la selva actual debió de ser post-Pleistoceno colocándolo para el Holoceno, aunque algunos de estos elementos ya estaban presentes para el Mioceno como *Astrocaryum*, *Matayba*, *Hiraea*, *Eugenia* y *Terminalia* (Graham, 1977; González-Medrano, 1996). Otro tipo de vegetación que se ha considerado como de origen reciente para algunos autores es la vegetación semiárida de los desiertos de Sonora y Chihuahua, como por ejemplo, Metcalfe (2006) señaló que el establecimiento del matorral xerófilo, en el desierto de Chihuahua, no fue sino hasta el Holoceno

temprano (12, 000 a 9,000 BP), lapso de tiempo en que se establecen las condiciones climáticas actuales y postuló que las condiciones de aridez en el desierto de Baja California y Sonora se establecieron en el Holoceno medio (4,000 años).

Algunas comunidades vegetales actuales merecen ser discutidas a fondo, por ser uno de los tipos de vegetación más extendidos de México y por encontrarse presente en ambas localidades de estudio. Tal es el caso del bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia y el matorral xerófilo.

El matorral xerófilo es un tipo de vegetación distribuido en las zonas áridas y semiáridas de varios estados de la República Mexicana. Hasta el momento, este tipo de vegetación no está representado como tal en el registro fósil. Sin embargo, hay algunos elementos florísticos que lo integran que sí han sido reportados en rocas de Norteamérica.

Tal es el caso del género *Ephedra* que es un elemento florístico muy representativo del matorral xerófilo sobre todo en el norte y centro del país. Este género ha sido reportado para México desde el Paleógeno en la Formación Cuayuca en Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2006), en el Eoceno en la Formación Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Eoceno-Oligoceno en evaporitas de la Formación Cuayuca, al suroeste del estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2008) y en el Mioceno medio en la Formación Tehuacán en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014). Con base en el polen encontrado de *Ephedra* desde el Eoceno los autores sugieren que ya existían condiciones semiáridas desde esta época, sin embargo, debe de considerarse que aunque este taxón es muy antiguo, no así, lo es el actual matorral xerófilo, es decir, actualmente el género está presente

zonas desérticas y también se le observado en vegetación templada sugiriendo que posiblemente este fue su hábitat primario.

El segundo tipo de vegetación que es importante revisar es el bosque tropical caducifolio; se trata de una comunidad densamente poblada por árboles de pequeña y mediana talla que pierden sus hojas durante la estación seca. Actualmente cubre grandes extensiones de la costa del Pacífico, la parte central de Sonora, el suroeste de Chihuahua, el suroeste del estado de Chiapas, en las costas de Nayarit y Colima, penetra en la rivera de los ríos Santiago y Balsas y sus tributarios, así como en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se localiza en altitudes de 0 a 1900 msnm y registra temperaturas extremas durante el día (mínima 0°C y máximas hasta de 30° C). La lluvia es escasa y puede estar ausente por varios meses al año (Becerra, 2005).

El bosque tropical caducifolio presenta una alta diversidad de plantas, de las cuales dos grupos dominan: las leguminosas y los miembros del género *Bursera*. El origen del bosque tropical caducifolio se remonta por lo menos a unos 20 millones de años y parece estar asociado con la flora del Terciario de Norteamérica (Pérez-García, 2012), pero hay restos microfósiles desde el Eoceno sugiriendo que su origen es muy antiguo. La composición florística de este tipo de vegetación es compleja y comprender sus orígenes requiere de hacer algunas consideraciones previas. Primero: la vegetación de México de regiones templadas y frías ha sido tradicionalmente considerada como Neártica (asumiendo un origen Laurásico) mientras que la vegetación de los trópicos húmedos es típicamente Neotropical con un posible origen Gondwánico, esas asociaciones biogeográficas no son claras para el bosque tropical caducifolio porque tiene elementos florísticos tanto Laurásicos como Neo-tropicales, sus afinidades geográficas son mayores con Centro y Sudamérica que con la floras del norte, aunque, también tiene fuertes relaciones florísticas pantropicales (Rzedowski y Calderón, 2013). Una de las hipótesis para

explicar estas relaciones es la denominada “Geoflora” la cual fue una flora fósil distribuida alrededor del Océano Ártico y que sus elementos migraron al sur. A esta flora se le conoce como “Arcto-Terciaria” (Axelrod, 1975). Una segunda hipótesis indicó que durante el Paleógeno la flora del mundo se dividió entre los hemisferios norte y sur; estas son las floras Boreotropical y Austrotropical. Los elementos de la flora Boreotropical pudieron haber radiado, ocupando los nuevos terrenos hacia el sur, cuando emergió el territorio Mexicano y esta flora podría ser la precursora de los grupos presentes de la actual flora de México (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005).

El modelo anterior asume que la migración fue a lo largo de la costa del océano del Tethys y más tarde a lo largo del norte del Océano Atlántico y puede explicar las fuertes relaciones florísticas existentes entre el este de Norteamérica y Asia. Pérez-García *et al.*, (2012) señalaron que la migración de la flora boreotropical está soportada por análisis biogeográficos de varios grupos taxonómicos como los anfibios, reptiles, arañas, abejas y otros invertebrados, de tal modo, que el origen Boreotropical, es una fascinante propuesta para explicar el origen de la flora moderna del país. Esta hipótesis señala que cualquier taxón que tiene su centro de diversificación en Mesoamérica y está representado en el registro fósil desde el Terciario, puede tener grupos hermanos en los trópicos del Viejo Mundo y que luego los grupos derivaron en el sur de América (Lavin & Luckow, 1993; Pérez-García *et al.*, 2012) siendo esta hipótesis consistente con los resultados obtenidos de análisis filogenéticos para dos grupos: leguminosas en particular la tribu Robinieae (Lavin *et al.*, 2003) y Burseraceae (Becerra, 2005).

Rzedowski (1973) analizó las afinidades florísticas de las zonas áridas del norte de México y el suroeste de los Estados Unidos de América concluyendo que la región árida de Sonora tiene más elementos tropicales compartidos que la de Chihuahua, mientras que la flora del desierto

Chihuahuense es más similar a la del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y que esta última muestra mayor afinidad florística con la cuenca del Balsas, que con otros desiertos lo que refleja el alto porcentaje de componentes tropicales (Villaseñor *et al.*, 1990).

De acuerdo con Briones (1994), hay varios autores que postulan que los desiertos de Norteamérica son relativamente recientes y sugieren una edad menor a 10,000 años y por lo tanto la vegetación de estas zonas como tal es de origen reciente. Entre estos autores están King & Van Devender (1977), Lanner & Van Devender (1981), Van Devender & Burgess (1985), Van Devender (1986a) y Van Devender (1987); en sus análisis de depósitos fosilizados de *Neotoma*, los cuales representan una acumulación de restos de plantas en un radio de 100 m recolectados por estos roedores, encontraron evidencias de la vegetación *in situ* en todos los casos determinaron que la vegetación durante la última glaciación consistía de bosque de *Pinus-Juniperus* y *Quercus* y señalaron que la vegetación desértica se estableció hace unos 4000 años, aunque, varios de los linajes importantes del desierto ya estaban presentes como: *Agave*, *Condalia*, *Dasyllirion* y *Koeberlina*, pero estos se encontraban intercalados con la flora méxicana. Un estudio palinológico realizado por Martín & Mehringer (1965) al norte del desierto Chihuahuense durante la glaciación del Pleistoceno apunta a la existencia de un bosque de *Pino-Juniperus*. Otros 47 estudios palinológicos hechos por Martín & Mehringer (1965) en el suroeste de Estados Unidos durante el periodo post-glacial muestran evidencias de que los pisos altitudinales de la vegetación bajaron entre 900 y 1200 m de altitud y solo observaron matorral desértico con *Larrea tridentata* en la parte inferior del valle de Colorado y en el desierto Sonorense, un chaparral y matorral de *Artemisa tridentata*, en tanto que el desierto Chihuahuense, el desierto de Mojave y la Gran Cuenca de Estados Unidos estuvieron ocupados por bosque de pino. Otro autor que señala que los desiertos son recientes es Bryant (1974) pues

en su estudio de polen en la presa la Amistad al noreste del desierto Chihuahuense encontró una vegetación de pino piñonero, posteriormente la aridez se fue incrementando, pasando de un bosque de pino, a un bosque de enebro-encino y finalmente el matorral.

Sin embargo, hay autores que sostienen que el origen de la vegetación xerófila del país es mucho más antiguo, basándose en los altos valores de diversidad y endemismo de estas áreas. Entre los postulantes de dicha teoría esta Rzedowski (1978) quien sugirió la existencia de una vegetación de tipo xerófila desde principios del Cenozoico, basado en la abundancia de paleoendemismos en las zonas áridas, de las cuales 93 géneros son endémicos y varios monotípicos, representando el 43% del total existente en estas zonas (Rzedowski, 1962; Briones, 1994). Shmida (1985) señaló que hay una abundancia de géneros paleoendémicos monotípicos y que no poseen parientes fuera del desierto lo que parece atestiguar su antigüedad. Entre los taxa restringidos a las zonas áridas del norte del país están las familias Fouquieriaceae, Crosomataceae, Pterostemonaceae y Simmondsiaceae. En este aspecto, los trabajos que sugieren que el desierto es de origen reciente, son más numerosos que los trabajos que cuya postura esta favor de un origen antiguo, aportando más elementos que fortalecen la hipótesis de un origen reciente, no obstante, en el presente trabajo se guarda una postura neutral, considerando que solo puede establecerse el origen del desierto a través de más estudios paleobotánicos, paleopalinológicos, paleofitogeográficos, filogenéticos, geológicos y en sedimentología, que aporten más evidencias en favor o en contra de ambas teorías y un análisis profundo de los factores históricos y del comportamiento, composición, estructura y ecología de las comunidades de flora actual.

Los anteriores estudios durante el Pleistoceno, sugieren que el establecimiento de los desiertos de Norteamérica es sumamente reciente, sin embargo, faltan estudios a nivel más fino que permitan conocer el comportamiento de la vegetación durante los periodos interglaciares y

antes de la glaciación del Pleistoceno. Es por ello, que todos los estudios que permitan esclarecer el origen de la vegetación actual son de suma importancia ya que contribuirán a proporcionar más argumentos para dilucidar el origen de los diferentes tipos de vegetación y de las zonas áridas y semiáridas de México.

5.8. Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

De acuerdo con criterios estructurales, fisonómicos y de composición de especies Valiente-Banuet *et al.*, (2000) reconocieron 29 asociaciones vegetales que agruparon de acuerdo a las formas de vida dominantes en seis grandes categorías:

1) Bosque de cactáceas columnares (jotillales de *Escontria chiotilla*, cardonal de *Pachycereus weberí*, cardonal de *Stenocereus stellatus*, tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo*, cardonal de *Cephalocereus columna-trajani*, tetechera de *Neobuxbaumia mezcualaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*, tetechera de *Neobuxbaumia macrocephala* y *Stenocereus dumortieri*, cardonal de *Pachycereus fulviceps*, chichipera de *Polaskia chichipe*). 2) Agrupaciones de plantas arbóreas de zonas bajas con menos de 1800 m de altitud (selva baja espinosa perennifolia o mezquital de *Prosopis laevigata*, selva baja caducifolia, selva baja caducifolia dominada por árboles inermes de tallo fotosintético I: cuajiotal, selva baja caducifolia dominada por árboles espinosos de tallo fotosintético II: Fouquerial, Izotal de *Beaucarnea gracilis*, Izotal de *Yucca periculosa*, Izotal de *Beaucarnea purpusii*). 3) Agrupaciones de plantas arbóreas de zonas altas entre 1900 y 2900 msnm (bosque de *Juniperus fláccida* y *J. deppeana*, Izotal de montaña de *Nolina longifolia*, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de pino. 4) Agrupaciones de plantas arbustivas espinosas perennifolias (bosque de galería de *Taxodium mucronatum* y *Astianthus viminalis*, tular de *Typha domingensis*). 5) Agrupaciones de

plantas arbustivas espinosas perennifolias (matorral rosetófilo de *Dasyllirion* spp., *Agave* spp. y *Hechtia* sp., matorral espinoso con espinas laterales, candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*, matorral de *Echinocactus platyacanthus*, 6) Agrupaciones de plantas arbustivas inermes perennifolias (matorral esclerófilo perennifolio “Mexical” y matorral de *Gochnatia hypoleuca*).

En el presente trabajo se decide unificar por practicidad todas las asociaciones vegetales de matorral, como matorral xerófilo de acuerdo a la clasificación propuesta por Rzedowski (1978) y se emplea la misma clasificación para la vegetación templada (bosque de pino-encino, bosque de galería y bosque mesófilo de montaña) y tropical-seca (bosque tropical caducifolio y chaparral).

6. ÁREA DE ESTUDIO

La falla de Oaxaca forma el borde oriente del valle de Tehuacán-Cuicatlán, región donde se encuentran los sedimentos lacustres del área de estudio. El valle de Tehuacán-Cuicatlán es una depresión topográfica de origen tectónico que se extiende con dirección NW-SE, presenta una altura promedio de 1500 msnm, está bordeado por las Sierra Mixteca al este, la Sierra Mazateca al oeste, la Sierra Juárez al sur y la Sierra de Tecamachalco al norte. El valle tiene una longitud aproximada de 100 km y un ancho entre 10 y 20 km y su altitud varía de los 600 a los 2.950 msnm. Se encuentra relleno por sedimentos continentales cenozoicos (Dávalos-Álvarez, 2006).

Las rocas sedimentarias objeto de estudio en este trabajo, se ubican en la porción más sureña de los desiertos de México (Figura 4), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) que incluye el sureste del estado de Puebla y norte del estado de Oaxaca en México entre las latitudes 17° 39' - 18° 53' N y longitudes 96° 55' - 97° 44' W. Colinda al Norte con el municipio de Tecamachalco (Puebla) y en el extremo Sur con el municipio de San Juan Bautista Atlatlahuca (Oaxaca) y posee

un área de 10,000 km². Fisiográficamente, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentra ubicado entre dos provincias fisiográficas: la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico transversal; en su territorio confluyen cinco subprovincias: Sierras Centrales de Oaxaca, Sierras Orientales de Oaxaca, la Mixteca Alta, lagos y volcanes de Anáhuac al norte y las Sierras Orientales de Puebla. El valle corresponde a la cuenca hidrológica del río Papaloapan el cual vierte sus aguas al Golfo de México. De acuerdo con los climas de Köppen (1948) y modificado Por García (1981) en el valle se registran diversos climas como A tropical lluvioso, B seco y C templado lluvioso, con variantes en subgrupos. La temperatura media anual en el valle de Tehuacán varía entre los 18° a 22°C.

Las precipitaciones varían entre 400 y 500 mm (CONANP, 2013) aunque, en la Sierra Negra, Monteflor, la Sierra Mazateca y Pápalos las precipitaciones alcanzan 900 mm (INEGI, 1981a; 1981b) sin embargo, el promedio anual de precipitación en la región del valle varía desde los 250 a 500 mm y se presenta principalmente de mayo a octubre, con mayores posibilidades de precipitación entre junio y septiembre (Enge & Whiteford, 1989). El régimen de lluvias en el valle es de verano y es generado por la humedad del Golfo de México; los patrones de circulación de la atmósfera son predominantemente los vientos alisios, con lluvias en verano de tipo monzónico y vientos del oeste en invierno. Las condiciones áridas del valle están dadas por una combinación de factores físicos como: a) el efecto de sombra orográfica generado por la Sierra Zongolica y la Mazateca b) el patrón de circulación de los vientos de la atmosfera y c) los patrones de precipitación pluvial (Godínez-Álvarez, 1998).

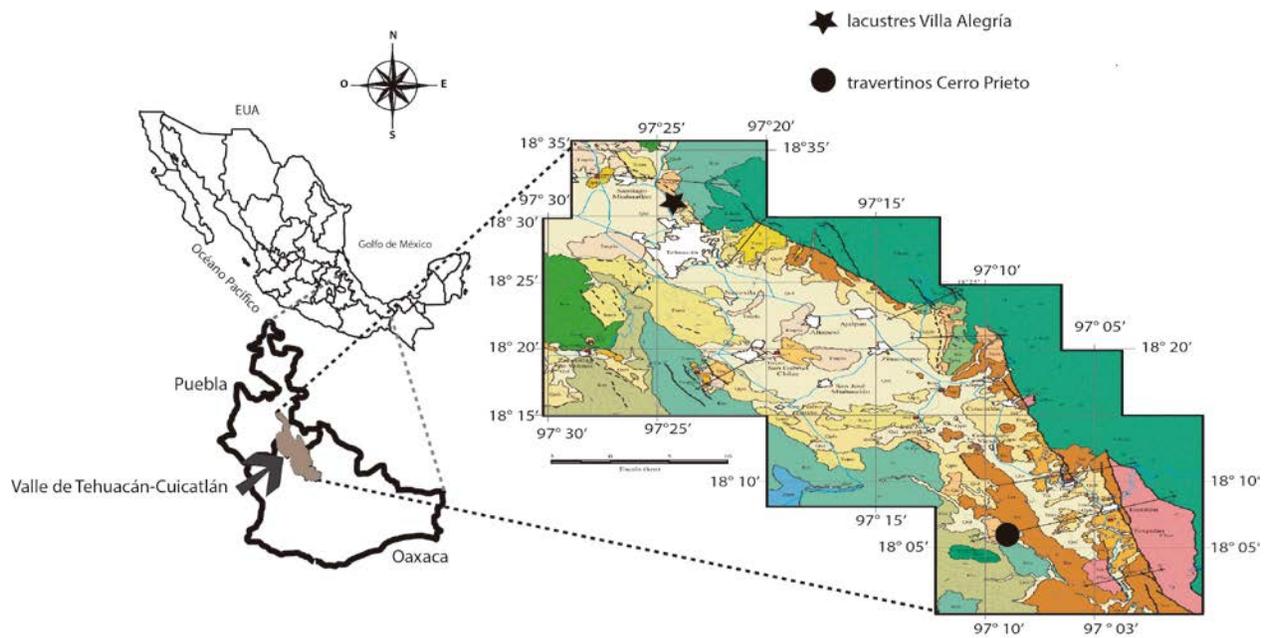


Figura 4. Zona de estudio. Tomado y modificado de Dávalos-Álvarez (2006).



Figura 5. Vista satelital con la ubicación de las dos localidades de estudio (señaladas en amarillo) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

La presente investigación se llevó a cabo en lacustres del Neógeno (Dávalos-Álvarez, 2006) que comprenden dos localidades dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: 1) lacustres Villa Alegría y 2) travertinos Cerro Prieto (Figuras 4 y 5).

a) Lacustres Villa Alegría.

La Cantera de los lacustres Villa Alegría se ubica a 7 km de la cabecera municipal de Santiago Miahuatlán rumbo a Tehuacán, en el kilómetro 150 de la Carretera Puebla-Orizaba y aproximadamente a 2 km de la ciudad de Tehuacán; se encuentra a $18^{\circ} 30' 53.8''$ de latitud N y $97^{\circ} 24' 30.1''$ de longitud W a 1732 msnm (Figuras 5 y 6).

b) Travertinos Cerro Prieto.

La Cantera de los travertinos Cerro Prieto se encuentra en el límite de Puebla y Oaxaca en el Municipio de Teotitlán de Flores Magón. En el poblado de San Ignacio Mejía. Para llegar a la cantera, se cruza el río el Salado, y en una desviación a la izquierda se sube al cerro. La Cantera de los travertinos Cerro Prieto se encuentra ubicada a pocos metros de la cima del Cerro Prieto a $18^{\circ} 05' 90.8''$ de latitud N y $97^{\circ} 0.9' 24.7''$ de longitud W, a 1010 msnm (Figuras 5 y 7).



Figura 6. Lacustres Villa Alegría (afloramiento).



Figura 7. Travertinos Cerro Prieto (afloramiento).

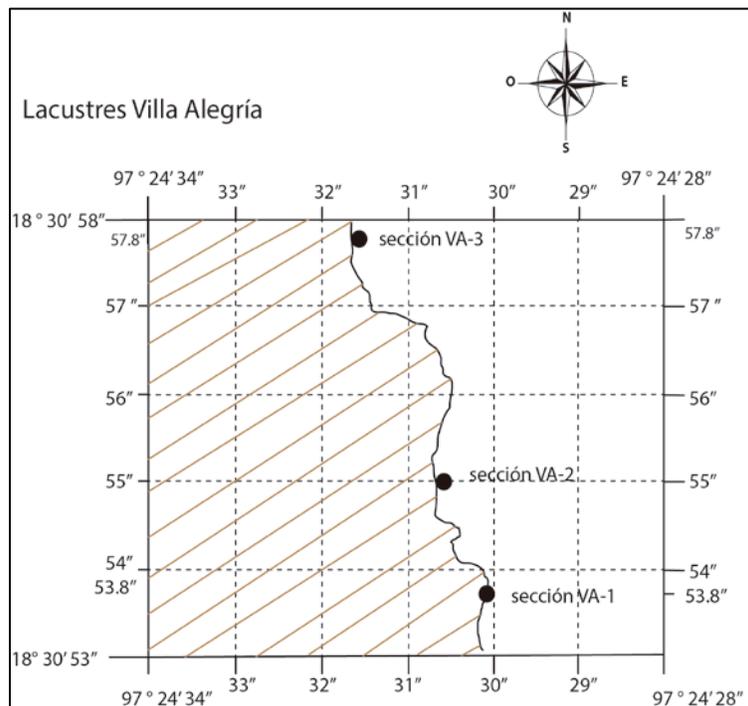


Figura 8. Ubicación de las secciones prospectadas en la localidad lacustres Villa Alegría, Puebla.

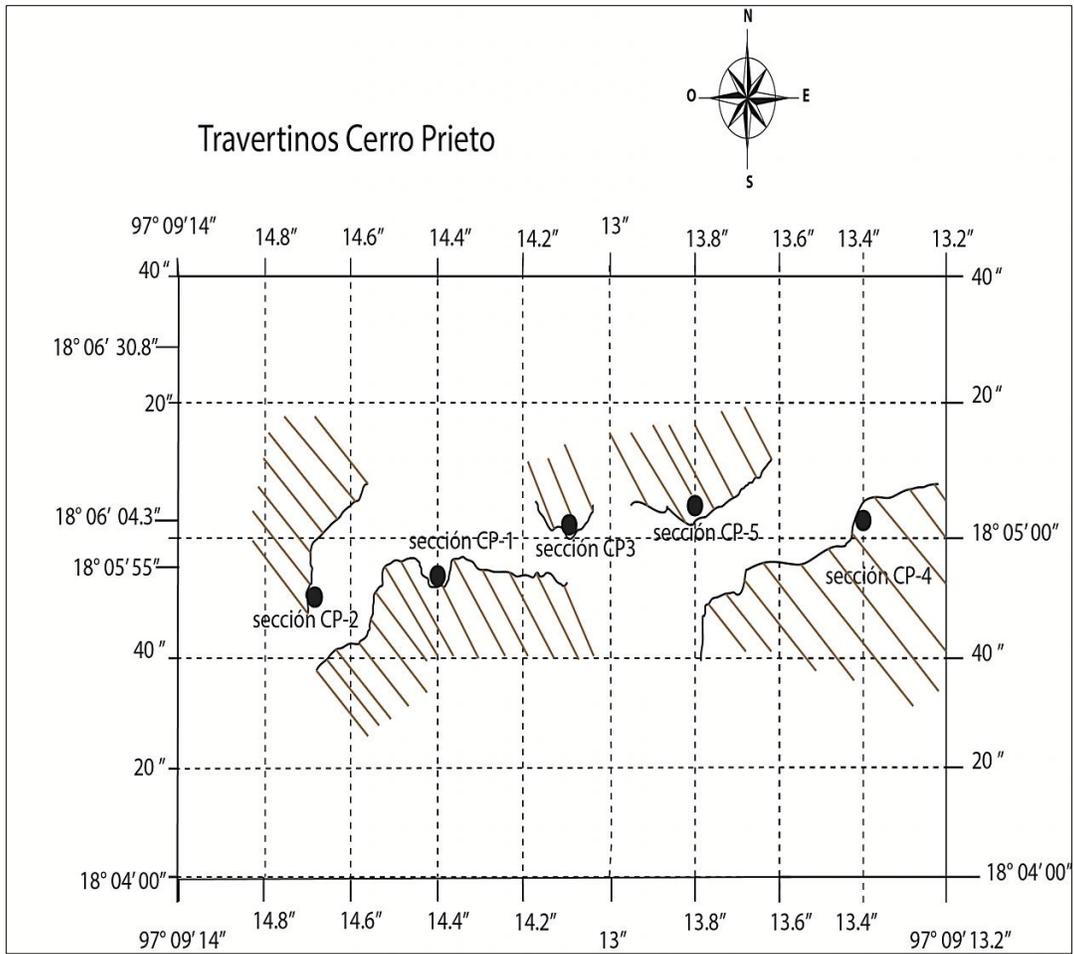


Figura 9. Ubicación de las secciones prospectadas en la localidad travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

7. METODOLOGÍA

7.1 Campo:

- a) Se llevaron a cabo las prospecciones palinológicas en los lacustres Villa Alegría el 5 de diciembre del 2013 y los travertinos Cerro Prieto el 7 de diciembre del mismo año.
- b) Se realizó la medición de la altura de los afloramientos con flexometro en cada localidad y la altura de cada una de las secciones levantadas, tres para los lacustres Villa Alegría y cinco para los travertinos Cerro Prieto (Figuras 8 y 9). Se realizó la medición de altura de cada uno de los niveles de las secciones de donde se recolectaron las muestras. Toda esta información se tomó en cuenta para la elaboración de las columnas estratigráficas para las ocho secciones de este estudio.
- c) Se tomaron fotografías de las secciones realizadas en campo.
- d) Se recolectaron 95 muestras de roca fresca para las dos localidades: 46 muestras para los lacustres de Villa Alegría y 49 muestras para los travertinos Cerro Prieto. Anotando los datos del nivel y la sección correspondiente para cada muestra (Figura 10).
- e) Además, se tomaron muestras de roca fresca, para fechamiento por métodos isotópicos, con el fin de corroborar los resultados obtenidos del análisis paleopalínológico.
- f) Se anotó la litología (tipo de roca, color y textura) y los datos de georreferenciación.
- g) Se registró en la libreta de campo los datos del levantamiento (altura de los afloramientos, altura de las secciones, distancia en centímetros entre cada muestra recolectada de las secciones) así como otras observaciones pertinentes.
- h) Las muestras se colocaron individualmente en bolsas de plástico, se etiquetaron con sus respectivos datos de colecta y se trasladaron al Instituto de Geología de la UNAM (Figura 10).



Figura 10. Muestras de roca recolectadas en campo.

7.2 Laboratorio.

Cada muestra recolectada en campo, se registró en la colección palinológica del Laboratorio de Paleopalinología del Instituto de Geología de la UNAM, se le asignó un número consecutivo, además de las letras Pb y se procedió a la extracción de polinomorfos llevando a cabo la siguiente técnica:

Técnica estándar para la extracción de polen fósil (Traverse, 2007).

1. Lavar las muestras de roca con agua destilada para eliminar posibles contaminaciones.
2. Secar las muestras en horno a 70° C por tres días.
3. Macerar la muestra en mortero de metal hasta obtener fracciones menores o iguales a 5 mm.
4. Pesar 150 g aleatoriamente de la muestra.
5. Colocar las muestras en vasos de precipitado de plástico de 1lt.

6. Agregar ácido clorhídrico al 10% (pureza de 38%) lentamente, durante 24 a 48 horas para eliminar los carbonatos.
7. Lavar la muestra con agua destilada hasta neutralizar. Se requieren un mínimo de 5 a 6 enjuagues, y la muestra debe reposar una hora y media como mínimo entre cada lavado.
8. Proceder a la eliminación de los silicatos presentes en la muestra agregando ácido fluorhídrico (de 48 a 51%) por 12 o 24 horas, dependiendo de la muestra.
9. Sedimentar la muestra.
10. Enjuagar la muestra con agua destilada por cinco o seis veces hasta obtener PH neutro, entre cada enjuague la muestra debe reposar como mínimo una hora y media.
11. Concentrar la muestra en centrifuga a 4000 rpm por 10 minutos, decantar y deshidratar con ácido acético glacial. Decantar y repetir el proceso 2 veces más.
12. Acetolizar la muestra, que consiste en agregar a la muestra una solución acetolítica compuesta por nueve partes de ácido anhídrido y una parte de ácido sulfúrico. Se coloca la muestra en baño María a 65°C por 10 minutos, se agita durante el proceso.
13. Parar la reacción con ácido acético glacial, y retirar la muestra del baño María.
14. Centrifugar la muestra a 4000 rpm por 10 minutos, decantar.
15. Enjuagar la muestra con agua destilada hasta neutralizar, se centrifuga a 4000rpm por 10 minutos y se decanta después de cada lavado.
16. Agregar politungstato de sodio ($3\text{Na}_2\text{WO}_4 \cdot 9\text{WO}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$) de densidad 1.9. Se Agrega el doble de politungstato que la muestra procesada.

17. Agitar vigorosamente en vortex por cinco minutos.
18. Centrifugar a 1200 rpm por 10 minutos.
19. Recuperar el sobrenadante.
20. Enjuagar la muestra varias veces con agua destilada hasta abatir la densidad.
21. Se elaboran las laminillas permanentes con hidroxietilcelulosa (HEC) y bálsamo de Canadá. Etiquetar con el número de catálogo de la colección de fósil ya asignado
22. Secar las laminillas en el horno a 70°C por 2 semanas.
23. Observar en el microscopio óptico.
24. Posteriormente se procedió al análisis palinológico cualitativo y cuantitativo que consiste en la revisión de laminillas en microscopio óptico para describir y medir cada palinomorfo, para luego determinar los taxa correspondientes, utilizando estudios palinológicos en cuencas lacustres del Neógeno en México y Norte América.

7.3 Análisis paleopalinológicos.

7.3.1 Análisis cualitativos.

Cada laminilla se analizó utilizando microscopio óptico ZEISS Axiolab. Se analizaron los palinomorfos empleando luz normal y contraste de fases con el objetivo 100X.

Cada palinomorfo fue descrito y fotografiado utilizando una cámara digital AxioCam-ICcl Zeiss y capturado con el software AxioVisión Rel. 4.8.2; se anotaron las coordenadas en las que se localizó el palinomorfo. Se revisaron un total de 256 preparaciones para ambas localidades. La determinación de los palinomorfos se llevó a cabo utilizando la literatura especializada de los

siguientes autores: Accorsi *et al.*, (1994); Arreguín-Sánchez *et al.*, (1996); Bravo-Chinguel *et al.*, (2014); Carrasco-Velázquez *et al.*, (2008); Fagri e Iversen (1989); Gómez-Noguez *et al.*, (2013); González-Quintero (1969); Graham (1976b); Graham (1999); Graham & Dilcher (1998); Jiménez (1996); Kapp (1969); Leonhardt y Lorscheitter (2007); Luz *et al.*, (2013); Macedo *et al.*, (2009); Montoya-Pfeiffer *et al.*, (2014), Palacios y Rzedowski (1993), Palacios-Chávez *et al.*, (1991); Roubik y Moreno (1991); Roure (1985); Willard *et al.*, (2004).

Para la elaboración de las Láminas I a XI se escogieron los mejores granos de polen que se fotografiaron de cada localidad. En la descripción de la lámina se siguió el siguiente orden: taxa o taxón (Número de muestra en donde se encontró el grano de polen, coordenadas de la laminilla donde se encontró el grano de polen) ML= microscopía de luz (contraste de fases y campo claro).

7.3.2. Análisis cuantitativos.

En el caso de las muestras paleopalinológicas se procedió a realizar un análisis cuantitativo que consistió en contar los palinomorfos determinados e indeterminados. Los resultados fueron analizados en el programa Tilia Graphic, para la obtención de los diagramas polínicos.

7.3.3. Análisis estadísticos.

7.3.3.1 Riqueza, diversidad y equitatividad.

La riqueza S o número de especies totales de las muestras paleopalinológicas fue registrada para cada una de las muestras. Para calcular la diversidad α se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Shannon, 1948) empleando la fórmula siguiente:

$$H' = - \sum_i^n p_i \ln p_i$$

Donde: H' es el índice de diversidad, p_i es la proporción de cada tipo de palinomorfo, del total de palinomorfos encontrados en la muestra i y \ln es el logaritmo natural.

El índice de Shannon-Wiener tiene como supuestos principales que los individuos son muestreados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. El índice considera el parámetro “ p_i ” para el cálculo de la diversidad, el cual corresponde a la frecuencia relativa de cada especie (Clements, 1916; Bravo-Núñez, 1991).

Para calcular el índice de equidad de los conjuntos palinológicos de cada muestra se empleó la ecuación de índice de Equitatividad de Pielou (1977).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Donde: H' es el índice de Shannon–Wiener y H' Máxima es \ln del número total de especies.

Todos los cálculos de diversidad se llevaron a cabo utilizando el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby y Henderson, 2007).

Se procedió a analizar la diversidad de los conjuntos palinológicos a partir de dos metodologías fundamentales: 1) métodos basados en la riqueza, es decir la cuantificación del número de especies presentes en cada muestra analizada y 2) métodos basados en la frecuencia de cada especie (Moreno, 2001). En el primer caso se pudo describir simplemente como riqueza o número total de especies. En el segundo caso, se empleó un índice de diversidad que brinda información específica sobre los conjuntos paleopalínológicos como el de Shannon-Wiener; por otro lado, se analizó la equitatividad mediante el índice de Pielou. En teoría ecológica, una

elevada diversidad refleja, conceptualmente una comunidad estable (Pielou, 1969). La diversidad máxima posible (teórica) con la misma riqueza de especies sería $H' = 6.0$, con una equidad máxima ($J' = 1$). El índice de uniformidad mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada y su valor fluctúa de 0 a 1 (Magurran, 1988; Moreno, 2001).

7.3.3.2 Análisis multivariados.

7.3.3.2.1 Análisis de conglomerados (clúster).

Se realizó un análisis de CONISS (Análisis clúster por el método de incrementación de suma de cuadrados constreñidos) con el programa TILIA Graphic (Grimm, 1997) utilizando una matriz con las frecuencias absolutas de los taxa encontrados en las secciones de este estudio. Este análisis se basó en el número total de granos de polen en cada muestra y no en los porcentajes con el fin de evitar un sesgo en los datos. Cabe señalar que en todos los análisis estadísticos se utilizaron únicamente granos de polen y esporas determinados.

Se realizó un análisis de conglomerados (clúster) para cada una de las secciones y con el objetivo de encontrar relaciones más claras entre los elementos florísticos recuperados se conjuntaron los datos obtenidos de las tres secciones analizadas de los lacustres Villa Alegría y las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto para realizar un análisis de conglomerados integral por cada localidad utilizando una matriz (puntos estratigráficos o muestras *vs* especies) de presencia-ausencia con el método algoritmo Ward constreñido, con alfa parameter = 0.50, beta parameter = 0.50, gamma parameter = 0.90. Escala del método: desviación estándar.

El análisis de conglomerados (clúster) es una técnica multivariante cuya idea básica es clasificar objetos para formar grupos naturales (conglomerados) que sean entre sí, lo más homogéneo posible y que los grupos formados difieran de otros grupos formados entre sí

(heterogéneos). Para realizarlos, se escogió un método jerárquico aglomerativo (método Ward) que básicamente recalcula las distancias en cada paso entre los grupos existentes y los va uniendo en grupos más o menos similares.

El objetivo de este análisis es identificar grupos homogéneos dentro de los conjuntos palinológicos que tengan en común alguna característica (no necesariamente explícita) y que se exprese en los datos binarios (matriz de presencia-absencia) (Zar, 1996). El método escogido, calculó el centroide y midió la proximidad entre los grupos basándose en la distancia de los centroides entre grupos. Una vez que se obtuvieron los gráficos del análisis (dendogramas) se procedió a establecer el número de grupos utilizando una línea de corte que representa la posible solución a un problema y que de acuerdo a lo más recomendable es colocarla donde comienzan a producirse los saltos más bruscos en las distancias entre los grupos, para tener un número óptimo de ellos, de tal manera que en los dendogramas se colocaron las líneas de corte buscando cumplir esta recomendación en todo momento.

7.3.3.2.2 Análisis de componentes principales.

Con el objetivo de corroborar/reafirmar los resultados obtenidos por el análisis de agrupamiento se realizó un análisis multivariado por componentes principales (PC) buscando un patrón que redujera la variabilidad para poder generar grupos dentro de una nube de puntos y cada punto corresponde a un taxa recuperado de los conjuntos palinológicos. Del mismo modo que con el análisis de conglomerados (clúster) se utilizó una matriz de presencia-absencia por el método de varianza-covarianza, con desviación estándar y escala de Eigenvalores. En todos los casos solo se tomó en cuenta la gráfica de los componentes principales 1 y 2 por ser los que representaron el mayor porcentaje que explica la variación dentro de las muestras. En los gráficos de componentes principales se añadió el gráfico con los porcentajes de los Eigenvalores.

En la discusión de ellos se tomó en cuenta el plano cartesiano en sentido inverso de las manecillas del reloj como cuadrantes I y II, con los valores negativos del eje X y los cuadrantes III y IV con los valores positivos del el eje X.

7.3.3.2.3. Reconstrucción paleoflorística.

Para reconstruir la paleoflora he inferir la probable paleovegetación que existió cuando se depositaron los travertinos se utilizó el principio de actualismo biológico, tomando como punto de referencia los taxa característicos de los tipos de vegetación actual de México con base en la clasificación propuesta por Rzedowski (1978) y extrapolándolos a los taxa recuperados de los travertinos de ambas localidades.

7.3.3.2.4 Análisis para la correlación de cuencas.

Se elaboró una matriz de presencia-ausencia con todos los taxa registrados en 12 paleocuencas estudiadas en diversas cuencas del centro del país incluyendo los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto. Con ella se realizó un análisis de agrupamiento de correlación para obtener el dendograma de correlación de las diversas paleocuencas del centro y sur del país, con el fin de establecer las afinidades florísticas de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto con estas paleocuencas del centro y sur del país. El método empleado fue de grupos pareados de asociación de datos, se utilizó el índice de similitud de Raup-Crick, que brinda información sobre el grado en que las comunidades difieren o se asemejan entre sí, más de lo que se espera por el azar (Raup y Crick, 1979). Se utilizó el software PAST versión 2.14 (Hammer *et al.*, 2001).

7.3.3.2.5. Análisis para correlación estratigráfica.

Pa determinar si existe una correlación estratigráfica que permita identificar una relación espacio temporal entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, se realizaron

diversas matrices con las frecuencias absolutas de los taxa contenidos en cada muestra para ambas localidades. Con estas matrices se obtuvo el coeficiente de correlación Spearman r_s con intervalo de valores de (-1,1). Para realizar la correlación por biozonas de abundancia se consideraron los taxa con porcentajes superiores a 7% en muestras con más de cien granos de polen y se tomó como base el concepto de Boggs (2006) de correlación y su diferencia con la equivalencia para establecer la correlación por biozonas de abundancia, se procedió a realizar un análisis de las secciones prospectadas en los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.

7.4. Análisis mineral de las muestras de roca.

En el presente trabajo se realizaron dos análisis con el objetivo de hacer un fechamiento absoluto de las rocas de travertino de ambas localidades por series de decaimiento de $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$, siendo este método el más utilizado para la datación de travertinos actualmente. No obstante, hay ciertas condiciones requeridas en este tipo de análisis. Para poder realizar un fechamiento por este método es necesario conocer el contenido de Uranio y Torio dentro de las muestras; por tanto, se procedió a realizar un análisis de fluorescencia y uno de difracción de rayos X para una muestra de los lacustres Villa Alegría de la parte media de la sección 1 (Pb-10803) y una muestra de los travertinos Cerro Prieto de la parte media de la sección 4 (Pb-10898).

8. RESULTADOS Y ANÁLISIS DE RESULTADOS

8.1 Prospección paleopalinológica.

8.1.1 Lacustres Villa Alegría, Puebla.

En los lacustres Villa Alegría se prospectaron tres secciones estratigráficas: VA-1, VA-2 y VA-3.

En la sección VA-1 (Figura 11) se colectaron un total de 10 muestras (Pb-10798- Pb-10807); ubicada a $18^{\circ} 30' 53.8''$ de latitud N, y $97^{\circ} 24' 30.1''$ de longitud W a 1732 msnm. La sección que se trabajo tiene un largo de 1.9 m y está constituida por travertinos finamente bandeados. Las muestras colectadas en esta sección fueron positivas, es decir presentaron palinomorfos fósiles (polen, esporas, algas y fungosporas).

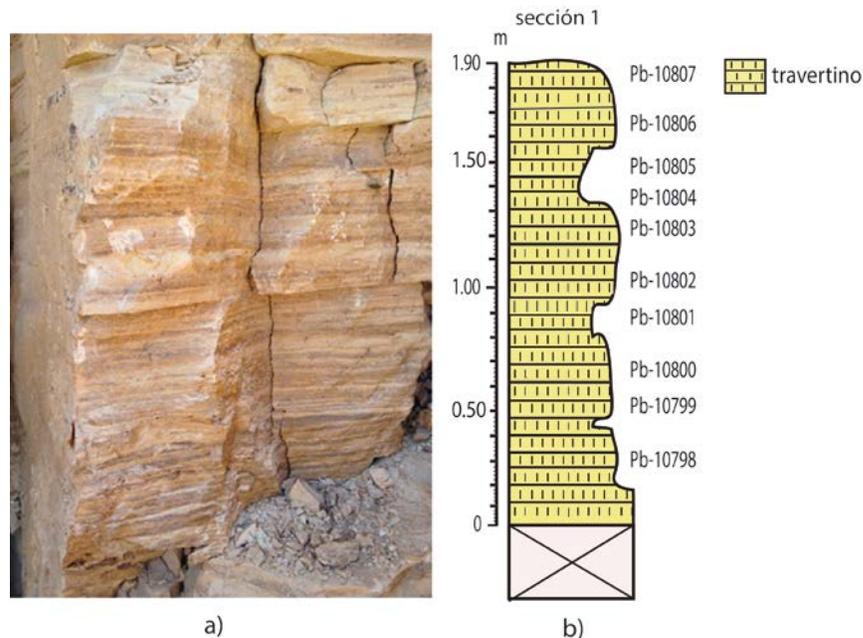


Figura 11. Sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

En la sección VA-2 (Figura 12) se colectaron un total de 10 muestras (Pb-10808 a Pb-10817) en las coordenadas: 18° 30' 55" latitud N y 97° 24' 30.5" longitud W a 1754 msnm. La sección muestreada fue de 2.3 m y está constituida por travertinos finamente bandeados. Las muestras colectadas en esta sección fueron positivas, es decir, contienen palinomorfos fósiles.

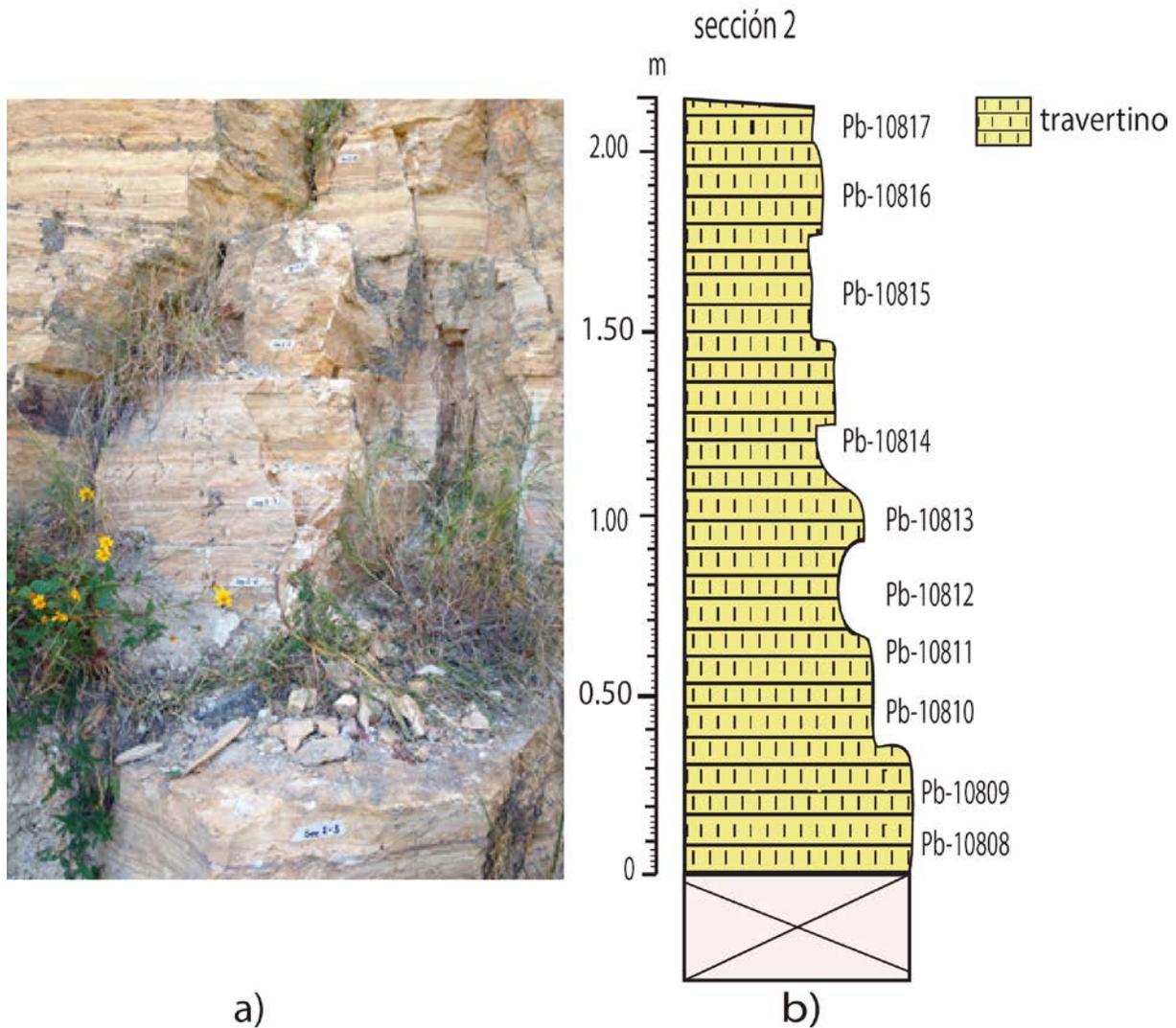


Figura 12. Sección VA-2 de Villa Alegría: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

En la sección VA-3 (Figura 13) se colectaron un total de 25 muestras (Pb-10818 a Pb-10843) en las coordenadas: 18° 30' 57.8" latitud N y 97° 24' 31.6" longitud W a 1701 msnm. La sección tiene un largo de 6 m y está constituida por travertinos finamente bandeados. De las 25 muestras colectadas, 24 fueron positivas (contienen palinomorfos fósiles) con excepción de la muestra Pb-10828, la cual, no presentó palinomorfos fósiles y la causas de la ausencia de polen en esta muestra pueden ser varias (tafonomía, ambiente de sedimentación, una reducción de la vegetación al momento de depósito o azar).

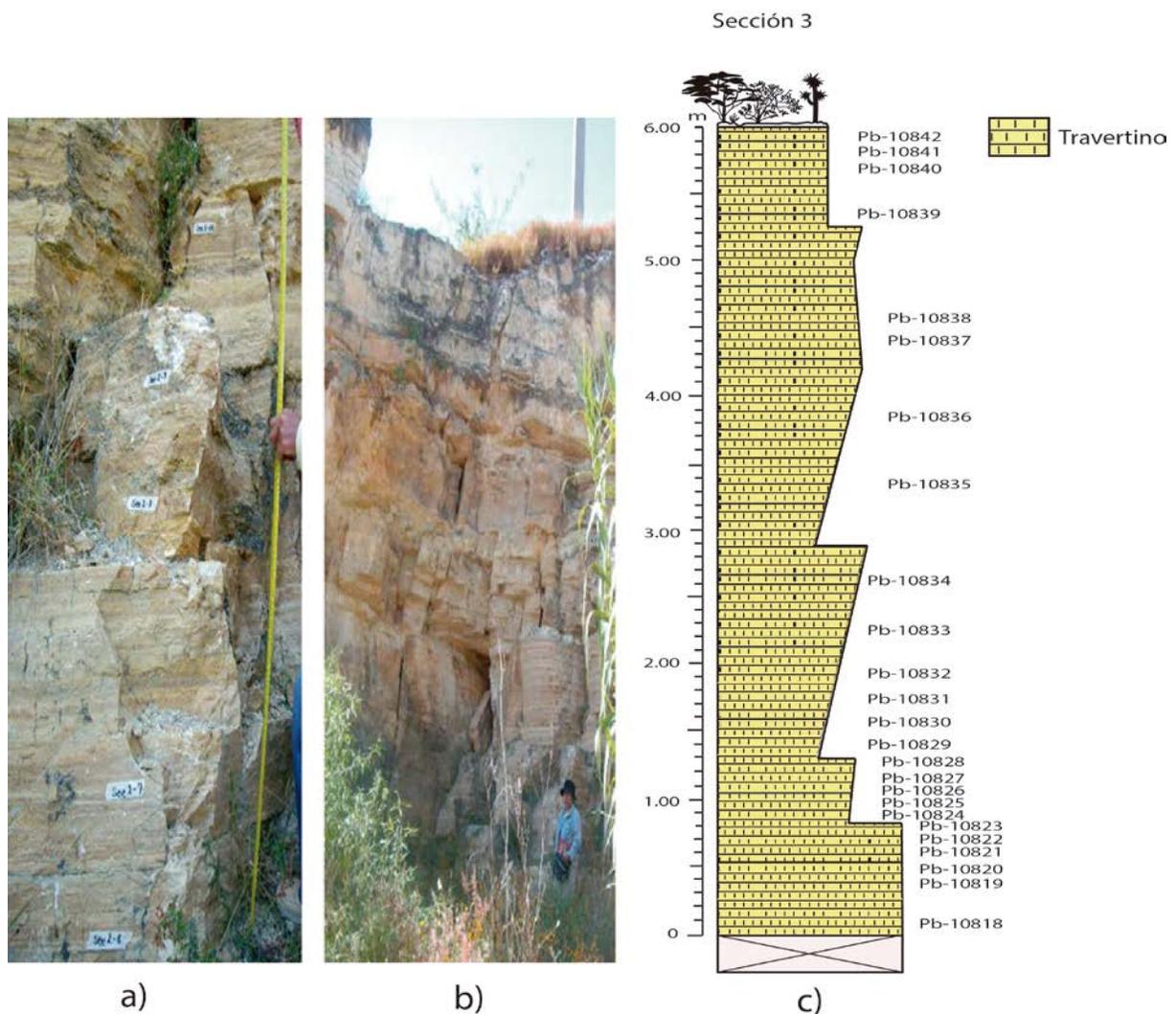


Figura 13. Sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría a) Prospección en campo, b) Altura total del afloramiento y c) Columna estratigráfica.

8.1.2. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

En los travertinos Cerro Prieto se prospectaron cinco secciones, en las cuales se colectaron un total de 48 muestras de roca fresca. Los travertinos colectados en esta localidad presentan bandas de sedimentación intercaladas con cristales de carbonato de calcio. El color de los travertinos va de tonos pardos a rosas y blancos. En la sección CP-1 (Figura 14) se colectaron un total de 15 muestras (Pb-10859 a Pb-10873) en las coordenadas: 18° 05' 55" latitud N y 97° 09' 14.8" longitud W a 1003 msnm. La sección de 7 m de largo está constituida por travertinos finamente bandeados. Las 15 muestras colectadas para esta sección fueron positivas.

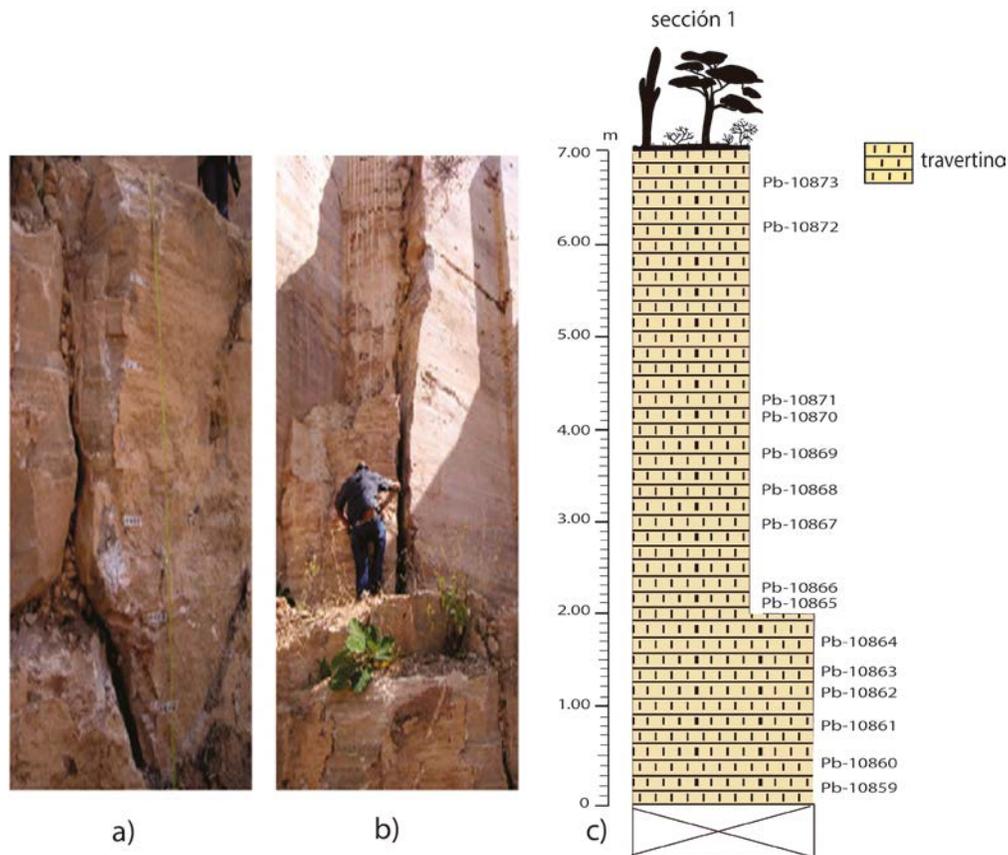


Figura 14. Sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto, a) Prospección en campo, b) Altura total del afloramiento y c) Columna estratigráfica.

Sección CP-2 (Figura 15) se colectaron un total de 10 muestras (Pb-10874 a Pb-10883). La sección está ubicada a 18° 05' 48" de latitud N y 97° 09' 14.7" de longitud W a 994 msnm. La sección tiene un largo de 2 m y está constituida por travertinos finamente bandeados de tonos rosados a rojizos; todas las muestras colectadas fueron positivas.

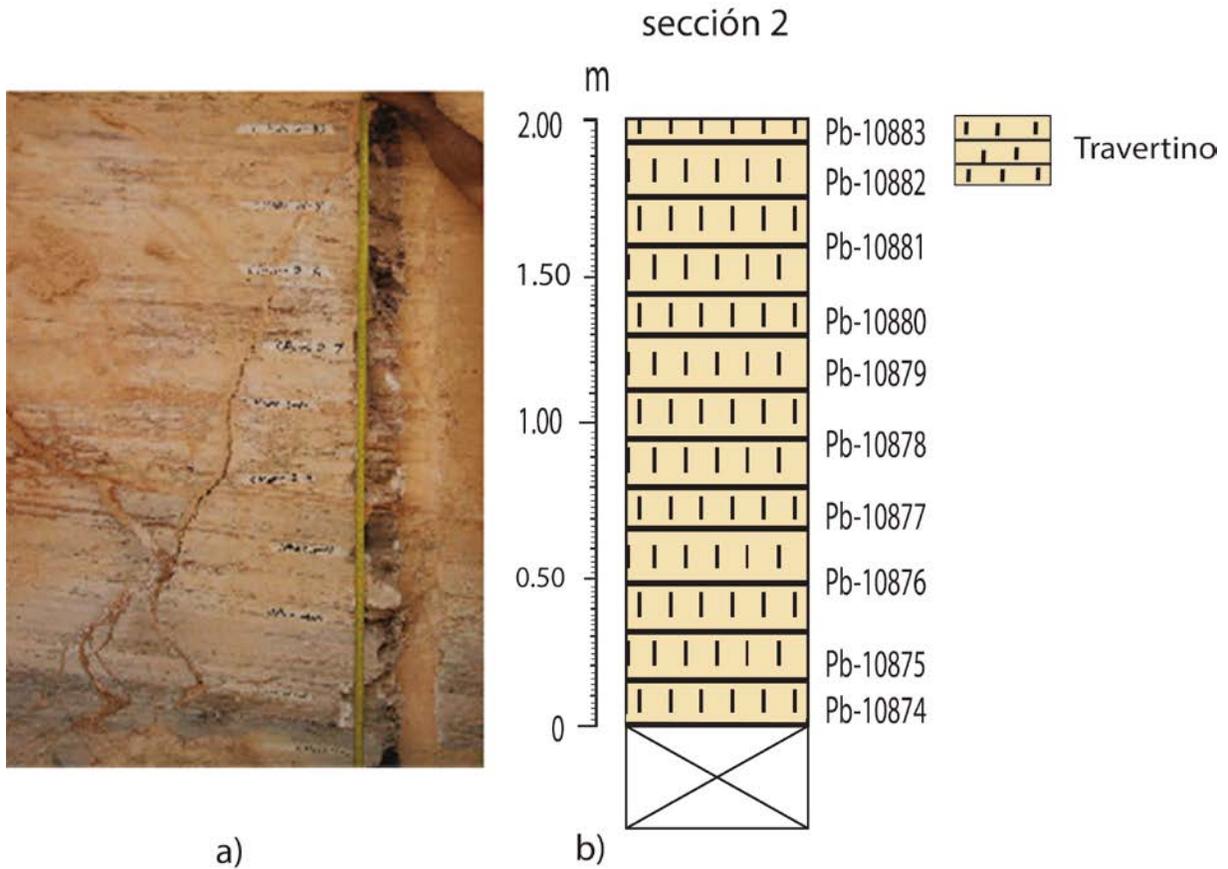


Figura 15. Sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

Sección CP-3 (Figura 16) se colectaron un total de 9 muestras (Pb-10884 a Pb-10892) en las coordenadas: 18° 06' 4.1" latitud N y 97° 09' 14.1 longitud W, a 994 msnm. La sección muestreada tiene 4 m de largo y está constituida por travertinos finamente bandeados de tonos rosados a blancos; todas las muestras colectadas fueron positivas, es decir contienen palinomorfos fósiles.

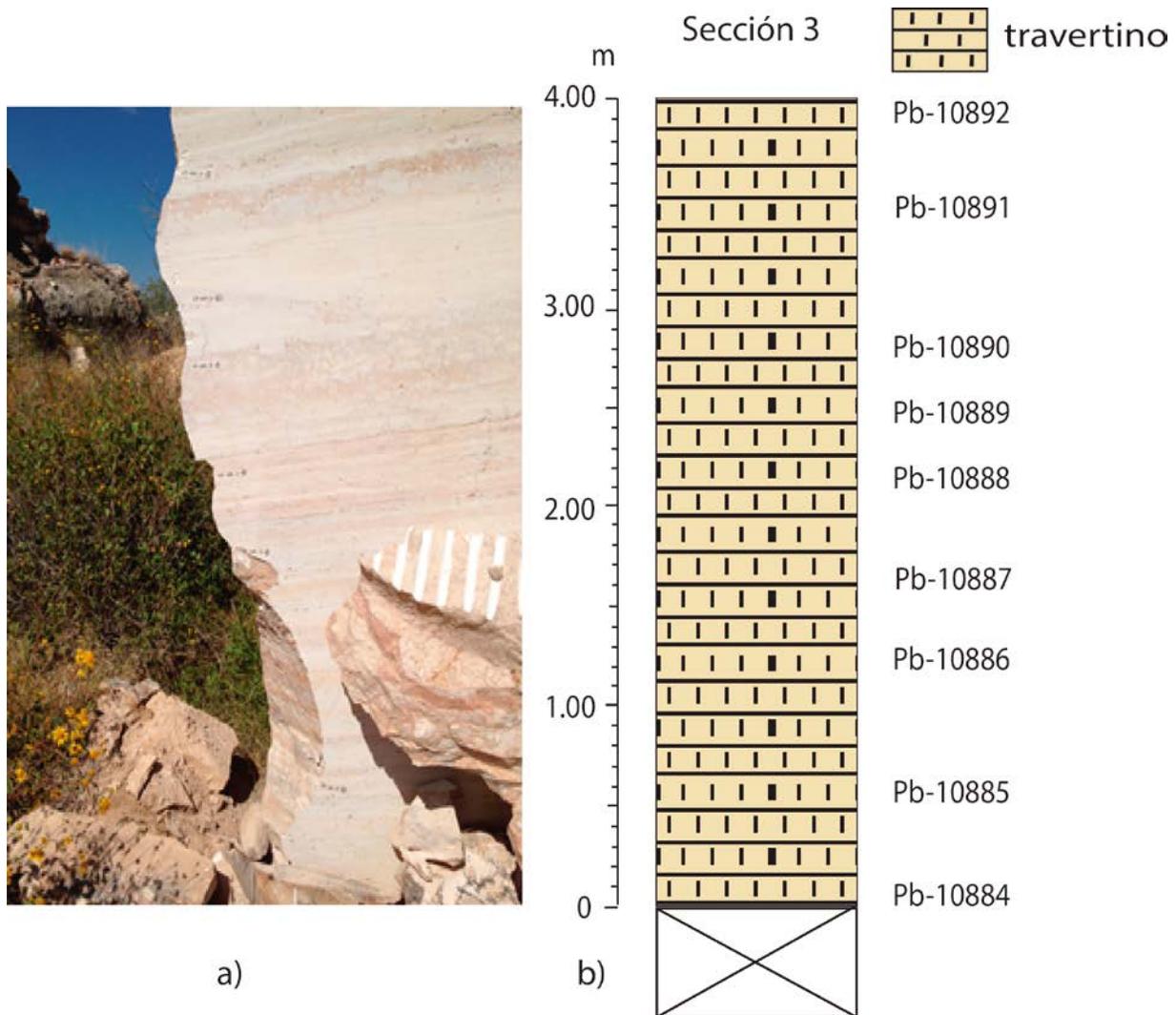


Figura 16. Sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

Sección CP-4 (Figura 17) se colectaron un total de 10 muestras (Pb-10893 a Pb-10902) en las coordenadas: 18° 06' 04.3" latitud N y 97° 09' 13.4" longitud W, a 1013 msnm. La sección tiene un largo de 3 m y está constituida por travertinos finamente bandeados que va de colores rosados a blancos; todas las muestras contuvieron palinomorfos fósiles.

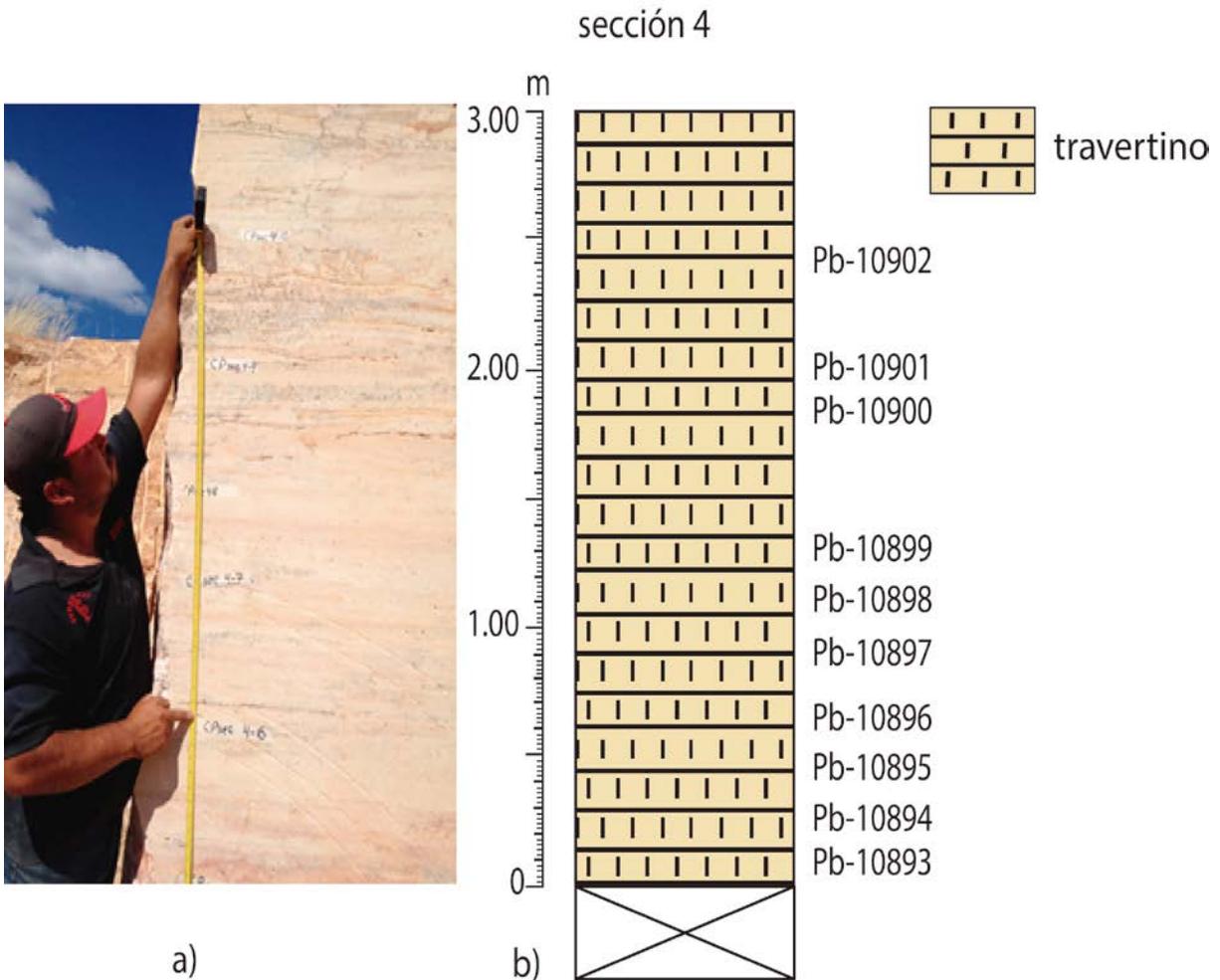


Figura 17. Sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

Sección CP-5 (Figura 18) se colectaron un total de 5 muestras (Pb-10903 a Pb-10883) en las coordenadas: 18° 06' 04.8" latitud N y 97° 09' 13.8" longitud W, a 1010 msnm. La sección tiene 2 m de largo y presenta travertinos finamente bandeados en tonos que van de blancos pasando por rosas y rojizos intercalados con algunas bandas de color negro; todas las muestras fueron positivas.

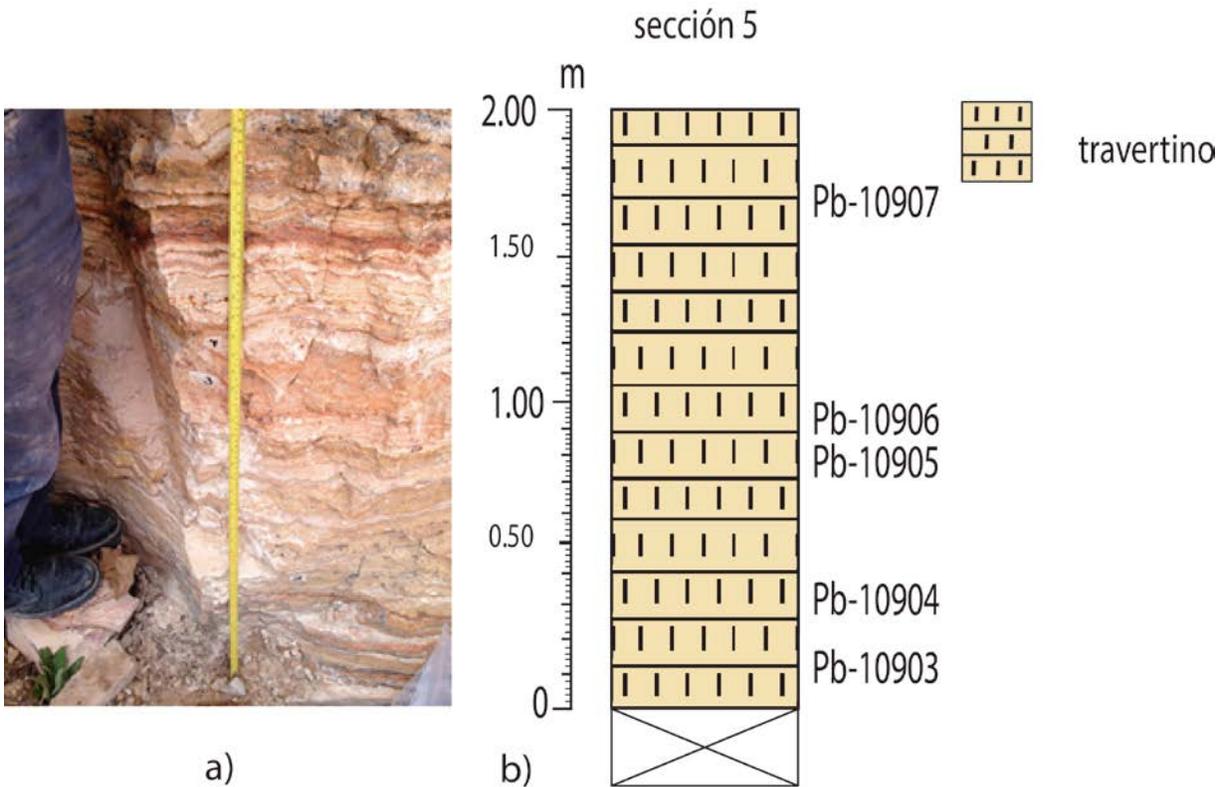


Figura 18. Sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto: a) Prospección en campo y b) Columna estratigráfica.

Las muestras de roca colectada en campo de cada una de las secciones de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se pueden observar en las Láminas A, B, C, D, E, F, G y H en el Anexo I del presente trabajo.

8.2. Conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría.

Las rocas objeto de estudio de los lacustres Villa Alegría (Anexo I, Láminas A-D) son de origen químico y están constituidas fundamentalmente por carbonato de calcio (travertino) que a diferencia de otras rocas sedimentarias (*i.e.* limolitas y lutitas) son consideradas tradicionalmente como rocas que no contienen palinomorfos (Bertini *et al.*, 2014) por lo que el hallazgo de polen y esporas en rocas de este tipo es excepcional, afortunadamente, la mayoría de las muestras de este estudio presentaron polen muy bien preservado y en cantidades mayores a las esperadas, sobre todo en las secciones VA-2 y VA-3 donde algunas muestras destacan por la abundancia de palinomorfos. Considerando los conteos paleopalinológicos totales que incluyen a las tres secciones de los lacustres Villa Alegría, se contaron 18,618 palinomorfos, de los cuales 16,207 corresponden a algas y fungosporas y 2,411 corresponden a granos de polen y esporas (Tablas 1, 2 y 3). El número de granos de polen y esporas fue óptimo, considerando que fueron extraídos de travertinos. El 80 % de las muestras presentan más de cien algas por laminilla analizada, la mayor concentración de ellas se observó en la base de la sección VA-1 y su número decreció hacia la cima. Un comportamiento similar se observó para la sección VA-2 y VA-3, en esta última sección se observó una gran cantidad de fungosporas en la muestra Pb-10829, que se ubica en la parte media de la sección VA-3. Al igual que la abundancia de algas, la de fungosporas disminuyeron hacia la cima de las secciones. En la sección VA-3 de Villa Alegría el contenido de algas y fungosporas fue mucho menor que en las otras dos secciones. En la sección VA-1 de Villa Alegría se contabilizó un menor número de palinomorfos que en las otras dos secciones, estos valores pueden estar relacionados con la cantidad de muestras analizadas por sección y a cuestiones de tafonomía. En la sección VA-1 de Villa Alegría el número de taxa observados de granos de polen fue decreciendo hacia la cima, tendencia similar fue observada en las otras dos secciones. En cuanto a la abundancia de granos de polen y esporas se observó que fue mayor en

la sección VA-3 con 1349 granos de polen y esporas, seguida por la sección VA-2 con 829 granos y finalmente la sección VA-1 con 233 granos. La mayor diversidad de palinomorfos fue observada en la parte media de las secciones VA-1 y VA-3; así como de la parte media a la cima de la sección VA-2. Por otro lado, el número de taxa registrados fue menor en la sección 1 (17 especies) en comparación con las secciones VA-2 y VA-3 de la misma localidad, las cuales presentaron más de 29 taxa. Con los conteos totales de las tres secciones de los lacustres Villa Alegría se elaboraron los diagramas polínicos (Figura 19).

8.2.1. Sección VA-1.

En los conjuntos paleopalinológicos recuperados de las muestras analizadas (Pb-10798 a Pb-10807), (Figura 11 y 19-A) de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría, se observaron un total de 52 taxa, de los cuales siete corresponden a esporas, tres a gimnospermas, treinta uno taxa son de angiospermas (cuatro de Liliopsida y veintisiete de Magnoliopsida), tres tipos de fungosporas y 11 tipos morfológicos de algas (Tabla 1; Láminas I-VI). Cabe destacar, la presencia de granos de polen de las familias Agavaceae y Cactaceae en la muestra Pb-10806 de esta sección (Tabla 1) ambos representan un hallazgo de suma importancia, ya que son escasos los reportes de estos granos de polen en rocas Paleógenas y Neógenas (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014). Esta muestra se encuentra muy cercana a la cima de la sección VA-1 (Figura 11) y puede estar indicando una transición de un clima mesico a un clima semiárido.

8.2.2. Sección VA-2.

En esta sección se analizaron 10 muestras (Pb-10808 a Pb-10817), (Figura 12 y 19-B). Se observó un total de cincuenta y un taxa, de los cuales cuarenta y siete correspondieron a polen y esporas: siete taxa de esporas, tres taxa de Gimnospermas, y veintinueve taxa de angiospermas (dos de Liliopsida y veintisiete de Magnoliopsida). (Tabla 2; Láminas I-VI). De los taxa

recuperados destaca el género *Fraxinus* sp. por su abundancia en toda la sección, seguido por la familia Anacardiaceae. Se observó que el género *Alnus* sp. fue abundante de la parte media a la cima de la sección (Figuras 12 y 19-B) así como *Pinus* sp. y *Quercus* sp. en menor medida. En esta sección se observaron algunos géneros que no fueron registrados en la sección VA-1, tales como: *Hedyosmun* sp., *Mimosa* sp. y polen de las familias Juglandaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae. Adicionalmente, se observaron restos de hifas en cuatro muestras (Pb-10810 a Pb-10813) que se encuentran en la parte media de la columna estratigráfica (Figura 12).

8.2.3. Sección VA-3.

Se analizaron 25 muestras (Pb-10818 a Pb-10843) (Figura 13 y 19-C) y se registraron un total de sesenta y nueve taxa de polen y esporas, de los cuales diez taxa correspondieron a esporas, tres taxa a gimnospermas y cincuenta y seis taxa de angiospermas (siete a Liliopsida y cuarenta y nueve a Magnoliopsida). Solo la muestra Pb-10828 fue negativa (no contenía palinomorfos). En el conjunto palinológico de esta sección destacó el género *Fraxinus* sp. por su abundancia en la parte baja y media de la sección (Figura 19); además, dos tipos morfológicos de compuestas fueron abundantes en la parte media, asimismo, se observaron otros elementos como *Alnus* sp., *Pinus* sp., *Quercus* sp. y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, de ellos sobresalió el género *Alnus* sp. Son notorios los granos de polen de las familias Bignoniaceae, Ulmaceae y los géneros *Carya* sp., *Lophosoria* sp., *Polygonum* sp. y las esporas de *Asplenium* sp., los cuales no fueron observados en las secciones VA-1 y VA-2 de los lacustres Villa Alegría (Tabla 3; Láminas I-VI). En general, se registró un incremento en el número de taxa en comparación con las secciones anteriores. De igual modo, se observó que las muestras que corresponden a la cima de la sección presentaron escasez de granos de polen y esporas; entre los taxa registrados en bajas cantidades se encuentran *Pinus* sp. y *Fraxinus* sp.

Tabla 1. Conjunto paleopalínológico recuperado de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).

Sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10798	Pb-10799	Pb-10800	Pb-10801	Pb-10802	Pb-10803	Pb-10804	Pb-10805	Pb-10806	Pb-10807
Angiospermas										
Liliopsida										
Agavaceae									1	
Monosulcado tectado psilado									1	
Monosulcado rugulado tectado						1				
Poaceae	2	2								
Magnoliopsida										
<i>Alnus</i> sp. hexaporado	3	1	1				1	2		
<i>Alnus</i> sp. pentaporado	3	1	1					1		
<i>Alnus</i> sp. tetraporado	1				2	1				1
Amaranthaceae	2	2		1	1			2		
Anacardiaceae		5			21	2	3	2	2	
Asteraceae	7	2		1		6		1	2	
Betulaceae				1						
Bombacaceae				1		1				
<i>Bursera</i> sp.						27			1	
Cactaceae-tricolpada					1				1	
<i>Celtis</i> sp.			1	1	1				1	
Fabaceae	4	2	1	1	9	2		1		2
<i>Fraxinus</i> sp.	3	1	1	1	10	2	2	2	1	1
<i>Liquidambar</i> sp.		1	1	1		2				
<i>Momipites</i> sp.	1					1				
Moraceae			1	1						
Myrtaceae	1		1	1						
Onagraceae			1	1						
<i>Quercus</i> sp.	1				1			2		
<i>Salix</i> sp.						1				
Inaberturado subtectado reticulado			1							
Inaberturado tectado psilado	1	1								
Indeterminado triporado psilado								1		
Tricolpado subtectado reticulado						1				
Tricolpado tectado psilado							1			
Tricolporado subtectado estriado	2									
Tricolporoidado tectado psilado	2	1		1						
Gimnospermas										
<i>Cupressus- Juniperus- Taxodium</i>	3	3	2	2	2	3		2	1	
<i>Ephedra</i> sp.									1	
<i>Pinus</i> sp.	1			1		2		2	1	

(Continua)

Tabla 1. Continua.

Sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10798	Pb-10799	Pb-10800	Pb-10801	Pb-10802	Pb-10803	Pb-10804	Pb-10805	Pb-10806	Pb-10807
<i>Esporas</i>										
Cyatheaceae								2		
<i>Selaginella</i> sp. ?						1				
Espora monoete psilada tectada						1				
Espora trilete reticulada				1						2
Algas										
<i>Leiosphaeridae</i> sp.				121						
Alga monoporada							15			
Alga periporada?							2			
Alga tipo 1		36	1711	499	80	2		158	53	
Alga tipo 2	25	22	123	2	15	1	413		49	
Alga tipo 3		298	107	75	305	1	10	9		
Alga tipo 4				24	3			15		
Alga tipo 5				19	1					
Fungosporas indeterminadas	2	537	1497	154	23	2	426	180	18	1
No. de palinomorfos totales: 7267	64	915	3450	909	476	59	874	380	135	5
No. de granos de polen y esporas totales: 233	37	22	12	15	49	53	8	18	15	4
No. de algas totales: 4194	25	356	1941	740	404	4	440	182	102	0
No. de fungosporas totales: 2840	2	537	1497	154	23	2	426	180	18	1
S	4	11	13	3	17	9	15	11	12	16
H'	1.33	2.35	2.51	1	2	1.59	2.68	2.37	2.18	2.59
J'	0.33	0.59	0.63	0.252	0.5	0.4	0.67	0.59	0.54	0.65

Finaliza.

Tabla 2. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).

Sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10808	Pb-10809	Pb-10810	Pb-10811	Pb-10812	Pb-10813	Pb-10814	Pb-10815	Pb-10816	Pb-10817
Angiospermas										
Liliopsida										
Poaceae	2				4			9	1	2
<i>Liliacidites</i> sp.									1	
Magnoliopsida										
<i>Acacia</i> sp.									1	
<i>Alnus</i> sp. hexaporado	1									
<i>Alnus</i> sp. pentaporado	10		1	3	9	3	3	20	7	12
<i>Alnus</i> sp. tetraporado	4			3	3	2	4	4	1	4
Amaranthaceae tipo 1				3	6	2	2	3		
Amaranthaceae tipo 2					1		4	6		
Anacardiaceae					5	6	1	21	6	5
Asteraceae tipo 1	10			3		5		9	7	4
Asteraceae tipo 2	2				14	6		5	12	
Betulaceae	11	4	3	4		3	1	2		6
<i>Bursera</i> sp.		4						1		
<i>Celtis</i> sp.								1		
<i>Fraxinus</i> sp.	31	6	4	23	21	25	14	11	14	62
<i>Hedyosmum</i> sp.							4	2		
Juglandaceae										2
Fabaceae tipo 1	1		5		2			1	1	
Fabaceae tipo 2				1	9	1	3	5	2	
Fabaceae tipo 3						7			1	
<i>Liquidambar</i> sp.	2					1	5	1	1	
<i>Mimosa</i> sp.								1		
<i>Momipites</i> sp.					5		1	1	4	
Moraceae				1	3	1				
Myrtaceae	5		1	1	1	3				
Onagraceae										1
<i>Quercus</i> sp.	3	1	1	2	14		1	15	15	3
<i>Salix</i> sp.									1	
Sterculiaceae					3			2		
Tiliaceae					3					
<i>Thomsonipollis</i> sp.?										2
Tricolpado subtectado reticulado homobrocado										3
Tricolporado subtectado reticulado heterobrocado					4					2
Tricolporado tectado aparentemente psilado	1									4
Tricolporado tectado foveolado.					8			6		

(Continua).

Tabla 2. Continúa.

Villa Alegría Sección VA-2	Pb-10808	Pb-10809	Pb-10810	Pb-10811	Pb-10812	Pb-10813	Pb-10814	Pb-10815	Pb-10816	Pb-10817
Tricolporoidado tectado psilado.				1	1					
Gimnospermas										
<i>Abies</i> sp.					3			1		
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>	12			3	1	4	4	11		7
<i>Pinus</i> sp.				4	10	3	2	18	10	6
Esporas										
Cyatheaceae		2			5	2		6	5	1
Lycopodiaceae					2					
<i>Selaginella</i> sp.									1	
<i>Triplanosporistes</i> sp.								1		
Espora monoete psilada					1		2			
Espora trilete microreticulada	2	1								
Espora trilete reticulada					1					
Espora trilete supraequinada					3					
Algas										
<i>Leiosphaeridae</i>	57	3	14							
Alga tipo 1	123	10	91	124	90	59	178	215	30	224
Alga tipo 2	867			33		22	48			
Fungosporas										
Fungospora baculada	56	4	23	271	2	106		5		1
Fungospora baculada			4							
Fungospora baculada			40	58		60				
Fungospora porada psilada								3		1
Fungospora septada						5		1		
Fungospora triseptada			1	1						
Restos de hifas			6	375	97	318				
Número de palinomorfos totales= 4455	1200	35	194	914	331	644	277	387	133	340
Número de granos de polen y esporas= 829	97	18	15	52	142	74	51	163	103	114
Número de algas totales = 2188	1047	13	105	157	90	81	226	215	30	224
Número de fungusporas totales = 1438	56	4	74	705	99	489	0	9	0	2
S	15	6	6	13	27	16	15	26	24	12
H'	2.19	1.6	1.58	2.01	2.95	2.32	2.4	2.82	2.74	1.7
J'	0.57	0.42	0.41	0.52	0.76	0.6	0.62	0.73	0.71	0.44

Tabla 3. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría (Puebla).

Sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10818	Pb-10819	Pb-10820	Pb-10821	Pb-10822	Pb-10823	Pb-10824	Pb-10825	Pb-10826	Pb-10827	Pb-10829	Pb-10830	Pb-10831	Pb-10832	Pb-10833	Pb-10834	Pb-10835	Pb-10836	Pb-10837	Pb-10838	Pb-10839	Pb-10840	Pb-10841	Pb-10842	Pb-10843			
Angiospermas																												
Liliopsida																												
Agavaceae													2															
<i>Liliacidites</i> sp. tipo 1										1																		
<i>Liliacidites</i> sp. tipo 2																	4											
<i>Liliacidites</i> sp. tipo 3					1	1																						
Monosulcado tectado verrugado										2																		
Monosulcado tectado psilado														1														
Poaceae	2																											
Magnoliopsida																												
<i>Alnus</i> sp.	4	4	5	2	4	14		3	24	3		1	2	13	8	17	4	4	2	6		2	1					
Amaranthaceae				1		1	2	1	1	3					10	1	1	1										
Anacardiaceae			1				1	1	2	3	1			2	1	10	1											
Apocynaceae															1													
Asteraceae tipo 1								2			1	1	1	1														
Asteraceae tipo 2				1				1			29	1			2													
Asteraceae tipo 3			1											58														
Asteraceae tipo 4						1					2			6	5	5												
Asteraceae tipo 5														4	1													
Asteraceae tipo 6															3	2												
Asteraceae tipo 7															3	2												
Betulaceae	2	2	2	1	1	4	1	3	5	3	2			4	1	8	2	1						1				
Bignoniaceae															10													
Brassicaceae															1													
<i>Bursera</i> sp.						1																						
<i>Carya</i> sp.				1				2												5	1							
Fabaceae tipo 1						2			1																			
Fabaceae tipo 2														1														
Fabaceae tipo 3																		1										
Fabaceae tipo 4																			2									
Fabaceae tipo 5			1																					5				
<i>Fraxinus</i> sp.	24	16	23	5	8	46	12	34	75	18	3	2	5	41	69	71	2	43	8	13			1			2		
Juglandaceae								1																				
<i>Hedyosmum</i> sp.							1																					
Labiatae										3																		
<i>Liquidambar</i> sp.	4			3	1				2			1	2	3	7			4			6			1				
Malvaceae																			1									
<i>Momipites</i> sp.						1			3	2											1	1						
Moraceae						1	1												1									
Myrtaceae			2				5	1	5	5	1			1	1	2	6	2			1							
Onagraceae				1	2	1	2			1	1	2	1											2				

(Continua).

Tabla 3. Continua.

Sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10818	Pb-10819	Pb-10820	Pb-10821	Pb-10822	Pb-10823	Pb-10824	Pb-10825	Pb-10826	Pb-10827	Pb-10829	Pb-10830	Pb-10831	Pb-10832	Pb-10833	Pb-10834	Pb-10835	Pb-10836	Pb-10837	Pb-10838	Pb-10839	Pb-10840	Pb-10841	Pb-10842	Pb-10843
<i>Polygonum</i> sp.																1									
<i>Quercus</i> sp.	11	4	5		2	3	1	6	1	3				8	6	17		5							
Rubiaceae?																1									
<i>Salix</i> sp.	1								1						1										
Sterculaceae	1					2			1			1				1									
Tricolpado tectado psilado						1	1																		
Tricolporado tectado equinado															1										
Tricolporado tectado psilado		1				3		1						1						1					
Tricolporado tectado foveolado tipo 1			1			8		6																	
Tricolporado tectado foveolado tipo 2															1										
Tricolporado tectado foveolado tipo 3														2				2							
Tricolporado tectado foveolado tipo 4																							2		
Tricolporado tectado foveolado tipo 5																							1		
Tricolporado tectado microequinado																	1								
Tricolporado tectado patrón reticulado																	1								
Tricolporado tectado psilado																	1								
Triporado subtectado reticulado															1										
Ulmaceae												1													
Gimnospermas																									
<i>Abies</i> sp.	7									3						1									
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>	11		1	2	3	2	1	4	3					3	8	9		7	3				1		
<i>Pinus</i> sp.	4		7	2		8				2	7		6	9	3	6		0		6		1		3	2
Esporas																									
<i>Asplenium</i> sp.																							1		
Cyatheaceae	1						2	3	1						1	1		3						1	
<i>Lophosoria</i> sp.																							1		
<i>Selaginella</i> sp.								6	14		1			7	1	1				1					
Espora monolete psilada				1																					
Espora trilete psilada tipo 1														1											
Espora trilete psilada tipo2															1			4							
Espora trilete reticulada cara distal		1		1																					
Espora trilete aparentemente psilada						2																			
Espora trilete verrugada																									2

(Continua).

Tabla 3. Continua.

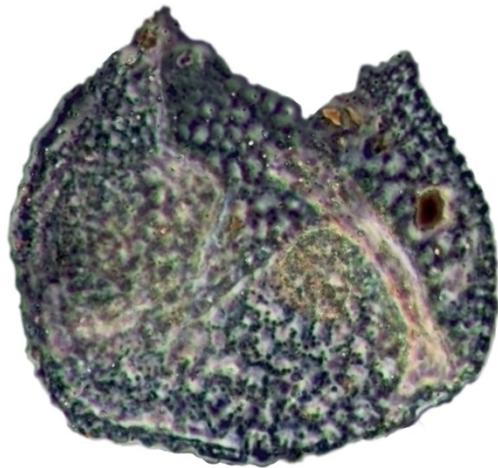
Sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría	Pb-10818	Pb-10819	Pb-10820	Pb-10821	Pb-10822	Pb-10823	Pb-10824	Pb-10825	Pb-10826	Pb-10827	Pb-10829	Pb-10830	Pb-10831	Pb-10832	Pb-10833	Pb-10834	Pb-10835	Pb-10836	Pb-10837	Pb-10838	Pb-10839	Pb-10840	Pb-10841	Pb-10842	Pb-10843
Algas																									
Leiosphaeridae					4					23								1		1					
Alga tipo 1	26	89	98	190	210	222		241	221		120	481	557	316	83			35	85	91		423	213	65	
Algas indeterminadas				31						347							1	784				8			
Fungosporas																									
Fungospora equinada																								1	
Fungospora septada																								1	
Fungospora verrugada	4																								
Fungosporas indeterminadas	130				1						436	1		1	3							3	2		
Número de palinomorfos totales= 6896	232	122	149	238	238	332	23	322	348	517	571	490	576	431	219	185	12	919	99	130	5	445	218	4	
Número de polen y esporas totales= 1349	72	33	51	17	23	110	23	81	127	147	15	8	19	114	133	185	11	99	14	38	5	11	5	4	
Número de algas totales = 4966	26	89	98	221	214	222	0	241	221	370	120	481	557	316	83	0	1	820	85	92	0	431	213	65	
Número de fungusporas totales= 581	134	0	0	0	1	0	0	0	0	0	436	1	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	2	0	
S	12	10	12	9	9	21	11	17	15	16	6	7	7	19	23	29	5	15	4	10	1	9	3	2	
H'	2	1.7	1.8	2	1.9	2.2	1.8	2.2	1.5	2	1.5	1.9	1.7	2.3	2	2.4	1.5	1.9	1.2	1.9	0	2.2	1	0.6	
J'	0.5	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.4	0.5	0.3	0.5	0.4	0.5	0.4	0.5	0.5	0.6	0.4	0.5	0.3	0.4	0	0.2	0.1	0.2	

(Finaliza).

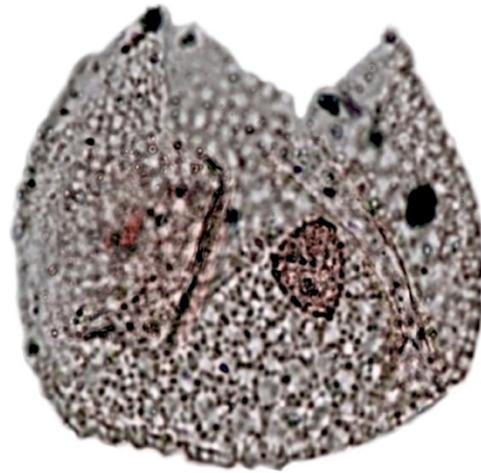
LÁMINA I. Lacustres Villa Alegría, Puebla.

LILIOPSIDA: Figura 1. **Agavaceae tipo 1.** (Pb-10806-única, 89.9/3) ML (contraste de fases). Figura 2. ML (campo claro). Figura 3. **Agavaceae tipo 2.** (Pb-10831-2, 89.2/7.1) ML (contraste de fases). Figura 4. ML (campo claro). Figura 5. *Liliacidites* sp. (Pb-10826-1, 88.6/12) ML (contraste de fases). Figura 6. ML (Campo claro). Figura 7. **Monosulcado tectado psilado.** (Pb-10798-1, 90.5/5) ML (contraste de fases). **MAGNOLIOPSIDA:** Figura 8. **Poaceae.** (Pb-10808-1, 93.5/7.4) ML (contraste de fases). Figura 9. *Alnus* sp. **tetraporado tipo 1.** (Pb-10798-1, 102.5/19) ML (contraste de fases). Figura 10. *Alnus* sp. **tetraporado tipo 2.** (Pb-10802-única, 95.2/7.7) ML (contraste de fases). Figura 11, 12. *Alnus* sp. **pentaporado.** (Pb-10798-1, 101.4/33.5) ML (contraste de fases). Figura 13. *Alnus* sp. **hexaporado.** (Pb-10808-1, 110.5/16.4) ML (contraste de fases).

10 μ m



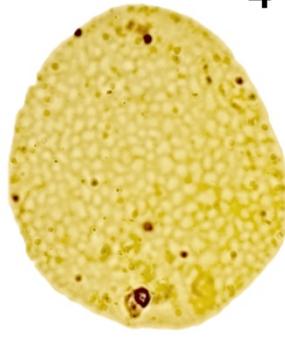
1



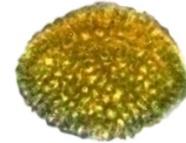
2



3



4



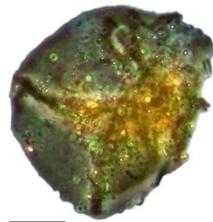
5



6



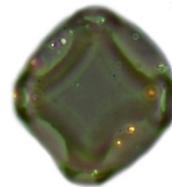
7



8



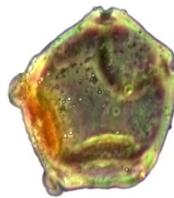
9



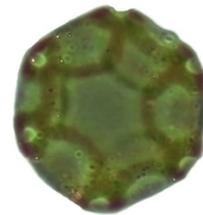
10



11



12



13

LÁMINA I. Variedad de granos de polen encontrados en los lacustres Villa Alegría, Puebla.

LÁMINA II. Lacustres Villa Alegría, Puebla.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. **Amaranthaceae tipo 1.** (Pb-10799-2, 96.9/12.4) ML (contraste de fases). Figura 2. **Amaranthaceae tipo 2.** (Pb-10808-1, 104.8/14.5) ML (contraste de fases). Figura 3. **Amaranthaceae tipo 3.** (Pb-10808-1, 101.9/6.4) ML (contraste de fases). Figura 4. **Amaranthaceae tipo 4.** (Pb-10808-1, 93.7/17.8) ML (contraste de fases). Figura 5. **Amaranthaceae tipo 5.** (Pb-10812-1, 93.7/4.3) ML (contraste de fases). Figura 6. **Amaranthaceae tipo 6.** (Pb-10814-1, 96.8/20.8) ML (contraste de fases). Figura 7, 8. **Anacardiaceae.** (Pb-10799-1, Pb-10802-única, Pb-10803-única, Pb-10804, 103.9/13, 103.6/10.9, 94.9/12.1) ML (contraste de fases). Figura 9. **Asteraceae tipo 1.** (Pb-10798-1, 100.6/19.7) ML (contraste de fases). Figura 10. **Asteraceae tipo 2.** (Pb-10799-1, 96.7/10.2) ML (contraste de fases). Figura 11. **Asteraceae tipo 3.** (Pb-10799-1, 92.7/15) ML (contraste de fases). Figura 12. **Asteraceae tipo 4.** (Pb-10799-1, 89.2/19.3) ML (contraste de fases). Figura 13. **Asteraceae tipo 5.** (Pb-10799-2, 96.1/4.9) ML (contraste de fases). Figura 14. **Asteraceae tipo 6.** (Pb-10833-1, 102/18.8) ML (contraste de fases). Figura 15. **Asteraceae tipo 7.** (Pb-10802-única, 109.3/11.4) ML (contraste de fases). Figura 16. **Asteraceae tipo 7.** (Pb-10799-2, 100.8/6) ML (contraste de fases). Figura 17. **Asteraceae tipo 8.** (Pb-10825-2, 98.3/17.8) ML (contraste de fases). Figura 18. **Betulaceae tipo 1.** (Pb-10798, 92.1/30) ML (contraste de fases). Figura 19. **Betulaceae tipo 2.** (Pb-10799-1, 103.3/23.3) ML (contraste de fases). Figura 20. **Betulaceae tipo 3.** (Pb-10808-1, 101.9/4.6) ML (campo claro). Figura 21. **Betulaceae tipo 4.** (Pb-10799, 97.8/10.2) ML (contraste de fases). Figura 22. **Betulaceae tipo 5.** (Pb- 10803-única, 102/7.9) ML (contraste de fases). Figura 23. **Triporado tectado.** (Pb-10812-1, 98.3/10.1), ML (contraste de fases). Figura 24. ML (campo claro). Figura 25. **Bignoniaceae.** (Pb-10833-1, 97.8/9.6) ML (contraste de fases).



LÁMINA II. Variedad de granos de polen encontrados en los lacustres Villa
Alegría, Puebla.

LÁMINA III. Lacustres Villa Alegría, Puebla.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. **Cactaceae.** (Pb-10806-única, 88.6/16.8) ML (contraste de fases). Figura 2. ML (campo claro). Figura 3. **Celtis** sp. (Pb-10802-única, 105.8/17.2) ML (contraste de fases). Figura 4. **Sterculiaceae.** (Pb-10826-2, 92.8/6.4) ML (contraste de fases). **Fabaceae.** Figura 5. **Acacia** sp. (Pb-10816-2, 103.3/5.4) ML (contraste de fases). Figura 6. **Mimosa** sp. (Pb-10815-3, 100.4/17.1) ML (contraste de fases). Figura 7. ML (campo claro). Figura 8. **Fabaceae.** (Pb-10816-2, 104/15) ML (contraste de fases). Figura 9, 10. **Fraxinus** sp. (Pb-10798-1, Pb-10798-2, Pb-10808-1, 92.1/30.1, 94.6/11) ML (contraste de fases). Figura 11. **Hedyosmum** sp. (Pb-10814-1, 99.8/23) ML (contraste de fases). Figura 12. ML (campo claro). Figura 13. **Inaberturado tectado psilado.** (Pb-10798, 91.3/20.6) ML (contraste de fases). Figura 14. **Juglandaceae.** (Pb-10817-2, 95.9/6.6) ML (contraste de fases). Figura 15. ML (campo claro). Figura 16. **Liquidambar** sp. (Pb-10808-1, 103.8/8.4) ML (contraste de fases). Figura 17. **Moraceae tipo 1.** (Pb-10831-2, 103/16.3) ML (contraste de fases).

10 μ m

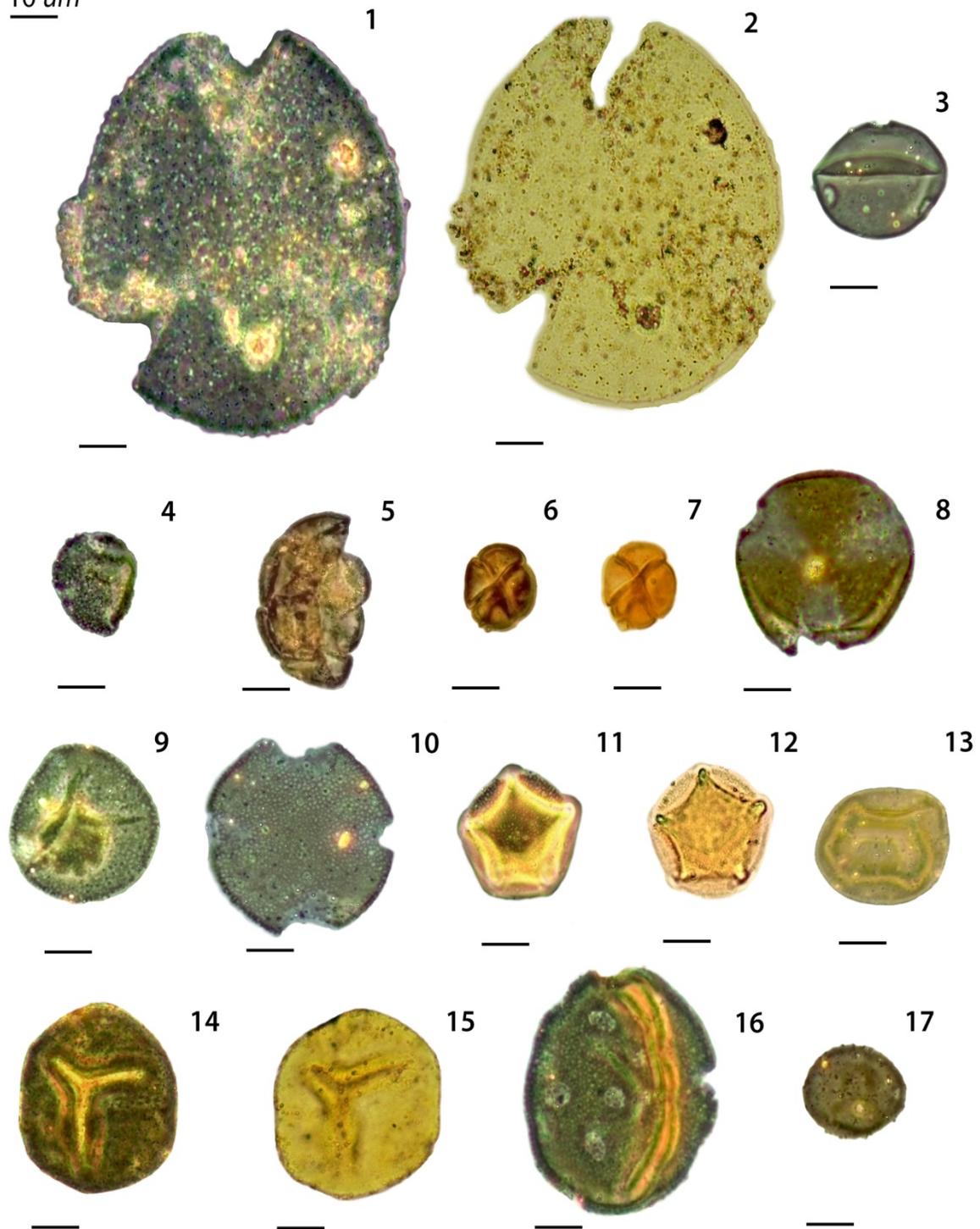


LÁMINA III. Variedad de granos de polen encontrados en los lacustres Villa Alegría, Puebla.

LÁMINA IV. Lacustres Villa Alegría, Puebla.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. **Moraceae tipo 2.** (Pb-10840-2, 95.8/8.2), ML (contraste de fases). Figura 2. ML (campo claro). Figura 3. **Myrtaceae tipo 1.** (Pb-10808-1,105.5/9) ML (contraste de fases). Figura 4. **Myrtaceae tipo 2.** (Pb-10800-1, 93/6) ML (contraste de fases). Figura 5. **Myrtaceae tipo 3.** (Pb-10808-1, 101/15.5) ML (contraste de fases). Figura 6. **Onagraceae.** (Pb-10805-única, 97.6/7.3) ML (contraste de fases). Figura 7. *Quercus* sp. (Pb-10809-única, 98.5/9.4) ML (contraste de fases). Figura 8. *Salix* sp. (Pb-10804-única, 100.6/15.8) ML (contraste de fases). Figura 9. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10805-única, 100.4/9.5) ML (contraste de fases). Figura 10. **Tricolporoidado tectado psilado tipo 1.** (Pb-10798, 108.5/6.6) ML (contraste de fases). Figura 11. **Tricolporado tectado psilado tipo 2.** (Pb-10798-1,101.5/32.9) ML (contraste de fases). Figura 12. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10810-1, 98.6/7) ML (contraste de fases). Figura 13 **Tricolporoidado tectado psilado.** (Pb-10811-1, 104.4/8.4) ML (contraste de fases). Figura 14. ML (campo claro). Figura 15. **Tricolporado subtectado estriado.** (Pb-10812-6, 96.9/6.4) ML (contraste de fases). Figura 16. **Tricolporado tectado psilado.** (Pb-10812-1, 97.7/10.2) ML (contraste de fases). Figura 17. ML (campo claro). Figura 18. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10812-1,98.7/12.6) ML (contraste de fases). Figura 19. ML (campo claro). Figura 20. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10812-1, 92.6/12.2) ML (contraste de fases). Figura 21. ML (campo claro). Figura 22. **Tricolporado tectado microreticulado.** (Pb-10815-1, 87.1/12.4) ML (contraste de fases). Figura 23. ML (campo claro). Figura 24. **Tricolporado tectado psilado.** (Pb-10816-2, 101.6/14) ML (contraste de fases). Figura 25. **Tricolporado tectado psilado.** (Pb-10832-1,15.4/98.5) ML (contraste de fases). Figura 26. ML (campo claro). Figura 27. **Tricolporado subtectado microreticulado.** (Pb-10826-1, 89.7/20.5) ML (contraste de fases). Figura 28. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10825-1, 94.7/8.9) ML (contraste de fases). Figura 29. ML (campo claro). Figura 30. **Tricolporado subtectado reticulado heterobrocado.** (Pb-10816, 94.5/13.7) ML (contraste de fases).

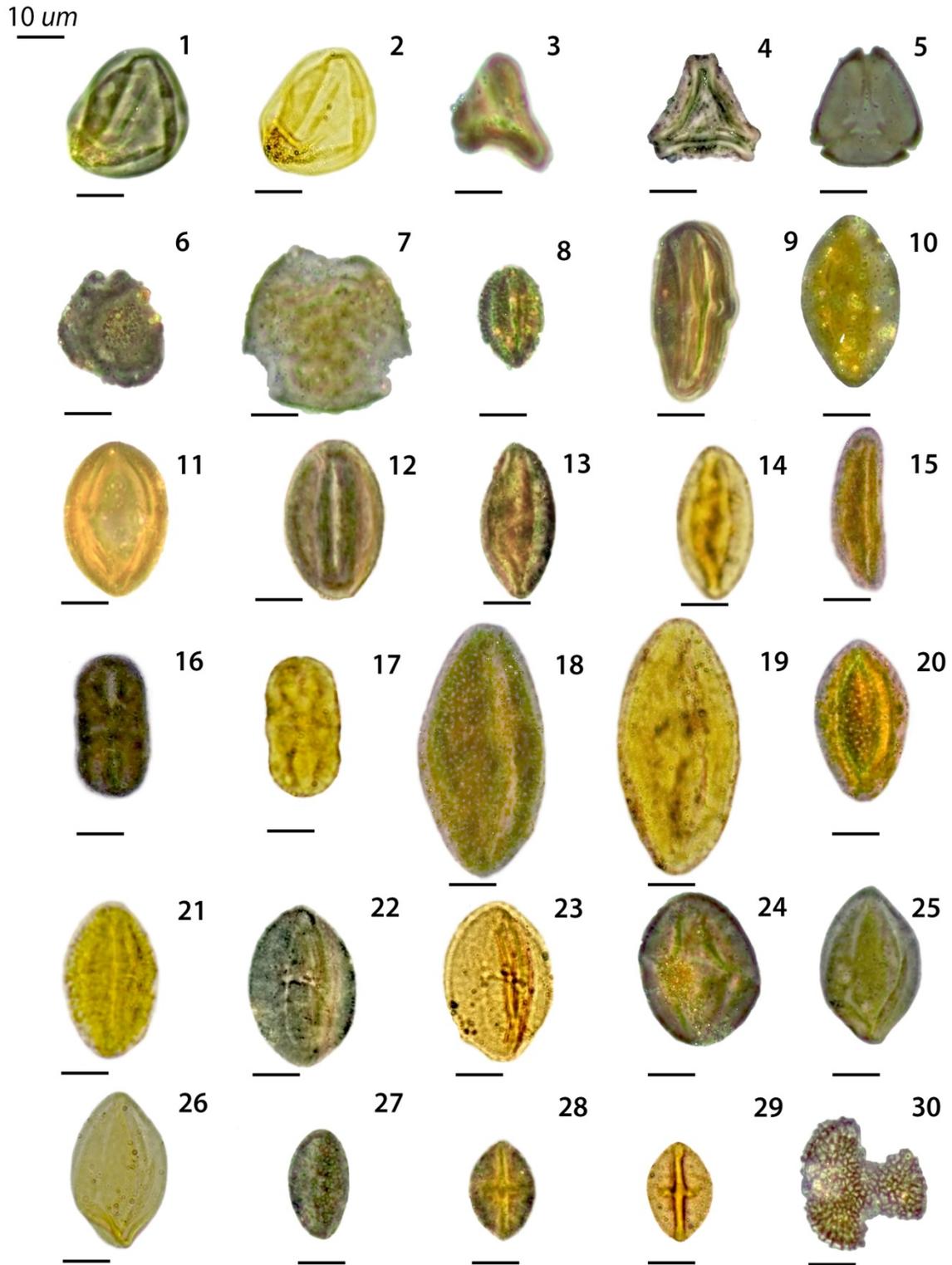


LÁMINA IV. Variedad de granos de polen encontrados en los lacustres Villa Alegre, Puebla.

LÁMINA V. Lacustres Villa Alegría, Puebla.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. **Tricolporado tectado verrugado.** (Pb-10836-1, 89.9/11.4) ML (contraste de fases). Figura 2. ML (campo claro). Figura 3. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10840-2, 97.7/27) ML (contraste de fases). Figura 4. ML (campo claro). Figura 5. **Tétrada indeterminada.** (Pb-10803-única, 97.6 /6.8) ML (contraste de fases) **GIMNOSPERMAS.** Figura 6, 7. **Cupressus-Juniperus-Taxodium.** (Pb-10798-1y Pb-10808-1,104.2/19.2, 91.3/6.7) ML (contraste de fases). Figura 8. **Pinus** sp. **tipo 1.** (Pb-10816-2, 100.5/19.6) ML (contraste de fases). Figura 9. **Pinus** sp. **tipo 2.** (Pb-10831-1, 105.2/12.9) ML (contraste de fases). Figura 10. **Pinus** sp. **tipo 3.** (Pb- 10798-1,88.9/13.4) ML (contraste de fases). Figura 11. ML (campo claro). Figura 12. **Cyatheaceae tipo 1.** (Pb-10815-1, 100.4/9.9) ML (contraste de fases). Figura 13. ML (campo claro). Figura 14. **Cyatheaceae tipo 2.** (Pb-10834-6, 96.4/22.9) ML (contraste de fases). Figura 15. ML (campo claro). Figura 16. **Cyatheaceae tipo 3.** (Pb-10816-1, 89/9.3) ML (contraste de fases). Figura 17. ML (campo claro). Figura 18. **Espora trilete rugulada con cíngulo.** (Pb-10812-1, 103.1/17.4) ML (contraste de fases). Figura 19. ML (campo claro). Figura 20. **Selaginella** sp. (Pb-10834-2, 102.3/10.8) vista proximal, ML (contraste de fases). Figura 21. Vista distal. Figura 22. **Espora monolete psilada.** (Pb-10821-1, 108.8/18.6) ML (contraste de fases). Figura 23. ML (campo claro). Figura 24. **Espora trilete psilada.** (Pb-10822-2, 16.1/12.3) ML (contraste de fases). Figura 25. **Espora trilete psilada.** (Pb-10809-única, 98/7.3) ML (contraste de fases).

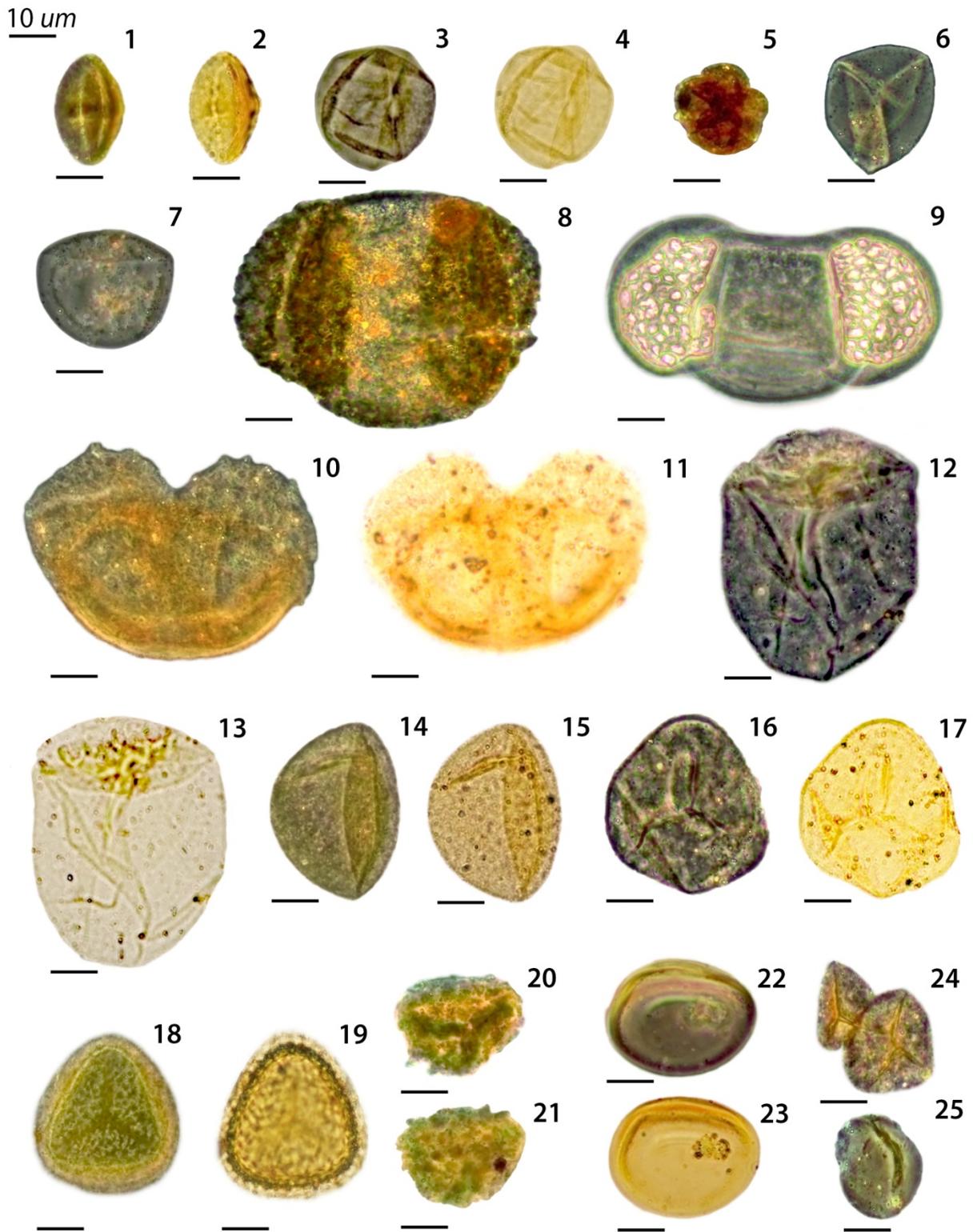


LÁMINA V. Variedad de granos de polen y esporas encontrados en los lacustres Villa Alegría, Puebla.

LÁMINA VI. Lacustres Villa Alegría (Puebla) y travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

Villa Alegría: Figura 1. **Rubiaceae?** (Pb-10834-4, 92.5/21.2) ML (contraste de fases). Figura 2. ML (campo claro).

Cerro Prieto: Figura 3. *Bursera fragrantissima*. (Pb-10905-1, 104.6/10.3). ML (contraste de fases). Figura 4. ML (campo claro). Figura 5. *Baculomonocolpistes* sp. (10894-3, 101.7/7) ML (contraste de fases). Figura 6. ML (campo claro). Figura 7. **Euphorbiaceae**. (10884-2, 104.4/21) ML (contraste de fases). Figura 8. ML (campo claro). Figura 9. **Labiatae**. (10894-2, 106.7/4.1) ML (contraste de fases). Figura 10. ML (campo claro).

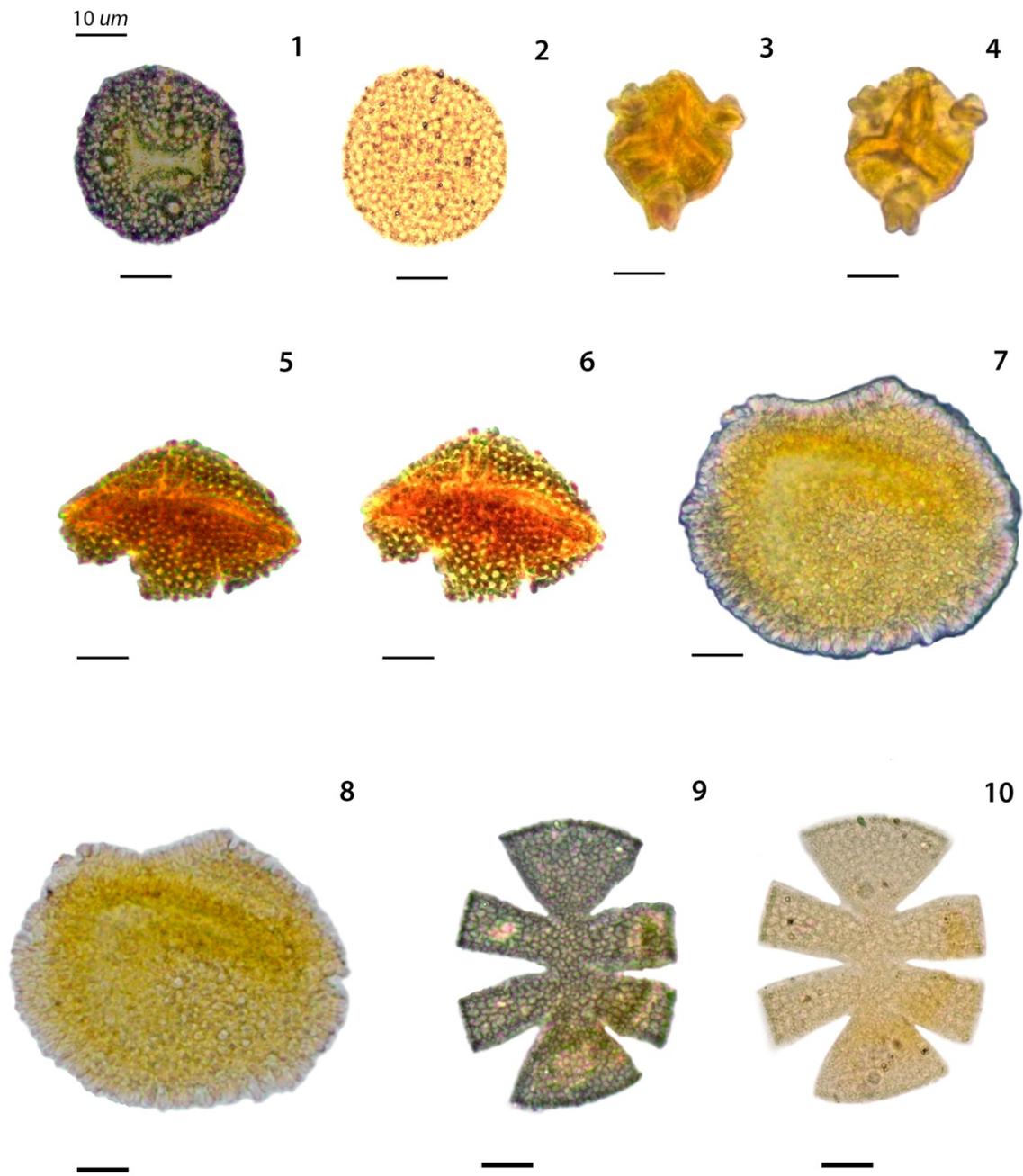


LÁMINA VI. Variedad de granos de polen encontrados en los lacustres Villa Alegría (Puebla) y los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

8.2.4 Palinozonas de los lacustres Villa Alegría.

8.2.4.1. Sección VA-1.

En la Figura 19-A se observa el diagrama del conjunto palinológico recuperado de esta sección, se identificaron dos picos de abundancia uno de la familia Anacardiaceae y otro del género *Bursera* sp. en la parte media de la sección; asimismo se observó otro pico de menor proporción correspondiente a la familia Fabaceae. En el análisis CONISS (Figura 20-A) se distinguieron claramente dos grandes palinozonas: la palinozona A en la parte inferior del diagrama, que se subdividió a su vez en la palinozona A1 con la menor diversidad de elementos. La palinozona A2 se caracterizó por Anacardiaceae y *Bursera* sp. En la parte superior del diagrama se observó la palinozona B, la cual quedó caracterizada por Asteraceae, *Celtis* sp. y Fabaceae.

8.2.4.2. Sección VA-2.

En el diagrama polínico de la sección VA-2 (Figura 20-B), se apreciaron, bien definidas, dos grandes palinozonas: la palinozona A en la base de sección y la palinozona B de la parte media hacia la cima. La palinozona A quedó caracterizada por *Fraxinus* sp., Betulaceae y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. En esta palinozona se observó la menor diversidad de elementos. La palinozona B se subdivide a su vez en la palinozona B1, la cual presentó dominancia de género *Fraxinus* sp. y baja diversidad. La palinozona B2 con la mayor diversidad de taxa quedo caracterizada por *Fraxinus* sp., Anacardiaceae y el género *Alnus* sp. La palinozona B se subdivide en la palinozona B1, la cual muestra la mayor diversidad, la palinozona B2 está caracterizada por una gran dominancia de *Fraxinus* sp. en la cima de la sección y en menor medida, *Quercus* sp., *Alnus* sp. y Anacardiaceae.

8.2.4.3. Sección VA-3.

El comportamiento del conjunto paleopalinológico de esta sección se puede apreciar en el diagrama polínico de la sección VA-3 (Figura 19 A-C). En la gráfica obtenida del análisis CONISS (Figura 20-C) para los conjuntos palinológicos recuperados de dicha sección, se apreciaron dos palinozonas bien definidas: la palinozona A en la base y la parte media de sección y la palinozona B hacia la cima. La palinozona A se subdividió a su vez en la palinozona A1 en la base de la sección y la palinozona A2 en la parte media de la sección. La palinozona A1 está caracterizada por la abundancia del género *Fraxinus* sp. y en menor proporción el género *Quercus* sp. y el género *Alnus* sp. La palinozona A2 se caracterizó por contener la mayor diversidad de elementos, está dominada por *Fraxinus* sp., seguido por la familia Asteraceae y en menor medida *Pinus* sp. y *Alnus* sp. La palinozona B quedó caracterizada por una escasez de elementos de los cuales solo destacan *Fraxinus* sp. y *Pinus* sp.

8.3. Análisis estadísticos de los lacustres Villa Alegría.

8.3.1. Riqueza, diversidad y equitatividad.

8.3.1.1 Riqueza.

La sección VA-1 presentó una riqueza total de 39 taxa (Tabla 1, Figura 21-A). La muestra con mayor riqueza corresponde a la muestra 6 (Pb-10803) con 17 taxa y a la muestra 1 (Pb-10798) con 16 taxa, en tanto que la muestra con menor riqueza corresponde a la muestra 7 (Pb-10804) y la muestra 10 (Pb-10807). La mayor riqueza se encuentra en la base y en el centro de la sección. La sección VA-2 presentó un número total de 47 taxa (Tabla 2, Figura 21-B). Las muestras con mayor número de taxa fueron la 5 (Pb-10812) con 27 taxa y la 8 (Pb-10815) con 26 taxa, en tanto que las de menor número de taxa fueron la 2 y 3 (Pb-10809 y Pb-10810) cada una con 6 taxa. La mayor riqueza se observó de la parte central hacia la cima de la sección (Figura 21-B). La sección VA-3 presentó 69 taxa (Tabla 3, Figura 21-C). Las muestras con mayor número de taxa fueron la muestra 16 (Pb-10834) con 29 taxa y la 15 (Pb-10833) con 23 taxa, en tanto que la 24 y la 25 (Pb-10842 y Pb-10843) tuvieron un taxón. La mayor riqueza de taxa se observó en la parte media de la sección, en tanto que la cima de la sección presentó valores de riqueza bajos.

8.3.1.2 Diversidad Shannon-Wiener.

Analizando la Tabla 1 y la Figura 21 se concluye que la muestra con mayor diversidad de la sección VA-1 corresponde a las muestras 4 (Pb-10801) con $H' = 2.67$, seguida por la muestra 1 (Pb-10802) con $H' = 2.59$, y la muestra 8 (Pb-10805) con $H' = 2.51$; en tanto que las muestras menos diversas fueron 7 y 10 (Pb-10804 y Pb-10807) en orden descendente. Los valores de diversidad no muestran una tendencia definida a lo largo de la sección. En la sección VA-2 (Tabla 2, Figura 21) la muestra con mayor diversidad corresponde a la muestra 5 (Pb-10812) con

$H' = 2.95$ y a las muestras 8 y (Pb-10815 y Pb-10816) con $H' = 2.82$ y $H' = 2.74$; en tanto que las muestras con menor índice de diversidad son la muestra 3 (Pb-10810) con $H' = 1.58$ y la muestra 3 (Pb-10809) con $H' = 1.58$. Los valores obtenidos de diversidad para esta sección se observaron bajos en la base y van incrementando de la parte media hacia la cima, disminuyendo ligeramente en la parte más alta de la sección. En general, los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener no mostraron una tendencia definida a lo largo de la sección 2. Del análisis de diversidad para la sección 3 (Tabla 3 y Figura 21) se concluyó que las muestras con mayor diversidad son la muestra 16 (Pb-10834) con $H' = 2.41$ y la muestra 14 (Pb-10832) con $H' = 2.26$; en tanto que las muestras menos diversas son las muestras 21, 24 y 25 (Pb-10839, Pb-10842, Pb-10843) con un índice de diversidad de $H' = 0$, $H' = 0.56$ y $H' = 0.69$ respectivamente. El 68% de las muestras tienen valores de diversidad menores a $H' = 2$. El polígono obtenido de los valores de diversidad (Figura 23) mostró que la mayor diversidad se encuentra en la parte media de la sección y desciende hacia la cima. En la transición de la parte media de la sección hacia la cima hay una caída abrupta de diversidad. En general los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener no mostraron una tendencia definida.

El valor más alto de diversidad se observó en la sección VA-2, el valor más bajo del índice de diversidad H' se observó en la sección VA-3 en la transición de la parte media hacia la cima de la sección con $H' = 0$. El promedio de los valores de diversidad para las tres secciones fue de $H' = 1.88$, el cual se considera un valor bajo, para la diversidad en continente, sin embargo, estos valores de diversidad pueden ser atribuidos al tipo de roca analizada (travertinos) pues como es sabido, el contenido de polen fósil es bajo.

8.3.1.3. Equitatividad de Pielou.

En la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría el índice de equitatividad no superó el 0.75 en todas las muestras (Figura 21). El valor más alto se observó en la muestra 4 (Pb-10801) con un valor de $J' = 0.73$ y la muestra 1 (Pb-10798) con un valor de $J' = 0.71$. Dichos valores expresan que los taxa registrados están ligeramente equitativos dentro de las muestras de los travertinos (los taxa se encuentran uniformemente representados). Los valores de equitatividad más bajos correspondieron a la muestra 7 (Pb-10804) con un valor de $J'=0.28$ y la muestra 10 (Pb-10807) con un valor de $J'= 0.36$. En general, los valores obtenidos para el índice de Pielou para la sección 1 de Villa Alegría son inferiores a 0.75 lo cual indica que los taxa encontrados en los conjuntos palinológicos son poco uniformes dentro de las muestras (algunos taxa o algún taxón dominan dentro de las muestras).

Los valores obtenidos del índice de equitatividad para la sección VA-2 fueron relativamente bajos, excepto para la muestra 5 (Pb-10812) con un índice de Pielou $J'=0.77$, seguido por la muestra 8 (Pb-10815) con un índice de $J'=0.73$ y la muestra 9 (Pb-10816) con un índice de $J'= 0.71$. Estos valores expresan la representación equitativa de los taxa encontrados para esta sección en las muestras de travertinos. Por el contrario, las muestras que presentaron los valores más bajos de equitatividad corresponden a las muestra 3 (Pb-10810) con un índice de $J'= 0.41$ y a la muestra 2 (Pb-10809) con un índice de $J'= 0.42$. En general, los valores obtenidos para el índice de Pielou para la sección VA-2 son inferiores a 0.8, lo cual indica que los taxa encontrados en los conjuntos paleopalinológicos no se encuentran uniformemente representados.

Para la sección VA-3 se observó que los valores de equitatividad de Pielou son bajos (inferiores a 0.6) y que solo cuatro muestras poseen valores iguales y superiores a 0.5. Estas

muestras son la 16 (Pb-10834) con $J' = 0.57$, la muestra 6 (Pb-10823) con $J' = 0.52$ y las muestras 8 y 22 (Pb-10825 y Pb-10840) ambas con un índice de Pielou $J' = 0.5$. La representación equitativa de los taxa encontrados para esta sección en las muestras de roca estudiadas es poca; es decir, solo algunos taxa predominan (Figura 21).

Tal es el caso del género *Fraxinus* sp., el género *Pinus* sp. y el género *Alnus* sp. que se encuentran muy bien representados en la base y parte media de la sección. Por el contrario, las muestras que presentaron los valores más bajos de equitatividad de Pielou corresponden a las muestras 21, 24 y 25 (Pb-10839, Pb-10842 y Pb-10843) con $J' = 0$, $J' = 0.13$ y $J' = 0.16$ respectivamente, en donde predomina una o dos especies. En la Figura 21-C se observó que los valores obtenidos de equitatividad de Pielou para la sección VA-3 no mostraron una tendencia definida y son bajos a lo largo de toda la sección.

El valor más alto que puede alcanzar este índice es 1, e indica que en los conjuntos palinológicos todas las especies son igualmente abundantes o se encuentran igualmente representadas. El valor más alto del índice de equitatividad de Pielou corresponde a la muestra 5 (Pb-10812) en la parte media de la columna estratigráfica de la sección VA-2, y el valor más bajo corresponde a las muestras 21 (Pb-10839) de la sección VA-3.

La sección con los valores más altos del índice de equitatividad de Pielou corresponden a la sección VA-2 y los valores más bajos se observaron en la sección VA-3. En general, los taxa registrados dentro de los conjuntos palinológicos de las tres secciones de los lacustres de Villa Alegría no están equitativamente representados, lo que se ve reflejado en el promedio del índice de equitatividad de Pielou para las tres secciones que es igual a $J' = 0.47$, un valor bajo. Estos valores pueden nuevamente estar relacionados solo con la tafonomía de los travertinos.

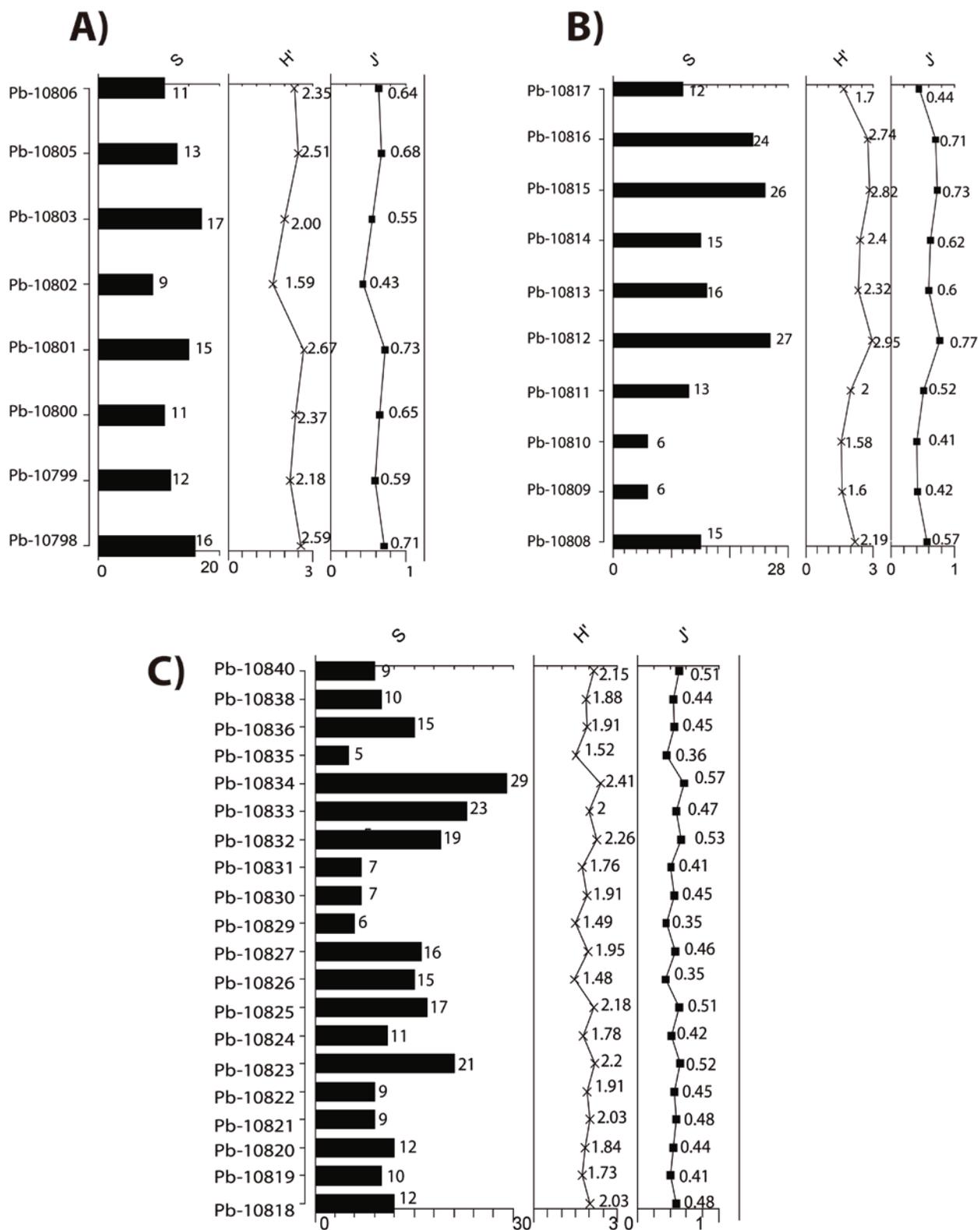


Figura 21. Diagramas de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H') y equitatividad de Pielou (J') de las secciones de los lacustres Villa Alegría A) VA-1, B) VA-2 y C) VA-3.

8.3.2. Análisis multivariados de los lacustres Villa Alegría.

8.3.2.1. Análisis de conglomerados.

8.3.2.1.1. Sección VA-1.

En el dendograma del análisis de la sección VA-1 (Figura 22) se observaron cuatro grupos (A, B, C y D) a la línea de corte. El grupo “A” integrado por *Bursera* sp., Agavaceae, *Ephedra* sp., Cactaceae y *Celtis* sp. En este grupo, se observaron taxa típicos de clima subtropical o semiárido (señalados con la barra verde en la Figura 22) y que pueden ser asignados a dos probables tipos de vegetación: el matorral xerófilo representado por dos géneros y dos familias que actualmente se distribuyen en éste tipo de vegetación y un bosque tropical caducifolio representado por todos los taxa del grupo excepto por *Ephedra* sp. El grupo “B” integrado por *Momipites* sp., *Salix* sp. *Selaginella* sp., Myrtaceae, Onagraceae, Betulaceae, Bombacaceae, *Liquidambar* sp. y Moraceae. Este grupo está constituido fundamentalmente por elementos florísticos que fueron asignados al bosque mesófilo de montaña (señalados con la barra azul marino en la Figura 22). El grupo “C” conformado por *Alnus* sp., Fabaceae, *Fraxinus* sp. y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, los cuatro elementos florísticos pueden ser asignados al bosque de galería (señalados con la barra naranja en la Figura 22) pero también podrían pertenecer al bosque mesófilo de montaña.

El grupo “D” compuesto por Amaranthaceae, *Quercus* sp, Poaceae, Cyatheaceae, Anacardiaceae, Asteraceae y *Pinus* sp. Algunos de estos elementos florísticos pueden ser asignados a un bosque de pino-encino (señalados con la línea rosa en la Figura 22) sin embargo, hay otros elementos en este grupo cuyas relaciones no parecen ser claras o son poco afines a este tipo de vegetación.

El primero es Cyatheaceae, una familia de helechos arborescentes, que son característicos del bosque mesófilo de montaña. Este taxón debería estar asignado al segundo grupo, sin

embargo, se ha observado que algunos elementos higrófilos del bosque mesófilo de montaña, penetran al bosque mixto de pino-encino, puesto que ambos tipos de vegetación forman un continuo con respecto a la humedad, es decir, se presentan en un gradiente altitudinal (López-Pérez *et al.*, 2011) de tal modo que este elemento posiblemente formó parte del bosque mesófilo de montaña y penetró en la transición con el bosque de pino-encino.

El otro elemento a considerar es la familia Anacardiaceae, los integrantes de esta familia, se distribuyen actualmente en climas cálidos-secos, pero al igual que en el caso anterior, se deben de considerar las transiciones y los gradientes de humedad entre el bosque de pino-encino y el bosque tropical caducifolio. Asimismo, debe de considerarse que en el valle de Tehuacán-Cuicatlán en su parte sur, ya en el estado de Oaxaca, hay una zona con bosque mesófilo de montaña y en la parte baja hay bosque tropical caducifolio, por lo que los resultados obtenidos para esta sección pueden sugerir que la paleoflora del Pleistoceno en la parte sur del valle presento un acomodo similar el observado en los travertinos de Cerro Prieto para esta sección.

De lo anterior se concluye que en la sección VA-1 se identificaron cuatro probables tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de galería y bosque de pino-encino y algunos elementos florísticos del actual matorral xerófilo.

8.3.2.1.2. Sección VA-2.

En el análisis del dendograma de la sección VA-2 (Figura 23) se formaron dos grandes grupos a la línea de corte (A y B). El grupo “A” integrado por Amaranthaceae, Moraceae, Myrtaceae, Betulaceae, *Alnus* sp., *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., Fabaceae, *Liquidambar* sp., Poaceae, Asteraceae, Cyatheaceae, Anacardiaceae, *Pinus* sp. y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*; estos elementos florísticos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña (señalados con la barra morada en la Figura 23).ya que son característicos de este tipo de vegetación y algunos de ellos como las moráceas, las mirtáceas, Betulaceae, *Liquidambar* sp. y *Quercus* sp., forman

actualmente parte importante como componentes del estrato arbóreo en este tipo de vegetación.; solo la familia Anacardiaceae fue de asignación dudosa. Actualmente, son pocos los miembros de esta familia reportados en la flora del bosque mesófilo de montaña, entre ellos esta *Toxicodendron* sp. el cual forma parte del estrato arbóreo (López-Pérez *et al.*, 2011), sin embargo, los granos de polen encontrados para la familia Anacardiaceae no pudieron ser asignados a este género con certeza, de modo que no se puede descartar la presencia de esta familia en el bosque mesófilo de montaña o que formó parte de otro tipo de vegetación.

El grupo “B” compuesto por *Liliacidites* sp, *Acacia* sp., Onagraceae, *Salix* sp. Juglandaceae, *Thomsonipollis* sp.?, *Selaginella* sp., *Hedyosmum* sp., *Celtis* sp., *Mimosa* sp., *Bursera* sp., *Triplanosporites* sp., *Momipites* sp., Sterculiaceae, *Abies* sp., Tiliaceae y Lycopodiaceae. Conjunto de elementos florísticos que no parecen presentar afinidades claras. De los diecisiete elementos florísticos que integran este grupo ocho pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña (Onagraceae, *Salix* sp., Juglandaceae, *Hedyosmun* sp., *Triplanosporites* sp., *Abies* sp., y Lycopodiaceae) y cinco elementos fueron asignados al bosque tropical caducifolio (Sterculiaceae, *Acacia* sp., *Celtis* sp., *Mimosa* sp., y *Bursera* sp.) de cuales, tres de ellos se forman parte de un subgrupo ubicado en la date media del grupo “B” (señalados con la barra verde en la Figura 23). De lo anterior podemos concluir dos posibles tipos de vegetación en la sección VA-2 de Villa Alegría: bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio. Probablemente en la transición de ambos tipos de vegetación, la existencia de bosques templados de *Abies* sp. y pino-encino.

8.3.2.1.3. Sección VA-3.

Del análisis de agrupamiento para la sección VA-3, se obtuvo el dendograma (Figura 24), en el que se observaron cinco grupos a la línea de corte (A y B). El grupo “A” en la parte superior quedó integrado por Fabaceae, Sterculiaceae, *Carya* sp., *Liliacidites* sp. y *Momipites* sp., Onagraceae, *Bursera* sp., Moraceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Brassicaceae, Juglandaceae, *Asplenium* sp., *Lophosoria* sp., Agavaceae, *Hedyosmum* sp., Labiatae, Ulmaceae, Malvaceae, *Salix* sp., Poaceae, *Abies* sp., *Polygonum* sp. y Rubiaceae, El grupo “B” compuesto por Betulaceae, *Alnus* sp., *Fraxinus* sp. *Liquidambar* sp., *Selaginella* sp., *Pinus* sp. Myrtaceae, Asteraceae, Amaranthaceae, *Quercus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y Cyatheaceae.

Las relaciones de los elementos que integran el grupos “A” no están del todo claras; de los 24 elementos florísticos que conforman este grupo, ocho fueron asignados al bosque tropical caducifolio como: Apocynaceae, *Bursera* sp., Rubiaceae, Sterculiaceae, Bignoniaceae, Brassicaceae y Agavaceae (Rzedowski y Calderón, 2013) y los dieciséis elementos florísticos restantes fueron asignados al bosque mesófilo de montaña; estos elementos no forman una agrupación clara en el análisis estadístico.

El grupo “B” contiene elementos florísticos que se encuentran actualmente en el bosque mesófilo de montaña y estos elementos no están agrupados del todo, sin embargo, con base en el actualismo se optó por asignarlos a este tipo de vegetación.

De lo anterior se concluye que para la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría se identificaron dos posibles tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio.

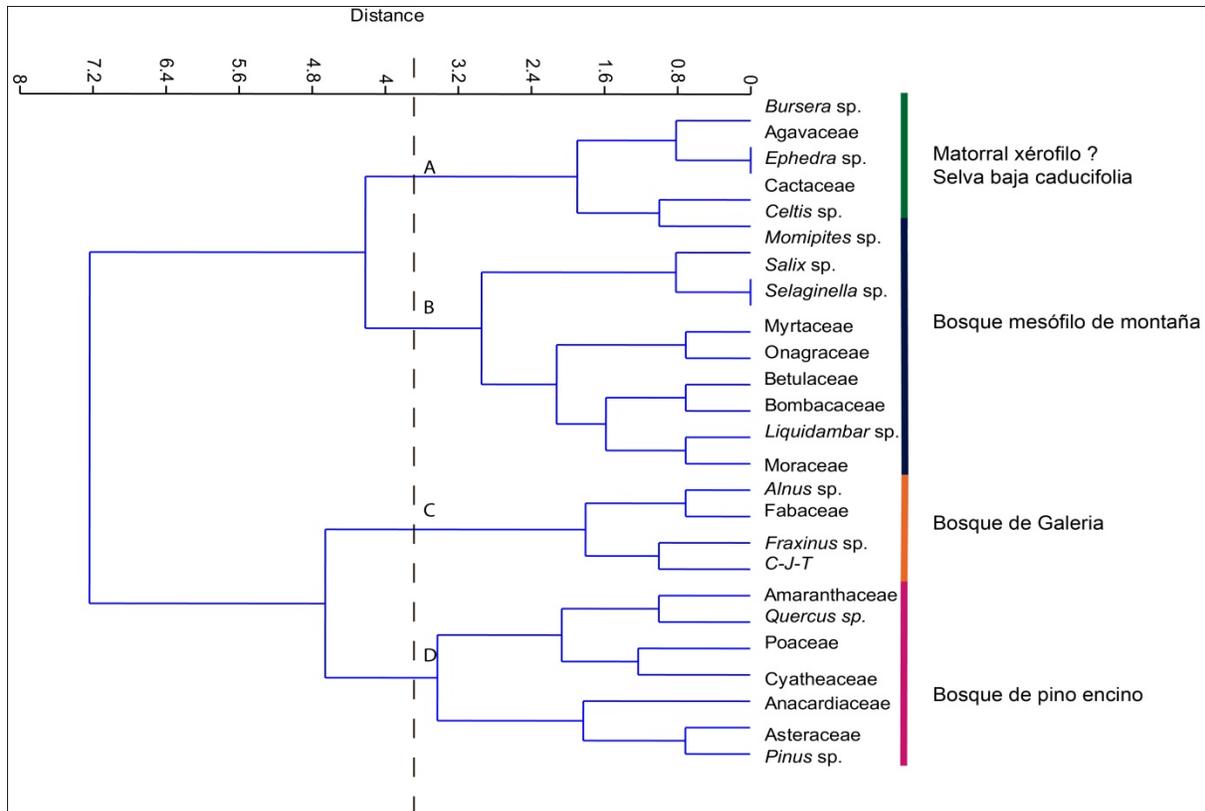


Figura 22. Dendrograma de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegre.

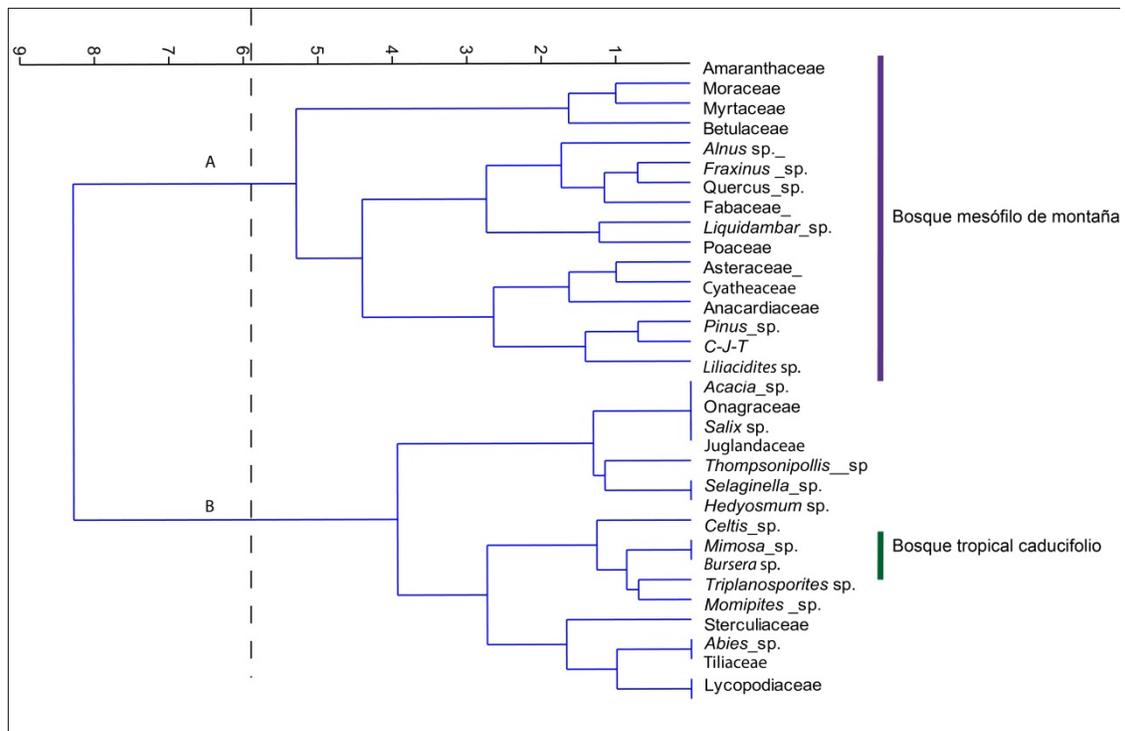


Figura 23. Dendrograma de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegre.

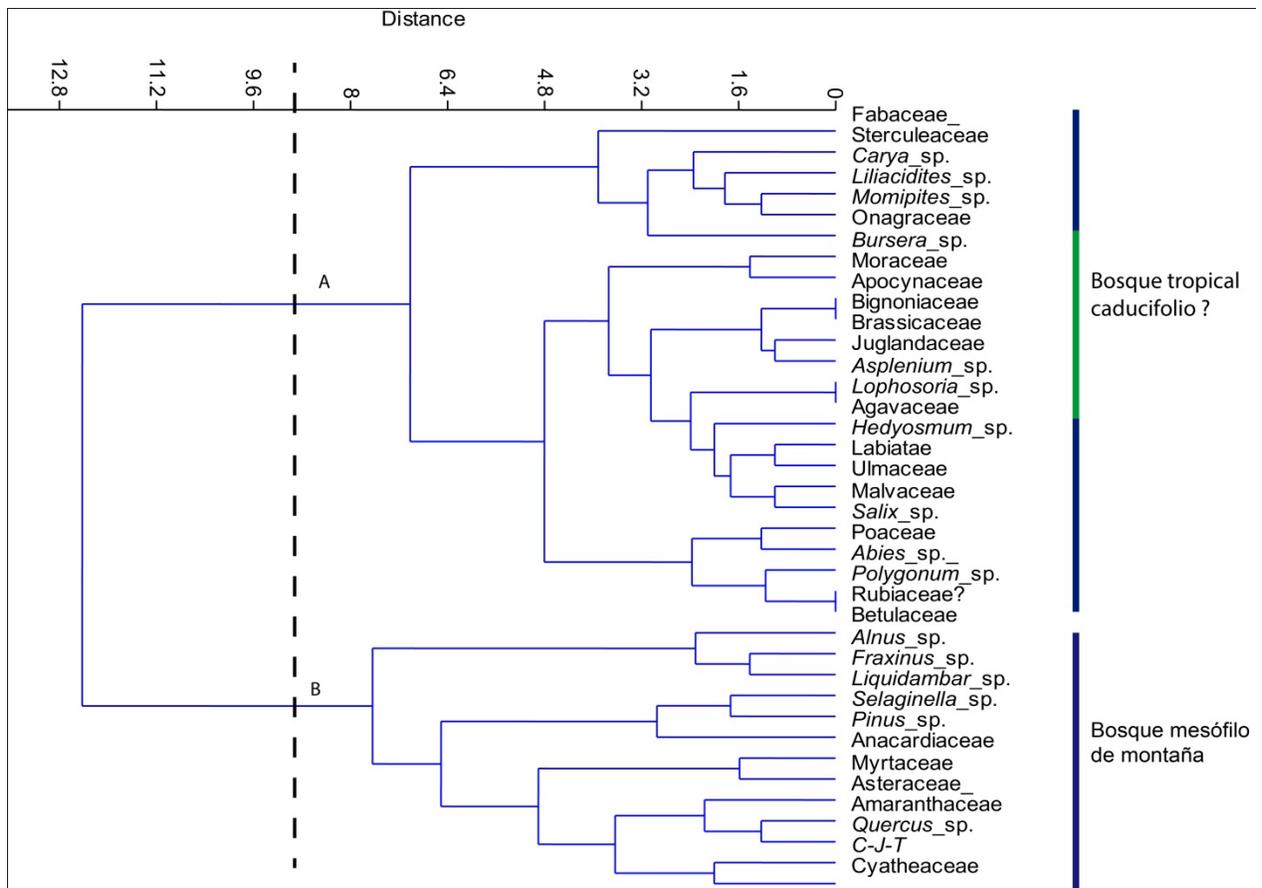


Figura 24. Dendrograma de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegre.

8.3.2.1.4 Análisis de conglomerados integral de los lacustres Villa Alegría.

En el dendograma (Figura 25) se identificaron cuatro grupos principales (A, B, C y D) y nueve subgrupos (1-9) a la línea de corte. El grupo “A” quedó integrado por *Alnus* sp., *Fraxinus* sp, Betulaceae, *Quercus* sp., Fabaceae y Myrtaceae. El grupo “B” quedó integrado por: Anacardiaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Liquidambar* y *Pinus* sp. El grupo “C” quedó compuesto por *Bursera* sp., Cactaceae, *Celtis* sp., Agavaceae, *Ephedra* sp., *Liliacidites* sp., *Carya* sp., *Poligonum* sp., Rubiaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Brassicaceae, Labiatae, Ulmaceae, *Acacia* sp., *Thomsonipollis* sp., Tiliaceae, Lycopodiaceae, Bombacaceae, Juglandaceae, *Asplenium* sp., *Lophosoria* sp., *Hedyosmum* sp., *Mimosa* sp. y *Triplanosporites* sp. El grupo “D” quedó compuesto por Poaceae, *Momipites* sp., Sterculiaceae, *Abies* sp., Cyatheaceae, Onagraceae, Moraceae, *Salix* sp. y *Selaginella* sp.

Los elementos florísticos contenidos en el grupo “A” y el “B” fueron asignados al bosque mesófilo de montaña (señalados con la barra azul en la Figura 25). En el grupo “C” resultó en particular interesante, puesto que de 25 elementos florísticos que lo integran, 7 elementos actualmente se encuentran en la vegetación que se encuentra distribuida en ambientes secos, de modo tal, que fueron asignados al bosque tropical caducifolio, estos elementos son: *Bursera* sp., Cactaceae, *Celtis* sp., Agavaceae sp, Apocinaceae y *Mimosa* sp.; parte de estos elementos florísticos también se encuentran actualmente en el matorral xerófilo, como son: Cactaceae, Agavaceae, *Mimosa* sp. y adicionalmente el género *Ephedra* sp. por lo que puede considerarse que probablemente formaron parte de un matorral xerófilo (no equiparable al actual matorral xerófilo del valle) aunque, es importante aclarar que ambos tipos de vegetación comparten varios taxa en común y que en muchas ocasiones sus diferencias no son muy claras y estriban tan solo en el tamaño de los individuos. Las relaciones florísticas de los 17 elementos florísticos restantes

del grupo “C” no están del todo claras puesto que algunos de ellos pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña intercalados con elementos que actualmente se distribuyen en climas que van de tropical-seco a semiáridos como los géneros *Acacia* sp, *Mimosa* sp., y la familia Bombacaceae; estos elementos posiblemente formaron parte del bosque tropical caducifolio. En la parte baja del grupo “C” se observaron varios taxa de esporas de Pteridophyta que sugieren un ambiente mucho más húmedo como *Lophosoria* sp., *Asplenium* sp., *Triplanosporites* sp., y Lycopodiaceae. Finalmente 7 de los nueve elementos florísticos del grupo “D” se distribuyen actualmente en el bosque mesófilo de montaña y son *Momipites* sp., *Abies* sp., Cyatheaceae, Onagraceae, Moraceae, *Salix* sp. y *Selaginella* sp.

Considerando los elementos florísticos observados en los conglomerados para cada una de las secciones y el análisis de conglomerados integral se puede concluir que los tipos de vegetación que posiblemente existieron cuando se depositaron los sedimentos de los lacustres Villa Alegría son: el bosque mesófilo de montaña, bosque de galería, bosque de pino encino, bosque tropical caducifolio y algunos elementos florísticos del actual matorral xerófilo.

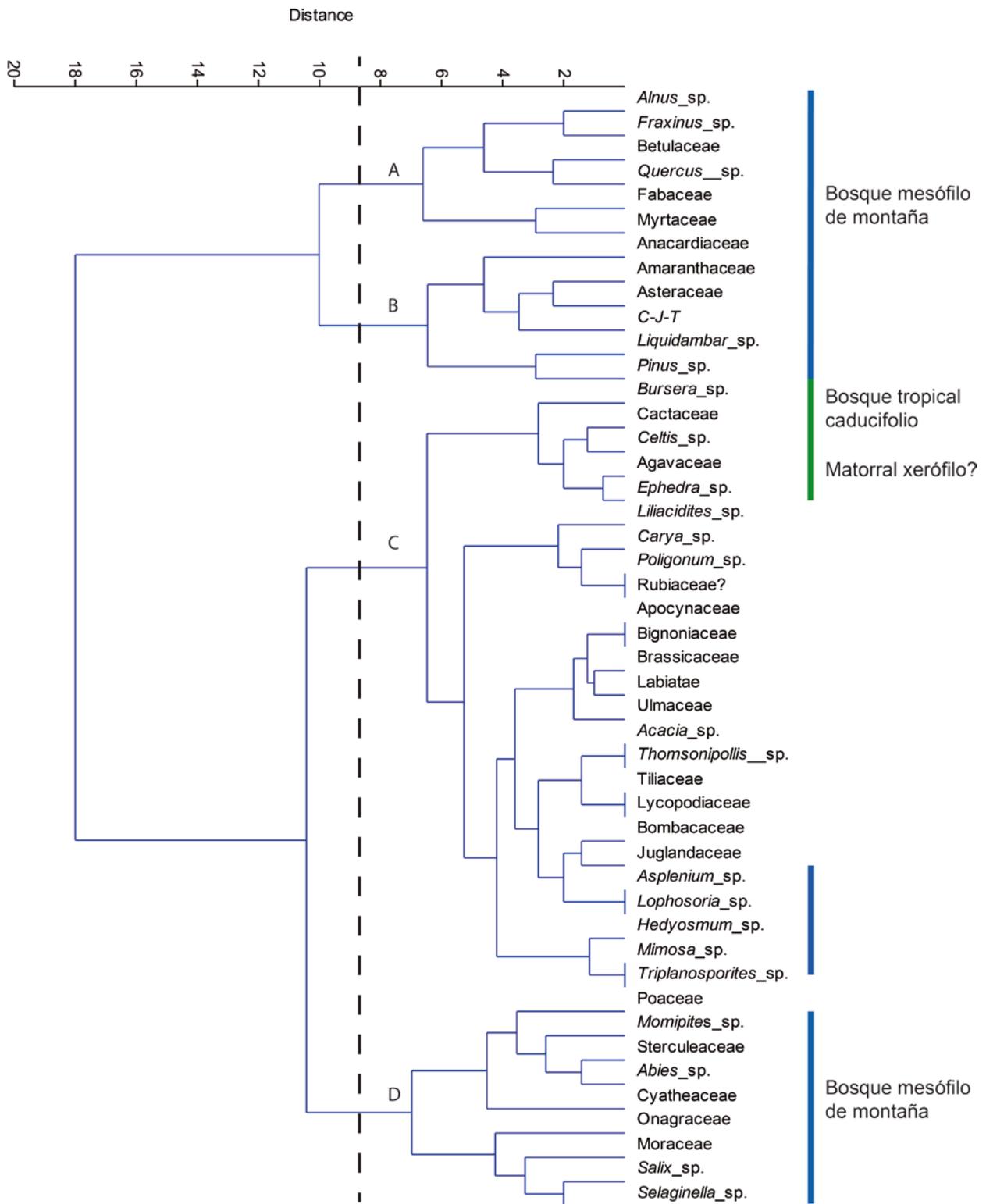


Figura 25. Dendrograma integral de los taxa recuperados dentro de los conjuntos paleopalinológicos de todas las secciones de los lacustres Villa Alegría.

8.3.3 Análisis de componentes principales de los lacustres Villa Alegría.

8.3.3.1. Sección VA-1.

En el gráfico de la Figura 26 se observaron cuatro grupos principales. En la parte superior en los cuadrantes I y III (valores positivos en el eje "Y" y valores negativos de "X") se apreció un conjunto de taxa que se asignaron al bosque mesófilo de montaña, integrado por: Moraceae, *Liquidambar*, Onagraceae, Bombacaceae, Betulaceae, Myrtaceae y *Celtis*. Entre los cuadrantes III y IV (valores positivos del eje X) se observó un conjunto de taxa que por su cercanía se asignó al bosque de galería, integrado por *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Fraxinus* sp., *Alnus* sp. y Fabaceae. En el cuadrante IV se observó un conjunto integrado por *Quercus* sp., *Pinus* sp., y Asteraceae, este conjunto se asignó al bosque de pino-encino. Finalmente en el cuadrante II hay un pequeño grupo de taxa que fueron asignados al bosque tropical caducifolio y al matorral xerófilo, estuvo integrado por *Bursera* sp., Agavaceae, *Ephedra* sp. y Cactaceae. Hay un conjunto de taxa que no fueron asignados a un tipo de vegetación en particular, sin embargo, probablemente son elementos florísticos que formaron parte del bosque mesófilo. Del análisis de este gráfico se concluye que en la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría posiblemente existieron cuatro tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña, bosque de galería, bosque de pino-encino, bosque tropical caducifolio y algunos elementos florísticos que sugieren la probable existencia de un matorral xerófilo que no es equiparable con el actual. Los grupos obtenidos por el análisis de componentes principales son consistentes con los resultados obtenidos del análisis de conglomerados.

8.3.3.2. Sección VA-2.

En el gráfico (Figura 27) se apreciaron cuatro agrupaciones. La primera agrupación se observó entre el cuadrante III (valores positivos del eje X) y contiene elementos todos ellos de

bosque mesófilo de montaña tales como *Quercus* sp., Poaceae, *Liquidambar* sp., Cyatheaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, *Pinus* sp., Fabaceae, Betulaceae, *Alnus* sp. y *Fraxinus* sp. El segundo grupo entre los cuadrantes IV, contiene también elementos del bosque mesófilo de montaña (Myrtaceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y Moraceae). Un pequeño conjunto en el cuadrante II constituido por los géneros *Celtis* sp., *Mimosa* sp. y *Bursera* sp. fue asignado al bosque tropical caducifolio. Un cuarto grupo en el cuadrante I (X negativo, Y positivo) integrado por *Selaginella* sp., Onagraceae, *Acacia* sp., *Liliacidites* sp., *Thomsonipollis* sp. y *Salix* sp. De los anteriores taxa, los dos primeros forman actualmente parte de la flora del bosque mesófilo de montaña y *Selaginella* sp. también se ha observado en vegetación semiárida y riparia. El género *Salix* sp. es característico de la vegetación riparia y está presente en el bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978), *Acacia* sp. es un género más representativo del bosque tropical caducifolio; de tal modo, que dentro de este grupo parecen estar dos o tres tipos de vegetación implícitos o no claramente diferenciados. De este análisis se desprende que para la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría se identificaron claramente dos posibles tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio, sin embargo, no se puede descartar la posible existencia de otras comunidades vegetales cuya composición florística fue muy diferente a las comunidades actuales.

8.3.3.3. Sección VA-3.

En el gráfico obtenido para sección VA-3 (Figura 28) se definieron tres grupos. El primer grupo ubicado entre los cuadrantes III y IV (valores del eje X positivos) estuvo integrado por: *Liquidambar* sp., *Pinus* sp., *Selaginella* sp., Cyatheaceae, Onagraceae, Asteraceae, Amaranthaceae, Myrtaceae, *Quercus* sp, *Cupressus-Juniperus Taxodium* y Betulaceae. Todos estos taxa fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. Un pequeño grupo quedó integrado

por *Alnus* sp y *Fraxinus* sp. y Betulaceae, en el cuadrante III y IV posiblemente formó parte de un bosque de galería, aunque, también puede ser asignado al bosque mesófilo de montaña. De existir un bosque de galería, se esperaría que la distancia de *Cupressus-Juniperus-Taxodium* a *Alnus* sp., fuera mínima, sin embargo, este taxa está más próximo a la familia Betulaceae; lo mismo se esperaría para el género *Salix* sp., por tanto, ambos taxa fueron asignados al bosque mesófilo de montaña, sin embargo, no puede descartarse la posible existencia del bosque de galería dentro de la cuenca. El tercer grupo ubicado entre los cuadrantes I y II quedó integrado por: Moraceae, *Salix* sp., Poaceae, *Abies* sp., *Carya* sp., Sterculiaceae, Fabaceae, *Momipites* sp, *Liliacidites* sp., Ulmaceae, Juglandaceae, *Hedyosmum* sp., Labiatae, Agavaceae y *Bursera* sp.; de los quince elementos florísticos que integran este grupo, catorce de ellos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña, exceptuando *Bursera* sp., que es un taxón característico del bosque tropical caducifolio. Las distancias entre ellos son muy cercanas. Este taxón podría sugerir la posible presencia de un bosque tropical caducifolio al momento de sedimentación de los lacustres Villa Alegría o que estos elementos florísticos formaron parte del bosque mesófilo de montaña durante el Plioceno-Pleistoceno.

8.3.3.4. Componentes principales, análisis integral de los lacustres Villa Alegría.

En el gráfico obtenido del análisis de componentes (Figura 29). Se definieron cuatro agrupaciones. En los cuadrantes III y IV una agrupación integrada por: Fabaceae, *Liquidambar* sp., Moraceae, Onagraceae, *Pinus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Asteraceae, Betulaceae, Amaranthaceae, Anacardiaceae, *Momipites* sp., Cyatheaceae, Poaceae y *Selaginella* sp. Esta agrupación contiene elementos florísticos que fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. En el cuadrante III (valores positivos del eje X) una segunda agrupación integrada por: *Alnus* sp. y *Fraxinus* sp.; todos estos taxa posiblemente formaron parte de dos tipos de vegetación: bosque

mesófilo de montaña y bosque de galería, sin embargo, fueron asignados al bosque de galería. En el cuadrante II (valores negativos del eje X y Y) se observó una agrupación integrada por: *Hedyosmum* sp., *Carya* sp., *Liliacidites* sp., *Abies* sp., y Sterculiaceae, estos taxa fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. Finalmente, entre el cuadrante I y II se observó una agrupación integrada por Bombacaceae, *Celtis* sp., *Bursera* sp., Agavaceae, Cactaceae, *Ephedra* sp., Ulmaceae, *Salix* sp., Bignoniaceae, *Asplenium* sp., *Thomsonipollis* sp., *Mimosa* sp., Juglandaceae, Lycopodiaceae, Tiliaceae y *Triplanosporites* sp. Este grupo es de particular interés porque hay elementos florísticos del bosque tropical caducifolio como *Bursera* sp., Cactaceae, *Celtis* sp., Bombacaceae, Cactaceae, Agavaceae, *Mimosa* sp. y algunos de estos elementos florísticos actualmente también se distribuyen en matorral xerófilo como Cactaceae, Agavaceae, *Mimosa* sp. y *Ephedra* sp., siendo difícil excluir estos elementos florísticos de uno de los dos tipos de vegetación.

Además, en este grupo se observaron elementos que actualmente tienen requerimientos de más humedad como *Lophosoria* sp., *Asplenium* sp., *Triplanosporites* sp. y Lycopodiaceae, los cuales, posiblemente formaron parte del bosque mesófilo de montaña. De este análisis se puede concluir que los posibles tipos de vegetación presentes cuando se depositaron los lacustres Villa Alegría son: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de galería, bosque tropical caducifolio y la presencia en los conjuntos palinológicos que de algunos elementos florísticos que podrían sugerir la probable existencia de un matorral xerófilo.

PC de la sección VA-1 de Villa Alegre.

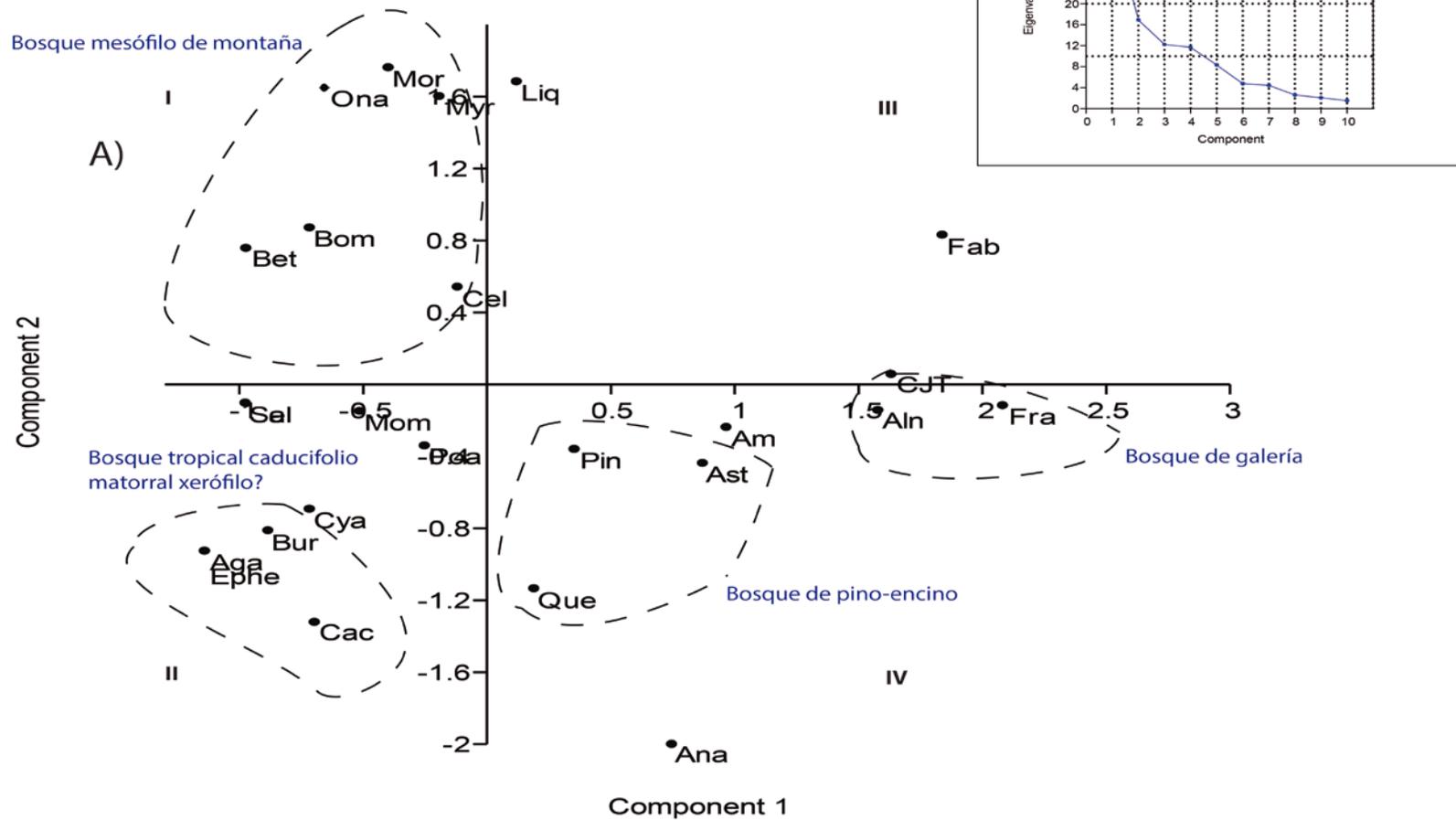


Figura 26. A) gráfico de componentes principales 1 y 2, de la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegre. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).

PC de la sección VA-2 de Villa Alegría.

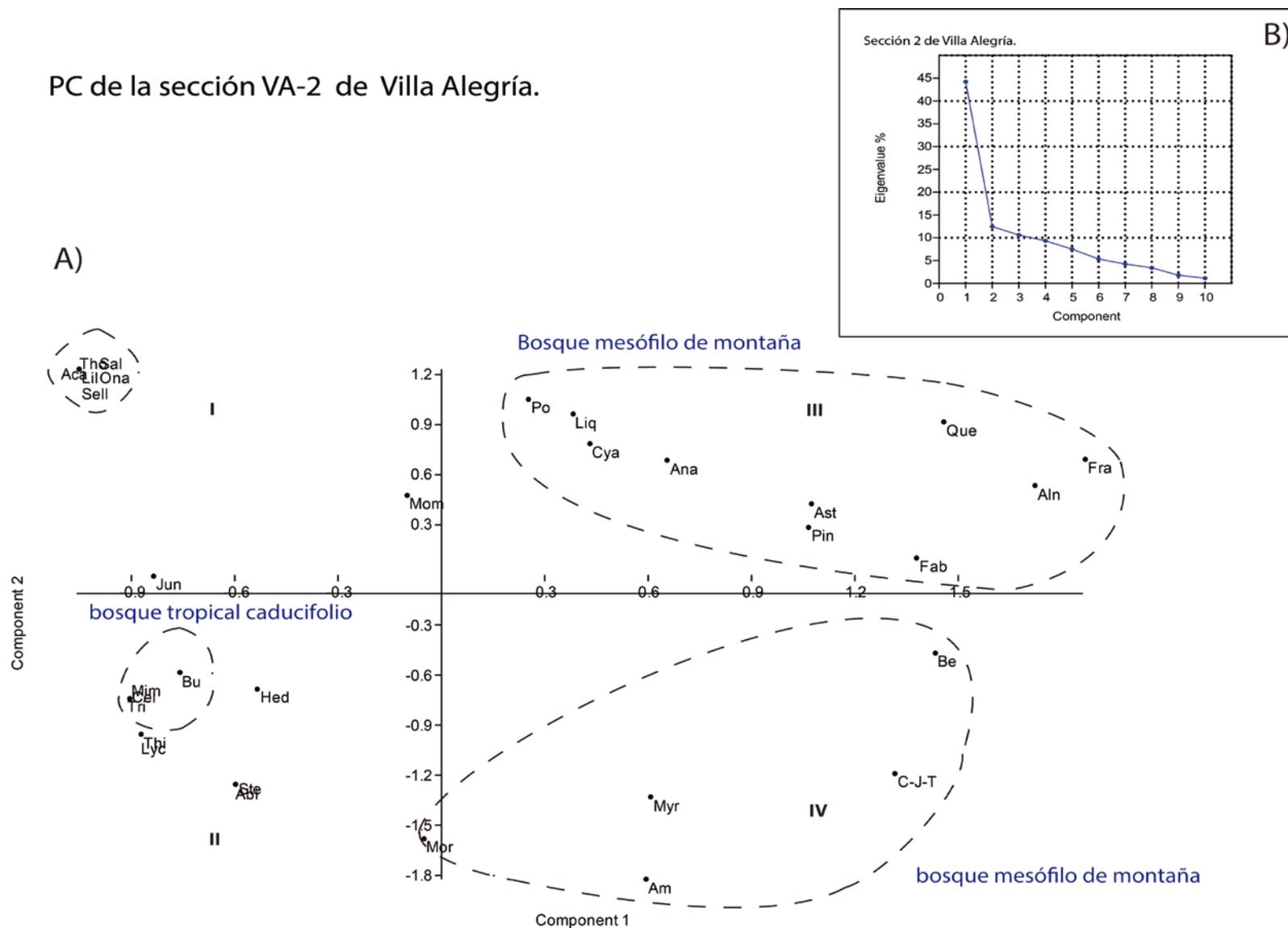


Figura 27. A) gráfico de los componentes principales 1 y 2 de la sección VA-2 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).

PC de la sección VA-3 Villa Alegría.

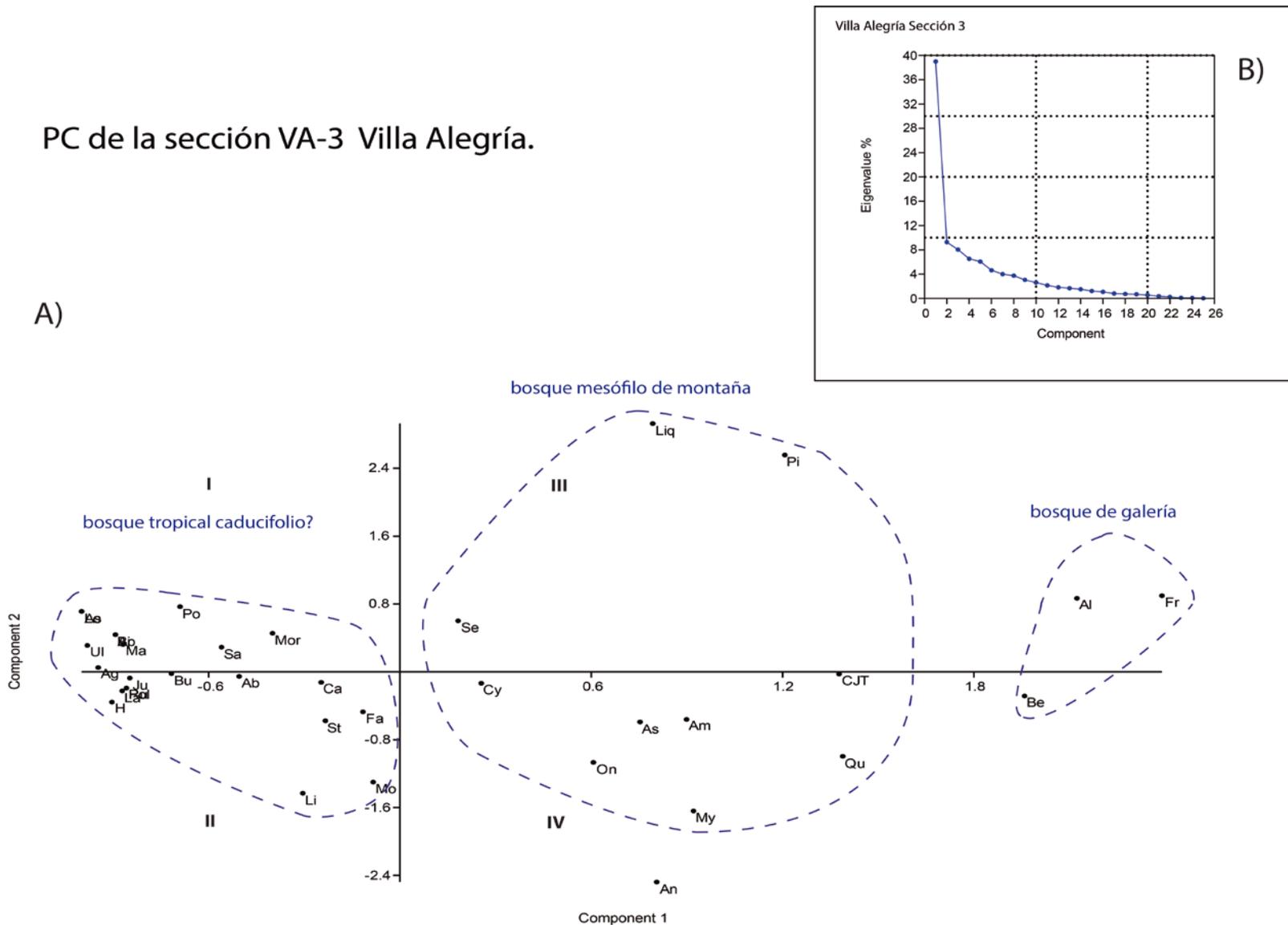


Figura 28. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la secciónVA-3 de los lacustres Villa Alegría. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. significado de las abreviaturas).

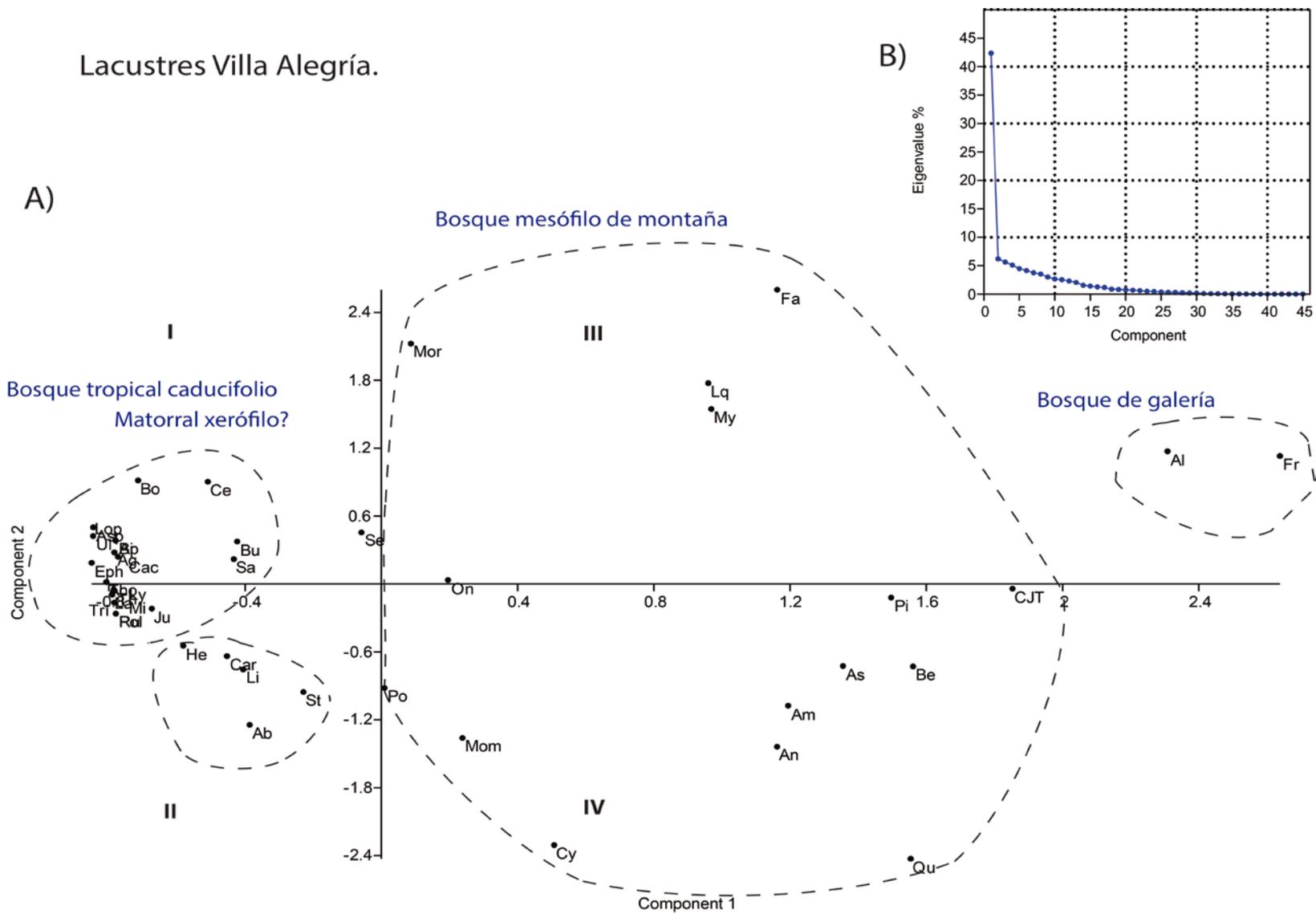


Figura 29. A) gráfico del análisis de componentes principales 1 y 2 de los lacustres Villa Alegría. B) Porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).

8.4. Conjuntos paleopalinológicos de los travertinos Cerro Prieto.

Al igual que en los lacustres Villa Alegría, las rocas objeto de estudio de la localidad de Cerro Prieto, son travertinos constituidos por carbonatos de calcio y el hallazgo de polen y esporas en estas rocas es excepcional. Afortunadamente, en todas las muestras se recuperó polen muy bien preservado y en cantidades mayores a las esperadas, sobre todo en las secciones CP-1, CP-3 y CP-5, donde algunas muestras destacan por la abundancia de palinomorfos (Tablas 4-8).

Del total de las muestras analizadas, se contaron 14,935 palinomorfos correspondientes a las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto. De los cuales 12,009 corresponden a algas, 403 a fungosporas y 2,546 granos de polen y esporas. En las muestras analizadas de la sección CP-1 se contabilizaron un total de 3,785 palinomorfos de los cuales 2,781 corresponden a algas, 312 a fungosporas y 692 a granos de polen y esporas.

En las muestras de la sección CP-2 se contabilizaron 4,714 palinomorfos de los cuales 4,363 corresponden a algas, 17 a fungosporas y 334 a granos de polen y esporas, en tanto que para las muestras analizadas de la sección CP-3 se contabilizaron 2,447 palinomorfos de los cuales 1,650 corresponden a algas y 827 a granos de polen y esporas, siendo esta, la sección más rica en cuanto al contenido de polen y esporas de esta localidad. En la sección CP-4 se contabilizaron 2,543 palinomorfos en total de los cuales 2,199 corresponden a algas, 70 a fungosporas y 267 a granos de polen y esporas. Para la sección CP-5 se contabilizaron 1,446 palinomorfos en total de los cuales 1,016 corresponden a algas, 426 a granos de polen y esporas y 4 a fungosporas.

De lo anterior se desprende lo siguiente: la sección con mayor contenido de palinomorfos en relación con el resto de las secciones de los travertinos Cerro Prieto, fue la sección CP-2 y la que presentó menor contenido fue la sección CP-5. La sección con mayor contenido de polen y esporas fue la sección CP-3 y la que presentó menor contenido fue la sección CP-4. La sección

con mayor contenido de algas fue la sección CP-2 y la que contuvo menos fue la sección CP-5; en tanto que la sección con mayor contenido de fungosporas fue la sección CP-1 y la de menor contenido fue la sección CP-3. En general, la sección que presentó menor número en cuanto a sus contenidos de palinomorfos fue la sección CP-4. En la sección CP-3 se observó una menor cantidad de palinomorfos que en la sección CP-2 de la misma localidad, sin embargo, la sección CP-3 presentó mayor contenido de polen y esporas, así como un mayor número de taxa observados en relación con el resto de las secciones. En cuanto al grado de preservación del polen, se observó polen y esporas en perfectas condiciones en todas las secciones, destacando el polen encontrado en la sección CP-2 y algunos taxa de la sección CP-3, los cuales muestran todas sus características morfológicas. Así mismo, se observó que el polen recuperado de los travertinos Cerro Prieto, está mejor preservado que el polen recuperado de los lacustres Villa Alegría, el cual se observó mucho más mineralizado (Láminas I a XI). El contenido de palinomorfos recuperados de los travertinos Cerro Prieto es inferior al contenido recuperado de los lacustres Villa Alegría. Sin embargo, el contenido de polen y esporas fue mayor dentro de los conjuntos palinológicos recuperados de los travertinos Cerro Prieto (2,464 granos de polen y esporas) en comparación con los de los lacustres Villa Alegría (2,298 granos de polen y esporas). Un comportamiento similar se observó en el contenido de algas en ambas localidades y en cuanto al contenido de fungosporas, en los lacustres Villa Alegría superaron con mucho las observadas dentro de los conjuntos palinológicos recuperados de los travertinos Cerro Prieto.

8.4.1 Sección CP-1.

Para la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto, se analizaron un total de 15 muestras (Pb-10859 a Pb-10873), (Figura 14). Se revisaron varias laminillas por muestra; todas fueron positivas excepto la muestra Pb-10871, muy cercana a la cima de la sección. En los conjuntos

paleopalínológicos recuperados de las muestras analizadas de esta sección, se contabilizaron un total sesenta y cinco taxa de los cuales cincuenta corresponden a angiospermas, cuatro taxa a gimnospermas, diez taxa a esporas, cinco tipos de algas y diez tipos de fungosporas. (Tabla 4; Láminas VI a XI). En el conjunto paleopalínológico destacan por su abundancia en la parte media de la sección *Pinus* sp. y las leguminosas; en menor proporción *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. Destacan algunos elementos como Agavaceae, *Fuchsia* sp., *Triplanosporites* sp. y *Laevigatosporites* sp. por su grado de preservación.

8.4.2. Sección CP-2.

En esta sección se analizaron un total de 10 muestras (Pb-10874 al Pb10883), (Figura 15). Se revisaron varias laminillas para cada una de las muestras. Todas las muestras fueron positivas. Se contabilizaron un total de treinta y cuatro taxa de los cuales diecinueve taxa corresponden a angiospermas, tres taxa de Gimnospermas, seis taxa de esporas, cuatro tipos de algas y dos tipos de fungosporas. Destaca la abundancia de *Fraxinus* sp., sobre todo de la parte media a la cima, seguido por la familia Betulaceae que se observó más abundante en la parte alta de la sección en tanto que *Pinus* sp. fue más abundante en la parte media de la sección CP-2 (Tabla.5). Además, se observó un elemento florístico que no fue registrado en la sección CP-1 y que corresponde al género *Yucca* sp., este taxón tiene una presencia importante en el matorral xerófilo y en las partes altas del Mexical, así como en los izotales, sugiriendo la posible existencia de este tipo de vegetación o de zonas con cierto grado de aridez, este taxón también tiene presencia en el bosque tropical caducifolio y en las partes altas del Mexical, por lo que no puede considerarse como un taxón característico de un tipo de vegetación en particular; por otro lado, el número de taxa observados en esta sección fue mucho menor que el número de taxa observados para la sección CP-1.

8.4.3. Sección CP-3.

En esta sección se analizaron un total de 9 muestras (Pb-10884 al Pb-10892) (Figura 16); todas fueron positivas. En los conjuntos paleopalinológicos recuperados de esta sección se contaron un total de noventa y ocho taxa de los cuales cincuenta y siete corresponden a polen de angiospermas, tres taxa a gimnospermas, veintisiete a esporas, cuatro tipos de algas, y seis fungosporas indeterminadas (Tabla 6).

El conjunto paleopalinológico de esta sección, estuvo dominado por las algas, sin embargo se observaron algunos picos de abundancia, destacando el género *Bursera* sp. en la base. Además, se observó polen de los géneros *Quercus* sp., *Pinus* sp. y *Fraxinus* sp. en menor medida, pero que también tienen una buena presencia dentro de los conjuntos paleopalinológicos. La presencia de algunos elementos florísticos en esta sección son de particular interés porque pueden considerarse como indicadores climáticos, tal es el caso de la variedad de esporas de Cyatheaceae que sugieren un ambiente húmedo (Pérez-Paredes *et al.*, 2014); esta variedad de esporas no fue observada en las demás secciones de Cerro Prieto, ni en las secciones de los lacustres Villa Alegría. Destacó la presencia de *Hedyosmum* sp., taxón que solo fue observado en esta sección y en la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto. Actualmente este género habita en el bosque mesófilo de montaña. Además en esta sección en particular, se observó que el número de esporas fue aumentando hacia la cima (Figura 16) sugiriendo un aumento en las condiciones de humedad.

8.4.4 Sección CP-4.

En esta sección se analizaron un total de 10 muestras (Pb-10893 al Pb-10902) (Figura 17). Todas las muestras fueron positivas. En los conjuntos paleopalinológicos recuperados de esta sección se contaron un total de cuarenta y siete taxa de los cuales treinta y seis taxa corresponden

a angiospermas, tres taxa a gimnospermas, cinco taxa de esporas, dos taxa de Algas, una diatomea y varias fungosporas indeterminadas (Tabla 7).

Se observó que el contenido polínico de las muestras fue muy bueno en la base y parte media de la sección y se fue reduciendo hacia la cima (Figura 17). Además, el conjunto paleopalinológico fue dominado por la gran cantidad de algas, sin embargo, en el conjunto de polen y esporas destacan tres picos de abundancia, el primero de ellos es de *Fraxinus* sp., en la base de la sección, el segundo corresponde a la familia Betulaceae. En menor medida se observaron los géneros *Alnus* sp., *Quercus* sp. y *Pinus* sp. El mayor contenido de taxa se concentró hacia la base de la sección. Destaca el género *Ageratina* sp. que no fue observado en otras secciones. Por otra parte, se observaron tricomas en las muestras Pb-10898 y Pb-10902 posiblemente pertenecientes al género *Quercus* sp. (Penas *et al.*, 1994). Estos tricomas no fueron observados en otras muestras de los travertinos de Cerro Prieto ni en las muestras analizadas de los lacustres Villa Alegría, sugiriendo que este género tenía una presencia importante en la flora regional.

8.4.5. Sección CP-5.

En esta sección se analizaron un total de 5 muestras (Pb-10903 al Pb-10907) (Figura 18); todas las muestras fueron positivas; varias de ellas, con buen contenido de polen y esporas. Se identificaron un total de cuarenta y tres taxa, de los cuales, treinta y uno corresponden a angiospermas, tres taxa a gimnospermas, ocho taxa a esporas y dos taxa de algas (Tabla 8).

La mayor diversidad de taxa se observó en la parte baja y media de la sección y va disminuyendo hacia la cima. Los conjuntos palinológicos estuvieron dominados por las algas (Figura 31) pero destacan algunos picos de abundancia de polen como los géneros *Pinus* sp.,

Quercus sp. y en menor proporción el género *Alnus* sp., los primeros dos géneros sugieren la presencia de un bosque de pino-encino, en tanto que *Alnus* sp. podría estar relacionado con cuerpos de agua permanentes. Dentro de los conjuntos paleopalinológicos destaca la presencia de *Bursera fragrantissima*, especie fisonómica del bosque tropical caducifolio en la cuenca del Balsas (Rzedowski *et al.*, 2004; 2005).

A diferencia de las otras secciones analizadas, se observó que la mayor abundancia de polen y esporas se concentró en la parte baja de la sección, y el número de taxa recuperados es mucho menor que en las secciones CP-2 y CP-3 de esta localidad. Este comportamiento puede estar relacionado con cuestiones de tafonomía (el ambiente y la forma en que se fosilizó el polen) propias del travertino. La escases puede deberse a que esta sección se encuentra en la parte más alta de los afloramientos y sugiere que cuando se depositaron los travertinos de los niveles superiores, probablemente se presentó un periodo de menor humedad, que afectó a la flora local, y posiblemente originó un cambio en la vegetación con una disminución de taxa y un aumento de polen de pino y encino. Las primeras dos muestras que se encuentran en la base de la sección presentan bandas de tonos cafés a negros, sugiriendo un mayor aporte de materia orgánica y por tanto, de polen.

8.4.5.1. Sección compuesta.

La sección compuesta quedó integrada por las secciones CP-3, CP-4 y CP-5 de los travertinos Cerro Prieto. En el diagrama polínico obtenido de la fusión de los conjuntos paleopalinológicos recuperados de las tres secciones (Figura 32) se observó que destaca la abundancia de *Bursera* sp. en la base y de *Pinus* sp. en la cima del diagrama, seguido por los géneros *Quercus* sp., *Fraxinus* sp. y *Alnus* sp; así como de las familias Asteraceae y Fabaceae.

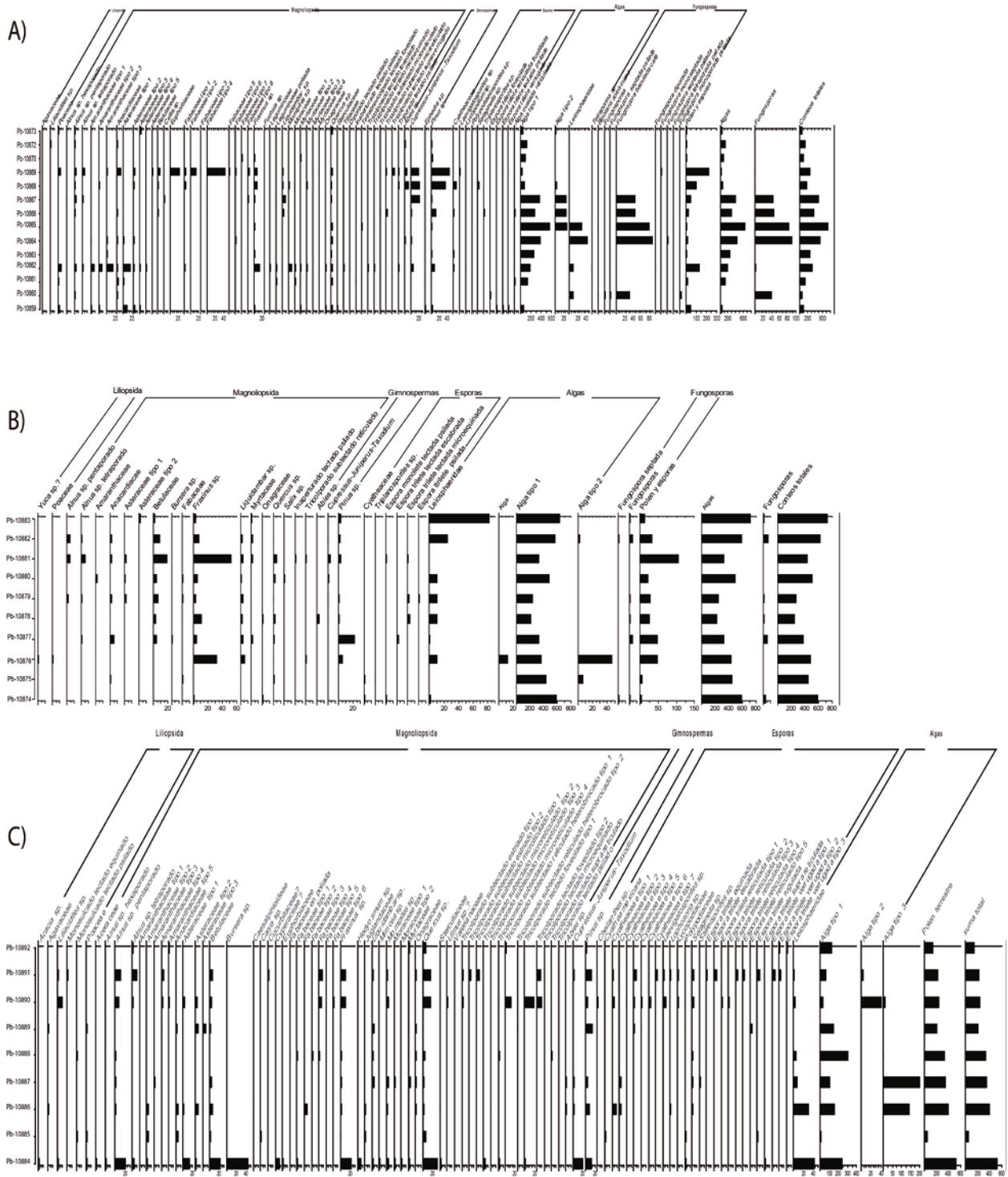


Figura 30. Diagramas polínicos de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2 y C) sección CP-3.

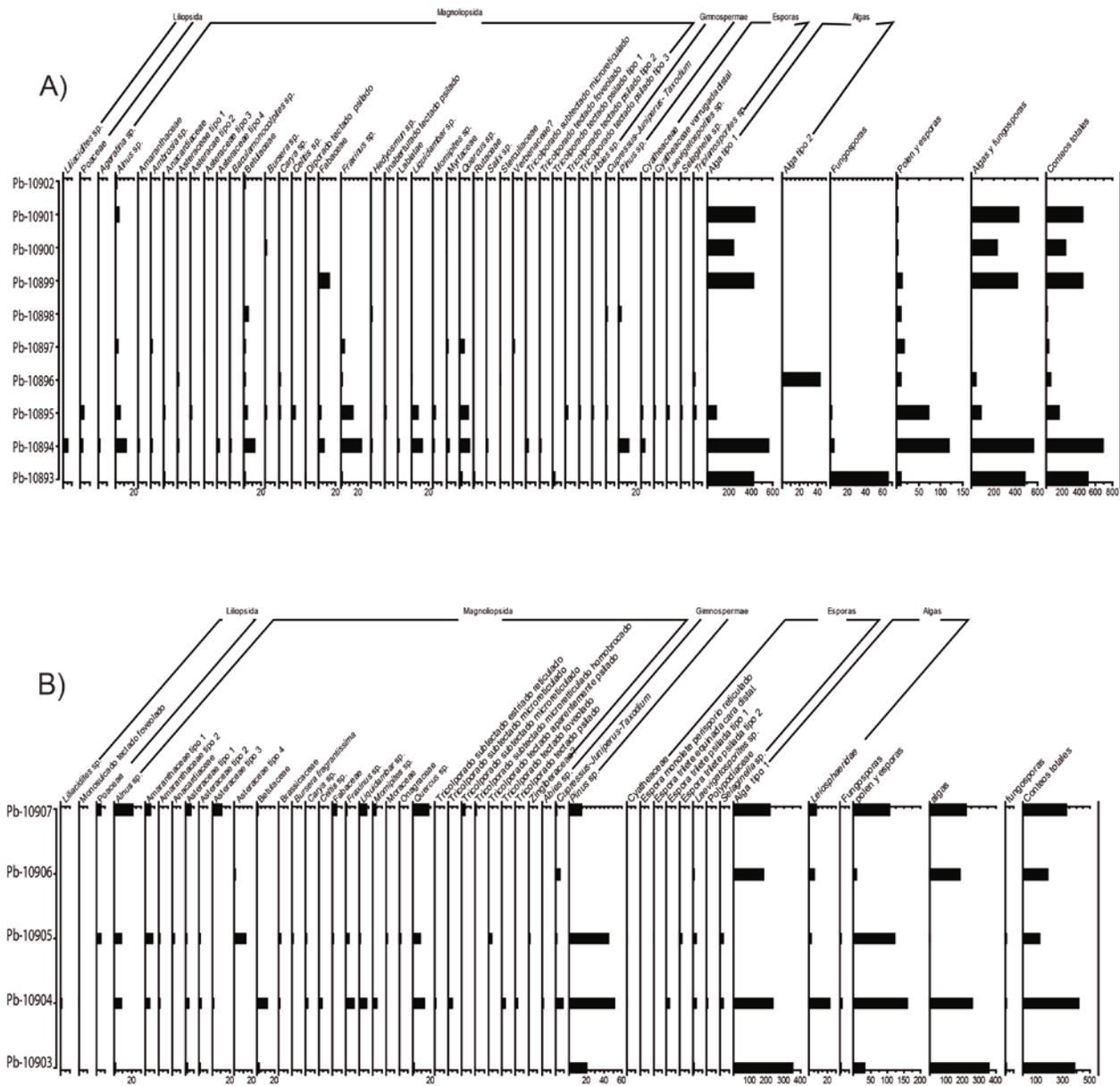


Figura 31. Diagramas polínicos de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-4 y B) sección CP-5

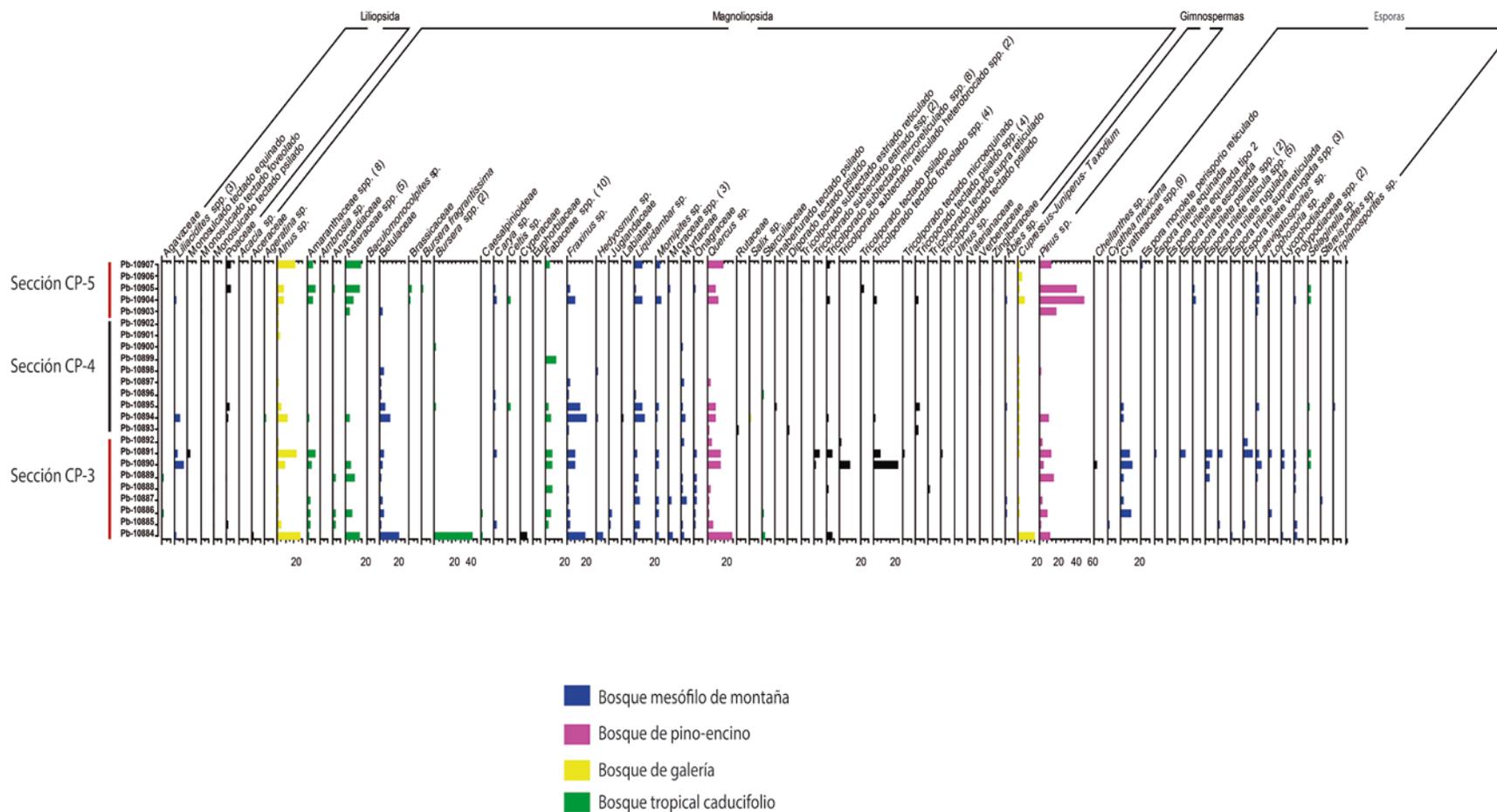


Figura 32. Diagrama polínico de la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto.

Tabla 4. Conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

Sección CP-1 travertinos Cerro Prieto	Pb-10859	Pb-10860	Pb-10861	Pb-10862	Pb-10863	Pb-10864	Pb-10865	Pb-10866	Pb-10867	Pb-10868	Pb-10869	Pb-10870	Pb-10872	Pb-10873
Angiospermas														
Liliopsida														
Agavaceae					1						1			
<i>Liliacidites</i> sp.													1	
Poaceae	3		1	7							5			1
Magnoliopsida														
<i>Alnus</i> sp. hexaporado									1					
<i>Alnus</i> sp. pentaporado		1		3				2	4	1	4		1	2
<i>Alnus</i> sp. tetraporado				1					1		5			
Amaranthaceae	2			8		1								1
Amaranthaceae	2			8						2				
Amaranthaceae				15	1	1					2			
Anacardiaceae		1	4	2		2		1			9		1	
Asteraceae tipo 1	9		2	17		1								
Asteraceae tipo 2	3			2		1				2	4			
Asteraceae tipo 3	2			2										4
Asteraceae tipo 4				3	1	1								
Asteraceae tipo 5										1	2			
Betulaceae								1		2	6			
<i>Celtis</i> sp.									1					
Euphorbiaceae											24			
Fabaceae poliada			1	2										
Fabaceae tipo 1				2						3	4			
Fabaceae tipo 2											13			
Fabaceae tipo 3											1			
Fabaceae tipo 4								1			44			1
Fabaceae tipo 5											2			
Fabaceae tipo 6						1					1			
Fabaceae tipo 7												2		
Fabaceae tipo 8									2		5			
<i>Fraxinus</i> sp.	3		1	15	2	1	3	1	3	9	9	3	1	
<i>Fuchsia</i> sp.							1							
<i>Liquidambar</i> sp.	1		1	1		1	1	4	7	2	2			
<i>Momipites</i> sp.				9						3				

(Continua)

Tabla 4. Continua.

Sección CP-1 travertinos Cerro Prieto	Pb-10859	Pb-10860	Pb-10861	Pb-10862	Pb-10863	Pb-10864	Pb-10865	Pb-10866	Pb-10867	Pb-10868	Pb-10869	Pb-10870	Pb-10872	Pb-10873
Moraceae			2	2						1				
Myrtaceae tipo 1	1		1	1							1	1		
Myrtaceae tipo 2				1						1				
Myrtaceae tipo 3										1				
Myrtaceae tipo 4											1			
Onagraceae	2			2			1					1		
<i>Quercus</i> sp.	3		3	3	1	4	3		2	2	4			4
Sterculiaceae	2													
Tiliaceae				2										
Diporado tectado psilado				1										
Inaberturado tectado psilado columelado			1											
Tetrabrevicolpado tectado foveolado							2							
Tricolporado tectado foveolado				2										
Tricolporado tectado microequinado				2										
Tricolpado subtectado microreticulado								1						
Tricolporado subtectado microreticulado homobrocado								3			1			
Tricolporado tectado supraverrugado											5			
Triporado tectado psilado				1						1	1			
Gimnospermas														
<i>Abies</i> sp.						2	1			9	6	1	2	
<i>Cupressus- Juniperus- Taxodium</i>				6	1	3		2	22	22	20			
<i>Ephedra</i> sp.	3		1											
<i>Pinus</i> sp.	4			8	3		2	12	3	35	45	4	3	1
Esporas														
Cyatheaceae				2	2			1		7				
Espora trilete foveolada		1												
Espora trilete reticulada frustillada	3													
Espora trilete tectada psilada	2	1									1			
Espora trilete verrugada	1													

(Continua).

Tabla 4. Continua.

Sección CP-1 travertinos Cerro Prieto	Pb-10859	Pb-10860	Pb-10861	Pb-10862	Pb-10863	Pb-10864	Pb-10865	Pb-10866	Pb-10867	Pb-10868	Pb-10869	Pb-10870	Pb-10872	Pb-10873
<i>Laevigatosporites</i> sp.												1		
<i>Lycopodium</i> sp.				1						1				
<i>Polypodiaeoisporites</i> sp.								1						
<i>Selaginella</i> sp.												2		
<i>Triplanosporistes</i> sp.									1					
Algas														
Alga ovalada reticulada			1						1					
Alga tipo 1	55		133	180	259	384	576	273	366	75	30	98	127	44
Alga tipo 2							28	26	27	3				1
Leiosphaeridae		9		9		44	31							
<i>Tetraporina</i> sp.				1										
Fungosporas														
<i>Bipolaris sorokiniana</i>		1						1						
Fungospora	1	2		1		1	1	1		1				
Fungospora septada psilada		1												
Fungospora baculada café		33				89	81	45	45					
Fungospora diporada				1										
Fungospora monoseptada												1		
Fungospora septada psilada						1								
Fungospora tetraporada psilada							1							
Fungospora monoporada psilada	4													
Número de palinomorfos totales: 3785	201	45	251	323	172	335	432	473	587	581	092	011	931	65
Número de granos de polen y esporas totales: 692	94	4	18	131	21	19	15	30	47	901	622	21	6	41
Numero de algas totales : 2781	55	9	431	061	252	824	539	303	363	87	03	86	421	57
Número de fungusporas totales: 312	1	41	0	2	0	91	84	46	45	1	1	0	0	0
S	17	4	10	31	8	12	9	12	11	18	30	6	6	7
H'	2.7	1.4	2.2	3	2	2.3	2.1	2	1.8	2.2	2.7	1.6	1.7	1.7
J'	0.64	0.33	0.52	0.72	0.47	0.56	0.50	0.49	0.43	0.53	0.65	0.39	0.40	0.42

(Finaliza).

Tabla 5. Conjuntos paleopalinológicos recuperados de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

Sección CP-2 travertinos Cerro Prieto.	Pb-10874	Pb-10875	Pb-10876	Pb-10877	Pb-10878	Pb-10879	Pb-10880	Pb-10881	Pb-10882	Pb-10883
Angiospermas										
Liliopsida										
<i>Yucca</i> sp.			1							
Poaceae			1							
Magnoliopsida										
<i>Alnus</i> sp. pentaporado						2		4	4	
<i>Alnus</i> sp. tetraporado				1		1		5	1	
Amaranthaceae							2			
Anacardiaceae		1		5		2		2	2	
Asteraceae tipo 1						2	1	2		
Asteraceae tipo 2										2
Betulaceae				4	3	7	4	19	9	2
<i>Bursera</i> sp.				1						
Fabaceae		1				1	1			
<i>Fraxinus</i> sp.	1		32	5	11	4	6	52	8	3
<i>Liquidambar</i> sp.			6	3	2	4	1	3	2	
Myrtaceae				2				2	2	1
Onagraceae	1				1					
<i>Quercus</i> sp.		2	1	2	3	1	3	5	1	
<i>Salix</i> sp.							1			
Inaberturado tectado psilado								1		
Tricolporado subtectado reticulado heterobrocado			1					1		
Gimnospermas										
<i>Abies</i> sp.					3					
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>						1	2	4	1	1
<i>Pinus</i> sp.			5	22	1	1		3	2	3
Esporas										
Cyatheaceae	1	1								
<i>Triplanosporites</i> sp.		1								
Espora monolete tectada psilada	1							1		
Espora trilete tectada escabrada				3						

(Continúa).

Tabla 5. Continúa.

	Pb-10874	Pb-10875	Pb-10876	Pb-10877	Pb-10878	Pb-10879	Pb-10880	Pb-10881	Pb-10882	Pb-10883
Sección CP-2 travertinos Cerro Prieto										
Espora trilete tectada microequinada verrugada					3	2		1		
Espora trilete tectada psilada						1				
Algas										
Leiosphaeridae	2		10	1	10	10	11		25	82
Alga			13							
Alga tipo 1	582	434	365	326	207	235	476	326	563	634
Alga tipo 2		6	46						2	
Fungosporas										
Fungospora septada	1								1	
Fungosporas	2			5	1	1			5	1
Número de palinomorfos totales: 4714	591	446	481	380	245	275	508	431	628	729
Número de polen y esporas totales: 334	4	6	47	48	27	29	21	105	32	12
Número de algas totales: 4363	583	440	434	325	217	245	487	326	590	716
Número de fungusporas: 17	3	0	0	5	1	1	0	0	6	1
S	4	5	7	10	8	13	9	15	10	6
	1.3	1.5	1.0	1.8	1.7	2.3	1.9	1.9	1.9	
H'	9	6	9	1	8	2	8	3	8	1.7
	0.4	0.4	0.3	0.5	0.5		0.5	0.5	0.5	0.5
J'	2	7	3	4	4	0.7	9	8	9	1

(Finaliza).

Tabla 6. Conjunto paleopalinológico recuperados de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

Sección CP-3 travertinos Cerro Prieto	Pb-10884	Pb-10885	Pb-10886	Pb-10887	Pb-10888	Pb-10889	Pb-10890	Pb-10891	Pb-10892
Angiospermas									
Liliopsida									
<i>Acacia</i> sp.	1								
Agavaceae			1			1			
<i>Liliacidites</i> sp.	1						10	2	
Monosulcado tectado equinado								2	
Monosulcado tectado psilado		1			1				
Poaceae	1	2				1			
Magnoliopsida									
Aceraceae	2								
<i>Alnus</i> sp. hexaporado	1								
<i>Alnus</i> sp. pentaporado	21	4	1	2	1		8	11	
<i>Alnus</i> sp. tetraporado	4						1	10	1
Amaranthaceae tipo 1	1	1							
Amaranthaceae tipo 2	1	3	4					4	
Amaranthaceae tipo 3				3					
Amaranthaceae tipo 4						1	3	5	
Amaranthaceae tipo 5							2		1
Anacardiaceae	1	4	4			3			1
Asteraceae tipo 1	14		2				3		
Asteraceae tipo 2	2	1	5			5	3		
Asteraceae tipo 3						6			
Betulaceae	22	2	5	4		2	4	5	
<i>Bursera</i> sp.	44								
Caesalpinioideae	1		1						
<i>Carya</i> sp.		2						3	
Cyperaceae ?	8								
Euphorbiaceae	1								
Fabaceae poliada					1				
Fabaceae tipo 1	1				1				
Fabaceae tipo 2		3	6						
Fabaceae tipo 3					3				
Fabaceae tipo 4					2		6	8	
Fabaceae tipo 5									
Fabaceae tipo 6							1		
<i>Fraxinus</i> sp.	22	3	3	2	2	1	10	9	
<i>Hedyosmum</i> sp.	7								

(Continúa).

Tabla 6. Continúa.

Sección CP-3 travertinos Cerro Prieto	Pb-10884	Pb-10885	Pb-10886	Pb-10887	Pb-10888	Pb-10889	Pb-10890	Pb-10891	Pb-10892
Juglandaceae		1	2						
<i>Liquidambar</i> sp.	3	5		5	2	4		2	
<i>Momipites</i> sp.	3		2	3			3	2	
Moraceae tipo 1	3			2					
Moraceae tipo 2	1								
Myrtaceae	2	1		5	1	1			3
Onagraceae		1	1	2	2	2		2	
<i>Quercus</i> sp.	29	6	2	2	4		16	15	5
Sterculiaceae	2		1						
Tricolporado subtectado estriado tipo 1							2	3	
Tricolporado subtectado estriado tipo 2								3	
Tricolporado subtectado microreticulado tipo 1	1							6	
Tricolporado subtectado microreticulado tipo 2	4								
Tricolporado subtectado microreticulado tipo 3			1						1
Tricolporado subtectado microreticulado tipo 4	2				2		1		
Tricolporado subtectado reticulado heterobrocado tipo 1							12		2
Tricolporado subtectado reticulado heterobrocado tipo 2						1			
Tricolporado tectado foveolado tipo 1	1						19		
Tricolporado tectado foveolado tipo 2							10	8	
Tricolporado tectado microequinado								1	
Tricolporado tectado supra reticulado					1				
Tricolporoidado tectado psilado								1	
<i>Ulmus</i> sp.?							1		
Valerianaceae	1								
Gimnospermas									
<i>Abies</i> sp.			2	1					
<i>Cupressus-Juniperus- Taxodium</i>	19		1	1				1	1
<i>Pinus</i> sp.	12	2	9	4		16	5	14	4
Esporas									
<i>Cheilanthes</i> sp.							2		
<i>Cyathea mexicana</i>	1	2							
Cyatheaceae tipo 1		1	8			1	4	3	
Cyatheaceae tipo 2			4	3					
Cyatheaceae tipo 3							1		
Cyatheaceae tipo 4						1	2	5	
Cyatheaceae tipo 5						1	3		
Cyatheaceae tipo 6							4		

(Continúa).

Tabla 6. Continúa.

Sección CP-3 travertinos Cerro Prieto	Pb-10884	Pb-10885	Pb-10886	Pb-10887	Pb-10888	Pb-10889	Pb-10890	Pb-10891	Pb-10892
Cyatheaceae tipo 7								3	
<i>Laevigatosporites</i> sp.						1	6	2	
<i>Lophosoria</i> sp.			2					2	
Lycopodiaceae	1						2	2	
Polypodiaceae	2	3			1	1	1	1	
<i>Selaginella</i> sp.			1	1	1		4	4	
<i>Stereisporites</i> sp.				2					
Espora trilete equinada								2	
Espora trilete escabrada								6	
Espora trilete reticulada tipo 1							3		
Espora trilete reticulada tipo 2							2		
Espora trilete reticulada tipo 3								4	
Espora trilete reticulada tipo 4								3	
Espora trilete reticulada tipo 5						4			
Espora trilete rugulada		1						4	
Espora trilete supra reticulada	1								
Espora trilete verrugada tipo 1		1						6	1
Espora trilete verrugada tipo 2								4	1
Espora trilete verrugada tipo 3									2
Algas									
Alga tipo 1	235	12	154	99	304	147	32	58	119
Alga tipo 2							40	4	
Alga tipo 3	2		143	199	1		12		
Leiosphaeridae	43		30	6	5		4	1	
Número de palinomorfos totales= 2447	524	62	395	346	335	200	242	231	142
Número de granos de polen y esporas= 827	244	50	68	42	25	53	154	168	23
Número de algas totales= 1650	280	12	327	304	310	147	88	63	119
Número de fungosporas totales= 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S	38	15	23	16	15	19	34	37	12
	2.83	2.53	2.87	2.65	2.58	2.45	3.15		2.28
H'	9	1	4	7	8	5	7	3.36	1
	0.63	0.56		0.59	0.57	0.54	0.70	0.74	0.50
J'	3	4	0.64	2	7	7	3	9	8

(Finaliza).

Tabla 7. Conjunto paleopalinológicos recuperados de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

Sección CP-4 travertinos Cerro Prieto	Pb-10893	Pb-10894	Pb-10895	Pb-10896	Pb-10897	Pb-10898	Pb-10899	Pb-10900	Pb-10901	Pb-10902
Angiospermas										
Liliopsida										
Liliacidites sp.		5								
Poaceae		2	3							
Magnoliopsida										
<i>Ageratina</i> sp.		1								
<i>Alnus</i> sp.		12	5		2				3	1
Amaranthaceae		2								
<i>Ambrosia</i> sp.		1			1					
Anacardiaceae	1		1							
Asteraceae tipo 1		2		1						
Asteraceae tipo 2			1							
Asteraceae tipo 3					1					
Asteraceae tipo 4		3								
Baculomonocolpites sp.		1								
Betulaceae	1	13	6	2	2	5				1
<i>Bursera</i> sp.			1					1		
<i>Carya</i> sp.			1	1						
<i>Celtis</i> sp.			3							
Diporado tectado aparentemente psilado	1									
Fabaceae		6	3				12			
<i>Fraxinus</i> sp.	2	23	15	2	4					1
<i>Hedyosmun</i> sp.		1				1				
Inaberturado tectado psilado			1							
Labiatae		1								
<i>Liquidambar</i> sp.		12	8	1						
<i>Momipites</i> sp.		1	2							
Myrtaceae		4	1		2			1		
<i>Quercus</i> sp.	2	10	9		4					
Rutaceae	1									
<i>Salix</i> sp.		1								
Sterculiaceae				1						
Verbenaceae?					1					
Tricolporado subtectado microreticulado		2								
Tricolporado tectado foveolado		2								

(Continúa).

Tabla 7. Continúa.

	Pb-10893	Pb-10894	Pb-10895	Pb-10896	Pb-10897	Pb-10898	Pb-10899	Pb-10900	Pb-10901	Pb-10902
Sección CP-4 travertinos Cerro Prieto										
Tricolporado tectado psilado tipo 1	2									
Tricolporado tectado psilado tipo 2			2							
Tricolporado tectado psilado tipo 3			2							
Gimnospermas										
<i>Abies</i> sp.			1							
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>	1	1	2	1	1	2	1			
<i>Pinus</i> sp.		11				2				
Esporas										
Cyatheaceae		4	2							
Cyatheaceae verrugada polo distal			1							
<i>Laevigatosporites</i> sp.			2							
<i>Selaginella</i> sp.			2							
<i>Triplanosporites</i> sp.			2	1						
Otros palinomorfos										
Alga tipo 1	423	558	85		3		421	234	432	
Alga tipo 2				43						
Fungosporas	65	4	1							
<i>Stephanodiscus</i> sp.		1								
Tricomas						4				2
Número total de palinomorfos= 2543	499	684	162	53	21	14	434	236	435	5
Número total de polen y esporas = 267	11	121	76	10	18	10	13	2	3	3
Número total de algas = 2199	423	558	85	43	3	0	421	234	432	0
Número total de fungusporas = 70	65	4	1	0	0	0	0	0	0	0
Otros palinomorfos=7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
S	8	24	25	8	9	4	2	2	1	3
H'	2.02	2.68	2.85	2.02	2.04	1.22	0.27	0.69	0	1.1
J'	0.53	0.71	0.75	0.535	0.54	0.32	0.07	0.18	0	0.29

(Finaliza).

Tabla 8. Conjuntos paleopalinológicos recuperados de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto (Oaxaca).

	Pb-10903	Pb-10904	Pb-10905	Pb-10906	Pb-10907
Sección CP-5 travertinos Cerro Prieto					
Angiospermas					
Liliopsida					
<i>Liliacidites</i> sp.		1			
Monosulcado tectado foveolado ligeramente suprarugulado	1	1			
Poaceae			5		5
...Magnoliopsida					
<i>Alnus</i> sp.	1	8	8		21
Amaranthaceae tipo 1		5	8		6
Amaranthaceae tipo 2		1	1		
Anacardiaceae			2		
Asteraceae tipo 1	2	4	1		6
Asteraceae tipo 2	2	3	2		
Asteraceae tipo 3		2			11
Asteraceae tipo 4			13	1	
Betulaceae	3	12			1
Brassicaceae		1	2		
<i>Bursera fragrantissima</i>			1		
<i>Carya</i> sp.		2	1		
<i>Celtis</i> sp.		3			
Fabaceae			1		4
<i>Fraxinus</i> sp.		9	4		1
<i>Liquidambar</i> sp.		8	1		8
<i>Momipites</i> sp.		5			4
Moraceae			1		
Onagraceae			1		
<i>Quercus</i> sp.	1	13	9		18
Tricolporado subtectado estriado reticulado		1			
Tricolporado subtectado microreticulado		4			
Tricolporado subtectado microreticulado					3
Tricolporado subtectado microreticulado homobrocado					1
Tricolporado tectado aparentemente psilado			3		
Tricolporado tectado foveolado		3			
Tricolporado tectado psilado		2			
Zingiberacea?			1		
Gimnospermas					
<i>Abies</i> sp.		1			
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>		8	2	5	2
<i>Pinus</i> sp.	20	52	44		14

(Continua).

Tabla 8. Continúa.

Sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto	Pb-10903	Pb-10904	Pb-10905	Pb-10906	Pb-10907
Esporas					
Cyatheaceae	1	1	1		
Espora monolete perisporio reticulado					1
Espora trilete equinada en la cara distal.			1		
Espora trilete psilada tipo 1		3			
Espora trilete psilada tipo 2			2		
<i>Laevigatosporites</i> sp.	1	3	3	1	
Polypodiaceae		1			
<i>Selaginella</i> sp.		3	3		
Otros palinomorfos					
Alga tipo 1	354	234		176	213
<i>Leiosphaeridae</i>		23	2	6	8
Fungosporas	1	2	1		
Número de palinomorfos totales = 1446	387	419	124	189	327
Número de granos de polen y esporas = 426	32	160	121	7	106
Número de algas totales = 1016	354	257	2	182	221
Número de fungosporas totales = 4	1	2	1	0	0
S	9	28	26	3	16
H'	1.4	2.64	2.45	0.79	2.39
J'	0.38	0.7	0.65	0.21	0.64

(Finaliza).

LÁMINA VII. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

ANGIOSPERMAS, LILIOPSIDA: Figura 1. **Agavaceae tipo 1.** (Pb-10863-1, 93.2/18.4) ML (contraste de fases). Figura 2. **Agavaceae tipo 2.** (Pb-10886-1,97.1 /14.6) ML (contraste de fases). Figura 3. **Liliacidites sp. tipo1.** (Pb-10884-1, 94.4/14.3) ML (contraste de fases). Figura 4.**Liliacidites sp. tipo 2.** (Pb-10871, 101.7/11.2) ML (contraste de fases). Figura 5. **Poaceae.** (Pb-10862-2, 92.4/15.6) ML (contraste de fases). **MAGNOLIOPSIDA:** Figura 6. **Alnus sp. tetraporado tipo1.** (Pb-q10867-2, 101.2/16.3) ML (contraste de fases). Figura 7. **Alnus sp. tetraporado tipo 2.** ML (contraste de fases) (Pb- 10869-1, 95.3/17.9). Figura 8. ML (campo claro). Figura 9. **Alnus sp. pentaporado.** (Pb-10871-1, 95.5/8) ML (contraste de fases). Figura 10. **Amaranthaceae tipo 1.** (Pb-10865-5,100.8/14.7) ML (contraste de fases). Figura 11. **Amaranthaceae tipo 2.** (Pb-10864-1, 97/9.2) ML (contraste de fases). Figura 11. **Amaranthaceae tipo 3.** (Pb-10869-1, 91.7/16.9) ML (contraste de fases). Figura 12. **Amaranthaceae tipo 4.** (Pb- 10862-2, 100.1/14.4) ML (contraste de fases). Figura 13. **Amaranthaceae tipo 5.** (Pb-10859-1, 111.1/15.5) ML (contraste de fases). Figura 14. **Amaranthaceae tipo 6.** (Pb-10859-1, 97/16.9) ML (contraste de fases). Figura 15. **Amaranthaceae tipo 7.** (Pb-10884-única, 98.1/19.9) ML (contraste de fases). Figura 16. **Anacardiaceae tipo 1.** (Pb- 10869-7, 89.8/18) ML (contraste de fases). Figura 17. **Anacardiaceae tipo 2.** (Pb- 10879-única, 86/11) ML (contraste de fases). Figura 18. **Anacardiaceae tipo 3.** (Pb-10861-1, 109.4/4.3) ML (contraste de fases). Figura 19. **Asteraceae tipo 1.** (Pb-10859-2, 101.6/6.3) ML (contraste de fases). Figura 20. **Asteraceae tipo 2.** (Pb-10859-1, 98.7/9.5) ML (contraste de fases). Figura 21. **Asteraceae tipo 3.** (Pb-10862-1, 89.5/7.8) ML (contraste de fases). Figura 22. **Asteraceae tipo 4.** (Pb-10859-2, 108/6.7) ML (contraste de fases). Figura 23. **Asteraceae tipo 5.** (Pb-10862-1, 94.6/7.8) ML (contraste de fases). Figura 24. **Asteraceae tipo 6.** (Pb-10881-2, 106.6/6.4) ML (contraste de fases). Figura 25. **Asteraceae tipo 7.** (Pb-10869-1, 108/12) ML (contraste de fases). Figura 19. **Betulaceae.** (Pb-10886-2, 103.9/19.3) ML (contraste de fases). Figura 20. **Betulaceae.** (Pb-10889-1, 97.3/15) ML (contraste de fases). Figura 21. ML (campo claro).

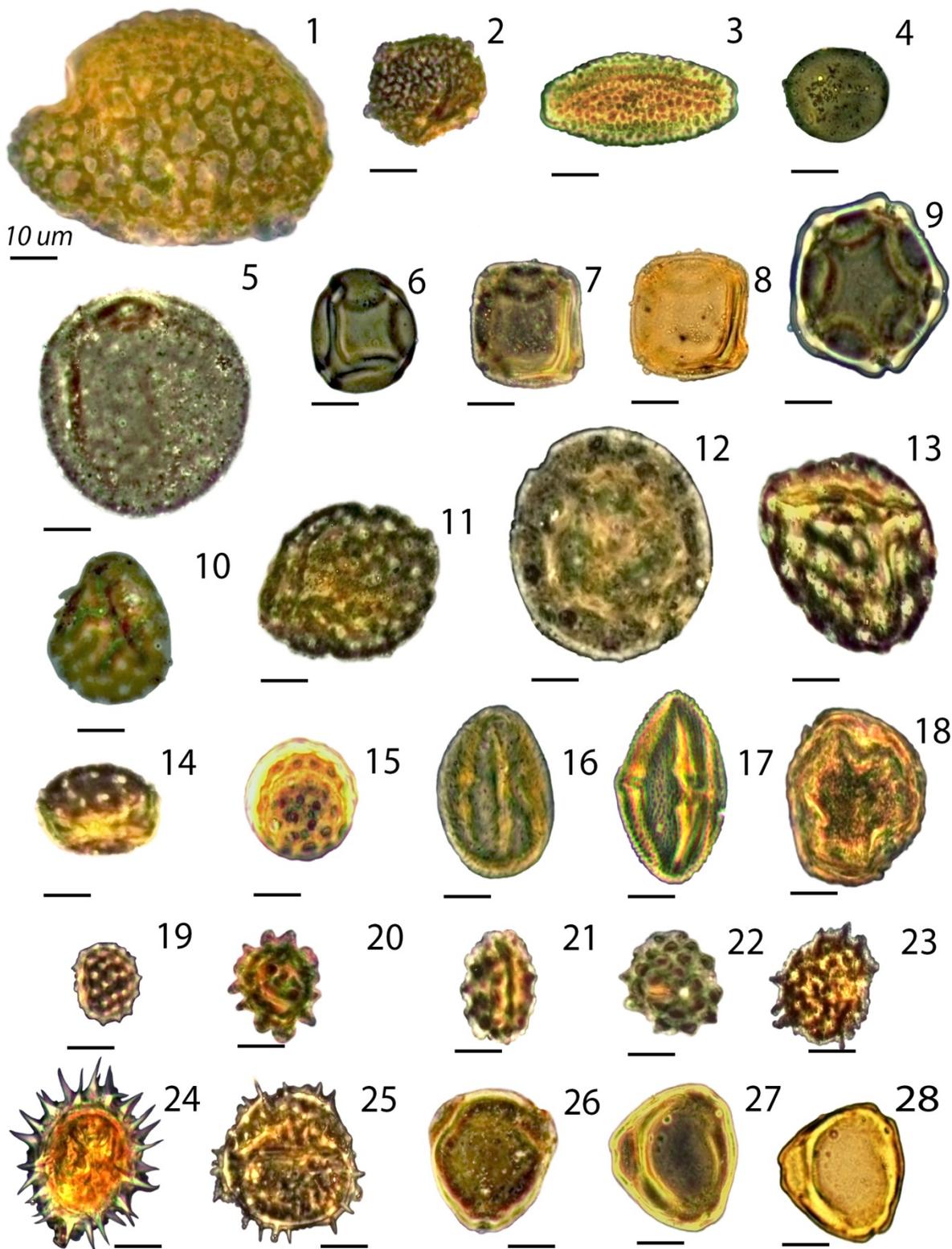


LÁMINA VII. Variedad de granos de polen encontrados en los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

LÁMINA VIII. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. *Bursera sp.* (Pb- 10884-1, 101.8/7.9) ML (contraste de fases).
Figura 2. **Diporado tectado psilado.** (Pb- 10862-1, 95.9/7) ML (contraste de fases).
Figura 3. **Euphorbiaceae.** (Pb-10869-7, 97.8/15) ML (contraste de fases).
Figura 4. *Fraxinus sp. tetracolpado.* (Pb- 10880-única, 93.6 /8) ML (contraste de fases).
Figura 5. *Fraxinus sp.* (Pb-10862-1, 97.8/8.7) ML (contraste de fases).
Figura 6. *Fraxinus sp. brevipentacolpado.* (Pb-10865-4, 85/11.4) ML (contraste de fases).
Figura 7. *Fuchsia sp.* (Pb-10865-4, 92/14.2) ML (contraste de fases).
Figura 8. *Hedyosmum sp.* (Pb-10884-1, 106.5 /13) ML (contraste de fases).
Figura 9. ML (campo claro).
Figura 10. **Fabaceae tipo 1.** (Pb-10869-1, 101.4/8.9) ML (contraste de fases).
Figura 11. **Fabaceae tipo 2.** (Pb-10884-única, 103.2/20.7) ML (contraste de fases).
Figura 12. **Fabaceae tipo 3.** (Pb-10869-7, 102.8/8.7) ML (contraste de fases).
Figura 13. **Fabaceae** en vista polar. (Pb-10870-1, 97.2/6.8) ML (contraste de fases).
Figura 14. **Fabaceae tipo 4.** (Pb-10869-1, 92/8.9) ML (contraste de fases).
Figura 15. **Fabaceae tipo 5.** (Pb-10869-1, 109/17.7) ML (contraste de fases).
Figura 16. ML (campo claro). (Pb-10869-1, 109/17.7).
Figura 17. **Fabaceae tipo 6.** (Pb- 10869-7, 89.4/4.9) ML (campo claro).
Figura 18. **Fabaceae tipo 7.** (Pb-10884-1, 108.4/18.6) ML (contraste de fases).
Figura 19. **Fabaceae tipo 8.** (Pb-10862-2, 98.7/17.2) ML (contraste de fases).
Figura 20. **Fabaceae tipo 9.** (Pb-10884-1, 101.2/10) ML (contraste de fases).
Poliadas: Figura 21. **Caesalpinioideae.** (Pb-10886-2, 97.7/22) ML (contraste de fases).
Figura 22. *Acacia sp.* (Pb-10884-1, 91.9/15.9) ML (contraste de fases).
Figura 23. **Fabaceae poliada.** (Pb-10888-1, 99.2/4.9) ML (contraste de fases).
Figura 24. *Liquidambar sp.* (Pb-10868-1, 87.9/7) ML (contraste de fases).
Figura 25. *Momipites sp.* (Pb-10887-2, 104.3/18.3) ML (contraste de fases).
Figura 26. **Moraceae tipo 1.** (Pb-10862-1, 91.2/15).
Figura 27. **Moraceae tipo 2.** (Pb-120884-1, 94.4/14) ML (contraste de fases).
Figura 28. **Myrtaceae tipo 1.** (Pb-10862-2, 97.4/22) ML (contraste de fases).
Figura 29. **Myrtaceae tipo 2.** (Pb- 10868-1, 95.9/22.3) ML (contraste de fases).
Figura 30. **Myrtaceae tipo 3.** (Pb-10869-7, 90.4/19.4) ML (contraste de fases).



LÁMINA VIII. Variedad de granos de polen encontrados en los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

LÁMINA IX. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

MAGNOLIOPSIDA. Figura 1. **Myrtaceae tipo 4.** (Pb-10881-única, 96.8/21.9) ML (contraste de fases). Figura 2. **Onagraceae.** (Pb-10865-1, 92.4/16.4) ML (contraste de fases). Figura 3. ML (campo claro). Figura 4. **Quercus sp. tipo 1.** Vista polar. (Pb-10868-5,94.3/13.3) ML (contraste de fases). Figura 5. **Quercus sp. tipo 2.** Vista meridional. (Pb-10869-1, 95.3/9) ML (contraste de fases). Figura 6. **Quercus sp.** (Pb-10869-7, 91.1/5.5) ML (contraste de fases). Figura 7. **Quercus sp.,** en vista polar. (Pb-10879-única, 85.4/14.3) ML (contraste de fases). Figura 8. **Salix sp.** (Pb-10880-única, 93.4/8.8) ML (contraste de fases). **Tricolporados:** Figura 9. **Tricolporado subtectado reticulado homobrocado.** (Pb-10869-1, 99.9/8.9) ML (contraste de fases). Figura 10. **Tricolporado subtectado microreticulado homobrocado.** (Pb-10869-1, 97/23) ML (contraste de fases). Figura 11. **Tricolporado subtectado microreticulado homobrocado.** (Pb-10866-1, 97.3/8.3) ML (campo claro). Figura 12. ML (contraste de fases). Figura 13. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10884-1, 92.3/5.3) ML (contraste de fases). Figura 14. **Tricolporado tectado verrugado.** (Pb-10884-1, 90.3/4.6) ML (contraste de fases). Figura 15. **Tricolporado subtectado microreticulado homobrocado.** (Pb-10884-1, 7.2/16.3) ML (contraste de fases). Figura 16. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10886-1, 91.3/10) ML (contraste de fases). Figura 17. **Tricolporado tectado suprareticulado.** (Pb-10888-1, 99/15.4) ML (contraste de fases). Figura 18. **Tricolporado tectado foveolado.** (Pb-10890-1, 95.4/5.4) ML (contraste de fases). Figura 22. **Valerianaceae.** (Pb-10884-1, 102.9/9.9) ML (contraste de fases). **GIMNOSPERMAS:** Figura. 23 **Abies sp.** (Pb-10865-4, 93/13.6) ML (contraste de fases). Figura 24. **Cupressus-Juniperus-Taxodium.** (Pb-10864-2, 97/17.6) ML (contraste de fases).

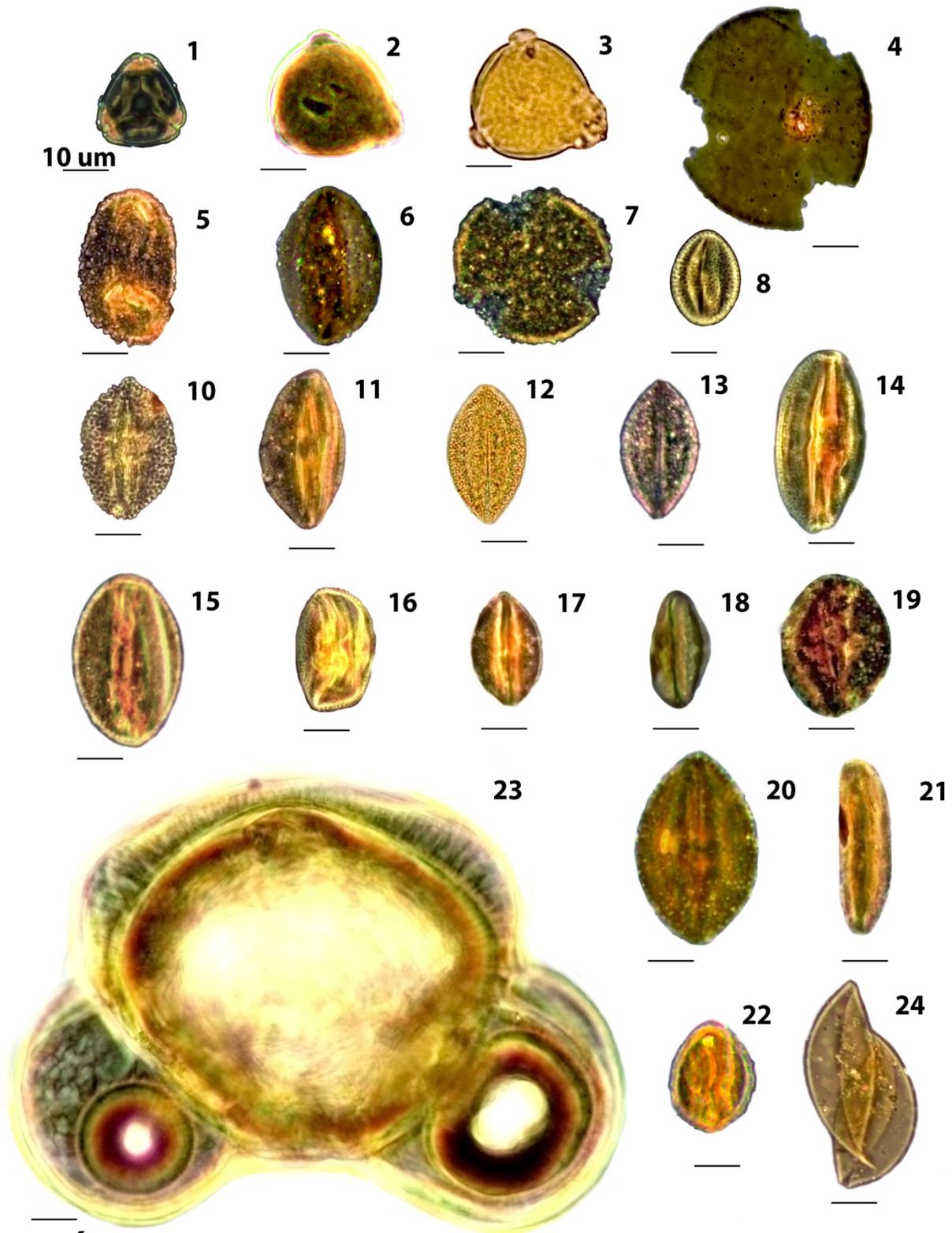


LÁMINA IX. Variedad de granos de polen encontrados en los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

LÁMINA X. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

GYMNOSPERMAE:

Figura 1. *Abies* sp. (Pb-10864-2, 105.6/9) ML (contraste de fases). Figura 2. *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. (Pb-10880-única, 105/17.5) ML (contraste de fases). Figura 3. *Ephedra* sp. (105.8 x 14.5) ML (contraste de fases). Figura 4. *Pinus* sp. (Pb-10868-1, 97.3/16.8) ML (contraste de fases). Figura 5. *Pinus* sp. (Pb-10869-7, 89.4/ 5.4) ML (contraste de fases). Figura 6. *Pinus* sp. (Pb- 10882-única, 93/17) ML (contraste de fases). Figura 7. *Pinus* sp. (Pb-10883-única, 101.1/8.2) ML (contraste de fases). **ESPORAS MONOLETES:** Figura 8. *Laevigatosporites* sp. (Pb-10869-7, 93.4/9.3) ML (contraste de fases). Figura 9. **Polypodiaceae tipo 1.** (Pb-10885-única, 90.8/10.4) ML (contraste de fases). Figura 10. **Polypodiaceae tipo 2.** (Pb-10890-2, 89.4/15) ML (contraste de fases). **ESPORAS TRILETES:** Figura 11. **Cyatheaceae tipo 1.** (Pb-10868-1, 99.8/16.4) ML (contraste de fases).



LÁMINA X. Variedad de granos de polen y esporas encontrados en los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

LÁMINA XI. Travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

ESPORAS TRILETE: Figura 1. **Cyatheaceae tipo 2.** (Pb-10887-2, 99.2/12.4) ML (contraste de fases). Figura 2. **Cyatheaceae tipo 3.** (Pb-10890-1, 11.6/19.4) ML (contraste de fases). Figura 3. **Cyatheaceae tipo 4.** (Pb-10890-1, 94.3/4.6) ML (contraste de fases). Figura 4. **Cyatheaceae tipo 5.** (Pb-108891-2, 91.7/ 4.6) ML (contraste de fases). Figura 5. **Espora trilete psilada.** (Pb-10869-1, 99.4/10.9) ML (contraste de fases). Figura 6. ML (campo claro). Figura 7. **Polypodiaceae tipo 1.** (Pb-10866-1, 99/23.6) ML (campo claro). Figura 8. ML (contraste de fases). Figura 9. **Polypodiaceae tipo 2.** (Pb-10884-1, 103.8/9.6) ML (contraste de fases). Figura 10. **Espora trilete verrugada con cingulo.** (Pb-10886-2, 110.3/4.3) ML (campo claro). Figura 11. **Espora trilete verrugada con cingulo y torus.** (Pb-10891-1, 99.9/10.8) ML (contraste de fases). Figura 12. **Lycopodiaceae.** (Pb-10884-1, 95.6/10.5) ML (contraste de fases). Figura 13. **Espora trilete reticulada homobrocada.** (Pb-10884-1, 92.4/19.9) ML (contraste de fases). Figura 14. **Espora trilete reticulofrustillada.** (Pb-10885-1, 89.4/19.3) ML (contraste de fases). Figura 15. **Espora trilete rugulada.** (Pb-10885-1, 89.4/19.3) ML (contraste de fases). Figura 16. ***Stereisporties* sp.** (Pb-10887-1, 104/13.9) ML (contraste de fases).

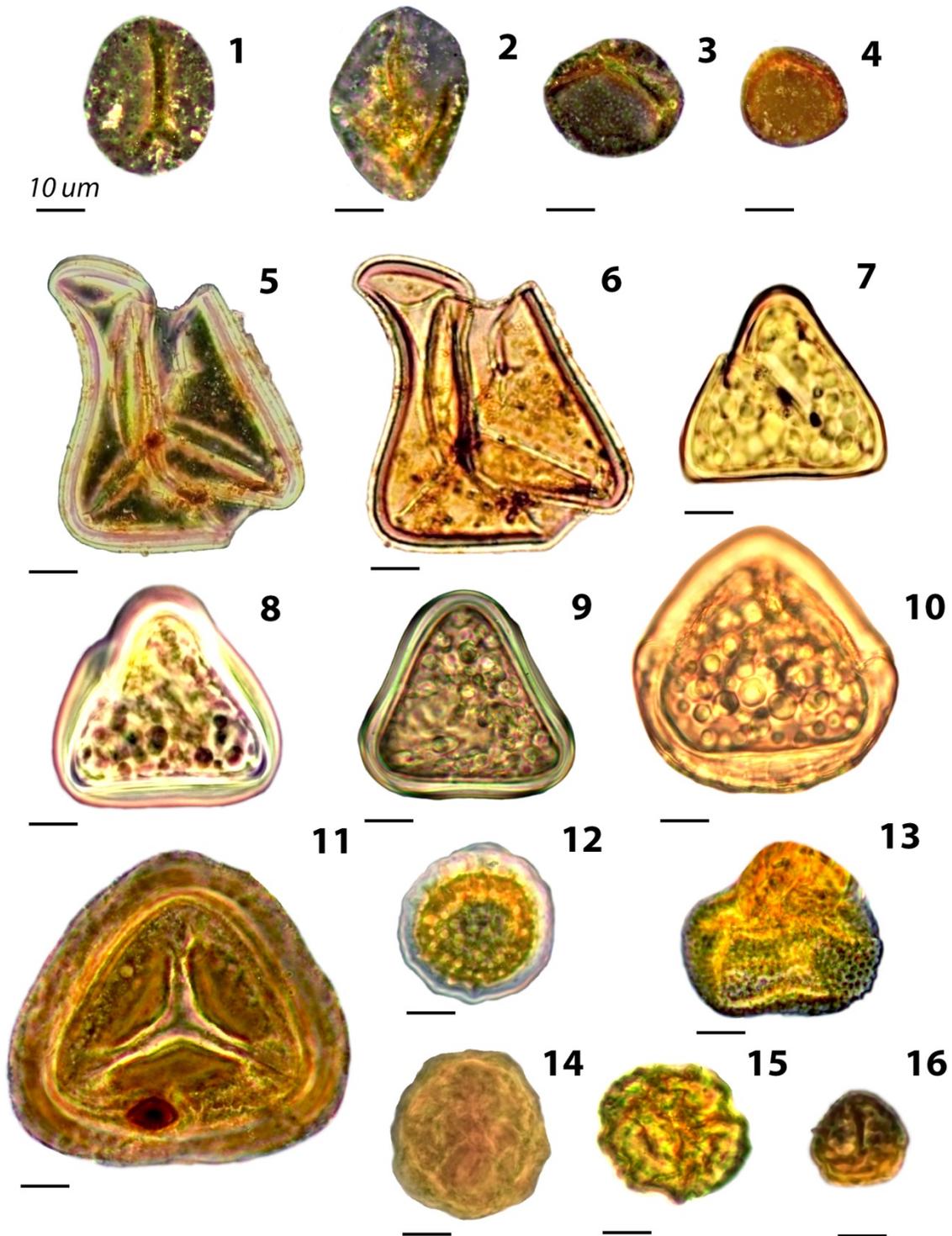


LÁMINA XI. Variedad de esporas encontradas en los travertinos Cerro Prieto, Oaxaca.

8.4.6 Palinozonas de los travertinos Cerro Prieto.

8.4.6.1. Sección CP-1.

El conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto se puede apreciar en la Figura 30-A. Destacan la abundancia de Fabaceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y *Pinus* sp. en la parte media de la sección. De particular interés es la presencia de la familia Agavaceae en esta sección porque hay muy pocos reportes en rocas Neógenas, así como del género *Ephedra* sp. presente en el matorral xerófilo. En los conjuntos palinológicos recuperados de la sección CP-1; se pueden distinguir dos palinozonas (Figura 33-A). La palinozona A que abarca de la base de la sección a la parte media y que a la vez se subdivide en la palinozona A1 en la base de la sección caracterizada por Asteraceae y escasez de elementos florísticos. La palinozona A2 caracterizada por Asteraceae, Amaranthaceae y *Fraxinus* sp, así como Agavaceae y *Ephedra* sp., elementos presentes en el matorral xerófilo; también se observaron elementos del bosque mesófilo de montaña como *Abies* sp., *Alnus* sp., Betulaceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Onagraceae, Cyatheaceae, *Fuchsia* sp., *Liquidambar* sp., *Lycopodium* sp., Moraceae, Myrtaceae, *Pinus* sp., *Quercus* sp., y *Selaginella* sp. La palinozona B se dividió a su vez en dos palinozonas: la palinozona B1 en el centro del diagrama, caracterizada por la abundancia de Fabaceae, *Fraxinus* sp., *Pinus* sp. y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. En esta palinozona se observaron nuevamente elementos de bosque mesófilo de montaña. La palinozona B1 se aprecia en la parte superior del diagrama y corresponde a las muestras de la cima de la sección quedando caracterizada por escasez de elementos entre los cuales están las Asteraceae, los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp., ambos representativos del bosque de pino-encino.

8.4.6.2. Sección CP-2.

El conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto se observa en el diagrama polínico (Figura 30-B). El análisis CONISS para la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto (Figura 33-B) mostró claramente dos palinozonas. La palinozona A en la base del Diagrama queda caracterizada por una escases de palinomorfos y la dominancia de *Quercus* sp., como único elemento representativo. La palinozona B se subdividió a su vez en dos palinozonas: la palinozona B2 en la cual se observó un incremento en la abundancia de *Pinus* sp. y *Fraxinus* sp., así como en menor proporción de *Liquidambar* sp. La palinozona B1 presentó la mayor diversidad de la sección y se caracterizó por la dominancia de *Fraxinus* sp., mismo que dominó el conjunto palinológico y en menor proporción por Betulaceae, *Pinus* sp. y *Quercus* sp.

8.4.6.3. Sección CP-3.

El comportamiento del conjunto paleopalinológico de la sección CP-3 de Cerro Prieto se puede observar en la Figura 30-C. Los resultados del análisis CONISS se muestran en la Figura 33-C. En este diagrama se pueden apreciar claramente dos palinozonas. La palinozona A en la base del diagrama que corresponde a la parte más antigua de la sección; esta palinozona se subdivide a su vez en la palinozona A1 y la palinozona A2. La palinozona A1 se caracteriza por la presencia de *Bursera* sp., *Quercus* sp., y *Fraxinus* sp. En esta palinozona hay algunos elementos que pudieron pertenecer a una selva baja caducifolia y a un bosque de pino-encino. La palinozona A2 queda caracterizada por el género *Pinus* sp. y las Asteráceas, así como, una mayor escasez de elementos en comparación con el resto de la sección. En la parte alta de la palinozona B, que corresponde a los niveles estratigráficos de la cima de la sección se concentra la mayor riqueza y diversidad de taxa; en ésta se observan elementos característicos del bosque mesófilo de montaña y destaca el incremento de taxa de esporas, así como la cantidad de las mismas, de

ello se puede inferir un aumento en la humedad para el tiempo en que se depositaron estos sedimentos, tomando en cuenta a Dávalos-Álvarez (2006) son del Pleistoceno.

8.4.6.4. Sección CP-4.

El conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-4 se puede apreciar en la Figura 31-A. Se realizó el análisis CONISS para los conjuntos paleopalinológicos recuperados de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto. En el gráfico obtenido (Figura 34-A) se aprecian dos palinozonas. La palinozona A (la más grande de ambas) quedó ubicada en la base y la parte media de la sección, en tanto que la palinozona B se ubicó en la cima de la sección. La palinozona A se subdividió su vez en la palinozona A1, la cual quedó caracterizada por *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., Betulaceae y *Alnus* sp. De estos elementos florísticos *Fraxinus* sp. es el taxa más abundante. De igual modo, esta palinozona es la que presentó la mayor diversidad y abundancia. La palinozona A2 quedó caracterizada únicamente por Fabaceae y se observaron en menor proporción otros elementos. Finalmente la palinozona B en la cima de la sección CP-4 se caracterizó por una escasez de taxa, de los pocos registrados, para esta palinozona solo destaca *Alnus* sp.

8.4.6.5. Sección CP-5.

El conjunto paleopalinológico recuperado de la sección CP-5 de Cerro Prieto se puede apreciar en la Figura 31-B. En la gráfica del análisis CONISS para los conjuntos paleopalinológicos recuperados de la sección CP-5 (Figura 34-B) se apreciaron dos palinozonas bien definidas: la palinozona A se caracterizó por tres picos de abundancia de *Pinus* sp, *Quercus* sp, y Asteraceae. En esta palinozona se observó la mayor diversidad de elementos. La palinozona B se ubicó de la parte media superior a la cima de la sección y quedó caracterizada por *Alnus* sp, *Quercus* sp, y *Pinus* sp; en esta palinozona se observó la menor diversidad de elementos.

8.4.6.6. Sección compuesta.

La sección compuesta esta integrada por las secciones CP-3, CP-4 y CP-5 de los travertinos Cerro Prieto. En el análisis CONISS obtenido para la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto (Figura 35) se observan dos palinozonas: A y B.

La palinozona A comprende la parte baja y media de la sección y coincide perfectamente con el límite superior de la sección CP-4, por tanto, esta palinozona comprende las muestras correspondientes a las secciones CP-3 y CP-4 (Pb-10884 a Pb-10902); quedando caracterizada por los géneros *Bursera* sp. en la base del diagrama y *Fraxinus* sp. en la base y en la parte media de la palinozona. En el diagrama se aprecia que en la parte alta de la palinozona A hay una reducción de taxa, que pueden sugerir un cambio climático y de vegetación. Además, se observa que la palinozona B se encuentra ubicada en la parte alta del diagra y coincide con la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto, la cual, quedó caracterizada por *Pinus* sp. y *Quercus* sp. El análisis sugiere que las secciones CP-3 y CP-4 son más parecidas entre si en cuanto a sus elementos florísticos (dominando los elementos florísticos del bosque mesófilo de montaña y los de bosque tropical caducifolio) que la sección CP-5 (dominando los elementos florísticos de bosque de pino-encino). Por otro lado, sugiere que hubo un cambio en los tipos de vegetación del bosque mesófilo de montaña a el bosque de pino-encino, lo que puede interpretarse como un cambio en el clima, el cual se volvió mucho más seco, cuando los travertinos Cerro Prieto comenzaron a disminuir sus tasas de sedimentación. En la Figura 36 se aprecia la relación que guardan las palinozonas en comparación con la columna estratigráfica compuesta.

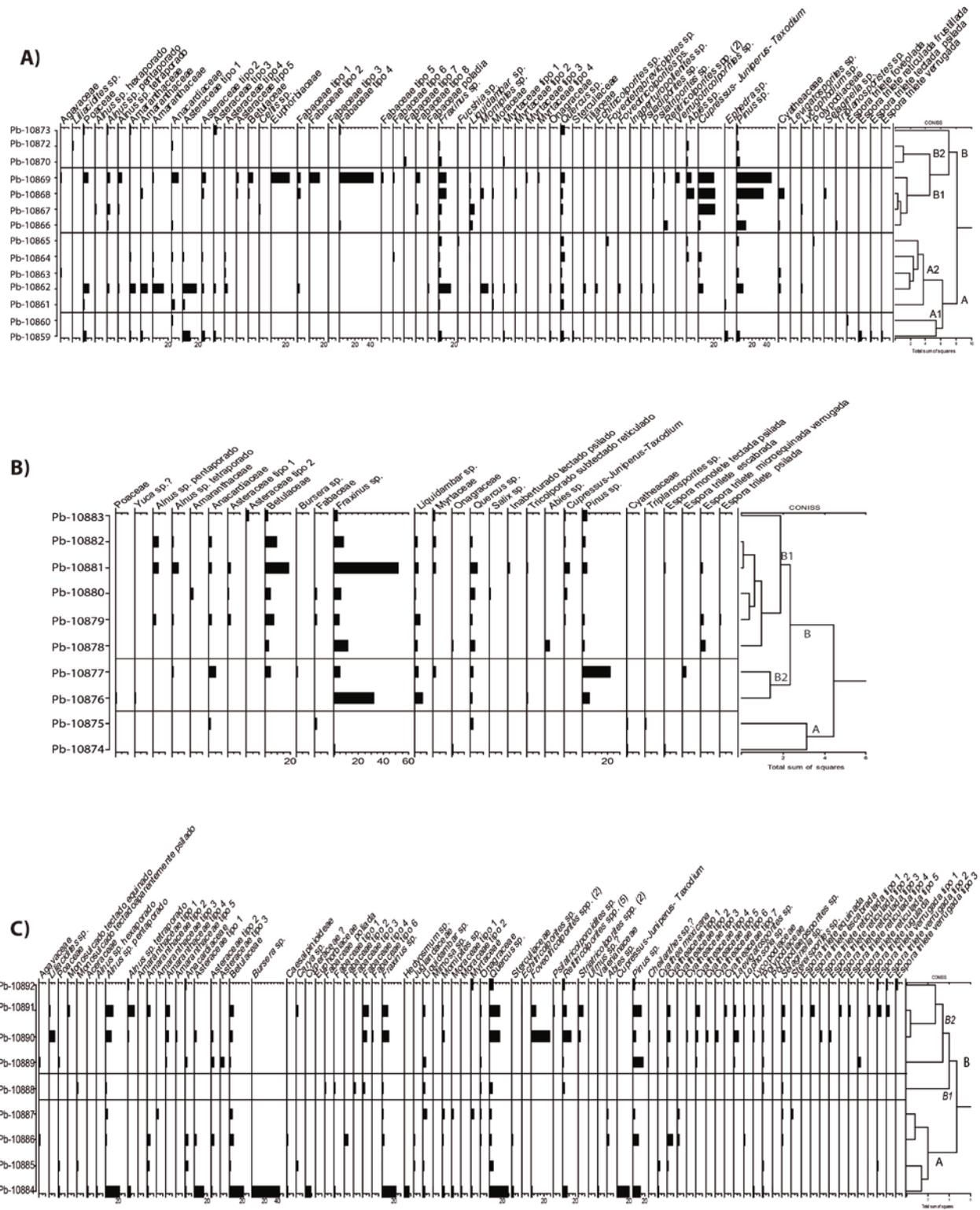


Figura 33. Análisis CONISS de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2 y C) sección CP-3.

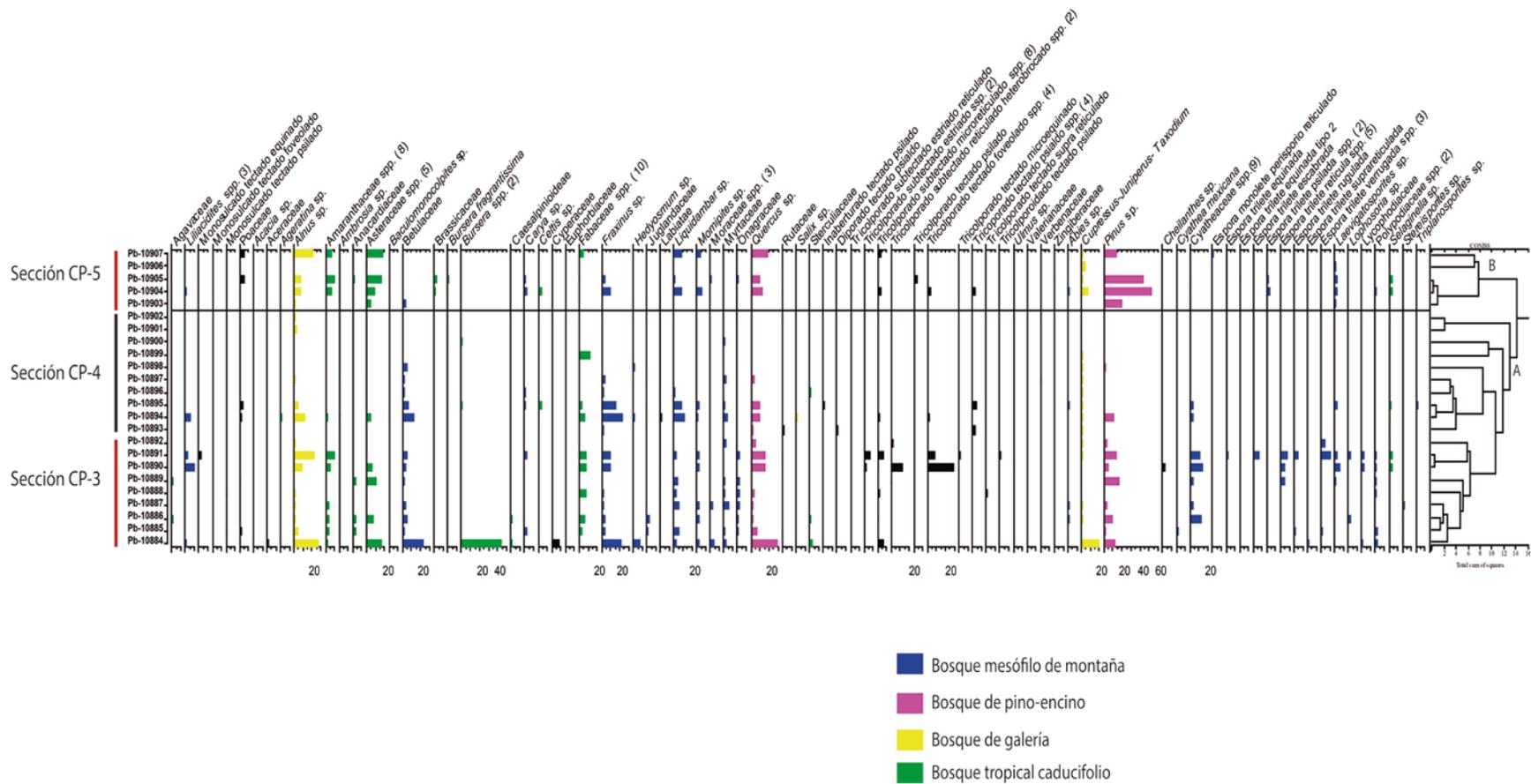


Figura 35. Análisis CONISS de la sección compuesta de los travertinos Cerro Prieto.

8.5. Análisis estadísticos de los travertinos Cerro Prieto.

8.5.1 Riqueza, diversidad y equitatividad.

Se procedió a analizar la diversidad de los conjuntos paleopalinológicos recuperados de las cinco secciones CP1, CP-2, CP-3, CP-4 y CP-5 de Cerro Prieto.

8.5.1.1. Riqueza.

La sección CP-1 presentó una riqueza total de 57 taxa (Tabla 4, Figura 37-A). La muestra con la mayor riqueza de especies correspondió a la muestra 4 (Pb-10862) con un total de 31 taxa, seguida por la muestra 11 (Pb-10869) con 30 taxa. La que menor riqueza presentó fue la muestra 2 (Pb-10860) con 4 taxa. No se observó una tendencia definida para la riqueza de esta sección, sin embargo, hay un decremento del número de taxa en la parte media y en la cima. La sección CP-2 presentó una riqueza total de 28 taxa de polen y esporas. La muestra con mayor riqueza fue la muestra 8 (Pb-10881) con un total de 15 taxa, seguida por la muestra 6 (Pb10879) con 13 taxa. Las muestras con menor riqueza fueron las muestras 1 y 2 (Pb-10874-Pb-10875) con 4 y 5 taxa respectivamente. En general, se observó un incremento de la riqueza de la parte media hacia la cima de la sección y una disminución en la base y en la cima de la sección, (Tabla 5, Figura 37-B). En la sección CP-3 se observó una riqueza total de 89 taxa para todas las muestras. La muestra con mayor riqueza fue la muestra 1(Pb-10884) con 38 taxa en total, seguida por la muestra 8 (Pb-10891) con 37 taxa en total. La muestra con menor riqueza de especies fue la muestra 9 (Pb-10892), con 12 taxa, seguida de la 2 y la 5(Pb-10885 y Pb-10888) con 15 taxa en total cada una (Tabla 6, Figura 37-C).

Para la sección CP-4 se observó una riqueza total de 44 taxa para todas las muestras. La muestra con mayor riqueza fue la muestra 3 (Pb-10895) con 25 taxa en total, seguida por la 2 (Pb-10894) con 24 taxa en total. La de menor riqueza de especies fue la 9 (Pb-10901), con un solo taxa, seguida de las 6 y la 7 (Pb-10899 y Pb-10900) con 2 taxa, cada una (Tabla 7, Figura

37-D). En la sección CP-5 se observó un número total de 42 taxa (Tabla 8, Figura 37-E). Las muestras que contuvieron un mayor número de taxa fueron la muestra 2 (Pb-10904) con 28 especies y la 3 (Pb-10905) con 26 especies, en tanto que las 4 y 1 (Pb-10906 y Pb-10903) tuvieron 3 y 9 taxa respectivamente. La mayor riqueza de especies se observó en la parte media de la sección, en tanto que la cima se observaron valores de riqueza más bajos.

8.5.1.2. Diversidad de Shannon-Wiener.

En la sección CP-1 se observó que el mayor índice de diversidad H' lo presentó la muestra 4 (Pb-10862) con un índice $H'=2.99$, seguida por la muestra 11 (Pb-10869) con un índice de $H'=2.69$, en tanto que la muestra con la menor diversidad corresponde a la muestra 14 (Pb-10873) con un índice $H'=1.25$, (Tabla 4, Figura 37-A). En general, no se observó una tendencia definida de la diversidad de la sección CP-1 de Cerro Prieto pero hay un decremento en algunos niveles de la parte baja y en la cima de la sección.

En la sección CP-2 se observó que el mayor índice de diversidad fue para la muestra 6 (Pb-10879) con un índice $H'=2.32$, seguida por las muestras 7 y 9 (Pb-10880 y Pb-10882) con un índice $H'=1.98$ para cada una, en tanto que el menor índice de diversidad se observó en la muestra 1 (Pb-10874) con un índice $H'=1.39$ y la muestra 2 (Pb-10875) con un índice $H'=1.56$. En general, se observó que para la sección CP-2 de Cerro Prieto la diversidad es baja hacia la parte más antigua o la base de la sección y es más alta en la parte media de la sección. (Tabla 5, Figura 37-B). Dichos valores pueden estar solamente relacionados con el muestreo y el ambiente de sedimentación. En la sección CP-3 se observó que la muestra con el valor más alto de diversidad fue la muestra 8 (Pb-10891) con un índice de $H'=3.36$, seguida por la muestra 7 (Pb-10890) con un índice de $H'=3.15$. En tanto que la muestra que presentó el valor más bajo de

diversidad para la sección fue la muestra 9 (Pb-10892) con $H'=2.28$. En general, no se observó una tendencia definida de los valores de diversidad de la sección CP-3. (Tabla 6, Figura 37-C). Al comparar los valores obtenidos de diversidad para todas las secciones analizadas de los travertinos de Cerro Prieto se observó que los valores obtenidos para esta sección son los más altos de la localidad.

En la sección CP-4 se observó que la muestra que presentó el valor más alto de diversidad fue la muestra 3 (Pb-10895) con un $H'=2.85$, seguida por la muestra 2 (Pb-10894) con $H'=2.68$. En tanto que la muestra que presentó el valor más bajo de diversidad para la sección fue la muestra 9 (Pb-10901) con $H'=0$. A diferencia de otras secciones, los valores de diversidad de la sección CP-4 mostraron una tendencia a la reducción de la base a la cima (Tabla 7, Figura 37-D). Al comparar los valores obtenidos de diversidad para todas las secciones analizadas de los travertinos Cerro Prieto se observó que los índices de diversidad de Shannon-Wiener son solo elevados en la base y sumamente bajos para el resto de la sección.

En la sección CP-5 se observa que las muestras con mayor diversidad fueron la 2 (Pb-10904) con $H'=2.64$ y la 3 (Pb-10905) con $H'=2.45$; en tanto que las menos diversas son las muestras 4 y 1, (Pb-10906 y Pb-10903) con un índice de diversidad de $H'=0.79$ y $H'=1.40$ respectivamente. El 80% de las muestras tienen valores de diversidad menores a $H'=2.5$ (Tabla 8, Figura 37-E). El polígono del gráfico obtenido sugiere que la mayor diversidad se encuentra en la parte media de la sección y desciende en la transición de la parte media a la cima. En general, los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener no mostraron una tendencia definida.

8.5.1.3. Equitatividad de Pielou.

En la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto y se observa que los índices de equitatividad de Pielou son relativamente bajos como resultado de la dominancia de algunos taxa en las muestras estudiadas. El mayor valor de equitatividad lo presentó la muestra 4 (Pb-10862) con $J'=0.72$, seguida por la muestra 11 (Pb-10869) con un índice $J'=0.65$. La muestra con un menor índice de equitatividad fue la muestra 2 (Pb-10860) con un índice $J'=0.33$. (Tabla 5; Figura 37-A). Estos resultados son consistentes con la riqueza y la diversidad para esta sección. En general, no se observó una tendencia bien definida para la equitatividad en la sección CP-1, destacando la caída de este índice hacia la cima de la sección.

En la sección CP-2 se observó que la muestra con el mayor índice de equitatividad fue la muestra 6 (Pb-10879) con $J'=0.7$ seguida de la muestra 7 (Pb-10880) con un índice $J'=0.59$ y que las muestras con menos equitatividad fueron la muestra 3 (Pb-10876) con $J' = 0.33$, y la muestra 1 (Pb-10874) con $J' = 0.42$ respectivamente. (Tabla 6; Figura 37-B). En general, se observa que los valores de equitatividad fueron inferiores a $J' = 0.7$ para toda la sección CP-2 de Cerro Prieto. La equitatividad disminuyó en la parte más antigua de la sección que se encuentra en la base de la misma y aumenta en la parte media disminuye ligeramente hacia la cima.

En la sección CP-3 la muestra que presentó el valor más alto de equitatividad fue la muestra 8 (Pb-10891) con $J'=0.75$, seguida por la muestra 7 (Pb-10890) con $J' = 0.70$. El resto de las muestras presentaron valores del índice de equitatividad J' por debajo de 0.65 y la muestra que presentó el valor más bajo del índice de equitatividad fue la muestra 9 (Pb-10892) con $J'=0.51$. Se observa que los valores obtenidos del índice de equitatividad de Pielou para la

sección CP-3 de Cerro Prieto se encuentran por debajo de 0.6, indicando que los taxa recuperados de los conjuntos palinológicos no están uniformemente representados (Tabla 7; Figura 37-C).

En la sección CP-4 se observó que la muestra que presentó el valor más alto de equitatividad fue la muestra 3 (Pb-10895) con $J'=0.75$, seguida por la muestra 2 (Pb-10894) con un índice $J'=0.71$. En el resto de esta sección los valores del índice de equitatividad de Pielou (J') estuvieron por debajo de $J'=0.55$ y la muestra que presentó el valor más bajo de equitatividad fue la muestra 9 (Pb-10901) con $J'=0$. De lo anterior se concluye que los taxa recuperados de los conjuntos palinológicos de esta sección no están uniformemente representados (Tabla 7; Figura 37-D).

En la sección CP-5 se observó que los valores del índice de equitatividad de Pielou fueron bajos (inferiores a $J'=0.7$) y que solo una muestra posee valores iguales y superiores a 0.7. Esta muestra fue la muestra 2 (Pb-10904) con un índice $J'=0.70$, seguida por la muestra 3 (Pb-10905) con un índice $J'=0.65$. La representación equitativa de los taxa recuperados dentro de los conjuntos palinológicos para esta sección fue baja; es decir solo algunos taxa predominaron en las muestras. Tal fue el caso de los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp. que se observaron muy bien representados en las muestras recuperadas a lo largo de toda la columna estratigráfica. Por el contrario, las muestras que presentaron los valores más bajos de equitatividad de Pielou corresponden a las muestras 4 y 1 (Pb-10906 y Pb-10903) con $J'=0.21$ y $J'=0.38$ respectivamente. Dichos valores indican que predominan una o dos especies (Tabla 8, Figura 37-E). Los valores obtenidos para el índice de equitatividad de Pielou de la sección CP-5 no mostraron una tendencia definida y son bajos a lo largo de toda la sección.

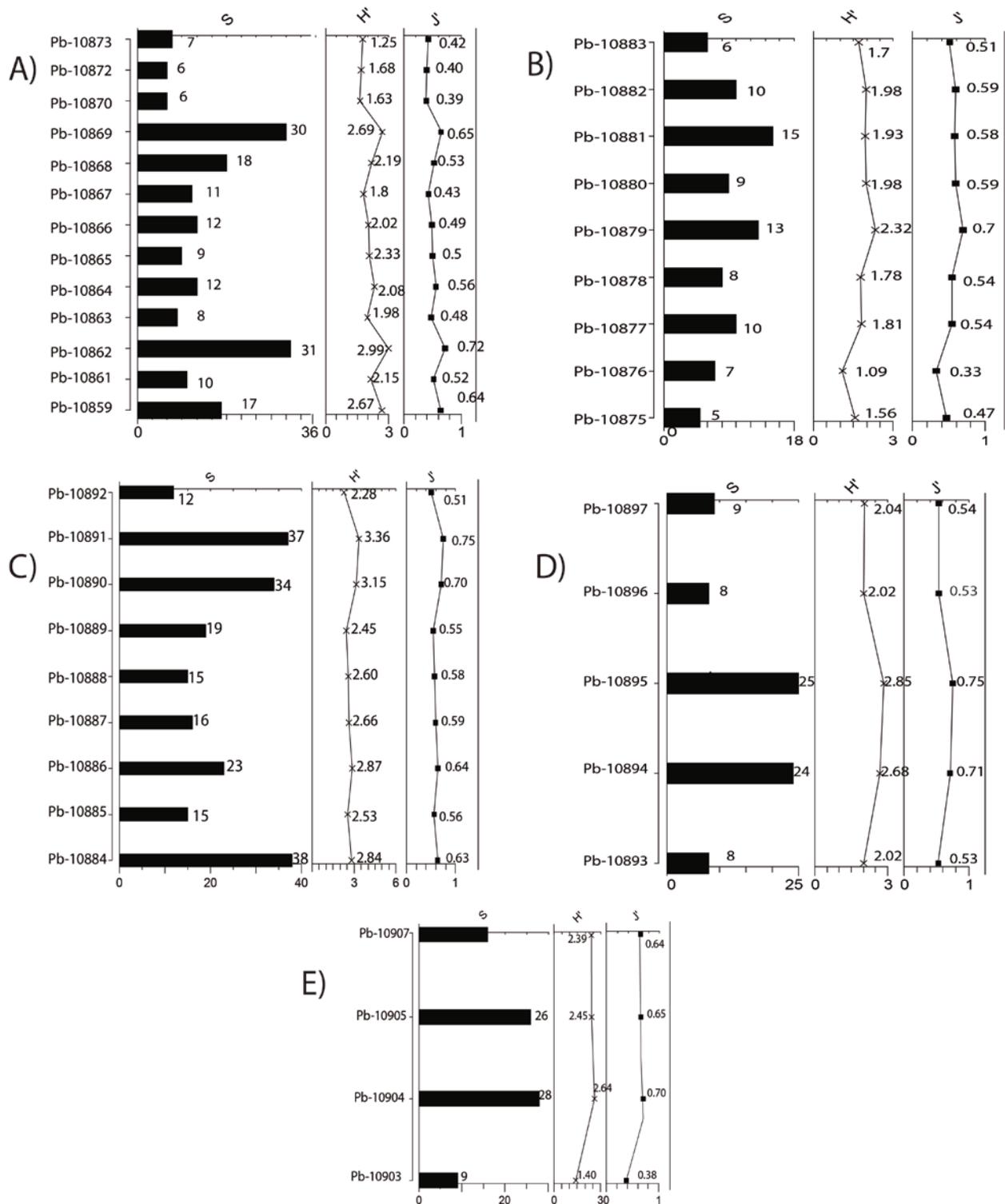


Figura 37. Diagramas de los valores de riqueza (S), diversidad de Shannon-Wiener (H') y equitatividad de Pielou (J') de los travertinos Cerro Prieto. A) sección CP-1, B) sección CP-2, C) sección CP-3, D) sección CP-4) y E) sección CP-5.

8.5.2 Análisis multivariados de los travertinos Cerro Prieto.

8.5.2.1 Análisis de conglomerados.

8.5.2.1.1. Sección CP-1.

Se realizó un análisis de conglomerados de la sección CP-1, los resultados se aprecian en el dendograma (Figura 38). A la línea de corte quedaron cuatro grupos (A, B, C y D) que se analizaran en orden descendente. El grupo "A" está integrado por: *Abies* sp., *Pinus* sp., y *Fraxinus* sp. El grupo "B" está formado por *Liquidambar* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Fabaceae, *Quercus* sp., Asteraceae, Amaranthaceae. Tanto el primer grupo A como el segundo grupo B poseen elementos que se encuentran en el bosque mesófilo de montaña y algunos de ellos puede ser a un tipo de vegetación conocido como Mexical y que tiene presencia en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán; estos elementos son (Anacardiaceae, Asteraceae y *Quercus* sp.) El grupo "C" está integrado por Anacardiaceae y *Alnus* sp., ambos elementos no parecen tener relación alguna. El grupo "D" es el mayor en cuanto a composición y está integrado por: Onagraceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Sterculiaceae, Poaceae, Moraceae, *Selaginella* sp., Tiliaceae, *Momipites* sp., Cyatheaceae, *Triplanosporites* sp. Betulaceae, Lycopodiaceae, *Fuchsia* sp., *Liliacidites* sp., *Laevigatosporites* sp., *Ephedra* sp. y Agavaceae. De los veintiún elementos florísticos que componente este grupo, diez pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña como: *Fuchsia* sp., *Liliacidites* sp., *Laevigatosporites* sp., Betulaceae, Lycopodiaceae, *Selaginella* sp., *Momipites* sp., Polypodiaceae, Cyatheaceae y Moraceae. Sin embargo, hay dos elementos agrupados junto a *Laevigatosporites* sp. y que actualmente se distribuyen en el matorral xerófilo, esto elementos son *Ephedra* sp. y Agavaceae (Rzedowski, 1978) su presencia puede sugerir la probable existencia de este tipo de vegetación; asimismo, seis de los veintiún elementos florísticos de este grupo, pueden ser asignados al bosque tropical caducifolio como *Celtis* sp, Agavaceae, *Selaginella* sp., Euphorbiaceae, Sterculiaceae y Moraceae. De lo anterior,

se puede deducir que, en cuanto se depositaron los sedimentos de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto posiblemente existió una vegetación alrededor del área de sedimentación, integrada por un matorral xerófilo y un bosque mesófilo de montaña.

8.5.2.1.2. Sección CP-2.

Del análisis de agrupamiento aplicado a los datos de la sección CP-2 se obtuvo el dendograma (Figura 39) en el que se aprecian 4 grupos (A, B, C y D). El grupo “A” integrado por Fabaceae, Amaranthaceae y *Salix* sp. Dos elementos florísticos pueden ser asignados tanto a un bosque de galería como a bosque mesófilo de montaña y Amaranthaceae puede ser asignada al bosque tropical caducifolio.

El grupo “B” quedó integrado por: *Yucca* sp., *Bursera* sp., Poaceae, Onagraceae, *Abies* sp., Cyatheaceae y *Triplanosporites* sp. De los siete elementos florísticos que integran este grupo hay tres elementos agrupados en la parte superior que fueron asignados al bosque tropical caducifolio y son *Bursera* sp., *Yucca* sp. y Poaceae (señalados con la barra verde en Figura 34). Los otros 4 elementos florísticos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña y son Onagraceae, *Abies* sp., Cyatheaceae y *Triplanosporites* sp.

El grupo “C” está integrado por: *Liquidambar* sp., *Quercus* sp., *Pinus* sp., Betulaceae y *Fraxinus* sp. Los elementos florísticos de este grupo fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. Actualmente *Quercus* sp. y Anacardiaceae son elementos florísticos sobresalientes del mexical (Valiente-Banuet *et al.*, 1998), por lo que posiblemente este tipo de vegetación tenía alguna presencia en el área de estudio. Nótese en este grupo la cercanía de los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp., esta cercanía sugiere que posiblemente existió un bosque de pino-encino en la transición entre el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical caducifolio, no se descarta la posible existencia de un mexical.

Finalmente, el grupo “D” quedó integrado por elementos florísticos que posiblemente conformaron un bosque mesófilo de montaña y está integrado por Asteraceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Myrtaceae, *Alnus* sp. y Anacardiaceae. Este último elemento representa a una familia cuyos miembros más bien forman parte de comunidades de climas más cálidos-secos, y puede formar parte del bosque tropical caducifolio, recordando que esta familia tiene integrantes como *Toxicodendron* el cual forma parte del bosque mesófilo de montaña, posiblemente formó parte de este tipo de vegetación. De lo anteriormente discutido, se concluye que cuando se sedimentaron los travertinos de la sección CP-2 probablemente existieron tres o cuatro tipos de vegetación: el bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y posiblemente el mexical.

8.5.2.1.3. Sección CP-3.

En la Figura 40 se puede apreciar el dendograma que se obtuvo del análisis de agrupamiento para la sección CP-3. Se formaron 4 grupos (A, B, C y D) a la línea de corte, el grupo “A” quedó integrado por Agavaceae, Asteraceae, Caesalpinioideae, Sterculiaceae, Anacardiaceae, Poaceae, *Cyathea mexicana*, *Carya* sp., Juglandaceae y *Lophosoria* sp.; la mayoría de estos elementos florísticos pueden ser asignados al bosque tropical caducifolio (Valiente-Banuet *et al.*, 2000) exceptuando *Cyathea mexicana*, *Carya* sp., y la familia Juglandaceae. Algunos elementos de este grupo se distribuyen actualmente en climas mucho más húmedos como: *Carya* sp., *Cyathea mexicana* y *Lophosoria* sp.; el primer taxón está reportado como elemento característico del bosque mesófilo de montaña, aunque se le ha reportado de forma esporádica en el bosque tropical caducifolio (Kunth *et al.*, 2010) y dentro de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha reportado la presencia de *C. illinoensis* en el bosque tropical caducifolio muy cerca de la ciudad de Tehuacán y el bosque de *Quercus-Juniperus* y *C. palmeri*

(Mora-Jarvio, 2010); los otros dos taxa no están reportados en la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, pero son elementos florísticos del bosque mesófilo de montaña. La presencia las familias Agavaceae y Caesalpinioideae pueden ser indicadores de la existencia de un bosque tropical caducifolio. Sin embargo, ambos elementos también pueden formar parte del matorral xerófilo, sería importante haber encontrado otros taxa que permitieran robustecer la presencia de este tipo de vegetación. Por otro lado, estos elementos pueden incluirse también en la flora de un bosque mesófilo de montaña, en proporciones muy bajas (López-Pérez *et al.*, 2011; Rzedowski, 1996; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003).

El grupo “B” quedó integrado por *Bursera* sp., Cyperaceae, Euphorbiaceae, *Hedyosmum* sp., *Acacia* sp., Valerianaceae, Polypodiaceae, Myrtaceae, Moraceae, *Abies* sp. y Sterculiaceae. La mayoría de estos elementos fueron asignados al bosque tropical caducifolio. El grupo “C” quedó integrado por Fabaceae, *Momipites* sp., *Liliacidites* sp., Lycopodiaceae, *Ulmus* sp., *Cheilanthes* sp. y *Laevigatosporites* sp.; todos estos elementos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. El grupo “D” quedó integrado por Amaranthaceae, Betulaceae, Cyatheaceae, *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp., Polypodiaceae, *Alnus* sp., *Quercus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Pinus* sp., Onagraceae y *Selaginella* sp. Estos elementos florísticos también fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. En la parte baja del grupo D hay dos elementos florísticos: *Pinus* sp. y *Quercus* sp., lo que sugiere la posible existencia de un bosque de pino-encino, asimismo, en este grupo *Cupressus-Juniperus-Taxodium* puede sugerir la existencia de un bosque de coníferas (Rzedowski, 1978) De los resultados de este análisis se concluye que los posibles tipos de vegetación para esta sección son: bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio y probablemente un bosque de pino-encino.

8.5.2.1.4. Sección CP-4.

En el dendograma para la sección CP-4 (Figura 41) se pueden observar cinco grupos a la línea de corte (A, B, C, D y E). El grupo “A” está integrado por *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Betulaceae*, y *Fraxinus* sp. son elementos florísticos que se presentan actualmente en el bosque mesófilo de montaña. El grupo “B” está integrado por *Asteraceae*, *Liquidambar* sp., *Sterculiaceae*, *Carya* sp. y *Triplanosporites* sp; en este grupo se registran nuevamente elementos que pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña

El grupo “C” está integrado por: *Rutaceae*, *Anacardiaceae*, *Selaginella* sp., *Bursera* sp., *Celtis* sp., *Abies* sp. y *Laevigatosporites* sp. De los siete elementos de este grupo cinco de ellos fueron asignados al bosque tropical caducifolio (*Rutaceae*, *Anacardiaceae*, *Selaginella* sp., *Bursera* sp. y *Celtis* sp.); estos elementos actualmente se distribuyen en climas semiáridos a tropical-seco. Los otros dos elementos florísticos restantes (*Abies* sp. y *Laevigatosporites* sp.) del grupo “C” fueron asignados al bosque mesófilo de montaña.

El Grupo “D” está integrado por *Verbenaceae*, *Ambrosia* sp., *Alnus* sp., *Myrtaceae*, y *Quercus* sp, los elementos florísticos de este grupo fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. El grupo “E” está integrado por: *Poaceae*, *Momipites* sp., *Cyatheaceae*, *Fabaceae*, *Liliacidites* sp., *Ageratina* sp., *Amaranthaceae*, *Baculomonocolpites* sp., *Labiatae*, *Salix* sp., *Hedyosmum* sp. y *Pinus* sp. De los diez elementos florísticos de este grupo, siete fueron asignados al bosque mesófilo de montaña (*Momipites* sp., *Cyatheaceae*, *Fabaceae*, *Liliacidites* sp., *Ageratina* sp., *Labiatae*, *Salix* sp., *Hedyosmum* sp. y *Pinus* sp.) y los otros tres elementos (*Amaranthaceae*, *Poaceae* y *Baculomonocolpites* sp.) pueden formar parte del bosque tropical caducifolio.

En este análisis los géneros *Quercus* sp. y *Pinus* sp. quedaron en dos grupos diferentes, además, se ubican en subgrupos diferentes y no se pudo argumentar la existencia de un bosque de

pino-encino. Un análisis similar se puede hacer para el bosque de galería por las distancias entre *Salix* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y *Alnus* sp. De los resultados de este análisis se concluye que los posibles tipos de vegetación para esta sección son: bosque tropical caducifolio y bosque mesófilo de montaña.

8.5.2.1.5 Sección CP-5.

Para la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto se obtuvo el dendograma que se aprecia en la Figura 42. En él se observan cuatro agrupaciones a la línea de corte (A, B, C y D)

El grupo “A” está integrado por *Alnus* sp., *Quercus* sp., *Pinus* sp., Cyatheaceae, *Laevigatosporites* sp., Asteraceae y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. Estos elementos florísticos pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña. Obsérvese que los géneros *Quercus* sp. y *Pinus* sp. están muy próximos entre sí, sugiriendo la existencia de un bosque de pino-encino.

El grupo “B” está integrado por: Poaceae, Fabaceae, Amaranthaceae, *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp. y esporas triletes. Los primeros tres taxa son herbáceos y se consideraron como parte del bosque tropical caducifolio y los últimos tres taxa de este grupo se pueden asignar a un bosque mesófilo de montaña.

El grupo “C” está integrado por Betulaceae, *Momipites* sp., *Liliacidites* sp., *Celtis* sp., *Abies* sp. y Polypodiaceae. Estos elementos florísticos pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña excepto *Celtis* sp.

El cuarto “D” está integrado por *Selaginella* sp., Brassicaceae, *Carya* sp., Moraceae, Onagraceae, Zingiberaceae, Anacardiaceae y *Bursera fragrantissima*. De estos elementos florísticos *Bursera fragrantissima*, Anacardiaceae, Moraceae, Zingiberaceae y *Selaginella* sp. están reportados como parte de la flora de un bosque tropical caducifolio (Rzedowski y Calderón,

2013). Dentro de este grupo hay tres elementos de clima templado como Brassicaceae, Onagraceae y *Carya* sp., que pueden ser asignadas al bosque mesófilo de montaña.

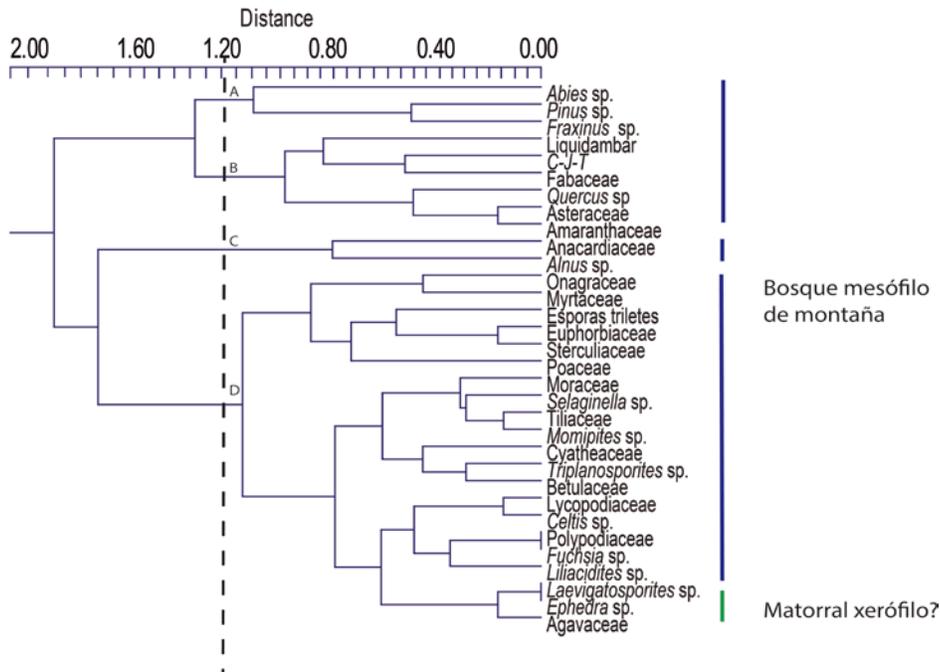


Figura 38. Dendrograma del análisis de conglomerados de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto.

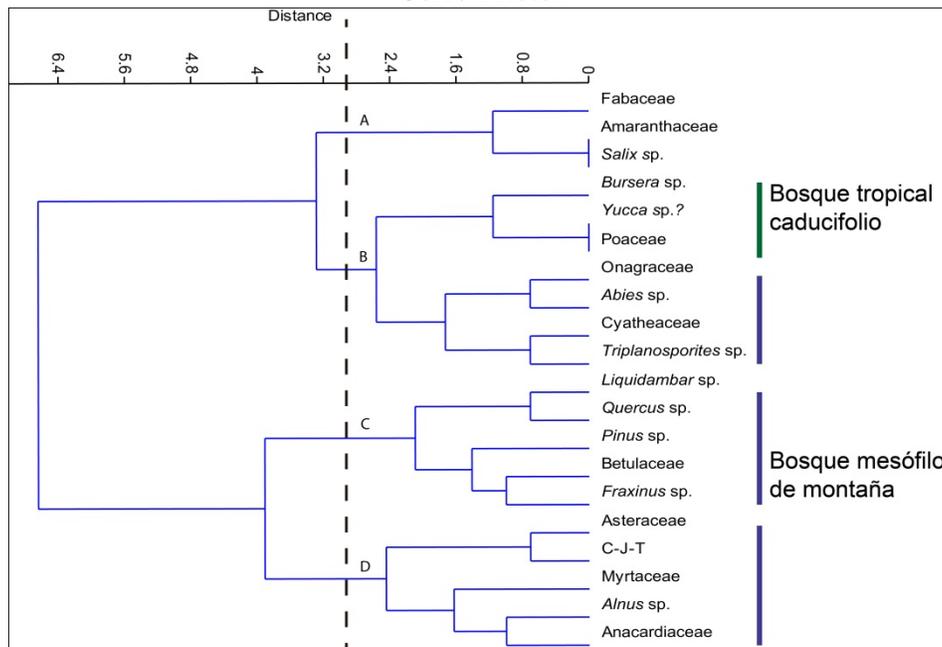


Figura 39. Dendrograma del análisis de conglomerados de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto.

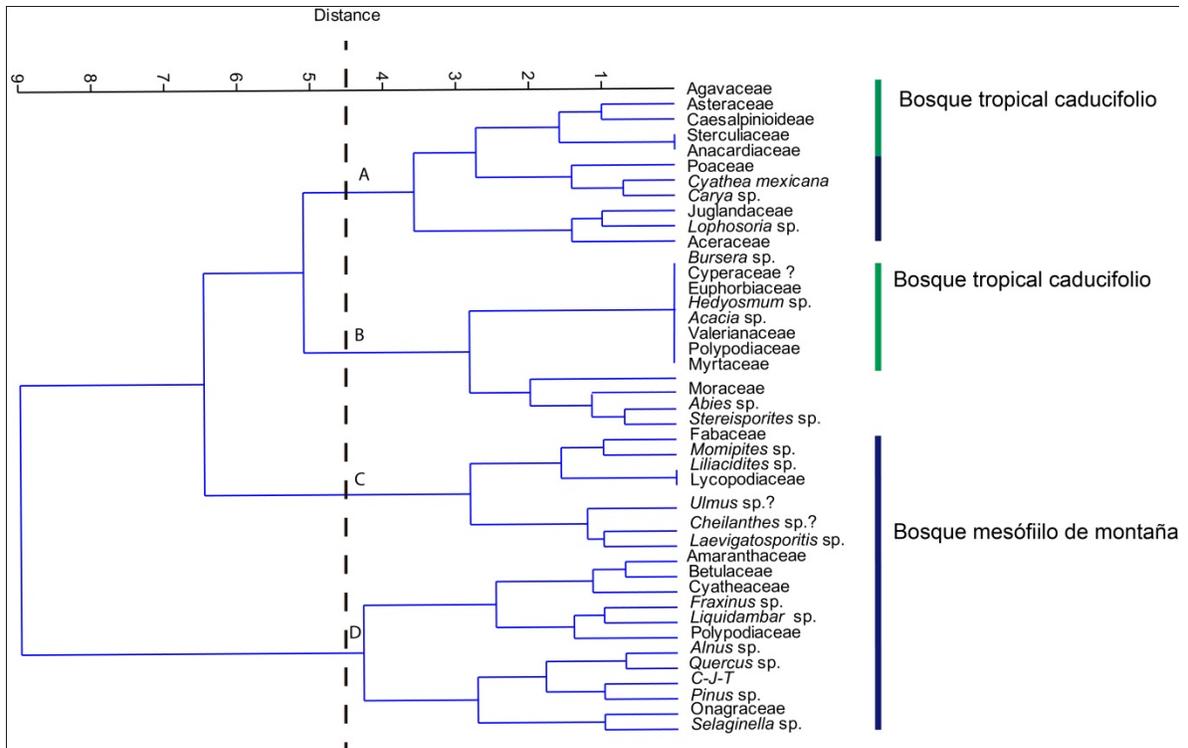


Figura 40. Dendrograma del análisis de conglomerados de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto.

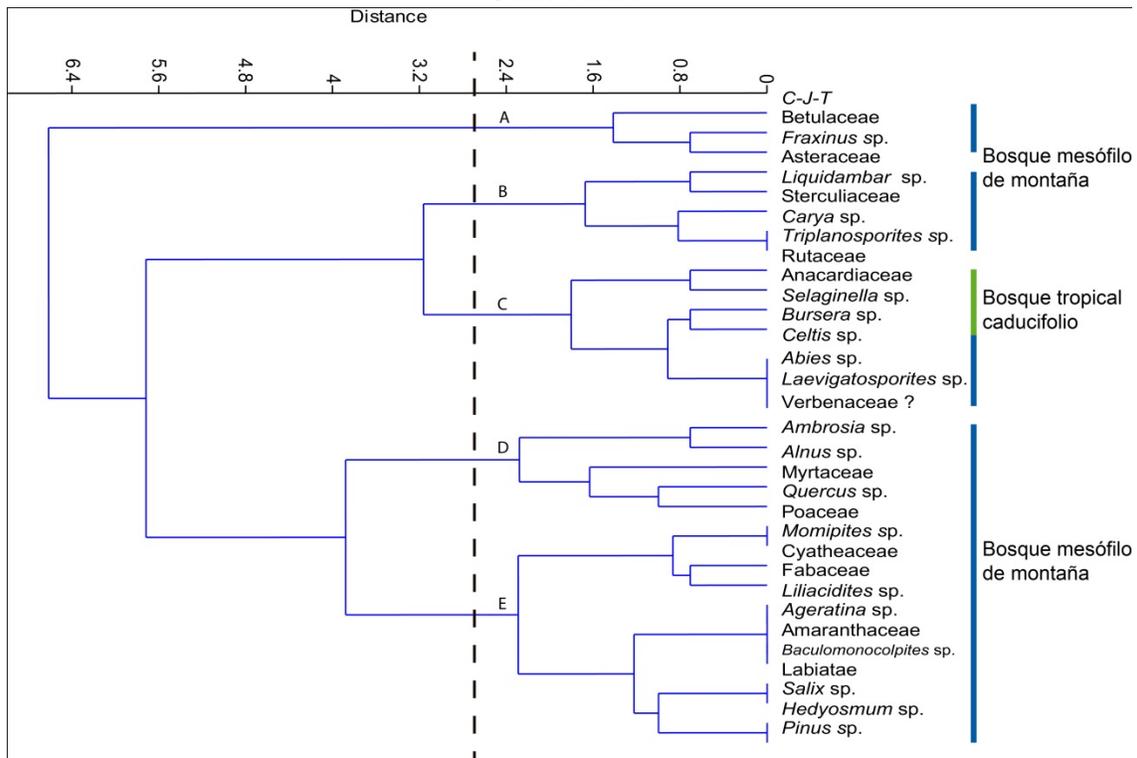


Figura 41. Dendrograma del análisis de conglomerados de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto.

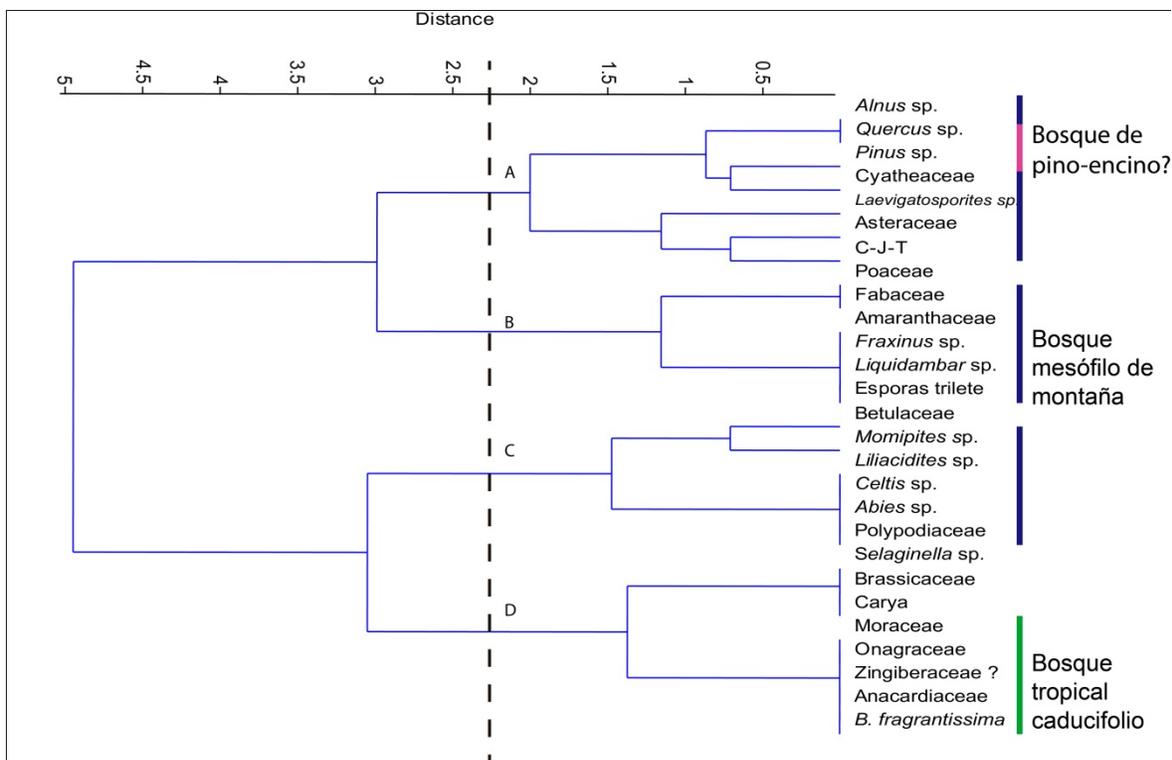


Figura 42. Dendrograma del análisis de conglomerados de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto.

8.5.2.1.6. Análisis de conglomerados integral de los travertinos Cerro Prieto.

Se realizó el análisis de los conjuntos palinológicos de las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto. El dendrograma (Figura 43) que se obtuvo nos da los siguientes resultados.

Se tienen cinco grandes grupos a la línea de corte (A, B, C, D y E) que se analizan de forma descendente. El grupo “A” contiene el 11.86 % de los taxa y está integrado por: Anacardiaceae, *Alnus* sp., Fabaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Betulaceae y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, este grupo está constituido por elementos florísticos de clima templado y otros adaptados a condiciones semiáridas.

En general, todos ellos pueden ser asignados al tipo de vegetación del bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, Anacardiaceae, Fabaceae, Amaranthaceae y Asteraceae son elementos

adaptados a condiciones de menor humedad; dos de estos elementos pueden ser asignados al bosque de pino-encino como parte del estrato herbáceo, como Fabaceae y Asteraceae (Rzedowski, 1978) y todos ellos pueden ser asignados al bosque tropical caducifolio o a un posible matorral xerófilo.

El grupo “B” contiene el 6.77 % de los taxa y está integrado por *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp., *Quercus* sp., y *Pinus* sp.; elementos florísticos que pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978), pero la estrecha proximidad entre los géneros *Quercus* sp. y *Pinus* sp. puede sugerir la presencia de un bosque de pino-encino.

El grupo “C” contiene el 11.86 % de los taxa y está integrado por Poaceae, Myrtaceae, Onagraceae, *Abies* sp., *Momipites* sp., *Selaginella* sp., y Cyatheaceae. Estos taxa pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña. El cuarto grupo contiene al 59.32 % de los taxa, lo que lo hace el grupo más grande y está integrado por: *Ageratina* sp., *Baculomonocolpites* sp., *Ambrosia* sp., Labiatae, *Salix* sp., Agavaceae, Juglandaceae, *Lophosoria* sp., Brassicaceae, *Bursera fragrantissima*, Zingiberaceae?, *Yucca* sp., *Fuchsia* sp., Rutaceae, Verbenaceae, *Stereisporites* sp., *Ephedra* sp., *Ulmus* sp., *Cheilanthes* sp., *Bursera* sp., Sterculiaceae, Caesalpinioideae, Arecaceae, Cyperaceae, *Mimosa* sp., Valerianaceae, Euphorbiaceae, *Hedyosmum* sp., *Cyathea mexicana*, *Polypodiaeiosporites* sp., y Moraceae.

En el grupo “D” hay dos subgrupos, en el primero de ellos “D1” se pueden observar tres elementos florísticos que pueden ser asignados al matorral xerófilo (*Ephedra* sp., *Yucca* sp. y Agavaceae), en este subgrupo y en el subgrupo D2 también hay elementos florísticos intercalados que pueden ser asignados al bosque tropical caducifolio y que no parecen guardar una estrecha relación en el dendograma (*Ageratina* sp., Agavaceae, *Bursera fragrantissima*, Zingiberaceae,

Yucca sp., Rutaceae, Verbenaceae, *Celtis* sp., *Bursera* sp., Sterculiaceae, Caesalpinioideae, *Mimosa* sp., Euphorbiaceae y Moraceae) y dentro de ambos subgrupos hay elementos florísticos que fueron asignados al bosque mesófilo de montaña (*Cheilanthes* sp., *Hedyosmum* sp., *Cyathea mexicana* y Moraceae)

El grupo “E” contiene el 20.33% de los taxa y está integrado por *Liliacidites* sp., Lycopodiaceae, Polypodiaceae, *Carya* sp., *Triplanosporites* sp. y *Laevigatosporites* sp., todos los elementos de este grupo se pueden asignar al bosque mesófilo de montaña.

De lo anterior se puede inferir que los posibles tipos de vegetación que existieron cuando se sedimentaron los travertinos de Cerro Prieto durante el Pleistoceno son: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, matorral xerófilo. Tipos de vegetación presentes en un gradiente altitudinal de humedad y temperatura en el valle.

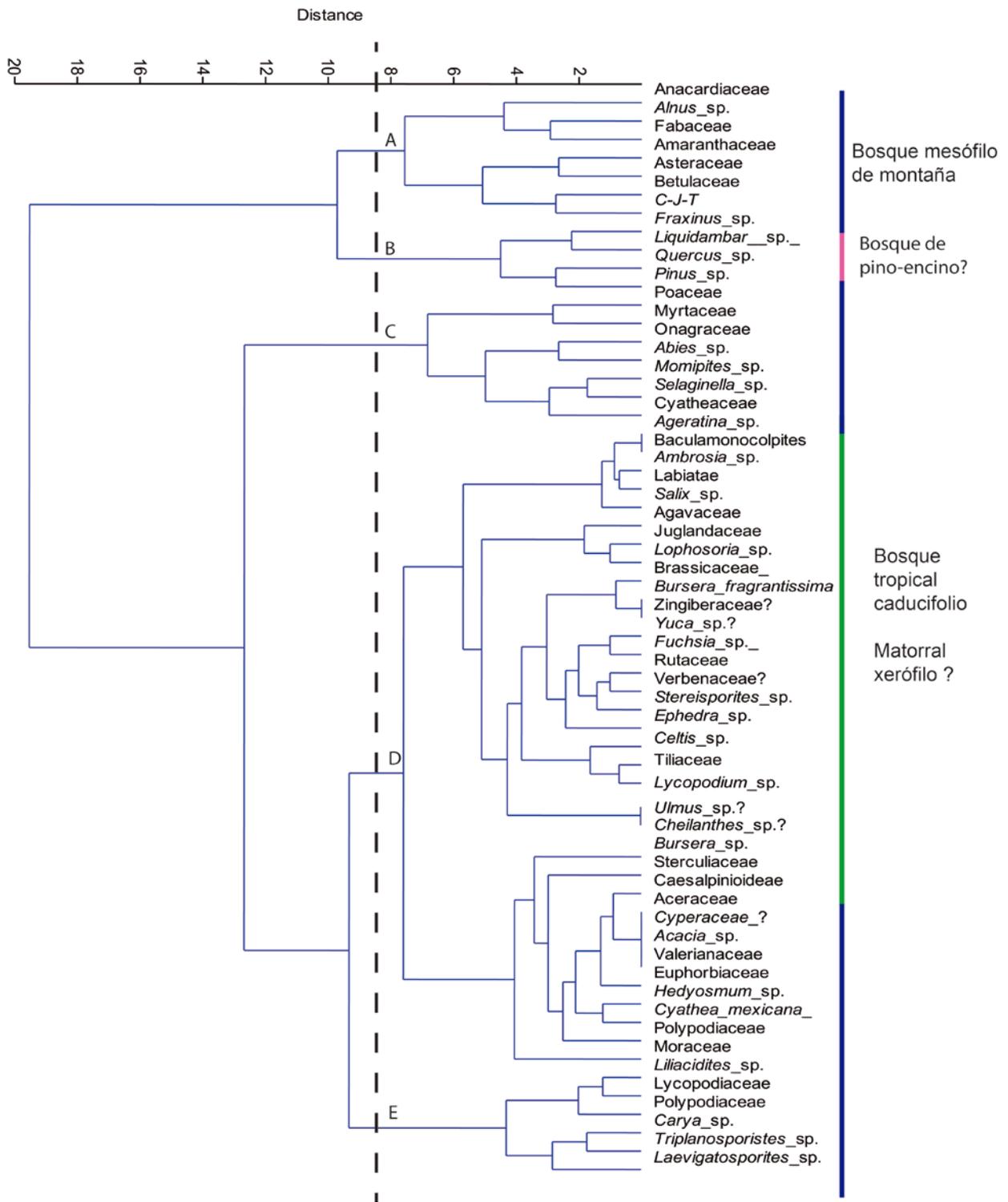


Figura 43. Dendrograma del análisis de conglomerados integral de los taxa presentes en los conjuntos palinológicos recuperados de todas las secciones de los travertinos Cerro Prieto.

8.5.3 Análisis de componentes principales de los travertinos Cerro Prieto.

8.5.3.1 Sección CP-1.

Se discuten los resultados del análisis multivariado de componentes principales utilizando los cuatro cuadrantes del plano cartesiano en sentido inverso de las manecillas de reloj. Para la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto se distinguieron cuatro grupos (Figura 44). El primer grupo está en los cuadrantes III y IV (valores positivos del eje X) y está integrado por: *Pinus* sp., *Fraxinus* sp., Anacardiaceae, *Abies* sp., *Liquidambar* sp., *Quercus* sp., Myrtaceae, Cyatheaceae y Betulaceae; estos elementos florísticos se asignaron al bosque mesófilo de montaña. El segundo grupo en el cuadrante III (valores positivos de X y Y) quedó integrado por *Alnus* sp. *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y Fabaceae. Estos tres elementos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña, pero también al bosque de galería.

El tercer grupo en el cuadrante II (valores negativos de X y Y) está integrado por Moraceae, Onagraceae, Agavaceae, *Ephedra* sp., Sterculiaceae, Poaceae y Tiliaceae. En este grupo hay algunos elementos de particular interés, porque actualmente forman parte del matorral xerófilo, tales como Sterculiaceae, Poaceae, Agavaceae y *Ephedra* sp., así como otros elementos que parecen estar más relacionados con el bosque mesófilo de montaña como las familias Onagraceae y Moraceae.

El cuarto grupo en el cuadrante I (valores negativos del X, positivos de Y) está integrado por *Triplanosporites*, *Liliacidites* sp., *Celtis* sp., *Selaginella* sp., Lycopodiaceae, *Momipites* sp. y Euphorbiaceae. En este grupo hay elementos florísticos que pueden ser asignados a vegetación semiárida como *Selaginella* sp., *Celtis* sp., y Euphorbiaceae; así como elementos que se encuentran en ambientes más húmedos como el bosque mesófilo de montaña tales como Lycopodiaceae, *Momipites* sp. *Liliacidites* sp., y *Triplanosporites* sp; en este análisis se pueden

distinguir tres posibles tipos de vegetación en la sección CP-1: bosque mesófilo de montaña, bosque de galería y matorral xerófilo.

8.5.3.2 Sección CP-2.

El análisis de componentes principales de la sección CP-2 se obtuvo el gráfico (Figura 45) en donde se observan tres grupos. El primero se encuentra entre los cuadrantes III y IV (valores positivos del eje X); está integrado por: *Fraxinus* sp., *Pinus* sp., *Liquidambar* sp., Betulaceae, *Quercus* sp., *Alnus* sp. y Myrtaceae; asignados al bosque mesófilo de montaña. El segundo grupo entre los cuadrantes II y IV, (valores negativos del eje Y) está integrado por: Asteraceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Anacardiaceae, Fabaceae, Amaranthaceae y *Salix* sp. Es un grupo interesante ya que quedó integrado fundamentalmente por elementos herbáceos (Asteraceae, Amaranthaceae y Fabaceae) y los taxa (*Cupressus-Juniperus-Taxodium* y *Salix* sp.) que pueden ser asignados tanto al bosque de galería como al bosque mesófilo de montaña. El tercer grupo en el cuadrante I (valores negativos del eje X y positivos del eje Y) está integrado por: Onagraceae, *Abies* sp., *Yucca* sp., Poaceae y *Bursera* sp. En este grupo hay elementos adaptados a clima semiárido como *Bursera* sp., *Yucca* sp. y por lo menos 41 géneros de la familia Poaceae han sido reportados como parte de la flora del bosque tropical caducifolio (Rzedowski y Calderón, 2013), por lo que estos elementos florísticos pueden ser asignados a este tipo de vegetación. También se observaron algunos elementos de clima templado-fríos como Onagraceae y *Abies* sp., los cuales fueron asignados al bosque mesófilo de montaña.

Del análisis previo, realizado en la sección CP-2 de Cerro Prieto, se desprende que los posibles tipos de vegetación que existieron cuando se depositaron estos travertinos son: bosque mesófilo de montaña, bosque de galería y bosque tropical caducifolio.

8.5.3.3 Sección CP-3.

Del análisis de componentes principales que se realizó para la sección CP-3 se obtuvo el gráfico (Figura 46) de los componentes 1 y 2 en donde se aprecian dos grupos. El primero entre los cuadrantes III y IV (valores positivos del eje X) está integrado por: *Amaranthaceae*, *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., *Betulaceae*, *Pinus* sp., *Alnus* sp., *Cyatheaceae*, *Liquidambar* sp., *Onagraceae*, *Momipites* sp., *Fabaceae*, *Laevigatosporites* sp., *Asteraceae*, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Polypodiaceae* y *Myrtaceae*; todos ellos asignados al bosque mesófilo de montaña. El segundo grupo se encuentra en el cuadrante I (valores negativos del eje X y positivos eje Y) y está integrado por elementos que se observaron de forma más esporádica en los conjuntos paleopalinológicos tales como: *Bursera* sp., *Cyperaceae*, *Valerianaceae*, *Hedyosmum* sp., *Acacia* sp. y *Polypodiaeiosporites* sp. En este grupo hay elementos florísticos del bosque tropical caducifolio como *Bursera* sp. y *Acacia* sp. El resto de los elementos pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña. Del análisis anterior se obtiene que los posibles tipos de vegetación presentes cuando se depositaron los travertinos de la sección CP-3 son bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio.

8.5.3.4. Sección CP-4.

Del análisis de componentes principales de la sección CP-4 se obtuvo un gráfico (Figura 47). En éste se observaron tres grupos principales. Entre los cuadrantes III y IV se encuentra un grupo integrado por *Myrtaceae*, *Alnus* sp., *Quercus* sp., *Asteraceae*, y *Liquidambar* sp.; estos elementos florísticos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. Un pequeño conjunto de elementos entre los cuadrantes III y IV no fue señalado en el gráfico y está integrado por *Fraxinus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y *Betulaceae*. Las relaciones entre estos tres elementos no son del todo claras y probablemente estén presentes en el bosque mesófilo de montaña. El cuarto grupo se encuentra en el cuadrante II y está integrado por: *Bursera* sp., *Celtis*

sp., *Abies* sp., *Selaginella* sp. y *Laevigatosporites* sp. Estos elementos en su mayoría se encuentran en clima templado exceptuando al género *Bursera* sp. el cual, es actualmente un componente fisonómico estructural importante del bosque tropical caducifolio, por lo que su presencia en estos conjuntos paleopalinológicos puede indicar, la posible existencia de un bosque tropical caducifolio cuando se depositaron los travertinos.

En este análisis se propone que los posibles tipos de vegetación que existieron cuando se depositaron los travertinos Cerro Prieto son: el bosque tropical caducifolio y el bosque mesófilo de montaña.

8.5.3.5 Sección CP-5.

Los resultados del análisis de componentes principales de la sección CP-5 se pueden observar en el gráfico (Figura 48). En él se aprecian dos grupos bien definidos. El primer grupo entre los cuadrantes III y IV de los valores positivos del eje de las “X” está conformado por: *Momipites* sp., *Carya* sp., Asteraceae, Cyatheaceae, *Laevigatosporites* sp., *Fraxinus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, esporas trilete, Amaranthaceae, *Pinus* sp y *Quercus* sp. Todos estos elementos florísticos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. Al igual que en análisis de agrupamientos los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp. están muy cercanos entre sí y pueden sugerir la posible existencia de un bosque de pino-encino. Hay un conjunto de elementos florísticos en el cuadrante II y que no está delimitado en el gráfico, está integrado por: *Abies* sp., Polypodiaceae, *Celtis* sp. y *Liliacidites* sp. Estos elementos también pueden ser asignados al bosque mesófilo de montaña, no obstante, *Celtis* sp., Polypodiaceae y *Liliacidites* sp. también puede ser asignado al bosque tropical caducifolio. El segundo grupo en el cuadrante I está integrado por Asteraceae, *Bursera fragrantissima*, Moraceae, Onagraceae y Zingiberaceae. Este grupo es de interés puesto que *Bursera fragrantissima*, Moraceae, Zingiberaceae y Asteraceae

son elementos de bosque tropical caducifolio y considerando esto este grupo de elementos florísticos fueron asignados al bosque tropical caducifolio.

8.5.3.6. Componentes principales, análisis integral de los travertinos Cerro Prieto.

Del análisis integral de componentes principales que se realizó para todas las secciones de los travertinos Cerro Prieto se obtuvo el gráfico (Figura 49) de componentes 1 y 2 en donde se aprecian cuatro grupos. El primer grupo en los cuadrantes I y II contienen elementos que fueron asignados al bosque tropical caducifolio y son: Euphorbiaceae, *Bursera* sp., Sterculiaceae, *Ephedra* sp., Brassicaceae, Agavaceae, Amaranthaceae. El segundo grupo entre los cuadrantes III y IV está integrado por: Poaceae, Onagraceae, *Abies* sp., *Laevigatosporites* sp., *Selaginella* sp., *Momipites* sp., Cyatheaceae, Myrtaceae y *Liquidambar* sp. Todos estos elementos fueron asignados al bosque mesófilo de montaña. El tercer grupo en el cuadrante IV contiene elementos florísticos del bosque de galería. Un pequeño grupo ubicado en el lado derecho del cuadrante III contiene elementos del bosque de pino-encino. Del anterior análisis se concluye la posible existencia de cuatro tipos de vegetación cuando se depositaron los travertinos Cerro Prieto: bosque mesófilo de montaña, bosque de galería, bosque de pino-encino y bosque tropical caducifolio, además, se observaron algunos elementos florísticos que pueden ser asignados al matorral xerófilo.

PC de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto.

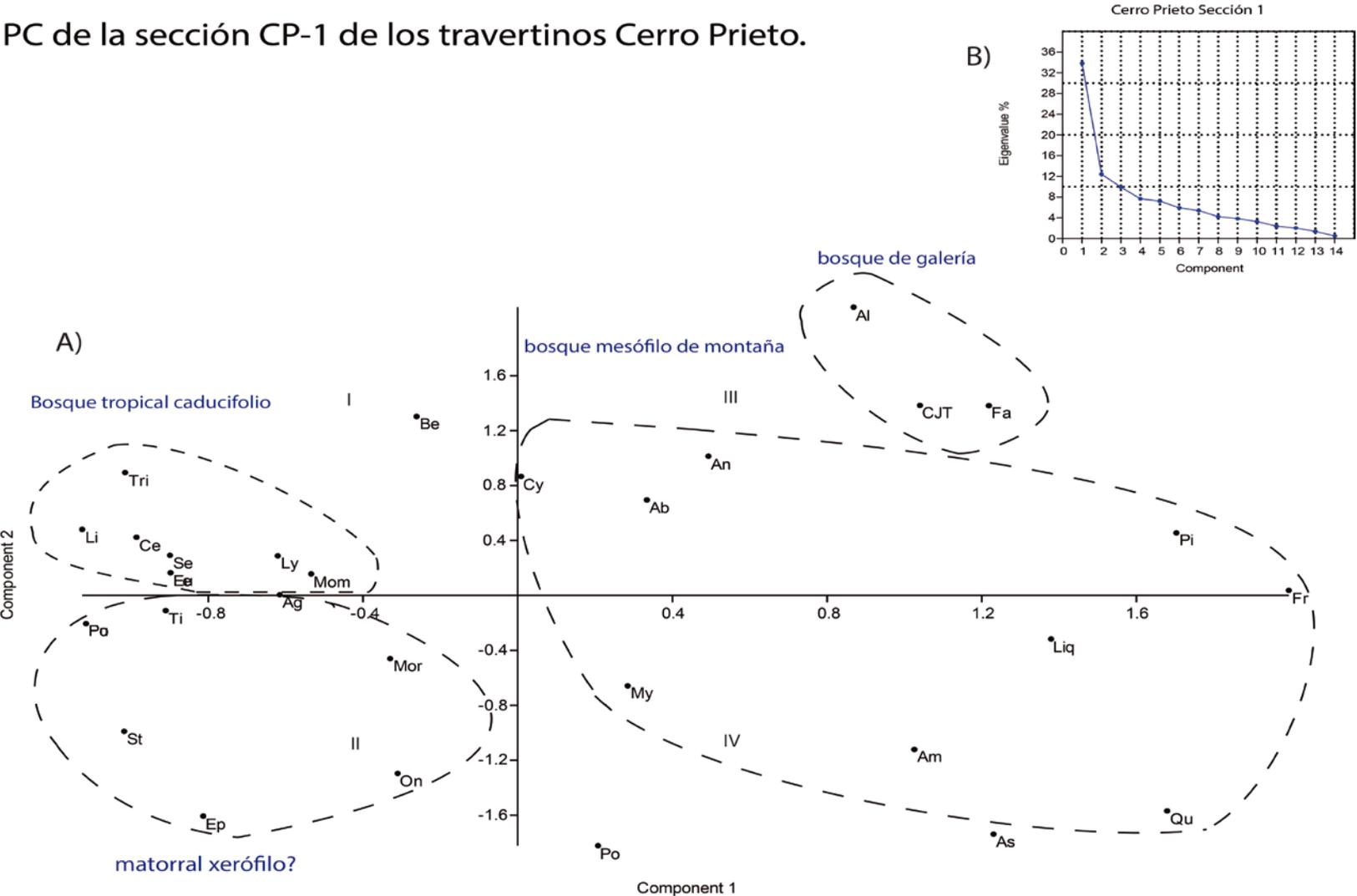


Figura 44. A) Gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto, B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaturas).

PC de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto.

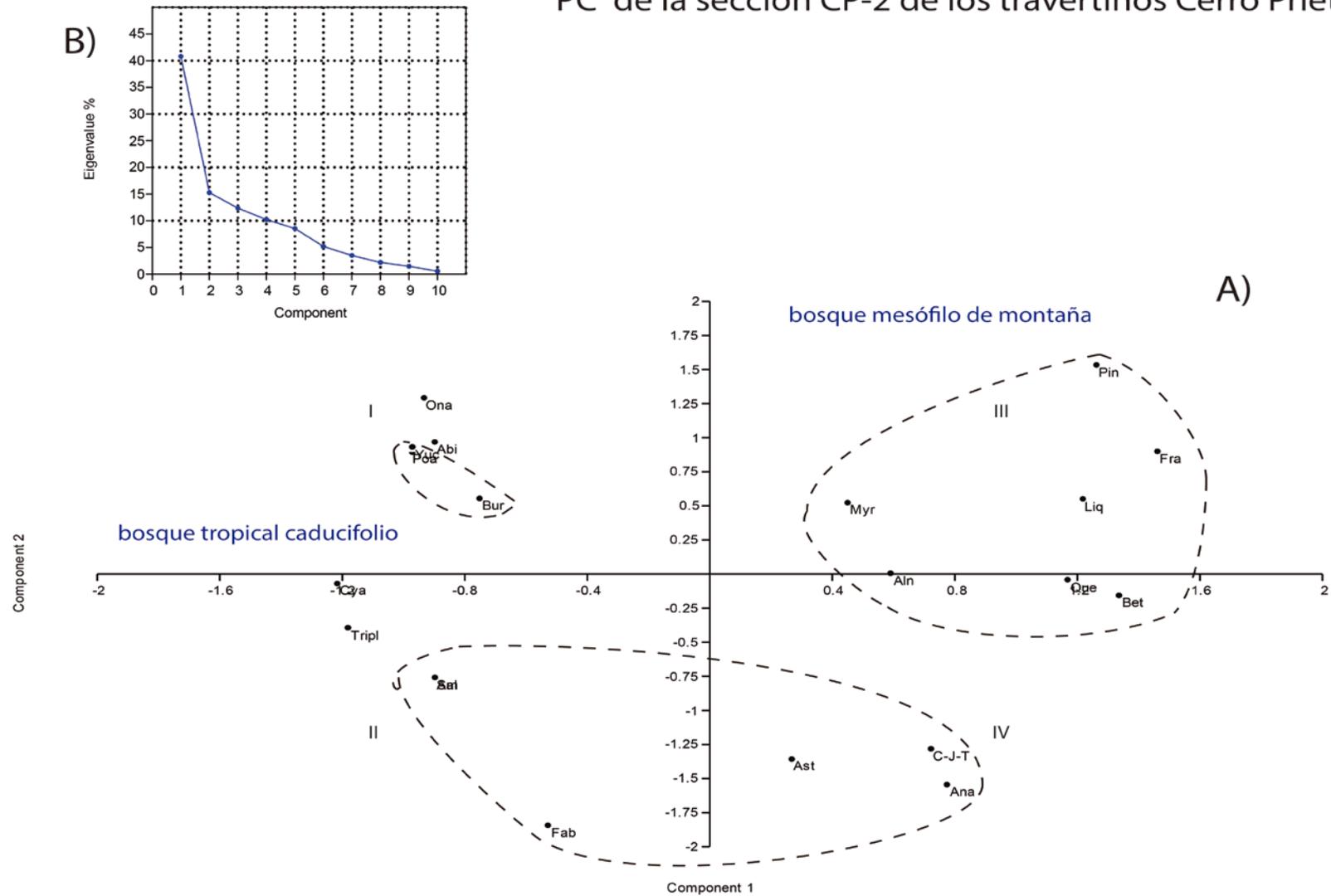


Figura 45. A) gráfico de componentes principales 1 y 2, de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).

PC de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto.

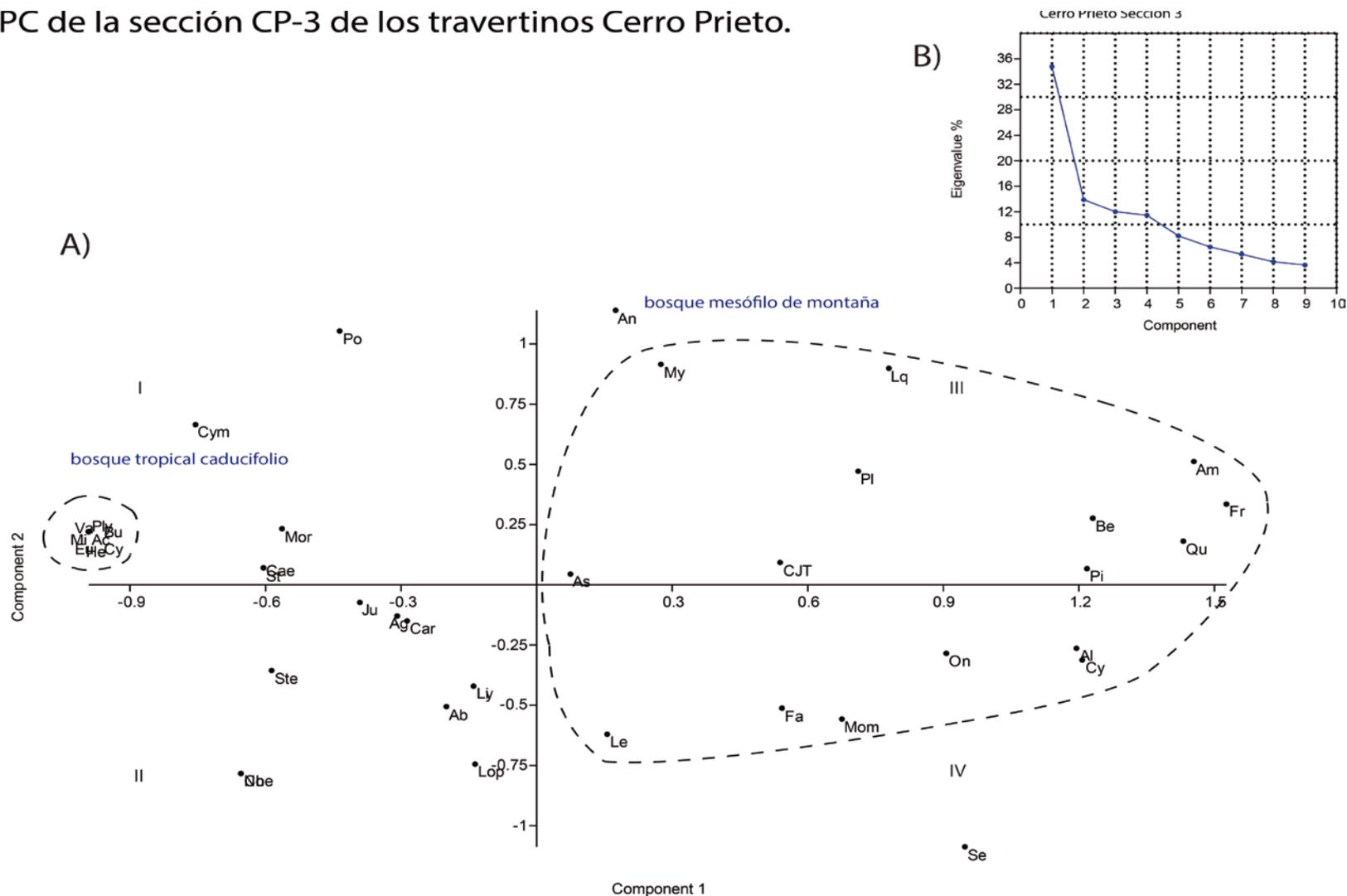


Figura 46. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).

PC de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto.

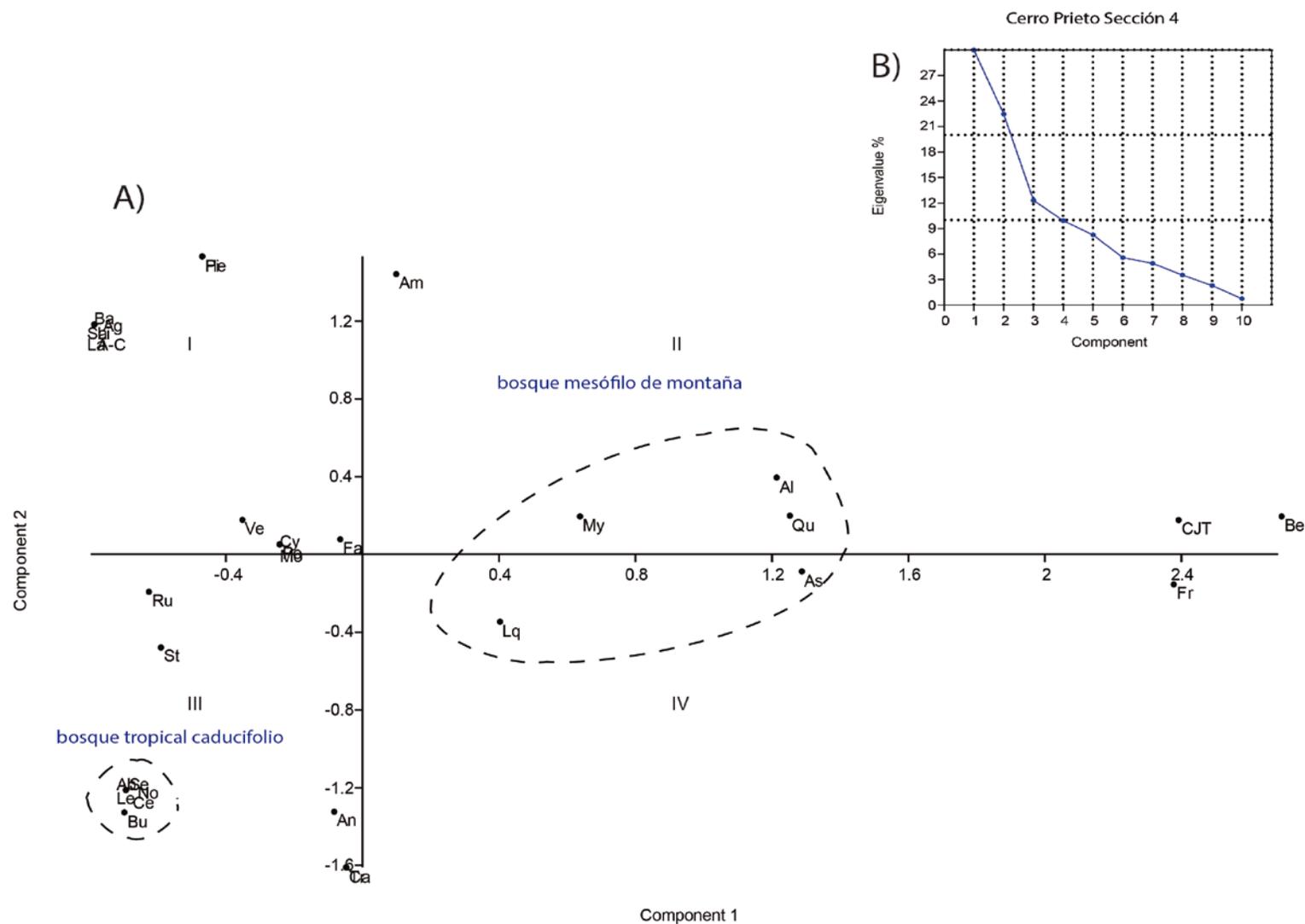


Figura 47. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).

PC de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto.

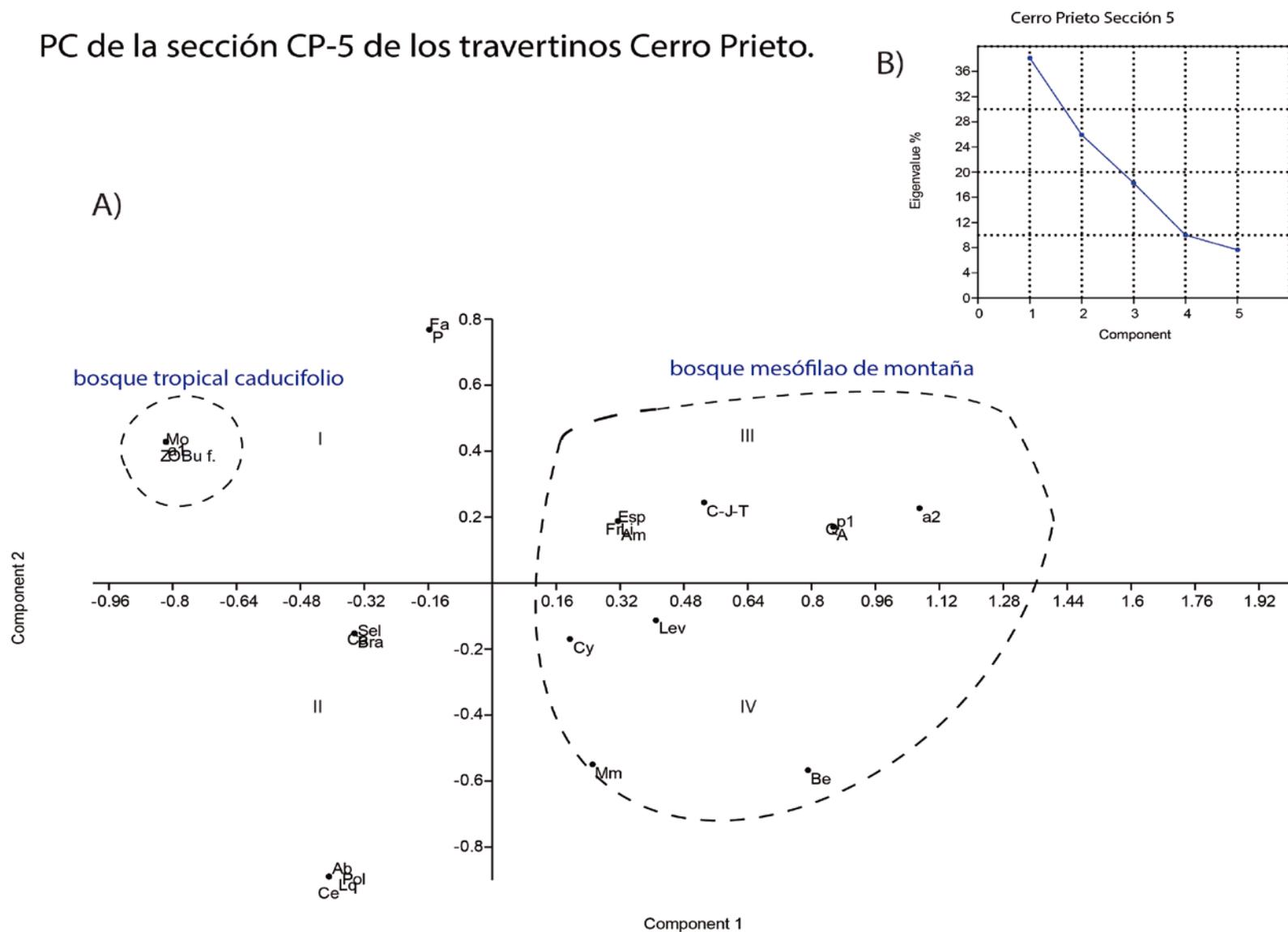


Figura 48. A) gráfico de componentes principales 1 y 2 de la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).

PC integral de los travertinos Cerro Prieto.

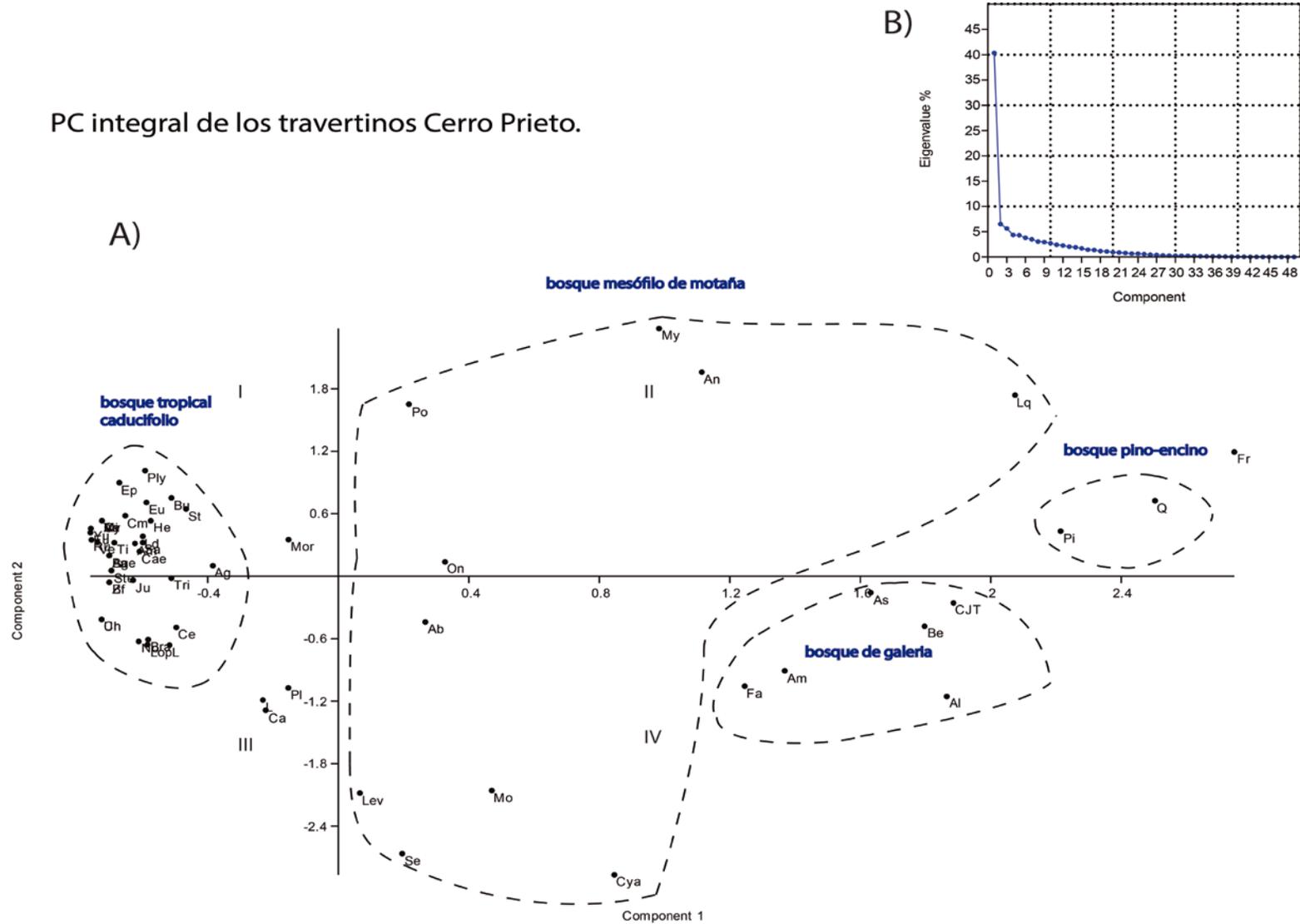


Figura 49. A) gráfico del análisis integral de componentes principales 1 y 2 para los travertinos Cerro Prieto. B) porcentajes de los Eigenvalores. (Anexo IIa. Significado de las abreviaciones).

8.6. Análisis mineral de las muestras de roca.

Los resultados obtenidos del análisis de fluorescencia y difracción de rayos X para muestras de roca de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se presentan a continuación:

	Rb	Sr	Ba	Y	Zr	Nb	V	Cr	Co	Ni	Cu	Zn	Th	Pb
	ppm													
Villa Alegría	<1	7	2	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	1	<3	<3
Cerro Prieto	<1	41	28	1	<1	2	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<3	<3

Tabla 9. Contenido de elementos traza de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, obtenidos por el análisis por fluorescencia.

Muestra	Minerales identificados por DRX-polvos*	% estimado
Villa Alegría parte media de la sección VA-1	Calcium Carbonate Calcita , CaCO ₃	100
Cerro Prieto parte media de la sección CP-4	Calcium Carbonato Calcita, CaCO ₃	100

Tabla 10. Identificación de minerales contenidos en rocas de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.

En el análisis de fluorescencia realizado (Tabla 9) se presentan el contenido de elementos traza para las muestras de roca de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto en (partes por millón). De los catorce elementos traza reportados en las muestras, es de interés el Torio (Th) y el Plomo (Pb) porque son los elementos que se utilizan en el análisis de datación absoluta, en particular el Torio que se emplea en el método de U/Th, siendo éste el método más utilizado para datar travertinos a nivel mundial. En la Tabla 9 se observa que el contenido de Torio en las muestras de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto es menor a 3 ppm siendo un valor muy bajo para poder datar a los travertinos

8.7. Correlaciones palinoestratigráficas.

El objeto de la correlación estratigráfica es establecer equivalencia de unidades estratigráficas entre partes de una unidad geológica separada geográficamente (Boggs, 2006). El Código Estratigráfico de Norteamérica de 1983 en su apéndice C, señala tres clases de correlación: a) litocorrelación por litología similar y posición estratigráfica, b) biocorrelación: cuando expresa contenido de fósiles similares y c) cronocorrelación: cuando expresa correspondencia en edades y posición cronoestratigráfica.

Bogg (2006) explicó que hay varias formas de definir a la correlación estratigráfica. La primera de ellas, la denominó la forma incorrecta de correlacionar, se trata de la visión rígida que restringe a la correlación como equivalencia de tiempos iguales y cuyo objetivo es demostrar que dos cuerpos de roca fueron depositados en un mismo lapso de tiempo. Señaló que el concepto correcto de correlación debe estar basado tanto en la litología como en la paleontología y la cronología; de forma tal, que dos cuerpos de roca pueden ser correlacionados litoestratigráficamente o bioestratigráficamente aunque estos sean de edad diferente y aclaró que la equivalencia de unidades estratigráficas no implica una correlación como tal, puesto que la equivalencia solo consiste en que dos unidades de rocas con la misma litología, que están ubicadas en diferentes localidades de una cuenca pueden ser equivalentes y no implicar necesariamente alguna igualdad real en litología o en edad, de forma tal que la equivalencia por características litológicas no constituye evidencia de correlación alguna.

Considerando que ambas localidades presentan la misma litología se podrían correlacionar, sin embargo, es necesario mencionar que los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se encuentran separados entre sí más de 33 km de distancia en línea recta. Con base en su litología, sería razonable pensar que ambas localidades pudieron sedimentarse o

formarse al mismo tiempo y que el ambiente de depósito fuese el mismo cuerpo de agua. Para aseverar o desechar dicha idea se requiere más que una mera suposición, por tanto, se procedió a realizar el análisis de correlación con la información geológica disponible y la generada en el presente trabajo.

Litocorrelación:

Siguiendo los criterios del Código estratigráfico de América del Norte (1983), el primer tipo de correlación que se debe considerar es la litocorrelación (litología y posición estratigráfica similar). En los lacustres Villa Alegría la litología a lo largo de las tres secciones prospectadas consistió en rocas sedimentarias de travertino, de tal forma que una correlación de los estratos por litología resulta tediosa, similarmente para los travertinos Cerro Prieto.

Una litocorrelación entre los lacustre Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto pudiera ser factible si se considera que la litología es igual, sin embargo, ambas localidades no ocupan la misma posición estratigráfica. Los lacustres Villa Alegría corresponden a un cambio de facies lateral con la cima de los lacustres Altepexi (rango de edad probable Mioceno medio-Pleistoceno) y suprayacen al conglomerado Teotitlán, el cual se distribuye a lo largo de todo el valle de Tehuacán-Cuicatlán en ambos bordes, el que por su posición estratigráfica, se le consideró del Pleistoceno. En cambio los travertinos Cerro Prieto, suprayacen a los lacustres Altepexi (inferido) y descansa en discordancia angular sobre los lechos rojos Tilapa (del Eoceno), además, del mismo modo que los lacustres Villa Alegría subyacen al conglomerado Teotitlán (Dávalos-Álvarez, 2006). Cabe destacar que ninguna de estas unidades ha sido fechada por datación absoluta.

Hay algunas consideraciones adicionales que deben tomarse en cuenta para la litocorrelación de los lacustres Villa Alegría; la primera de ellas es que su posición estratigráfica corresponde a un cambio de facies lateral superior con los lacustres Altepexi, los cuales, presentan bandas de ónix que fueron correlacionadas por Dávalos-Álvarez (2006) con rocas bandeadas de carbonato de calcio denominadas como “ónix mexicano” estudiadas por Michalzik *et al.*, (2001) y que fechó por el método U/Th con una edad de 52 ± 5 ka. De lo anterior la litocorrelación no parece adecuada y se corre el riesgo de realizar una simple equivalencia.

Cronocorrelación:

Dávalos-Álvarez (2006) asignó una edad por correlación estratigráfica basada en dos ignitas fósiles de un férido y un camélido a los lacustres Villa Alegría de Plioceno-Pleistoceno y con base en su posición estratigráfica asignó una edad del Pleistoceno a los travertinos Cerro Prieto. En los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto no se registraron palinomorfos índice o estratotipos que nos permitieran asignar una edad relativa a las unidades estudiadas y que nos brindase información sobre una posible correlación de ambas unidades. El polen recuperado corresponde a taxa que se han reportado desde principios del Cenozoico, por lo que establecer una edad relativa no fue posible.

Biocorrelación:

De acuerdo con Boggs (2006) la biocorrelación se basa en el contenido de fósiles y posición bioestratigráfica similar. Hay varios tipos de biocorrelación: correlación por conjuntos de biozonas, biozonas de abundancia, rangos de taxón o biozonas de intervalo, y biozonas de abundancia biogeográfica. Acorde a la definición dada por Boggs, una biozona de abundancia se define como la zona distintiva de máxima abundancia relativa de una o más especies, géneros u

otros taxones identificados. Conforme a las características de los datos obtenidos en los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, la biocorrelación más viable es la de biozonas de abundancia dentro de las columnas estratigráficas, las cuales se identificaron con base en los porcentajes de los taxa obtenidos en muestras con más de 100 granos de polen. El criterio para delimitar la biozona, fue buscar el taxón cuya abundancia fue lo más homogénea posible entre niveles contiguos de las columnas estratigráficas y solo se consideraron aquellos taxa con valores superiores a 8 %, es decir, los más representativos en las muestras.

A continuación se hace un análisis de la descripción de las biozonas de abundancia para los lacustres Villa Alegría, los travertinos Cerro Prieto y entre ambas localidades.

8.7.1. Biozona de abundancia de los lacustres Villa Alegría.

Se identificaron dos biozonas de abundancia para los lacustres. La primera biozona (señalada en gris, Figura 50) se basó en el género *Alnus* sp., cuyos porcentajes se encontraron en un rango de entre 12 y 19 % en las muestras y que corresponde a una franja de estratos que se encuentra entre 1.20 y 1.60 metros a partir de la base de las secciones. La segunda biozona de abundancia (señalada en rosa, Figura 50) se basó en el género *Fraxinus* sp. en las muestras con porcentajes superiores a 40 % y abarca una franja que comienza entre el nivel más alto de la sección VA-2 y los niveles estratigráficos entre 1.10 y 2.40 metros de la sección VA-3.

8.7.2. Biozona de abundancia de los travertinos Cerro Prieto.

Se identificó una biozona de abundancia (señalada en gris, Figura 51) para los travertinos Cerro Prieto basada en el género *Pinus* sp. y que correlacionó la muestra Pb-10868 de la sección CP-1 a 3.30 m de altura a partir de la base de la con la muestra Pb-10905 a 80 cm de la base de la

sección CP-5. Los valores de los porcentajes para ambas muestras (con más de cien granos de polen) superaron 30 %. Los porcentajes de *Pinus* sp. dentro de otras muestras estuvieron por debajo de ese valor y no permitieron establecer una biozona común. El resto de los taxa no mostraron abundancias relativas similares entre las secciones que permitieran hacer otra correlación. Es importante señalar que la correlación por biozonas de abundancia entre la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto con la sección CP-5 no implica correlación temporal, es decir que los estratos no necesariamente se sedimentaron al mismo tiempo.

8.7.3. Biozona de abundancia entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.

Para determinar la biozona de abundancia solo se consideraron muestras con más de cien granos de polen. Se identificó una biozona de abundancia del género *Fraxinus* sp. entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto. La biozona correlacionó estratos de las columnas estratigráficas de ambas localidades, cuya abundancia se encontró por arriba de 45 %. En la Figura 52 se puede apreciar que la biozona de abundancia de *Fraxinus* sp. comprende una franja de estratos de los lacustres Villa Alegría entre 1.20 y 2.20 metros a partir de la base de las secciones VA-2 y VA-3 y que se correlacionó con la muestra Pb-10881 de la sección CP-2 de los travertinos Cerro Prieto, que se encuentra a una altura de 1.50 metros a partir de la base de la sección. Es importante señalar que esta biozona de correlación no implica necesariamente que los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se depositaron al mismo tiempo, solo corresponde a una zona donde la vegetación fue más o menos similar.

lacustres Villa Alegría (Puebla).

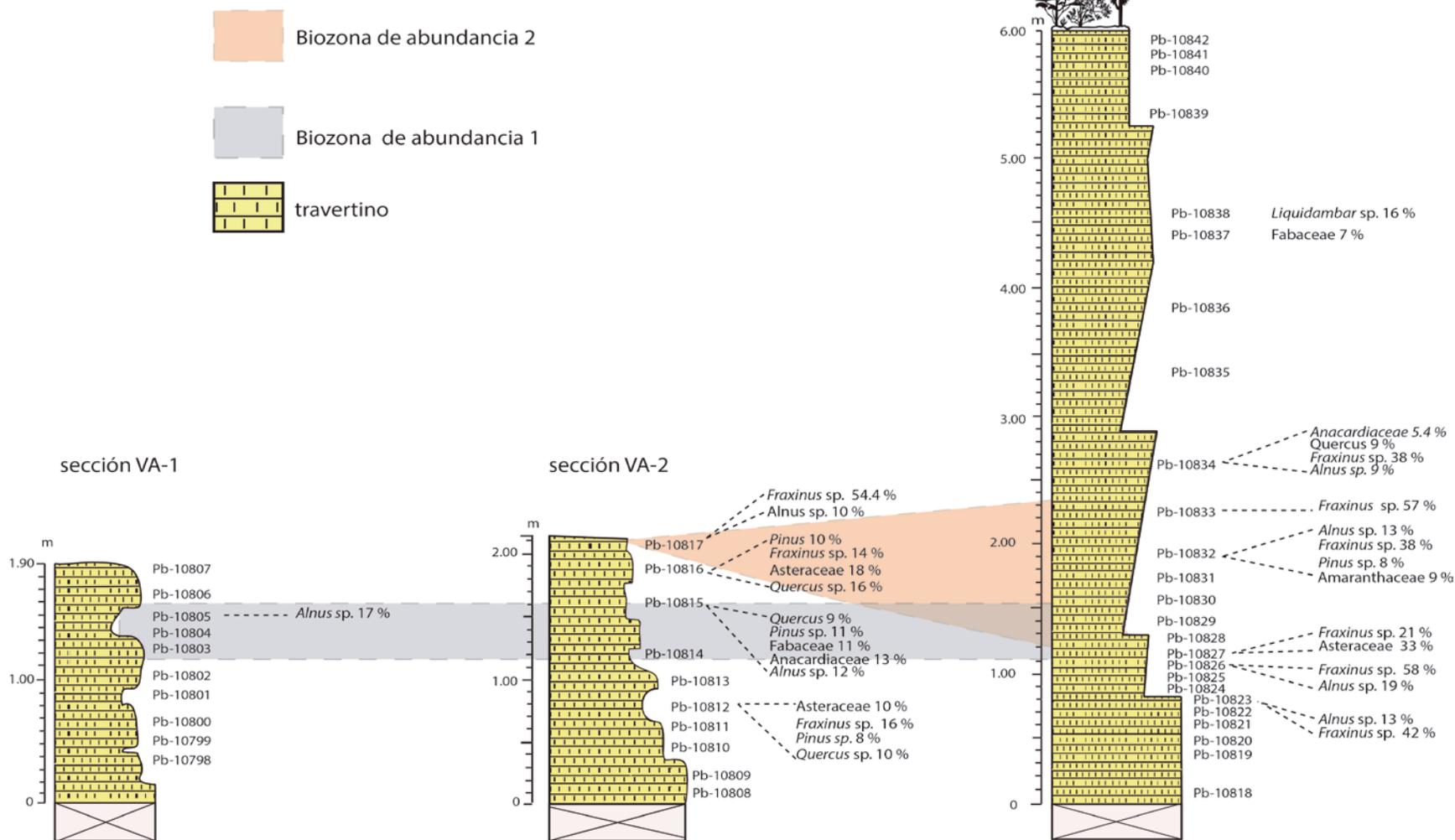


Figura 50. Diagrama de la correlación de las secciones de los lacustres Villa Alegría por biozonas de abundancia basada en los géneros *Fraxinus* sp., *Alnus* sp. y *Pinus* sp. (no implica correlación temporal).

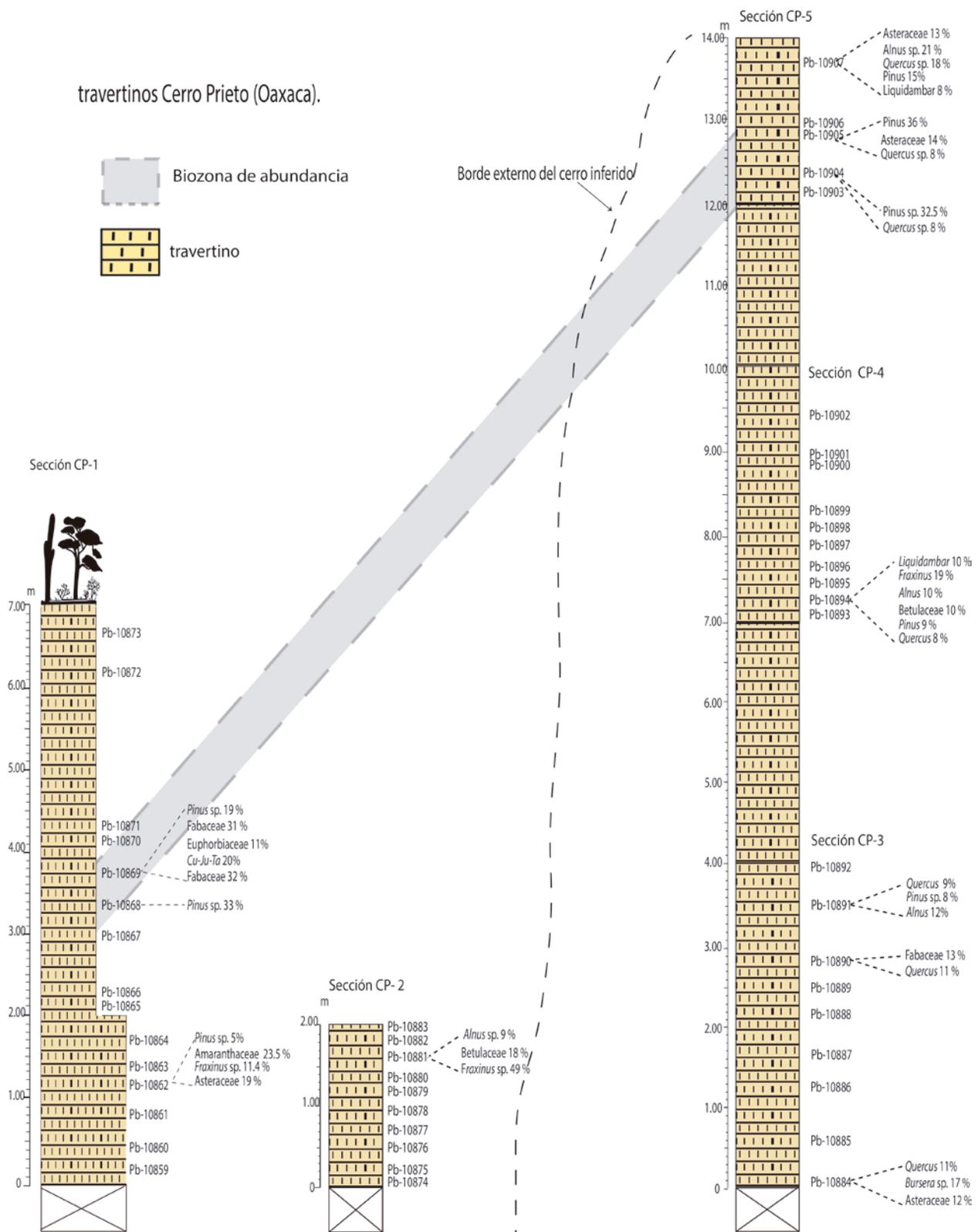


Figura 51. Diagrama de la correlación de las secciones de los travertinos Cerro Prieto por biozonas de abundancia basada en el género *Pinus sp.* (no implica correlación temporal).

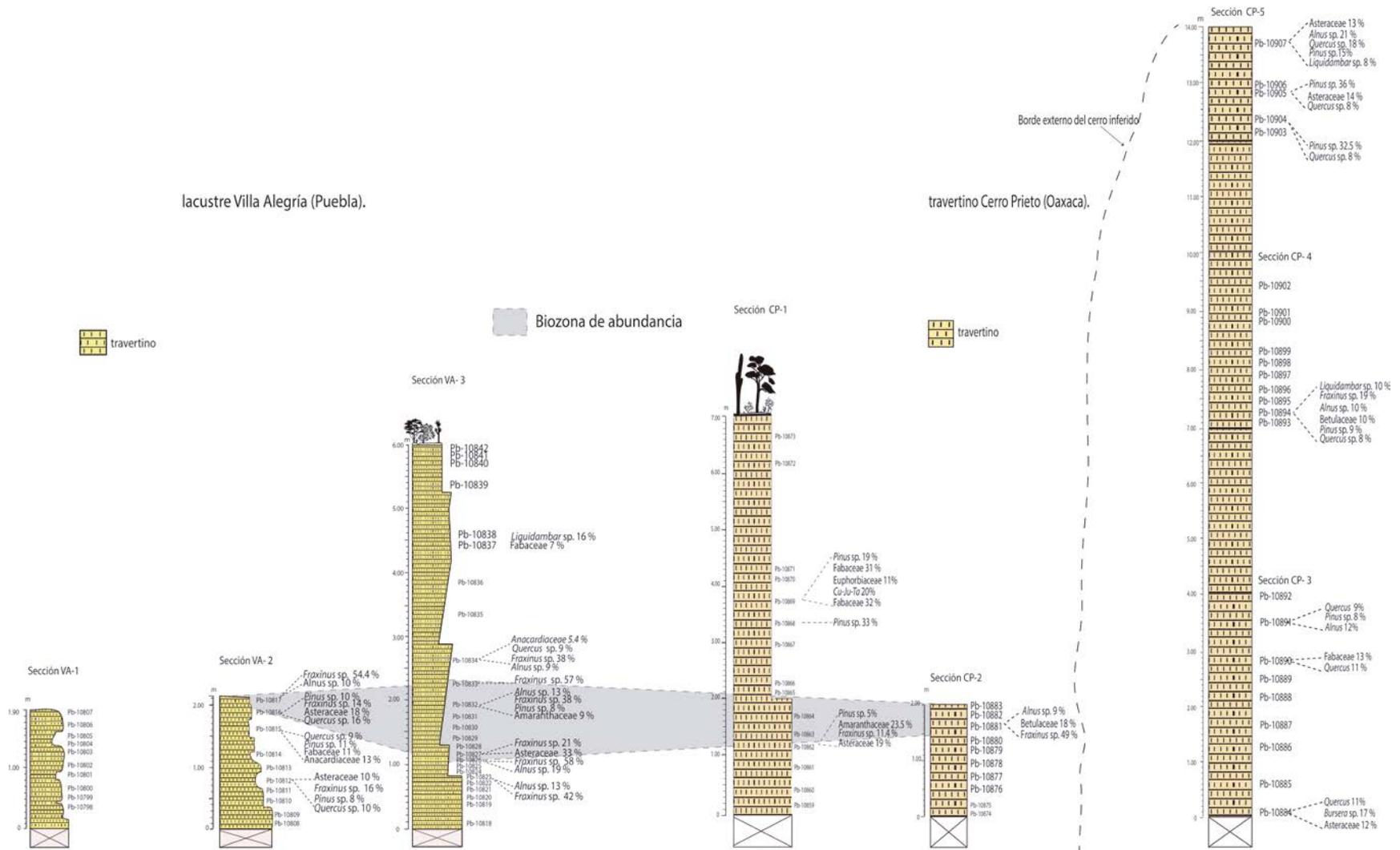


Figura 52. Diagrama esquemático de la correlación por biozonas de abundancia entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, basada en el género *Fraxinus* sp., (puede no haber correlación temporal).

8.7.4. Correlación mediante análisis estadísticos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.

Utilizando las frecuencias absolutas de los taxa recuperados de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se obtuvo el coeficiente de correlación de Spearman r_s para las muestras de todas las secciones y se observó que existe una fuerte correlación de los niveles superiores de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría (Pb-10834 a Pb-10842) con el nivel estratigráfico de la muestra Pb-10901 de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto. El valor del coeficiente de correlación entre la parte superior de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría y el nivel estratigráfico de la sección CP-4 de los travertinos Cerro Prieto fue de $r_s = 0.89$. Del mismo modo, se observó una correlación elevada entre el nivel estratigráfico de la muestra Pb-10838 de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría y la sección CP-1 de los travertinos Cerro Prieto. El coeficiente de correlación entre ambas secciones fue de $r_s = 0.82$; (Figura 53). En este análisis no se observó correlación entre las secciones VA-1 y VA-2 de los lacustres Villa Alegría y las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto. La única correlación observada fue entre los niveles superiores de la sección VA-3 de Villa Alegría y la sección CP-1 y CP-4 de los travertinos Cerro Prieto, aclarando que esta correlación no implica necesariamente correlación temporal o litológica y se basó en los taxa compartidos entre ambas localidades.

Con el objeto de establecer alguna correlación entre ambas localidades también se realizó un análisis multivariado clúster de correlación entre las tres secciones de los lacustres Villa Alegría y las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto. La línea de corte se colocó a la altura del coeficiente de correlación de 0.8 valor a partir del cual se considera existe una alta correlación entre los grupos. En el dendograma se obtuvo del análisis de conglomerados de correlación (Figura 53) se observó que no existen valores de correlación iguales o mayores a $r = 0.8$ entre las tres secciones de los lacustres Villa Alegría y las cinco secciones de los travertinos

Cerro Prieto por lo que ambas localidades no se encuentran correlacionadas de acuerdo con este análisis.

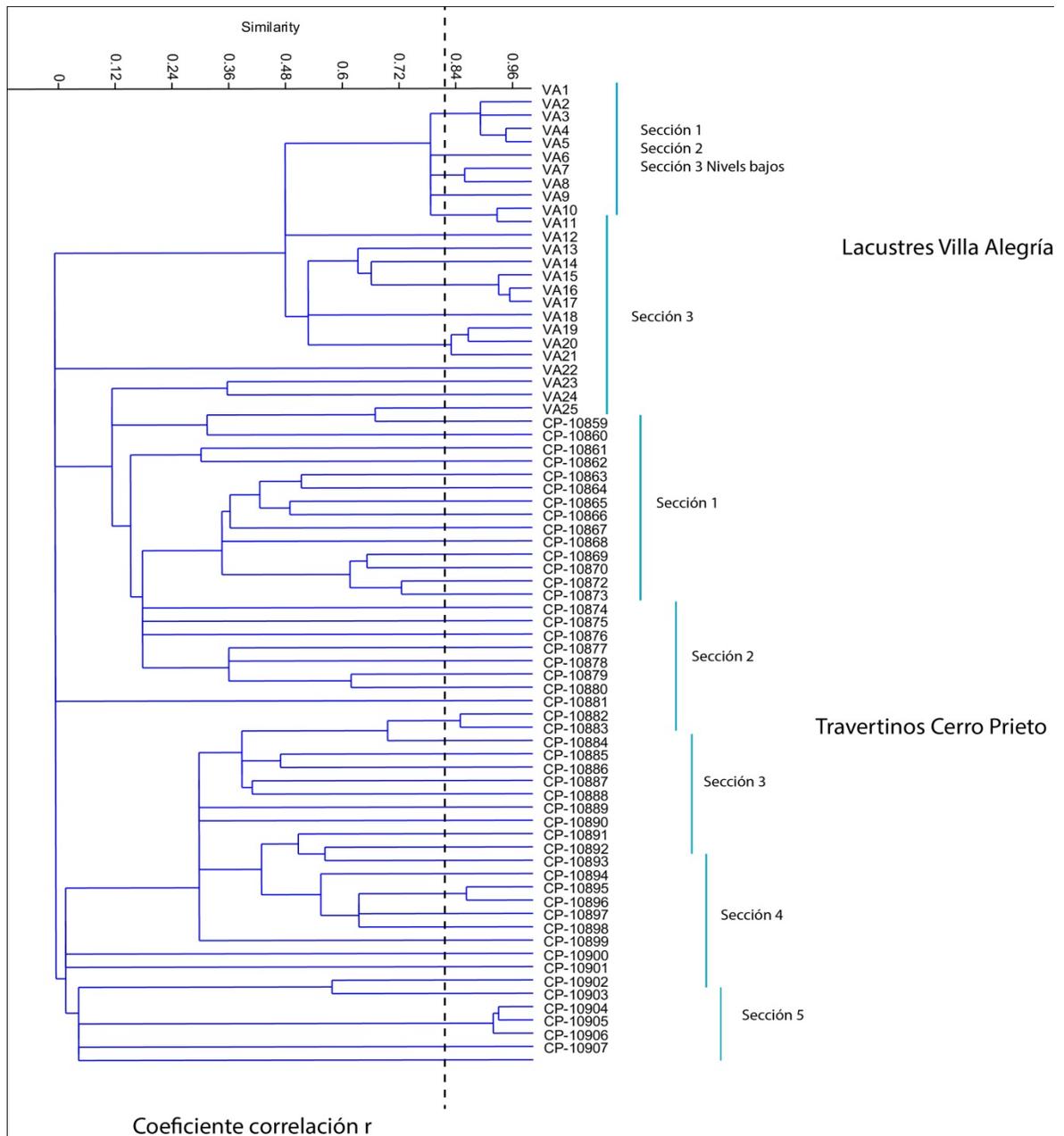


Figura 53. Dendrograma del análisis de conglomerados de correlación entre los lacustres Villa Alegre y los travertinos Cerro Prieto.

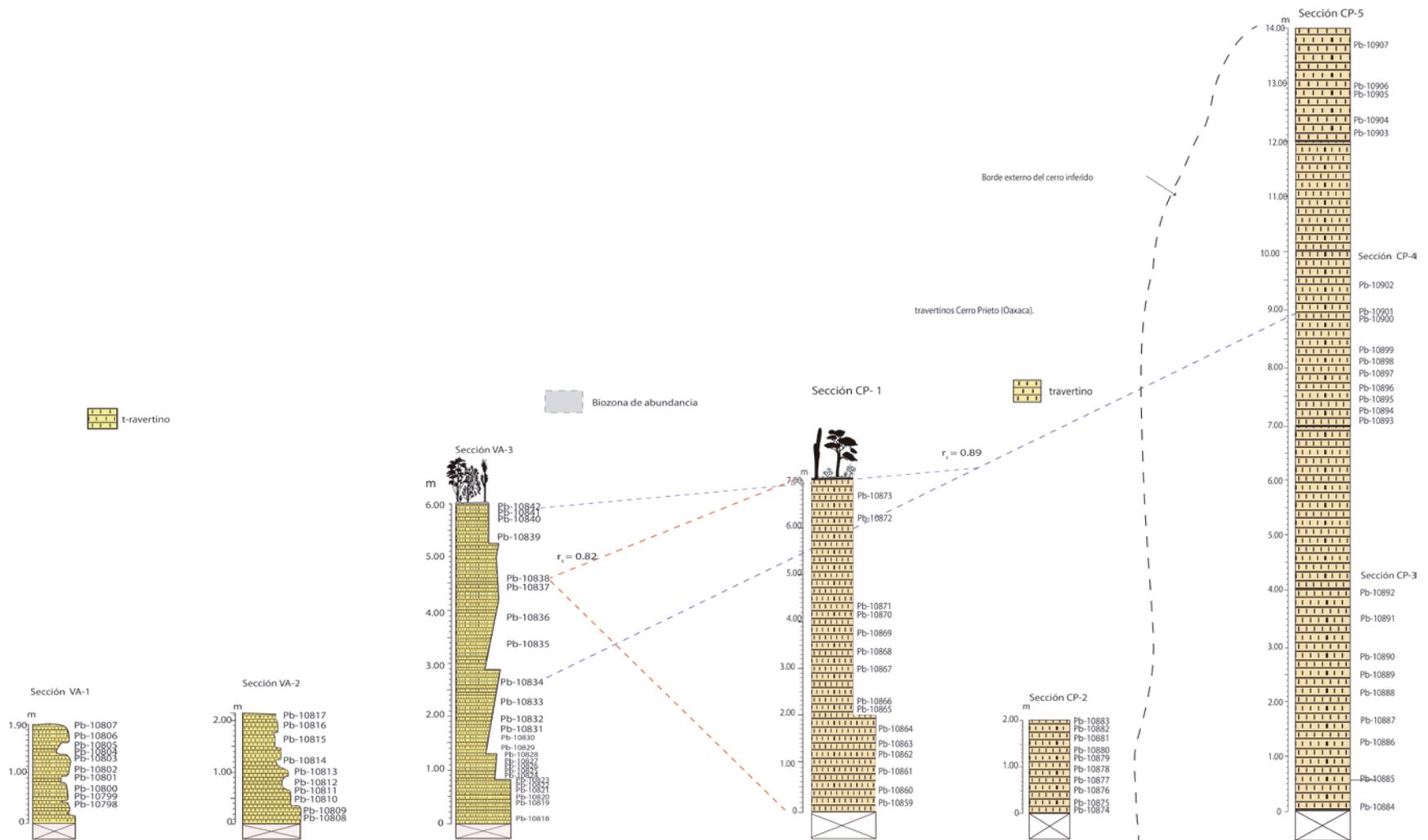


Figura 54. Correlación estratigráfica de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante coeficiente de correlación r_s Spearman.

9. DISCUSIÓN

9.1. Diversidad.

Antes discutir la diversidad para ambas localidades de este estudio, es importante aclarar al lector, que los valores analizados están basados únicamente en los elementos florísticos recuperados de los travertinos de ambas localidades. Se debe de considerar que el registro fósil es incompleto, suele estar sobrerrepresentado el polen anemófilo sobre el entomófilo y teniendo en cuenta que, el ambiente de sedimentación del travertino destruye la materia orgánica, no se tiene representada toda la comunidad en las muestras analizadas, por tanto, los datos de diversidad discutidos a continuación deben tomarse con cautela.

La mayor riqueza de taxa para las dos localidades fue observada en la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto, en tanto que las muestras con menos riqueza corresponden a las secciones VA-1 y VA-3 de los lacustres Villa Alegría, el valor más alto de riqueza lo obtuvo la sección CP-3. Los valores más altos del índice de diversidad Shannon-Wiener fueron observados en muestras de las secciones VA-2, CP-1, CP-3 y CP-4 respectivamente, de las cuales la sección CP-3 de los travertinos de cerro prieto obtuvo el valor más elevado. En cuanto a la equitatividad, los valores del índice de Pielou para Cerro Prieto fueron mucho más altos que los que se registraron para los lacustres Villa Alegría, el promedio para ambas localidades ($J' = 0.71$) sugiere que unos cuantos taxa dominaron los conjuntos paleopalinológicos. Los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener de los lacustres Villa Alegría del Plioceno-Pleistoceno son similares a los valores obtenidos para los conjuntos paleopalinológicos recuperados de la Formación Tehuacán del Oligoceno-Mioceno, en Puebla, (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014) en tanto que los valores obtenidos para los travertinos Cerro Prieto del Pleistoceno fueron más altos, sugiriendo que la diversidad en el valle fue mayor para el Pleistoceno que durante el Mioceno y

el Plioceno. Por el contrario los valores de equitatividad obtenidos para la Formación Tehuacán son mucho mayores que los obtenidos para las localidades analizadas en este estudio, sugiriendo que los taxa recuperados para la Formación Tehuacán están uniformemente representados en las muestras, en tanto que las muestras analizadas para las localidades del presente estudio son más heterogéneas.

9.2. Edad y ambiente sedimentario de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.

9.2.1. Edad.

Uno de los objetivos específicos del presente trabajo fue, establecer la edad de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto, mediante análisis paleopalinológicos, sin embargo, en los conjuntos polínicos recuperados de las tres secciones de los lacustres Villa Alegría y de las cinco secciones de los travertinos Cerro Prieto, no se identificó polen índice, que permita asignar a las localidades de este estudio una edad diferente a la propuesta por Dávalos-Álvarez (2006), no obstante, hay algunas consideraciones que se deben tomar en cuenta con respecto a la edad de los travertinos.

La edad para los lacustres Villa Alegría propuesta por Dávalos-Álvarez (2006) está basada con respecto a su posición estratigráfica con los lacustres Altepexi, a los cuales les asignó una edad de Mioceno medio al Pleistoceno. Dávalos-Álvarez (2006), señaló también que los lacustres de Villa Alegría se interdigitan con la parte superior de los lacustres Altepexi (a los cuales les asigno una edad del Mioceno medio-Pleistoceno) constituyendo una facie lateral superior por lo que los lacustres Villa Alegría se pudieron formar durante el Plioceno medio-Plioceno tardío. Además, el autor tomó en consideración la presencia de dos ignitas fósiles (huellas) que pertenecen a un férido y a un camélido. Estas huellas las correlacionó con ignitas

reportadas en la Formación Pie de Vaca, la cual antes era considerada del Plioceno-Pleistoceno, no obstante, mediante análisis paleopalinológicos se demostró que esta Formación se depositó durante el Eoceno-Oligoceno. Por tanto, la edad de los lacustres Villa Alegría, asignada por correlación con la Formación Pie de Vaca no es la apropiada y de acuerdo con su posición estratigráfica con los lacustres Altepexi, la edad probable podría ser asignada entre el Mioceno tardío y Pleistoceno, aunque la ausencia de polen índice (*Aglaoredia* sp, *Momipites coryloides*, *Erdtmanipollis* sp. y *Pandanus* sp.) registrado para el Mioceno sugiere una edad más reciente.

De igual modo Dávalos-Álvarez (2006) señala que el conglomerado Teotitlán al cual le asignó una edad para la época Pleistoceno suprayacen a los lacustres Villa Alegría, sin embargo, dicha relación estratigráfica no fue observada en campo y los lacustres Altepexi, así como el conglomerado Teotitlán no fueron fechados por métodos isotópicos, por lo que la edad de estos depósitos puede ser diferente a la establecida por el autor. Al no contar con más argumentos para determinar la edad de los lacustres Villa Alegría en el presente trabajo, se sostiene, la edad de Plioceno-Pleistoceno propuesta para estos afloramientos por Dávalos-Álvarez (2006).

Los travertinos Cerro Prieto que afloran en el borde poniente del valle, Dávalos-Álvarez (2006) los asignó a la época del Pleistoceno por su posible relación estratigráfica con los travertinos de San Antonio Texcala, localizados al sur poniente del valle y que fueron fechados por el método de U/Th con una edad de 52 ± 5 ka. (Michalzik *et al.*, 2001), así como por su posición estratigráfica, puesto que suprayacen a los lacustres Altepexi (Mioceno medio-Pleistoceno), subyacen a los basaltos Cuayucatepec (Pleistoceno) y al conglomerado Teotitlán (Pleistoceno). Hay que comentar que ninguno de estos afloramientos han sido fechados por métodos isotópicos y las edades son inferidas por su posición estratigráfica, por lo que la edad de los travertinos Cerro Prieto puede ser diferente a la establecida por Dávalos-Álvarez (2006). Al

igual que con los lacustres Villa Alegría, en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de los travertinos Cerro Prieto no se observó polen índice que permitiera una datación relativa y los datos geológicos del estudio de Dávalos-Álvarez (2006) son insuficientes para establecer una edad diferente. Se puede inferir que los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto no son más antiguos del Plioceno.

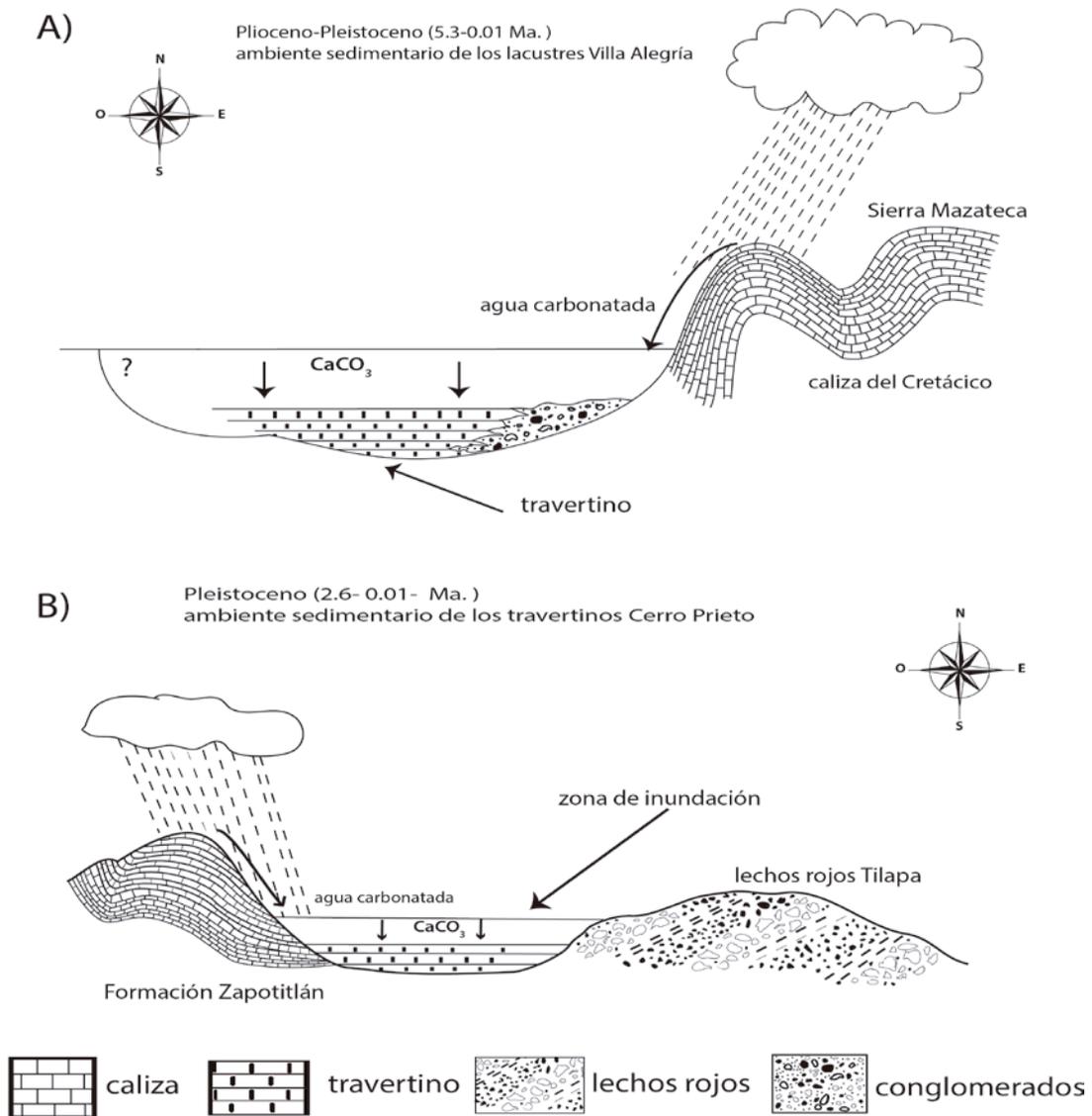
Como en el presente trabajo no se pudo datar a los travertinos por métodos paleopalinológicos, se optó por la datación absoluta por el análisis de isótopos de decaimiento de $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$. Para realizar este estudio se requería de conocer el contenido de Torio en las muestras, siendo como requisito fundamental para la datación que este fuera superior a 10 ppm para poder obtener una relación confiable entre el Torio autóctono y el Torio procedente de detritos que se considera como una contaminación para poder realizar el análisis. En la Tabla 9 se puede apreciar que el contenido de Torio para las muestras de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto es inferior a 3 ppm. El porcentaje de este elemento dentro de las muestras es insuficiente para realizar un fechamiento absoluto por el método $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$, asimismo, se debía considerar si el Torio presente dentro de la muestra no provenía de rocas de otras edades, es decir que fuese resultado de una posible “contaminación” al momento de la formación del travertino. Debido al bajo contenido de Torio en las muestras y las altas probabilidades de que fuese resultado de una contaminación se llegó a la conclusión de que el fechamiento por el método de $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$ no era factible. Por lo anterior, la edad propuesta por Dávalos-Álvarez (2006) se sostiene hasta que nuevos estudios aporten nuevas evidencias.

9.2.2. Ambiente sedimentario.

De acuerdo con Dávalos-Álvarez (2006), el ambiente de depósito de los sedimentos de los lacustres Villa Alegría es continental-lacustre, el agua pudo provenir de corrientes o cauces generados por el agua de lluvia y que se acumularon en una subcuenca formando el lago cuando la lluvia era mucho más abundante y el clima más húmedo que en la actualidad. Los travertinos se formaron en un lago con aguas saturadas en carbonato de calcio y comentó que esta fuente de carbonatos son las potentes secuencias cretácicas que han estado expuestas y sometidas a la acción de agentes erosivos; de las secuencias cretácicas más próximas a los lacustres Villa Alegría corresponden las rocas de la Sierra Mazateca y la Sierra Zongolica.

El mismo autor señaló que el ambiente de sedimentación de los travertinos Cerro Prieto fue una depresión producto de la actividad de la falla de Oaxaca en donde se acumularon las aguas enriquecidas en carbonato de calcio pero también indica que parece que durante su formación hubo estabilidad tectónica debido a que las capas de travertinos son horizontales y señaló que posiblemente fallas o fracturas fueran conductos de ascenso de estas aguas hidrotermales. La presencia del basalto Cuayucatepec de la misma edad puede ser una pista importante, porque el hidrotermalismo está asociado a actividad volcánica, sin embargo, el autor señaló que no se pudo identificar una fuente de los depósitos, por lo que, en el presente trabajo, se considera que fueron formados en una zona de inundación y que los carbonatos de calcio provienen de las rocas cretácicas de la Formación Zapotitlán, además en campo se observó que estos travertinos presentan tonos ocres y rojizos, posiblemente debidos al aporte de óxidos ferrosos de los lechos rojos Tilapa sobre los que descansa en discordancia angular los travertinos y que fueron acarreados por corrientes pluviales hasta la zona de inundación. Los tonos rojizos también sugieren periodos de oxidación en donde la profundidad del cuerpo de agua donde se

depositaron los travertinos, es poca y puede estar asociado a periodos de menor humedad o de sequía. Tomando en cuenta los datos geológicos aportados por Dávalos-Álvarez (2006) y las observaciones realizadas en campo, por lo anterior en este trabajo (Figura 55) se propone la reconstrucción del ambiente sedimentario de los travertinos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto.



Rosales-Torres, el presente trabajo.

Figura 55. Ambiente de depósito y formación de los travertinos A) de los lacustres Villa Alegría y B) de los travertinos Cerro Prieto.

Además de las inferencias realizadas por Dávalos-Álvarez, hay algunos datos geológicos del área que pueden considerarse sobre el posible ambiente sedimentario de ambas localidades y que podrían conducir hacia nuevas investigaciones en el valle. Dicho autor asigna una edad del Pleistoceno a los travertinos Cerro Prieto por correlacionarlos con capas de travertino de la parte superior de los lacustres Altepexi y con los travertinos de San Antonio Texcala en Puebla, cuya datación por el método $^{234}\text{U}/^{230}\text{Th}$ fue de 52 ± 5 Ka. Esto sugiere que posiblemente la parte superior de los lacustres Villa Alegría y por lo menos los estratos bajos de los travertinos Cerro Prieto pueden ser contemporáneos. Por otra parte, los datos de correlación por biozonas de abundancia basadas en *Fraxinus* sp., entre los niveles superiores de la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría y la secciones CP-1 y CP-4 de los travertinos Cerro Prieto, pueden sugerir que probablemente estos estratos se formaron cuando este taxón era abundante en el valle y señalan una sedimentación contemporánea de ambas localidades. Desafortunadamente, no se cuenta con un fechamiento (datación) absoluta por la naturaleza y la composición mineral de los travertinos que permitiera corroborar estas inferencias. Se debe considerar la existencia de un lago que abarcara gran parte del valle, y probablemente ambos travertinos, se sedimentaron en un mismo cuerpo de agua, de igual modo se puede argumentar la existencia de cuerpos de agua separados, que fueron contemporáneos y que tal vez pudieron estar conectados en algún momento cuando las precipitaciones fueron suficientes, sin embargo, no se cuenta con la información necesaria para corroborar esta inferencia y por lo tanto se requieren más trabajos de investigación en sedimentología en el área de estudio.

9.3. Interpretación florística y reconstrucción de la paleovegetación.

El objetivo fundamental del presente estudio fue reconstruir la paleoflora de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante análisis paleopalinológicos. Con base en los elementos florísticos observados en los conjuntos paleopalinológicos de estas localidades, así como, en los análisis estadísticos y teniendo en cuenta el principio de actualismo, así como la clasificación de los tipos de vegetación de México propuestos por Rzedowski (1978) se reconstruyó la posible vegetación que existió durante el Plioceno y el Pleistoceno de los lacustres que se encuentran en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán cuando se depositaron estos sedimentos.

En los conjuntos paleopalinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se observaron elementos florísticos que fueron asignados a varios tipos de vegetación, mismos que podemos separar en dos grupos: a) elementos florísticos adaptados a climas templado-frío que pudieran formar parte de tres tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosque de galería y b) elementos florísticos adaptados a climas semiáridos o tropicales-secos: bosque tropical caducifolio, chaparral y matorral xerófilo. Los elementos florísticos adaptados a climas templado-frío, pueden ser considerados como parte de la flora regional, mientras que los elementos florísticos adaptados a climas con menor humedad pueden ser considerados como parte de la flora local, aunque es difícil establecer cuales corresponden a flora local y cuales a flora regional solo por los rangos de temperatura en los cuales se distribuyen actualmente los taxa, dado que, en los conjuntos paleopalinológicos hay mezclas de polen provenientes de distintos lugares, reflejando más bien, una flora regional (Briones, 1994), aunque también pueden estar presentes algunos elementos de la flora local.

En los conjuntos paleopalinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría en Tehuacán, Puebla, se observaron mezclas de elementos florísticos que probablemente

correspondieron tanto a una flora regional, como a una flora local. La flora local posiblemente estuvo representada por un bosque tropical caducifolio y probablemente un matorral xerófilo; en tanto que la flora regional pudo estar conformada por un bosque mesófilo de montaña, un bosque de pino-encino y un bosque de galería bordeando algún río cercano que transportaba polen al lago donde se formaron los travertinos.

Los elementos de clima templado-frio que se registraron en los lacustres Villa Alegría y que probablemente constituyeron parte de un bosque mesófilo de montaña son: *Abies* sp., Betulaceae (*Alnus* sp.), Bignoniaceae, el grupo de *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Chloranthaceae (*Hedyosmum* sp.), Fagaceae (*Quercus* sp.), Hamamelidaceae (*Liquidambar* sp.), Juglandaceae (*Carya* sp., *Momipites* sp.), Liliaceae (*Liliacidites* sp.) Myrtaceae, Moraceae, Oleaceae (*Fraxinus* sp.), Onagraceae, Pinaceae (*Abies* sp., *Pinus* sp.), Ulmaceae (*Celtis* sp., *Ulmus* sp.), esporas de la familia Cyatheaceae, Polypodiaceae, Lycopodiaceae y el género *Selaginella* sp., de los cuales, las Cyatheaceae actualmente son en su mayoría helechos arborescentes exclusivos de este tipo de vegetación. Otras taxa registrados en los conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría pertenecen a familias que tienen actualmente al menos un elemento como parte de la composición florística del bosque mesófilo de montaña, esta familias son: Apocynaceae, Asteraceae, Cactaceae, Fabaceae (*Acacia* sp.), Onagraceae, Sterculiaceae, Agavaceae y Poaceae (Rzedowski, 1978; Rzedowski, 1996; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Camacho-Rico *et al.*, 2006).

Las esporas de Pteridophyta se encuentran más o menos representadas en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría. Rzedowski (1978) señaló que en este hábitat las pteridofitas son muy abundantes y que las Cyatheaceae o helechos arborescentes le confieren un aspecto muy particular al sotobosque de estas comunidades. En los conjuntos

paleopalinológicos se registraron algunos géneros de árboles que actualmente son cuantitativamente y cualitativamente importantes en el bosque mesófilo de montaña y son: *Abies* sp., *Alnus* sp., Betulaceae, *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp., *Momipites* sp. y *Quercus* sp. (Rzedowski, 1996). En particular, el género *Liquidambar* sp. es un componente fisonómico característico del bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978). La proporción en la que se encuentra *Liquidambar* sp. en los conjuntos paleopalinológicos de todas las secciones los lacustres Villa Alegría es poca, en comparación a la que presenta el género *Quercus* sp. y el género *Pinus* sp. Esta relación se ha observado de manera natural en estudios florísticos hechos en el bosque mesófilo de montaña de la reserva de la Biosfera “El Cielo”, en donde se observaron 38 árboles de *Liquidambar* sp. por ha y 178 árboles de una sola especie de *Quercus* sp. de un total de tres especies (Aguirre-Calderón *et al.*, 2008), por el contrario, el género *Fraxinus* sp. es abundante en comunidades de clima templado como encinares húmedos y bosque mesófilo de montaña (Camacho-Rico *et al.*, 2006), así como en chaparrales. Este último género está muy bien representado en los conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría, en particular en la sección VA-3 de esta localidad donde es abundante a lo largo de casi toda la sección, exceptuando la cima.

En los conjuntos paleopalinológicos se observó la presencia del género *Abies* sp. en la sección VA-2 y en la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría, este género actualmente se distribuye en climas fríos y posiblemente formó parte del bosque mesófilo de montaña cerca de sus límite altitudinal superior. Otras familias que han sido reconocidas dentro de la flora del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán Jalisco (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003), presentes en los conjuntos paleopalinológicos son Apocynaceae (observada en la sección VA-3), Burseraceae (observada en las secciones VA-1 y VA-2) y *Acacia* sp. (observada en la sección

VA-2.). Un elemento florístico que debe de considerarse corresponde a un grano de polen del género *Mimosa* sp. observado en la sección VA-2, se trata de una asociación en tétrada que posiblemente pertenece a la especie *Mimosa albida* y que ha sido reportada en el bosque mesófilo de montaña y en el bosque de pino-encino (Martínez-Bernal, 2008).

Para el caso de los travertinos Cerro Prieto, se observaron elementos florísticos que fueron asignados a una vegetación templada-fría conformada por un bosque mesófilo de montaña con un sotobosque rico en ciataáceas. Los taxa que permitieron determinar la existencia de este tipo de vegetación en esta localidad fueron: Betulaceae (*Alnus* sp. y otros granos de polen de esta familia), Cyatheaceae, Fagaceae (*Quercus* sp.), Hamamelidaceae (*Liquidambar* sp.), Juglandaceae (*Carya* sp., *Momipites* sp.), Myrtaceae y Pinaceae (*Abies* sp., *Pinus* sp.) en menor proporción otros elementos que también constituyen actualmente parte de este bosque como *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Fuchsia* sp., *Hedyosmum* sp., Lycopodiaceae, Moraceae y *Selaginella* sp. Los elementos florísticos que conformaron parte del estrato arbóreo son *Liquidambar* sp., *Alnus* sp., *Momipites* sp., *Carya* sp., *Pinus* sp., *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., y *Abies* sp. Los elementos que posiblemente formaron parte del sotobosque son Cyatheaceae, *Fuchsia* sp. y *Hedyosmum* sp. Estos elementos florísticos fueron observados en la sección CP-1, CP-2 y sobre todo en la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto y sugieren que durante el Pleistoceno cuando se formaron estas rocas, la vegetación regional posiblemente estuvo conformada por un bosque mesófilo de montaña. El género *Abies* sp., (observado en los conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría y en los travertinos Cerro Prieto) actualmente se encuentra distribuido en el norte y centro del país, en altitudes que oscilan entre los 2500 y 3600 msnm, en condiciones de humedad elevada, con una temperaturas medias anuales entre 7 y 15° C (Serie: CONABIO-PRONARE), lo que sugiere un clima mucho más frío

cuando se depositaron los travertinos. La presencia de este género dentro de los conjuntos palinológicos puede atribuirse a varias causas probables: 1) los granos de polen provenían de lugares distantes a la zona de formación de los travertinos donde las especies se distribuían con altitudes como las actuales, 2) la temperatura y la humedad eran mucho menores durante la época en la que se formaron los travertinos por lo que los límites altitudinales para el género pudieron desplazarse hacia abajo y sus áreas de distribución se ampliaron y 3) formaba parte del bosque mesófilo de montaña el cual se encontraba muy cerca de la zona de depósito.

De acuerdo con Rzedowski (1996), el bosque mesófilo de montaña posiblemente existió en el territorio nacional en épocas anteriores al Mioceno he incluso hasta el Eoceno. Este autor infirió la posible existencia de este tipo de vegetación en el país desde principios del Terciario dada la gran diversidad fisiográfica y climática del territorio nacional, la riqueza de taxa que lo componen y que muchos de ellos son de distribución restringida (endemismos). El registro fósil de México corrobora las inferencia hecha por Rzedowski (1996) de la existencia de este tipo de vegetación desde principios del Cenozoico, pues ha sido reportado en la formación Mequitongo del Eoceno, en el estado de Oaxaca, (Ramírez-Arriaga *et al.*, en proceso), en el Eoceno temprano-Oligoceno de la Formación Cuayuca al suroeste del estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2006), en el Oligoceno dentro de evaporitas de la Formación Cuayuca de Izúcar de Matamoros (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2008), en el Oligoceno-Mioceno en Simojovel en el Estado de Chiapas (Graham, 1999), en el Mioceno en la región de Pichucalco en Chiapas (Palacios & Rzedowski, 1993) y en el Mioceno Medio en la Formación Tehuacán (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014) y en Plioceno de Paraje Solo en Veracruz (Graham, 1976) por lo que la presencia de este tipo de vegetación en los lacustres Villa Alegría para el Plioceno-Pleistoceno está perfectamente justificada.

Actualmente el bosque mesófilo de montaña está presente al sureste del valle de Tehuacán-Cuicatlán en la Sierra Monteflor en el estado de Oaxaca. Esta sierra presenta elevaciones superiores a los 2000 msnm, también se le ha observado al norte del estado de Puebla; sin embargo, el bosque mesófilo de montaña posiblemente tuvo una distribución más amplia en el país y presencia en el valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Plioceno y el Pleistoceno. El relieve del valle es muy variado, es posible que este tipo de vegetación tuviese una distribución más amplia que la actual durante el Plioceno y Pleistoceno, cuando las condiciones ambientales eran más frías que las actuales y favorecieron que su límite altitudinal descendiera y que su área de distribución se expandieran hacia el sur. Actualmente este tipo de vegetación tiene una distribución fragmentaria y relictual (Rzedowski, 1978; 1996; Luna-Vega, 2008; Luna-Vega y Alcántara, 2003), siendo un remanente de una vegetación con amplia distribución que se fue contrayendo como resultado de los cambios climáticos principalmente durante el Holoceno. Este tipo de vegetación ya estaba presente en el valle durante la última deglaciación hace 14,000 años en la localidad de San Juan Raya (Canul-Montañez, 2008). El clima ha cambiado de condiciones más húmedas a condiciones de mayor aridez durante todo en el Holoceno y la reducción de humedad posiblemente afectó la distribución de este tipo de vegetación en México, así como en el valle. El otro tipo de vegetación de clima templado que probablemente existió en el valle para el Plioceno-Pleistoceno es el bosque de pino-encino, en los conjuntos paleopalinológicos se observó la presencia de dos elementos florísticos en cantidades suficientes, las cuales, permitieron inferir su existencia en ambas localidades, estos elementos son: *Pinus* sp. y *Quercus* sp., pues fueron registrados en la localidad de los lacustres Villa Alegría en las secciones VA-2 y VA-3 y en mayor proporción en las secciones CP-1, CP-2 y CP-5 de los travertinos Cerro Prieto. Este tipo de vegetación posiblemente presentó un estrato herbáceo con la presencia de poáceas y asteráceas, las cuales están bien representadas en los conjuntos

paleopalinológicos, así como algunos elementos con mayores requerimientos hídricos como las ciateáceas, en un ecotono con el bosque mesófilo de montaña. El polen de estos dos géneros se observó en todas las secciones estudiadas de ambas localidades, sin embargo, sus porcentajes variaron, siendo mayor su presencia en los conjuntos palinológicos recuperados de los travertinos Cerro Prieto, en particular, para la sección CP-5 de esta localidad, la cual se encuentra en la cima, al unísono, en esta sección se observó una reducción de taxa del bosque mesófilo de montaña, sugiriendo que posiblemente fue remplazado por el bosque de pino-encino.

Por otro lado se propone la existencia de un bosque de galería, con base en el polen observado del género *Alnus* sp., del grupo *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y del género *Salix* sp., se consideraron además, a las familias Fabaceae y Asteraceae formando parte del estrato herbáceo. Actualmente, este tipo de vegetación está presente en el valle de Tehuacán-Cuicatlán flanqueando los costados del río el Salado, además, pudieron existir riachuelos que descendían de las Sierras aledañas y ríos que corrían a lo largo del valle cuando se depositaron estos travertinos.

Un elemento florístico importante del bosque de galería es el género *Salix* sp., en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de las secciones VA-1, VA-2 y VA-3 de los lacustres Villa Alegría y en las secciones CP-2 y CP-4 de los travertinos Cerro Prieto se observaron muy pocos granos de polen de este género, sus bajos porcentajes en los conjuntos, no permitieron robustecer la existencia de este tipo de vegetación, no obstante, la abundancia de polen no es necesariamente un buen indicador, sin embargo, la existencia de ríos en el valle cuando se depositaron los travertinos, no se descarta por completo, ya que actualmente, tienen presencia y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán hay varios afluentes como: El río Salado, Grande, Cosahuilco, Hondo, Calapa, Matanza, Tepanzacalco, Tilapa, Chiquito, Los Reyes, La Vuelta y Tomellin (Programa de Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, 2013) a pesar de la condición

semiárida. Otro componente fisonómico importante de este tipo de vegetación es el género *Taxodium* sp. y en los conjuntos paleopalinológicos de todas las secciones fueron identificados granos de polen del grupo *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, aunque, es importante señalar que no se identificó la papila que caracteriza a los granos de polen de *Taxodium* sp. debido al grado de fosilización y a la presencia de cristales de carbonatos de calcio en las muestras, por lo que no se descarta la posible existencia del bosque de galería.

El género *Fraxinus* sp. es un elemento florístico que destaca por su abundancia en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de las secciones VA-2 y VA-3 de los lacustres Villa Alegría y las secciones CP-2 y CP-4 de los travertinos Cerro Prieto. Este género actualmente se encuentra en varios de diversos tipos de vegetación, destacando su presencia en el bosque mesófilo de montaña, chaparral y en menor proporción en los bosques de pino-encino y galería. Su presencia es abundante a 1900 msnm dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en transición entre el matorral xerófilo y el bosque de *Juniperus* (Valiente-Banuet, comunicación personal). La abundancia de polen dentro de los conjuntos palinológicos puede ser un indicio de que durante el Plioceno y el Pleistoceno este elemento florístico estaba bien representado en el valle y formaba parte del bosque mesófilo de montaña o bien (como lo es actualmente) pudo ser un elemento de transición entre el matorral xerófilo y un bosque de pino-encino, un bosque de *Juniperus* o del chaparral.

Por otra parte, *Fraxinus* sp. puede estar presente en la transición del chaparral a un matorral xerófilo, considerando que esté taxón formaba parte de la vegetación madroterciaria, la cual, ocupaba un amplio cinturón de vegetación alrededor del mundo cuando el clima era subhúmedo y que cuando las condiciones de aridez fueron incrementándose, se adaptó a condiciones más áridas que le permitieron expandir sus áreas de distribución hacia el sur durante

el Mioceno y que posteriormente derivó en el actual chaparral mexicano que tiene presencia dentro del valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Además de *Fraxinus* sp., en los conjuntos paleopalinológicos se observó polen de taxa que pudieron formar parte de un chaparral, tales como *Bursera* sp., *Celtis* sp., *Juniperus* sp., *Quercus* sp., *Pinus* sp. y *Salix* sp. (González-Medrano, 1996). Los altos porcentajes de *Fraxinus* sp. pueden sugerir la presencia de chaparral en transición con un bosque tropical caducifolio y un bosque de pino-encino, tomando en cuenta un gradiente de humedad, sin embargo, en el presente trabajo no se consideró este tipo de vegetación porque dentro de los conjuntos palinológicos no se observó polen de otros taxa representativos de esta vegetación y se optó por incluir a *Fraxinus* sp. como parte de la flora del bosque mesófilo de montaña, sin embargo, no se descarta por completo la presencia del chaparral en el valle para el Plioceno y Pleistoceno.

El segundo grupo de elementos florísticos observados corresponde a taxa que actualmente están presentes en condiciones climáticas o edáficas de aridez. En los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto se observaron elementos que sugieren la posible existencia de un bosque tropical caducifolio durante el Plioceno y el Pleistoceno, como parte de la flora regional o local del área.

Para los lacustres Villa Alegría estos elementos son: *Acacia* sp., *Bursera* sp., *Celtis* sp. y *Mimosa* sp., así como polen de las familias Anacardiaceae, Asteraceae, Cactaceae, Fabaceae y Poaceae. Los anteriores elementos han sido registrados actualmente como parte del bosque tropical caducifolio (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Otros elementos que pueden ser considerados como integrantes de esta vegetación son: el género *Salix* sp. que es registrado como parte de la flora del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca (Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995); las burseras que son un elemento fisonómico y estructural muy importante del bosque

tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). En este tipo de vegetación las leguminosas (Fabaceae) son muy significativas tanto por su abundancia como por el número de individuos formando parte importante del estrato herbáceo y arbustivo (Rzedowski, 1978) en los conjuntos paleopalinológicos de ambas localidades está bien representado. El polen del género *Bursera* sp. fue observado en la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría y fue abundante en la sección CP-3 de los travertinos Cerro Prieto, aunque no fue registrado en niveles superiores de esta sección, sugiriendo que el bosque tropical caducifolio fue remplazado por un bosque de pino-encino y luego por un bosque mesófilo de montaña; estos cambios, posiblemente fueron ocasionados por un descenso en la temperatura y aumento de las precipitaciones durante el Pleistoceno, probablemente esta transición estuvo relacionada con un periodo glacial, aunque también es posible que la ausencia de polen de *Bursera* sp. en niveles superiores de la columna estratigráfica solo se daba a cuestiones de tafonomía (forma en la que se depositan y fosilizan los granos de polen) y no a un cambio real en la vegetación. También fue abundante el polen de Asteraceae en todas las secciones de ambas localidades y las asteráceas forman parte del estrato herbáceo, llegando a ser muy abundantes en el bosque tropical caducifolio. Otro elemento importante del bosque tropical caducifolio son las cactáceas, que le dan un aspecto muy vistoso a este tipo de vegetación (Campos y Villaseñor, 1995) y en los conjuntos paleopalinológicos se registró polen de esta familia en la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría.

México es el centro de diversificación de más de 80 especies del género *Bursera* sp., el cual es un elemento característico dominante o codominante de los bosque tropicales caducifolios en altitudes de 0 a 1800 msnm (Rzedowski *et al.*, 2004). La presencia de *Bursera* sp. en el país tiene por lo menos 60 millones de años y comenzó a diversificarse hace 34 millones de años y más de 60 linajes de este género divergieron entre 20 y 5 millones de años. Esto sugiere que el

bosque tropical caducifolio tiene una edad mínima de 30 millones de años (Becerra, 2005) es decir que este tipo de vegetación ya estaba presente por lo menos desde el Oligoceno en México y por tanto su presencia en el valle durante el Plioceno y el Pleistoceno es factible. En los conjuntos paleopalinológicos de la sección CP-5 de Cerro Prieto se identificó a *Bursera fragrantissima*, actualmente endémica de la cuenca del Balsas (Rzedowski *et al.*, 2005). La presencia de esta especie puede sugerir una conexión del valle de Tehuacán-Cuicatlán con la cuenca del Balsas antes del Plioceno. En el registro fósil ya han sido reportados granos de polen de *Bursera* desde el Eoceno en la Formación Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez en el estado de Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en Eoceno-Oligoceno en evaporitas de la Formación Cuayuca en el estado de Puebla, (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2008) y en el Oligoceno superior-Mioceno medio en la Formación Tehuacán en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014).

Así mismo, se registró polen de otros elementos florísticos en menor proporción en la sección CP-3 de los travertinos Cerro prieto, que pueden considerarse como flora del bosque tropical caducifolio, estos elementos son: *Yucca* sp., Moraceae, Apocynaceae, Bignoniaceae y Rubiaceae, ya que estos taxa han sido reportados en este tipo de vegetación (Rzedowski y Calderón, 2013). La familia Asteraceae estuvo muy bien representada dentro de los conjuntos palinológicos. Las poblaciones de elementos herbáceos, llegan a ser muy abundantes en el bosque tropical caducifolio. Otro grupo importante dentro del bosque tropical caducifolio son las cactáceas, (Campos y Villaseñor, 1995). En los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres de Villa Alegría se observó la presencia de granos de polen de esta familia.

En la hipótesis planteada al inicio de esta investigación, se estableció, que si en el registro fósil se encontraban palinomorfos de selva baja caducifolia, matorral, tetechera y cardonal,

entonces se podría establecer que la vegetación actual ya existía desde el Plioceno cuando se formaron los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, no obstante, Ramírez-Arriaga *et al.*, (2014) señalaron que durante el Mioceno medio los conjuntos palinológicos recuperados de la Formación Tehuacán mostraron una alta diversidad, muy similar a la actual y una vegetación caracterizada por bosque mesófilo de montaña, bosque de pino encino, bosque de galería, mexical y bosque tropical caducifolio; estos tipos de vegetación están presentes actualmente en el valle, el registro fósil no reporta la existencia del matorral xerófilo en el Mioceno pero sí de algunos elementos florísticos de este tipo de vegetación. La vegetación reportada en el valle para este periodo probablemente tuvo una distribución muy diferente a la actual.

De igual modo, en los conjuntos palinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se observaron elementos florísticos característicos de la vegetación presente en climas semiáridos y que hoy se distribuye en amplias áreas del territorio nacional tales como el bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, pero no se observaron suficientes elementos florísticos que pudieran establecer que el cardonal y la tetechera ya estuvieran presentes en valle, sin embargo, se observaron granos de polen de taxa que por su distribución actual pudieran formar parte a un posible matorral xerófilo, tales como: *Ephedra* sp. y las familias Asteraceae, Agavaceae, Euphorbiaceae y Cactaceae (observadas en la sección VA-1) así como de Amaranthaceae, Fabaceae y Poaceae, en todas las secciones (Rzedowski, 1978) aunque, estos elementos también forman parte del bosque tropical caducifolio. El género *Ephedra* sp. fue registrado tanto en la sección VA-1 de los lacustres Villa Alegría, como en la sección CP-5 de los travertinos Cerro Prieto, la familia Agavaceae fue registrada en la sección VA-1 y VA-3 de los lacustres Villa Alegría, en tanto que los granos de polen de la familia Cactaceae solo se

observaron en la sección VA-1 de esta localidad. Los porcentajes de polen de estos taxa fueron inferiores al 1 % en muestras con más de cien granos de polen para ambas localidades. Aunque estos porcentajes en los conjuntos palinológicos son bajos, no puede ignorarse su presencia. Los resultados sugieren que por lo menos ya estaban presentes en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán el bosque tropical caducifolio y algunos elementos florísticos del actual matorral xerófilo. Por otro lado, estudios de lluvia de polen realizados por Palacios-Chávez (1977) en bosque de *Abies* y bosque de *Juniperus* en el valle de México, muestran porcentajes de 0.7% y 0.3 % en muestras para granos de polen de *Ephedra* sp., estos resultados son semejantes a los obtenidos en el presente trabajo, sugiriendo que este elemento probablemente estaba coexistiendo con el bosque mesófilo de montaña o el bosque de pino-encino, tal y como Briones (1994) señaló, ya que observó que algunos elementos con adaptaciones a la aridez posiblemente convivieron con elementos de clima templado. La escases de granos de polen de *Ephedra* sp. en los conjuntos paleopalinológicos puede deberse en parte a que este género estaba escasamente representado en la flora del valle cuando, como un elemento esporádico de vegetación xerófila y esparcido en pequeñas áreas con mayor aridez, climática o edáfica, cuando se formaron los travertinos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, tal como actualmente es escasa su representación en el valle. La otra posibilidad es que el polen de este taxón fuera arrastrado por alguna corriente temporal de agua, de un área alejada a la zona de sedimentación.

Los otros dos elementos florísticos observados en los conjuntos palinológicos que pudieron formar parte de un matorral xerófilo son Cactaceae y Agavaceae, que al igual que el género *Ephedra* sp. se observaron en cantidades sumamente bajas. La escasa cantidad de granos de polen de cactáceas y agaváceas, puede deberse a tres razones fundamentales: a) la naturaleza del registro fósil, ya que este es incompleto, porque que no toda la comunidad vegetal está

representada en los conjuntos paleopalinológicos, b) la tafonomía o la forma en la que se depositan y fosilizan los granos de polen, ya que estos caen azarosamente en el sitio de depósito y el ambiente de sedimentación de los travertinos es sumamente alcalino, destruye con facilidad la materia orgánica y c) la polinización de estos grupos.

Tomando en cuenta que el registro fósil es incompleto y que el ambiente de sedimentación de las rocas de travertino es altamente alcalino y poco adecuado para la preservación de palinomorfos o de materia orgánica en general, la probable presencia de un matorral xerófilo, no se puede descartar por completo, puede considerarse, que este tipo de vegetación pudo en un momento dado estar establecido cerca de la zona de sedimentación de los travertinos y por varias circunstancias, no se fosilizaron las cantidades suficientes de polen de taxa xéricos que permitieran identificarlo plenamente. Una de estas circunstancias que pudieron evitar la abundancia de palinomorfos de matorral xerófilo en los conjuntos recuperados de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto es sin duda el ambiente sedimentario donde se formaron los travertinos, el cual es altamente alcalino por su alto contenido de carbonato de calcio, mineral principal que los constituye y que destruye con facilidad la materia orgánica, reduciendo con ello las posibilidades de hallar polen en cantidades abundantes. Otra posible causa de la escasa representatividad de las agaváceas y las cactáceas es que en los conjuntos paleopalinológicos siempre se encuentran sobrerrepresentados los taxa con polen anemófilo sobre los taxa con polinización entomófila, de tal modo, que la probabilidad de que granos de polen que son transportados por insectos sean fosilizados, es mucho menor que la de granos de polen que son transportado por el viento. Por ejemplo, el polen de las gramíneas (Poaceae) es anemófilo y se dispersa en grandes cantidades, en tanto que el polen zoófilo o entomófilo depende de animales o insectos como medio de transporte para la polinización Villanueva-Amador (2008). Un caso

conocido de polinización zoófila se observa en las cactáceas columnares que tienen un medio de polinización quiropterófila, es decir, que su polen es transportado por murciélagos (Valiente-Banuet, 2002). Por su naturaleza de dispersión es difícil hallar granos de polen fósil de este grupo, no significando ello, su ausencia en el área de sedimentación. Las cactáceas se diversificaron entre 10 y 15 millones de años en el Mioceno medio (Hernández-Hernández, 2014), sin embargo, dentro de los conjuntos palinológicos recuperados de la Formación Tehuacán del Oligoceno tardío-Mioceno medio (27.1-15.6 Ma. ~) estaba ya bien representado polen de Cactaceae sugiriendo que su diversificación pudo haber sido mucho antes. En los conjuntos palinológicos de Villa Alegría también se observó un palinomorfo de la familia Cactaceae.

El último elemento que permitió inferir la posible presencia del matorral xerófilo dentro del valle es el polen de la familia Agavaceae que se observó en los conjuntos palinológicos tanto de los lacustres Villa Alegría como de los travertinos Cerro Prieto. El origen de las Agavaceae se ha estimado hace unos 14 millones de años en el Mioceno medio (Eguiarte, 1995), sin embargo polen de esta familia fue observado en la Formación Tehuacán del Oligoceno tardío-Mioceno medio (27.1-15.6 Ma. ~) sugiriendo que el grupo tiene un origen mucho más antiguo. Al igual que las cactáceas, las agaváceas tienen polinización zoófila, principalmente quiropterófila y en menor proporción participan las abejas, colibríes, aves percheras y polillas, (Castillo-Hernández y Treviño-Carreón, 2014; Eguiarte y Búrquez, 1987).

Debido a su tipo de polinización es difícil encontrar polen fósil de esta familia. La existencia del matorral xerófilo antes de Holoceno sigue siendo un tema de discusión fuertemente debatido (King y Van Devender, 1977; Rzedowski, 1978; Axelrod, 1979; Lanner y Van Devender, 1981; Van Devender y Burgess, 1985; Van Devender, 1986; 1987; 1990, Briones, 1994; Metcalfe, 2006) por lo que se requiere ahondar en el registro fósil y hay que considerar que

varios de los elementos florísticos observados en los conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, ya han sido reportados en algunas formaciones del Cenozoico.

La familia Agavaceae esta reportada en el Oligoceno tardío-Mioceno Medio en la Formación Tehuacán en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014), también granos de polen de la familia Cactaceae han sido reportados en la Formación Tehuacán en el (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014). La familia Cactaceae posiblemente se originó en el Eoceno superior-Oligoceno en Sudamérica, tal como lo muestran estudios de análisis de filogenia molecular y posteriormente radió a Norteamérica durante el Mioceno (Edwards *et al.*, 2005; Hernández-Hernández *et al.*, 2014), aunque la presencia de granos de polen de Cactaceae en la Formación Tehuacán sugieren que el grupo pudo radiar a Norteamérica incluso desde el Oligoceno.

Polen de *Ephedra* ha sido reportado en el registro fósil de México desde el Paleógeno en la Formación Cuayuca, en los límites de Puebla y Morelos (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2006), en el Eoceno en Formación Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez, en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 1999), en el Eoceno-Oligoceno en evaporitas de la Formación Cuayuca en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2008) y en el Oligoceno superior-Mioceno medio en la Formación Tehuacán, en el estado de Puebla (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014), su presencia sugiere la posible existencia de ambientes semiáridos desde el Eoceno en México o que este linaje ya estaba presente desde principios del Cenozoico y que probablemente formaba parte de la flora de otros tipos de vegetación.

Actualmente solo hay ocho especies de este género distribuidas en dieciséis estados de la República Mexicana en zonas áridas y semiáridas, creciendo sobre suelos calizos o yesosos entre

0 y 2800 msnm, formando parte de la flora del matorral xerófilo, pastizal, bosque espinoso, dunas, vegetación costera y bosque de pino-encino entre los 1600 y 2800 metros de altitud. (Villanueva-Almanza y Fonseca, 2011). De las ocho especies actuales, solo *Ephedra compacta* se distribuye en los estados de Puebla y Oaxaca, por ende, dentro del valle de Tehuacán-Cuicatlán. La presencia de granos de polen de *Ephedra* sp. en los conjuntos paleopalinológicos es justificable, en consideración, de que el linaje ha estado presente en México desde mucho antes de que se formaran los travertinos analizados en este estudio. El polen recuperado de este género no fue asignado a una especie de las ocho que actualmente se distribuyen en el país, pero de acuerdo con la distribución actual, posiblemente pudiera tratarse de un antecesor de *Ephedra compacta*. Por otro lado, cabe la duda, de que esta especie en un pasado pudiese haber formado parte de vegetación templada como el bosque de pino-encino, tal y como actualmente ha sido reportada (Villanueva-Almanza y Fonseca, 2011).

El origen del género *Ephedra* sp. resulta aún incierto para muchos investigadores. Hay polen fósil de tipo ephedroide reportado desde el Pérmico hace 250 Ma. y del Triásico hace 200 Ma., así como algunos restos microfósiles que fueron asignados a este género (Rydin *et al.*, 2006) Huang-Jinling y Price (2003) realizaron un estudio filogenético utilizando secuencias del cloroplasto del gen *rcbL* y determinaron que las especies actuales del género *Ephedra* sp. se originaron hace 32 millones de años en el Oligoceno y comenzaron a radiar paulatinamente y señalaron que la gran variedad de polen fósil tipo ephedroide que se ha reportado antes de esta edad, corresponde a un antiguo linaje que se extinguió, cuando las condiciones climáticas cambiaron durante el Oligoceno y el Mioceno. Estos grupos extintos habitaban en áreas con climas mucho más húmedos y cálidos que sus contrapartes actuales y cuando el clima mundial se volvió más frío, aumentando las condiciones de aridez y la estacionalidad, este grupo no pudo

resistir los cambios climáticos, extinguiéndose, de este cuello de botella, surgieron especies que se adaptaron a las nuevas condiciones climáticas y se diversificaron ocupando los nuevos hábitats semiáridos y áridos en planicies y sitios rocosos; asimismo, mencionó que un factor determinante en la actual distribución del género puede ser la dispersión de las semillas por las aves en áreas abiertas con poca cobertura vegetal como en los desiertos. Debe de considerarse que el género *Ephedra* no tiene como hábitad el matorral xerófilo, ya que si este lo fuese, el género sería muy abundante, en particular, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, sin embargo, solo está presente en una localidad y en densidades mínimas (Valiente-Banuet, comunicación personal); esta puede ser posiblemente la razón por la cual, dentro de los conjuntos paleopalinológicos *Ephedra* sp. esta pobremente representado.

Otro estudio realizado por Yang *et al.*, (2005), utilizando relojes moleculares, da como resultado que el origen del género es entre 8 y 32 millones de años de edad, que coincide con los estudios de Huang-Jinling y Price (2003). De acuerdo con estos estudios, las efedras actuales ya estaban presentes por lo menos desde el Mioceno, pero durante este periodo la existencia de un matorral xerófilo como se le conoce actualmente no ha sido demostrada. Contrariamente, algunos registros paleobotánicos sugieren la existencia de zonas áridas en México, por ejemplo: Ramírez y Cevallos-Ferriz (2002) infirieron condiciones áridas en la localidad de los Ahuehuetes en Puebla durante el Oligoceno con base en su composición florística y señalaron altas tasas de diversificación para Anacardiaceae y Fabaceae bajo condiciones adversas derivadas del vulcanismo y las altas temperaturas sugeridas por los depósitos de yeso de la zona.

Tomando en cuenta los elementos florísticos observados en los conjuntos paleopalinológicos, en el presente trabajo, se propone con mesura, la probable presencia en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán del matorral xerófilo y del bosque tropical caducifolio; ambos tipos

de vegetación actualmente se distribuyen en zonas áridas del país. La presencia del matorral xerófilo antes del Holoceno sigue siendo un tema polémico, en este trabajo se propone su posible existencia basada en varios puntos: a) los elementos florísticos registrados en los conjuntos paleopalinológicos, b) en la litología y c) en la geología del valle. Sin embargo, hay que señalar que no son los suficientes, para aseverar que esta vegetación, en su composición florística, pueda ser comparada con el actual matorral xerófilo presente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su distribución y características probablemente fueron muy diferentes a las actuales. Las condiciones de aridez en el valle de Tehuacán-Cuicatlán probablemente ya existían en algunas zonas en el valle, como parecen atestiguar las evaporitas y los yesos presente (Dávalos-Álvarez, 2006) pero estas condiciones debieron ser mucho menos pronunciadas que las actuales.

El registro fósil aún es incompleto, por ende, no se puede tener la certeza de la paleovegetación que existía cuando se depositaron estos cuerpos de roca y los resultados obtenidos son un bosquejo hecho a partir de unos cuantos taxa recuperados; además, deben de considerarse otros aspectos, por ejemplo, Graham *et al.*, (2000) señaló que aunque se llegue a la identificación de géneros en los conjuntos paleopalinológicos, es posible que esos elementos no sean biológicamente equivalentes a sus representantes actuales y que sus requerimientos probablemente eran muy diferentes a los que tienen actualmente, lo que sugiere que el principio de actualismo en paleobotánica no siempre puede ser el apropiado para interpretar el registro fósil. Muller (1966; 1981) señaló que en el registro fósil los grupos herbáceo aparecen en la sucesión estratigráfica hasta el Plioceno y el Pleistoceno, su análisis sugiere que las condiciones climáticas de aridez comenzaron a partir de Plioceno, no obstante se han observado fabáceas y asteráceas mucho antes de este periodo; también indicó que los granos de polen de la familia Burseraceae reportados en el registro fósil son dudosos; pero de acuerdo con los datos obtenidos

en estudios previos en México debe de reconsiderarse esta postura. Se ha considerado que la vegetación desértica puede tener orígenes muy antiguos tomando en cuenta la alta diversidad de géneros y endemismos de las regiones áridas y semiáridas del país (Rzedowski, 1978).

Sin embargo, de acuerdo con Briones (1994) esta hipótesis puede ser rechazada si se considera que la diversidad florística registrada en zonas áridas y semiáridas se pudo haber desarrollado en un periodo muy corto de tiempo geológico. Al respecto, estudios realizados en el género *Lupinus* en la región norte de los Andes, en una zona árida, han demostrado que 85 especies de este género radiaron en menos de dos millones de años y que sus altas tasas de diversificación se debieron fundamentalmente a la falta de competidores en un hábitat nuevo, derivados del levantamiento de los Andes. Este proceso es conocido como “oportunidad ecológica” (Hughes y Eastwood, 2006; Camargo-Ricalde y Montaña Arias, 2008) y este proceso puede aplicarse muy bien al caso del valle de Tehuacán-Cuicatlán, ya que se ha considerado que la aridez actual de valle es una condición que tiene menos de 6000 años, sí se toma en cuenta la evolución rápida como en el caso de *Lupinus*, entonces la vegetación debió de tener una composición muy diferente a la actual y la gran variedad de cactáceas y otras especies del valle probablemente radiaron en un tiempo relativamente corto, sin embargo, se requieren estudios para soportar esta hipótesis.

El presente trabajo propone una posible reconstrucción paleoflorística basada en los taxa observados en los conjuntos paleopalinológicos recuperados, en los análisis estadísticos y en la aplicación del actualismo, principio que sugiere que los requerimientos fisiológicos y las tolerancias climáticas de las especies debieron ser los mismos en el pasado como actualmente, este principio permite inferir las posibles composiciones de las comunidades vegetales a partir de los requerimientos fisiológicos, la distribución, el hábitat y las interacciones ecológicas con otras especies de las plantas actuales, así como tratar de dilucidar los posibles patrones de distribución

de los tipos de vegetación inferida; del mismo modo, permite inferir el posible clima en el que se desarrollaron estas taxa, procurando en todo momento, hacer un análisis de la información con la que se cuenta y aportar conocimientos que ayuden a entender el origen y evolución de la actual vegetación, establecida en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Recapitulando, se propone que cuando se depositaron durante el Plioceno-Pleistoceno los lacustres Villa Alegría al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla los tipos de vegetación que probablemente existieron son: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de galería, bosque tropical caducifolio, chaparral y se registraron algunos elementos florísticos que sugieren la posible presencia de un matorral xerófilo (Figura 56), en tanto que durante el Pleistoceno para los travertinos Cerro Prieto al sur del valle, en el estado de Oaxaca los posibles tipos de vegetación que existieron son: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino como una flora regional, así como bosque tropical caducifolio, chaparral y algunos elementos florísticos que sugieren la existencia de un bosque de galería flanqueando un río y de un matorral xerófilo como flora tanto regional como local (Figura 57). Siendo esta reconstrucción, tan solo, un posible escenario.

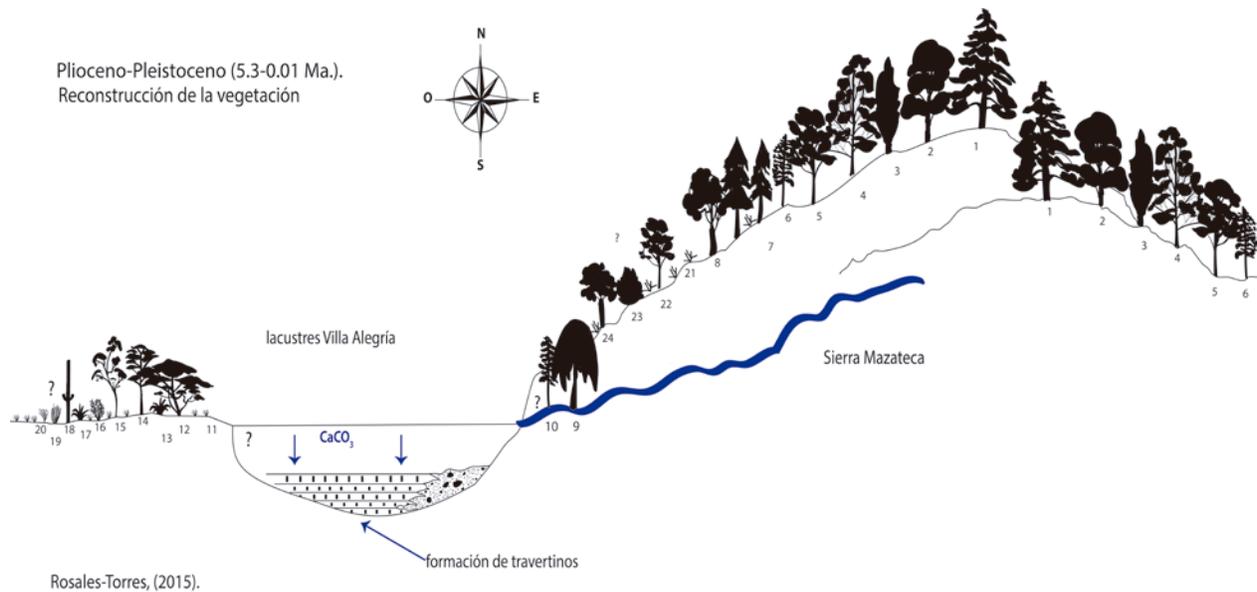


Figura 56. Reconstrucción de la vegetación regional del Plioceno-Pleistoceno al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán cuando se depositaron los lacustres Villa Alegría:

- | | |
|---|--|
| <p>a) Bosque mesófilo de montaña:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Abies</i> sp. 2. <i>Carya</i> sp. 3. <i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i> 4. <i>Liquidambar</i> sp. 5. <i>Fraxinus</i> sp. 6. <i>Alnus</i> sp. <p>b) Bosque de pino-encino:</p> <ol style="list-style-type: none"> 7.-<i>Pinus</i> sp. 8.-<i>Quercus</i> sp. <p>c) Bosque de galería:</p> <ol style="list-style-type: none"> 9. <i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i> 10. <i>Alnus</i> sp. <p>d) Bosque tropical caducifolio:</p> <ol style="list-style-type: none"> 11. Poaceae 12. <i>Acacia</i> sp. 13. Agavaceae 14. <i>Celtis</i> sp. 15. <i>Bursera</i> sp. <p>e) Matorral xerófilo:</p> <ol style="list-style-type: none"> 16. <i>Mimosa</i> sp. 17. Agavaceae 18. Cactaceae 19. <i>Ephedra</i> sp. 20. Amaranthaceae. | <p>f) Chaparral</p> <ol style="list-style-type: none"> 21. Poaceae 22. <i>Fraxinus</i> sp. 23. <i>Juniperus</i> sp. 24. <i>Quercus</i> sp. |
|---|--|

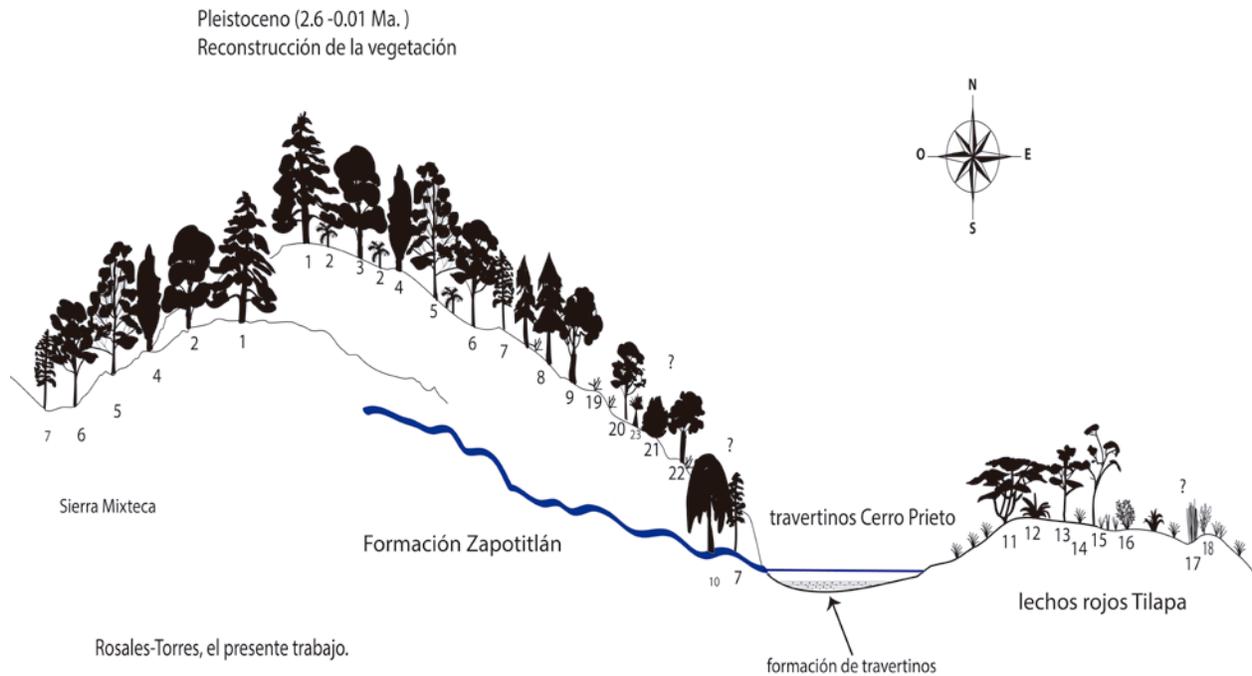


Figura 57. Reconstrucción de la vegetación regional del Pleistoceno al sur del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Oaxaca, cuando se depositaron los travertinos Cerro Prieto.

a) Bosque mesófilo de montaña:

1. *Abies* sp.
2. *Cyatheaceae*
3. *Carya* sp.
4. *Cupressus-Juniperus-Taxodium*
5. *Liquidambar* sp.
6. *Fraxinus* sp.
7. *Alnus* sp.

b) Bosque de pino-encino

8. *Pinus* sp.
9. *Quercus* sp.

c) Bosque de galería

10. *Taxodium* sp.

d) Bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo

11. *Acacia* sp.
12. *Agavaceae*
13. *Celtis* sp.
14. *Poaceae*
15. *Bursera* sp.
16. *Mimosa* sp.
17. *Ephedra* sp.
18. *Amaranthaceae*.

e) Chaparral

19. *Poaceae*
20. *Fraxinus* sp.
21. *Juniperus* sp.
22. *Quercus* sp.
23. *Yucca* sp.

9.4 Inferencias climáticas.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una zona árida intertropical que debe su aridez actual fundamentalmente al efecto de sombra orográfica (Godínez-Álvarez, 1998; Valiente-Banuet 2009) generado fundamentalmente por la Sierra Madre Oriental, que en la porción del valle (17° 48' a 18° 58' latitud norte y 97° 58' a 97° 03' longitud oeste) se conoce como sierra Zongolica. Este efecto consiste en que la humedad proveniente del Atlántico en particular del Golfo de México, es descargada en las laderas del lado de barlovento y cuando las masas de aire circulan hacia el lado de las laderas de sotavento, éstas ya llegan secas y calientes por los macizos montañosos de las sierras Zongolica y Mazateca por lo que las precipitaciones son mínimas o nulas (Velasco-Molina, 1991).

De acuerdo con lo anterior y considerando la evolución geológica del territorio nacional se puede inferir que existió sombra orográfica en parte del territorio nacional por lo menos desde el Eoceno, ya que la Sierra Madre Occidental comenzó a levantarse desde finales del Cretácico y sus altitudes han aumentado progresivamente durante el Terciario, la Sierra Madre del Sur sufrió levantamiento y drenado durante el Cretácico-Paleógeno, actividad magmática para el Oligoceno, compresión-tensión y vulcanismo para el Mioceno (Graham, 2010) y la Sierra Madre Oriental se comenzó a levantar desde el Cretácico tardío y su levantamiento finalizó durante el Eoceno (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1994).

El valle de Tehuacán Cuicatlán, está flanqueado al este por sierras regionales que se consideran parte de la Sierra Madre Oriental y comenzaron a levantarse desde el Eoceno como la Sierra Zongolica, (Padilla y Sánchez, 2007; Cerca-Ferrari *et al.*, 2007) y la Sierra Mazateca que se formó asociada a la orogenia Laramide (Dávalos-Álvarez, 2006).

Del lado Oeste del valle se encuentran la Sierra Mixteca que comenzó a levantarse durante el Eoceno-Oligoceno (Centeno-García, 2004), y al sur la Sierra de Juárez, así como parte de la Sierra Zongolica al norte, la Sierra Cuicateca y la Sierra Mazateca las cuales han incrementado sus elevaciones en los últimos 14 millones de años (Centeno-García y Duncan-Keppie, 1999). De lo anterior se puede inferir que existían algunas zonas áridas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán por lo menos desde el Eoceno originadas por la sombra orográfica y cuyas extensiones fueron variando a lo largo del Terciario. Estas zonas áridas fueron posiblemente el lugar donde se establecieron y diversificaron los linajes de la flora actual del valle. Así mismo hay evidencias litológicas en el valle que permiten inferir la posible existencia de zonas semiáridas muy antiguas como lo atestiguan las evaporitas que afloran en varias partes del valle (Dávalos-Álvarez, 2006) y que probablemente se formaron en momentos de bajas tasas de precipitación y altas tasas de evaporación bajo condiciones climáticas semiáridas. Otro factor que debe de considerarse que influyó en las condiciones actuales de aridez del valle de Tehuacán-Cuicatlán es el drenaje, el cual se ha venido modificando a lo largo del Cenozoico, como resultado del basculamiento generado por la Falla de Oaxaca y que ha provocado el drenado de antiguos cuerpos lacustres e impedido la formación de nuevos cuerpos de agua en el valle.

Con base en estudios geológicos realizados por diferentes autores (Schaaf *et al.*, 1995; Moran-Zenteno *et al.*, 1996; Cerca, 2004; Cerca *et al.*, 2004; Dávalos-Álvarez, 2006; Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007; Padilla y Sánchez, 2007) se propone una posible reconstrucción de la evolución geológica del valle de Tehuacán-Cuicatlán (Figuras 59-63) desde el Eoceno, tiempo para el cual, las fuerzas tectónicas fomentaron su formación. En sus inicios el valle empezó a formarse y se encontraba a mayor altitud que la actual (Figura 59); conforme la Falla de Oaxaca se fue activando el valle se fue hundiendo y al unísono se fueron levantando las Sierras del lado

Este del valle y comenzó el depósito de sedimentos al interior de la cuenca (Figura 60); los datos geológicos permiten inferir que estaba rodeado de algunas elevaciones derivadas de la orogenia Laramide, que probablemente facilitaron las condiciones para la formación de zonas con algún grado de aridez derivado de la sombra orográfica, aunque, se debe de aclarar que se desconoce por completo la paleoaltitud de la cuenca y de la Sierra Zongolica durante el Eoceno y se infieren algunas elevaciones derivadas de la orogenia. Laramide. Asimismo, aunado al efecto de sombra orográfica, los eventos de deformación tectónica, han propiciado la propagación de la Falla de Oaxaca hacia el norte y modificado la dirección del drenaje de sur a norte, este cambio en el drenaje ha favorecido el aumento de las condiciones de aridez. En la Figura 61 se puede apreciar un gran Lago que existió durante el Oligoceno-Mioceno, en donde se depositaron los sedimentos de la Formación Tehuacán. En la secuencia de Figuras 62-63, que comprenden un lapso de tiempo desde el Mioceno hasta el Pleistoceno, se puede inferir que ya desde esa época, el valle se ha venido drenando y las dimensiones de los cuerpos de agua se han reducido (de acuerdo con los datos geológicos aportados por Dávalos-Álvarez, 2006). Esto sugiere, que posiblemente ya había algunas zonas en el valle con algún grado de estrés hídrico. La fragmentación del gran Lago durante el Mioceno y su posterior desaparición probablemente coincidió con el gradual enfriamiento global que se ha observado desde mediados de esta época, así como el aumento de la capa de hielo de la Antártica que a su vez pudo generar una reducción en las precipitaciones y mayor estacionalidad a nivel global (Zachos *et al.*, 2001). La aparición de las plantas C4 y la expansión de los pastizales surgen en respuesta al enfriamiento global y al aumento de la aridez que derivaron de este proceso (Cerling *et al.*, 1977; Feakins *et al.*, 2013). El Plioceno fue una época en el cual ocurrieron importantes eventos tectónicos que influyeron el clima global y que determinaron los patrones de distribución y la composición de las comunidades vegetales a nivel mundial.

Además, del gradual enfriamiento que se ha registrado desde mediados del Mioceno. Se han observados variaciones ambientales a nivel global que pudieron modificar el clima. Durante el límite Oligoceno/Mioceno (23 Ma. ~) se presentó una aberración climática que duro aproximadamente 200,000 años y consistió en un breve pero profundo máximo glacial, este evento fue seguido por una serie de intermitentes y pequeñas glaciaciones (Zachos *et al.*, 2001) que probablemente generaron condiciones de mayor aridez en varias partes del mundo, asimismo, este periodo de tiempo coincide con la expansión de las condiciones de clima seco a nivel mundial. Además, estudios de filogenia molecular realizados en diferentes grupos de plantas adaptadas a condiciones áridas que pertenecen a las familias Agavaceae, Cactaceae y Ephedraceae sugieren la posible existencia de vegetación xerófila por lo menos desde finales del Oligoceno. De acuerdo con Hernández-Hernández (2014) la diversificación de las cactáceas coincide con el origen de biomas suculentos durante el Mioceno en el continente Americano en respuesta al incremento en las condiciones áridas; Huang-Jinlig y Price (2003) sugieren que la diversificación del género *Ephedra* posiblemente tuvo lugar entre el Oligoceno temprano y el Mioceno medio. Sin embargo, el registro fósil parece atestiguar la presencia de estos linajes incluso desde el Eoceno, por lo que es probable que en el valle de Tehuacán-Cuicatlán ya existieran algunas zonas áridas o con estrés hídrico, que permitieron el establecimiento de algunos elementos florísticos que hoy son característicos o forman parte del bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo cuando se depositaron los sedimentos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto (Figura 63). Además, la diversificación de linajes adaptados a condiciones áridas provee una idea general de la historia de las regiones áridas en el mundo (Arakaki *et al.*, 2011) y los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto se formaron en un lapso de tiempo en el cual estos linajes radiaron rápidamente, sugiriendo la presencia de zonas desérticas o semidesérticas (Figura 58).

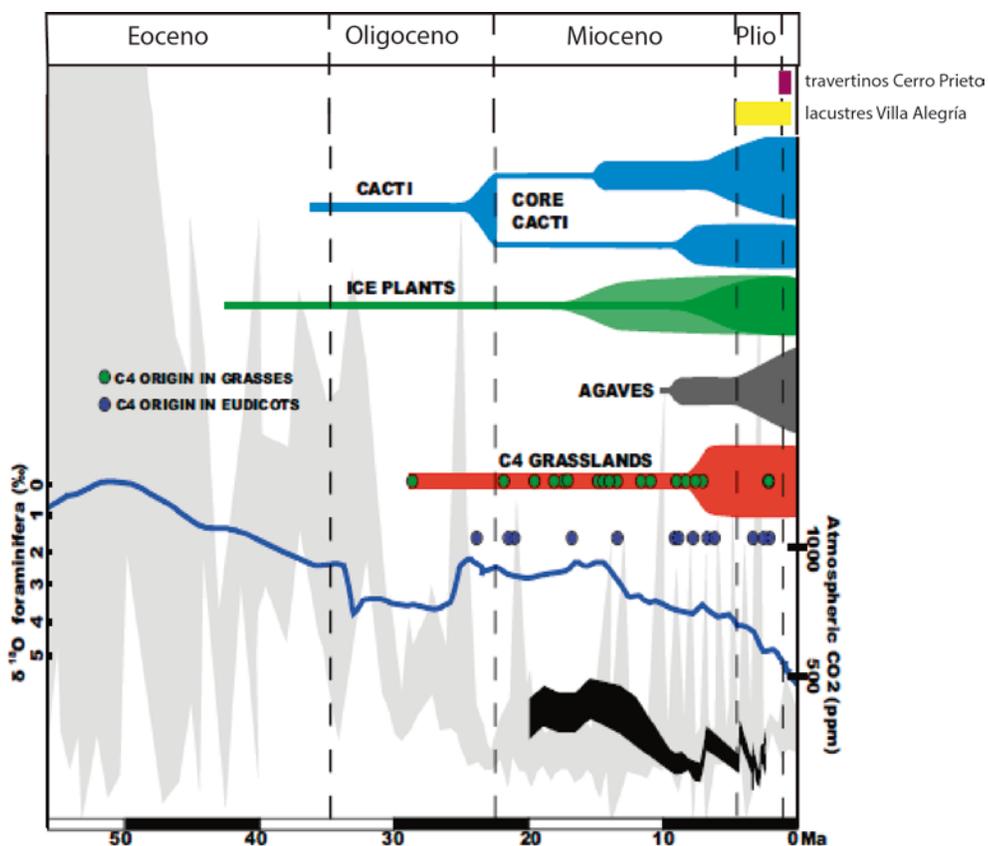


Figura 58. Formación del lacustre Villa Alegre y los travertinos Cerro Prieto comparados con la temperatura y CO₂ globales, origen de las plantas C₄, pastos C₄ y diversificación de las plantas suculentas durante el Mioceno/ Pleistoceno. Tomado y modificado de Arakaki *et al.*, (2011). Línea rosa: tiempo de formación de los travertinos Cerro Prieto, línea amarilla: formación del lacustre Villa Alegre, línea delgada azul: temperaturas globales, área gris: niveles de CO₂ atmosférico, línea negra: descenso de CO₂ hipotético por Tripathi *et al.*, (2009).

A lo largo del Terciario se han dado diversos eventos que han modificado las condiciones climáticas a nivel global y las plantas han tenido que adaptarse a dichas condiciones, pero las plantas no son organismos estáticos y debe considerarse su capacidad adaptativa, su plasticidad fenotípica y hasta los altos porcentajes de hibridación. Posiblemente, las plantas adaptadas a ambientes áridos tengan la suficiente plasticidad genética para buscar el modo de resistir cambios climáticos menos favorables. Posiblemente la comunidades vegetales han modificado sus composiciones y ampliado y reducido sus áreas de distribución a lo largo de Cenozoico (González-Medrano, 1998) la vegetación semiárida se haya movido en pulsos, cambiando su

distribución y composición a lo largo del Cenozoico conforme las condiciones climáticas se fueron modificando, claro ésta, es solo una inferencia que requiere de más estudios para corroborarla.

Por otra parte, hay que explicar la presencia simultánea de vegetación con requerimientos hídricos elevados con vegetación xerófila. El valle de Tehuacán-Cuicatlán tiene un relieve muy variado que puede generar diversos microclimas a nivel local y esta variedad de microambientes posiblemente permitieron el establecimiento de un mosaico de vegetación. Los taxa del bosque mesófilo de montaña requieren de mucha humedad, ya sea que provenga de lluvia o de la neblina que se genera en las laderas de las montañas. En este estudio se propone que el bosque mesófilo de montaña conformaba una flora regional ubicada a mayores altitudes en las sierras que bordean el valle en las zonas con mayor humedad para ambas localidades, pero para el caso específico de los conjuntos palinológicos de Cerro Prieto, se observó un incremento en el número de taxa de esporas presentes, en particular de las ciateáceas que sugieren un ligero aumento en las condiciones de humedad durante el Pleistoceno. Las ciateáceas son helechos arborescentes del sotobosque de este tipo de vegetación y que durante el Pleistoceno pudieron tener una presencia muy importante en el bosque mesófilo de montaña, la abundancia de taxa de bosque mesófilo de montaña podría estar sugiriendo que este tipo de vegetación estaba muy próximo a la zona de sedimentación.

Metcalfé, (2006) y Metcalfé *et al.*, (2000) señalaron que durante esta época los patrones de lluvia entre el sur y el norte del país parecieron invertirse. Actualmente, el valle de Tehuacán-Cuicatlán presenta un régimen de precipitación de lluvias solo en verano (estacional) en tanto que los desiertos del norte del país presentan regímenes de precipitación biestacionales, es decir con lluvias en verano y en invierno solo en la parte norte de Baja California (Godínez-Álvarez,1998);

tomando en cuenta las inferencias realizadas por Mefcalfe *et al.*, (2000), sí los patrones de lluvia se invirtieron durante el Pleistoceno, es probable que el valle de Tehuacán-Cuicatlán presentara un régimen de lluvias biestacionales que permitía el establecimiento de una flora templada y las condiciones de mayor humedad pudieron favorecer la expansión del bosque mesófilo de montaña; de igual modo, estas condiciones influyeron en la distribución de la una vegetación xerófila que posiblemente redujo su área de distribución en el valle; por tanto, la mayor precipitación facilitaría la formación de cuerpos de agua, cuya extensión y permanencia se desconoce, pero en el caso de los travertinos Cerro Prieto, un régimen de lluvia biestacional, permitiría la acumulación de agua en una zona de inundación, con algunos periodos de evaporación que permitieron la precipitación y laminación fina de los travertinos, así como la existencia de un exuberante bosque mesófilo de montaña.

Estos elementos florísticos también fueron observados en los conjuntos paleopalinológicos de los lacustres Villa Alegría con la diferencia de que el número de taxa y la cantidad de esporas de pteridofitas observadas fue mucho menor que en los travertinos Cerro Prieto. Considerando que las Pteridophyta, en términos generales (hay excepciones), requieren de mayores condiciones de humedad para prosperar se le puede considerar como un indicado ambiental. El bajo porcentaje de esporas en los conjuntos paleopalinológicos recuperados de los lacustres Villa Alegría pueden sugerir que los niveles de humedad ambiental fueron menores durante el Plioceno que durante el Pleistoceno, posiblemente en este período se observó un incremento en la aridez y estas condiciones favorecieron el establecimiento de vegetación con menores requerimientos hídricos como los pastizales, el grupo de plantas más abundante del planeta (Hay *et al.*, 2002).

En la sección CP-5 de Cerro Prieto se observó la abundancia de granos de polen de pino y de encino, por lo que se consideró un bosque de pino-encino al momento de que se formaron los travertinos de esta sección y su presencia se puede interpretar como una reducción de las condiciones de humedad y un aumento en la aridez, que a su vez pueden sugerir condiciones más frías con mayor estacionalidad para el Pleistoceno, de forma tal, que probablemente el bosque mesófilo de montaña contrajo su área de distribución y fue remplazado parcialmente por un bosque de pino-encino.

Los resultados obtenidos para esta sección son consistentes con un estudio previo realizado al norte de Tehuacán en sedimentos del cuaternario por Canúl-Montañez (2008) quien observó porcentajes de *Pinus* sp. de 33 % y de *Quercus* sp. del 14 % y determinó un bosque de pino-encino con temperaturas probables de entre 10 y 20° C. En los conjuntos palinológicos recuperados de Cerro Prieto en esta sección se observaron porcentajes para *Pinus* sp. de 36 % y para *Quercus* sp. del 17 %, sugiriendo que probablemente un bosque de pino-encino estaba establecido en el área.

Canúl-Montañez (2008) consideró una vegetación templada con mayores niveles de humedad para ese período resultado del desplazamiento de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), la cual se encontraba constreñida al ecuador durante el último máximo glacial, además, señaló que las masas de aire polar penetraron a latitudes tan bajas como 18° norte y que el choque de estas masas de aire polar con las masas de aire cálidas del sur originaron abundantes lluvias. Sin embargo, aún no se conoce por completo el comportamiento climático durante los periodos glaciales del Pleistoceno y la transición a los periodos interglaciales en el centro y sur del país, de igual modo, no se sabe, si este patrón climático inferido por Canúl-Montañez (2008) se repitió

durante los diferentes periodos glaciales y si patrones similares se presentaron cuando se formaron los travertinos de Villa Alegría y Cerro Prieto.

Hay que considerar que los resultados obtenidos en el presente trabajo señalan la posible existencia de una vegetación establecida en un clima con mayor humedad como el bosque mesófilo de montaña y de elementos florísticos que pudieron formar parte de una vegetación adaptada a condiciones semiáridas. El polen recuperado de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto, sugiere condiciones semiáridas menos acentuadas que las actuales en las partes bajas del valle, en tanto que en las zonas montañosas se presentaban condiciones climáticas más húmedas que propiciaron que se desarrollara una vegetación templada, que probablemente ocupaba extensiones más amplias que en la actualidad y su límite altitudinal inferior pudo ser mucho menor.

La inferencia de ambientes más húmedos en el Valle de Tehuacán Cuicatlán está basada en los elementos florísticos observados y concuerda con la morfogénesis de los travertinos, que como señalaron Duran (1987) y Trinidad de Torres (1994) solo se desarrollan en etapas de clima cálido húmedo, no obstante, es necesario añadir que si bien los travertinos requieren en su formación inicial de condiciones de humedad, también requieren un periodo más frío y seco para su formación, en este aspecto, hay travertinos que se forman en lagos someros o en zonas de inundación en donde el ambiente de su formación es frío y hay travertinos que se originan por surgencias hidrotermales en un ambiente caliente, del mismo modo, es generalmente aceptado que los depósitos de carbonatos continentales, particularmente en el Cuaternario, están relacionados con episodios isotópicos cuaternarios cálidos a nivel mundial (Henning *et al.*, 1983; Gordon y Smart, 1994; Rodríguez-Vidal *et al.*, 1999) aunque, también hay acumulación de carbonatos en estadios isotópicos fríos (Durán, 1996).

Suponiendo que los travertinos del lacustre Villa Alegría se formaron durante el Pleistoceno, particularmente durante el Pleistoceno medio, lo hicieron en un lapso de tiempo durante el cual se cerró el Istmo de Panamá. De acuerdo con un estudio realizado por Haug y Tiedemann (1998) el Istmo de Panamá se cerró hace 4.6 millones de años y provocó fuertes cambios en la circulación de las corrientes oceánicas y el clima en el Hemisferio Norte al introducir masas salinas y calientes de agua en latitudes altas, favoreciendo un fuerte aumento de temperaturas y mayores precipitaciones durante el Plioceno, lo que sugiere que la precipitación en el valle de Tehuacán-Cuicatlán era mayor y favoreció el establecimiento de vegetación con mayores requerimientos hídricos, claro, suponiendo que la edad establecida por Dávalos-Álvarez (2006) sea correcta.

Sí se analiza con detenimiento el proceso de formación de los travertinos se puede comprender como las variaciones climáticas influyen en dicho proceso. Inicialmente, cuando las condiciones de precipitación son suficientes (clima más cálido y húmedo que en la actualidad), se favorece la disolución de rocas calizas de origen marino “karst” y presencia de cuerpos de agua efímeros o permanentes con un alto contenido de carbonato de calcio en disolución. La formación del travertino en sí, puede en cierto modo explicar la presencia de elementos florísticos presentes en climas templados-fríos y de taxa adaptados a condiciones semiáridas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Las rocas de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto debieron formarse en lapsos de tiempo en donde el porcentaje de CO₂ atmosférico fue ligeramente más alto (porcentajes altos son asociados a climas más cálidos) para poder mezclarse con el agua de lluvia y formar el ácido carbónico necesario para disolver las rocas calizas cretácicas, posteriormente los niveles de CO₂ debieron descender (porcentajes bajos son asociados a climas fríos)

nuevamente para permitir que el contenido de anhídrido carbónico en el agua de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto disminuyera, facilitando la precipitación del carbonato de calcio. De igual modo, la tufa, un tipo de roca constituida por carbonato de calcio presente en la localidad de San Juan Raya en del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, presentó altas tasas de deposición fisicoquímica en ambientes semiáridos debido a la desgasificación de CO₂, contenido en los cuerpos de agua (Chen *et al.*, 2004; Medina-Sánchez, 2010). De lo anterior se infiere que los travertinos de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto se formaron durante periodos de clima cálido-húmedo en principio y luego frío-seco que permitió la precipitación de los carbonatos de calcio y la desecación de los lagos.

Es precisamente este descenso en los niveles de CO₂, lo que permite explicar la presencia de elementos florísticos adaptados a condiciones semiáridas; cuando los niveles de CO₂ descienden en la atmosfera hay un enfriamiento adicional y las condiciones de aridez y estacionalidad se favorecen, permitiendo que taxa adaptados a condiciones más áridas amplíen sus zonas de distribución.

Los análisis estadísticos multivariados para los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto sugieren la posible existencia de un matorral xerófilo y de ello se infiere que las condiciones semiáridas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán ya estaban establecidas para Plioceno cuando se formaron los lacustres Villa Alegría y que estas condiciones se tornaron más húmedas durante el Pleistoceno cuando se formaron los travertinos Cerro Prieto y que posteriormente regresaron a la aridez que se fue acentuando aún más a finales del Pleistoceno y el Holoceno.

Algunos autores (Axelrod, 1979; Metcalfe, 2006; González-Medrano, 2012) han señalado que las floras áridas, especialmente en Norteamérica son sumamente recientes, por ejemplo

Axelrod (1979) estimó que la moderna vegetación del desierto Sonorense se estableció en el Pleistoceno hace 2.4 millones de años. González-Medrano (2012) señaló que las especies características del desierto Sonorense y el desierto del Mojave restringieron su distribución y que la vegetación desértica pudo haber estado modificada en varios aspectos durante los periodos fríos. Indicó que géneros como *Larrea*, *Franseria* y *Encyclia* estuvieron restringidos a hábitats escarpados con buen drenaje orientados al sur y al oeste concluyendo que los desiertos de Norteamérica como se conocen actualmente son Postwisconsinianos y que cualquier flora anterior a este lapso de tiempo debió de ser única.

Van Devender (2000) le asignó una edad al desierto Sonorense mucho más antigua colocándolo en el Mioceno medio hace 13.82 Ma. De la misma manera Morafka (1977) señaló que las condiciones áridas para el desierto Chihuahuense ya estaban establecidas para el Mioceno Medio. A favor de la postura de Van Devender y Morafka hay estudios biogeográficos que parecen corroborar la existencia de los desiertos en el Mioceno, por ejemplo: el estudio realizado por Riddle y Hafner (2006) de la historia biogeográfica de los desiertos cálidos de Norteamérica (Chihuahua, Mojave y Sonora) señalando que comparten taxa hermanos con ancestros en común y que estos taxa son resultado de eventos vicariantes durante el Mioceno y el Plioceno, indicando que estos desiertos alcanzaron su máxima área durante el Plioceno, disminuyeron de tamaño en el Plioceno tardío, mucho más húmedo y durante los intervalos pluviales del Pleistoceno, se terminaron de formar durante los periodos interglaciares y alcanzaron su máxima extensión después del Wisconsiniano.

Es importante considerar que el drenaje del desierto de Sonora y de Mojave se modificó a finales del Plioceno y principios del Pleistoceno por el levantamiento de la Sierra Nevada, de (Huber, 1981), en tanto que el drenaje del valle de Tehuacán-Cuicatlán, se modificó por el

levantamiento paulatino de la Sierra Mazateca y la Sierra Zongolica desde el Eoceno. Este levantamiento se fue acentuando progresivamente durante el Terciario. Además, del drenaje, se debe de considerar que los desiertos de México, son resultado de la combinación de varios factores como el efecto de continentalidad, mientras más al interior del continente se encuentre una zona, esta recibe menos precipitación, tal es el caso de los desiertos de Sonora, Chihuahua y los desiertos del interior de Estados Unidos; el efecto de las corrientes marinas frías que remueven la humedad del aire, tal es el caso del desierto de Baja California, así como de los patrones de circulación del viento, ya que entre los 20° y 40° de latitud norte, hay una faja de aire frío, que descende, se calienta y absorbe humedad de la atmósfera y convergen los vientos alisios y contralisios dentro de esta franja se encuentran los desiertos de Sonora y el Chihuahuense.

El desierto de Tehuacán-Cuicatlán, no está ubicado dentro de esta franja de aire frío, no le afecta ninguna corriente marina fría y los efectos de continentalidad son mínimos, de modo tal, que las condiciones de aridez del valle se deben principalmente a la sombra orográfica generada por las sierras Zongolica (Godínez-Álvarez, 1998; Valiente-Banuet, 2009) y Mazateca, la modificación del drenaje de la cuenca, al patrón de circulación general de la atmósfera y a un posiblemente cambio en los patrones de precipitación de biestacional a estacional (este último factor requiere ser corroborado por más estudios) por tanto, las condiciones o factores que originaron a los desiertos del norte del país no se pueden extrapolar al valle de Tehuacán-Cuicatlán y mucho menos suponer que el origen de los desiertos de México es el mismo.

De acuerdo con los datos geológicos aportados por Dávalos-Álvarez (2006) el valle de Tehuacán-Cuicatlán comenzó a formarse durante el Eoceno y la aridez del valle originada por la sombra orográfica de la Sierra Zongolica y la Mazateca posiblemente existió desde finales del Eoceno y principios del Oligoceno; estos datos geológicos no parecen concordar con las

conclusiones realizadas por Medina-Sánchez (2010) quien observó un *hiatus* de sedimentación entre el Cretácico y el Pleistoceno, infiriendo que la cuenca de San Juan Raya se abrió hasta el Terciario tardío, esta localidad se encuentra en el Tehuacán-Cuicatlán y sugirió que el depósito de las terrazas aluviales del Cuaternario, posiblemente estuvieron relacionadas con los cambios climáticos en un ambiente semiárido con más humedad y menos estacionalidad que la actual, la cual se reflejó en la actividad de depósito de las terrazas aluviales. Además, un *hiatus* de sedimentación en esa subcuenca del valle, sugiere estabilidad tectónica, implicando que por lo menos no se formó sino hasta el Pleistoceno, contrariamente, al resto del valle, donde hay rocas sedimentarias desde el Eoceno como lo demuestran los datos geológicos aportados por Dávalos-Álvarez (2006).

La evidencia geológica en el valle sugiere la presencia de condiciones semiáridas desde el Oligoceno ya que hay afloramientos de rocas evaporitas (yesos) que sugieren ambientes semiáridos con altas tasas de evaporación que superaron las tasas de precipitación. Es en estos ambientes semiáridos, bien se pudo desarrollar una flora xerófila. Al respecto, Axelrod (1979) indicó que la Sierra Zongolica tiene una edad sumamente reciente (aclarando, que no estimó una edad para la sierra) basado en el razonamiento del uso de una estimación conservadora de las tasas de erosión, ya que la sierra no podría haber persistido desde el Cretácico hasta el momento, pues habría sido reducida a nivel del mar en 14 millones de años o menos y que el episodio de fallamiento que provocó su elevación es bastante reciente, lo que podría explicar el *hiatus* de sedimentación observado por Medina-Sánchez (2010), sin embargo, contradice las observaciones realizadas por Dávalos-Álvarez (2006) y las estimaciones del doctor Dante Moran (comunicación personal) que considera que la Sierra comenzó a levantarse a finales del Cretácico.

Considerando que la Sierra Zongolica tiene una edad sumamente reciente Axelrod (1979, pág. 132) concluyo que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán no estuvo afectado por la sombra orográfica del Cretácico tardío al Terciario tardío y por tanto, el desierto tampoco existió.

Por otro lado, hay algunos autores (Shreve, 1951; Rzedowski, 1978; Shmida, 1985) que postulan que la vegetación desértica del país es mucho más antigua, remontándose a principios del Cenozoico. Rzedowski (1978) postuló con base en la riqueza florística de la vegetación de zonas áridas así como en el elevado porcentaje de endemismos con un alto rango taxonómico, la existencia de la vegetación xerófila en el país desde el Cenozoico (66 Ma.), edad que coincide fuertemente con el registro fósil de elementos florísticos adaptados a la aridez como los géneros *Bursera* sp. y *Ephedra* sp.

Shreve (1951) mencionó que el desierto Sonorense ha existido por lo menos desde el Mioceno. Shmida (1985), indicó que en las zonas desérticas los géneros paleoendémicos son muy abundantes; que son géneros monotípicos y que no poseen parientes en otros tipos de vegetación, sugiriendo que sus orígenes se remontan a muchos millones de años. Axelrod (1979) consideró que los desiertos de Norteamérica son de origen reciente, basado en: 1) evidencias paleobotánicas, señaló que en las áreas donde actualmente existen desiertos antes estaban ocupadas por otros tipos de vegetación, fundamentalmente bosques templados y pastizales, 2) en la vegetación que rodea a las áreas desérticas observó que muchos de los taxa presentes actualmente en los desiertos, también forman parte de la vegetación que los rodea, incluyendo algunos tipos adaptativos distintivos, 3) algunas especies características del desierto no están confinadas a la vegetación xerófila y han sido observadas en otros tipos de vegetación como *Fouquieria*, que también está presente en bosques tropicales secos, *Beaucarnea* y *Yucca* en el bosque tropical caducifolio, el bosque de encino-*Juniperus*, lo mismo con algunas palmas y

cactos 4) los taxa de climas secos se originaron durante el Cretácico y el Eoceno en condiciones de mayor humedad y se fueron adaptando poco a poco a las condiciones de aridez con muy pocos cambios.

No obstante, el mismo autor señaló que los desiertos de Hidalgo, Querétaro, el valle de Tehuacán-Cuicatlán y la región del Balsas formaron parte de una extensa área junto con el desierto de Chihuahua en la placa central de México y que su flora moderna está representada por los elementos relictuales de un bosque espinoso y de una vegetación semidesértica que difiere de la actual y que esta vegetación ocupó una extensión muy amplia del territorio nacional en el pasado, esta vegetación corresponde al bosque tropical caducifolio. Infirió que las áreas semidesérticas se separaron durante el Cenozoico tardío, debido al levantamiento del eje Neovolcánico transversal; señaló que los taxa semidesérticos estaban restringidos a pequeñas zonas y cuencas con aridez edáfica y que la Sierra Madre Oriental tenía elevaciones muy bajas y que se levantó rápidamente hasta el Plioceno y el Cuaternario y que al cobijo de las cordilleras, los taxa xéricos del norte, pudieron descender a bajas latitudes hasta el desierto de Tehuacán-Cuicatlán. Esta controversia en cuanto al levantamiento de la Sierra Zongolica y el origen del desierto del valle solo puede esclarecerse con más estudios en diversas disciplinas.

Asimismo, hay algunas evidencias indirectas que parecen contradecir lo expuesto por Álxeold (1979) y que deben de ser consideradas a la hora de plantear el origen de los desiertos en México. Carranza-Sierra (2001) y Cevallos-Ferriz y Ramírez (1998; 2004) enlistan algunos fósiles de taxa que son elementos florísticos de condiciones semiáridas, tales como: Agavaceae, Anacardiaceae (*Rhus*, *Pistacia*), Cactaceae, Leguminosae (*Acacia*, *Mimosa*, *Prosopis*) compuestas y gramíneas del Oligoceno inferior en la formación Coatzingo en Puebla; estos taxa pueden sugerir zonas con cierto grado de aridez en el estado de Puebla durante el Oligoceno, de

igual modo, Ramírez y Cevallos-Ferriz (2002) encontraron fósiles de Anacardiaceae de los géneros *Haplorus*, *Rhus*, *Comacladia* y *Pisticia* en rocas del Oligoceno de la Formación Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez, Puebla, no obstante, los autores no hacen inferencias climáticas basadas en sus resultados, pero señalan la presencia de yesos en la zona que pueden sugerir ambientes en donde las tasas de evaporación superan a las de precipitación, siendo el escenario propicio para la importante diversificación de especies.

Cornejo-Romero (2013) estimó que *Mammillaria pectinifera* se originó aproximadamente entre 1.2 y 0.019 millones de años, encontró una estabilidad poblacional relacionada con la persistencia de pequeños hábitats restringidos de tipo semiárido que funcionaron como refugios durante condiciones de mayor frío y humedad y sugirió que el aumento en las poblaciones de *Cephaloceurus columna-trajani* estuvo relacionada con la expansión de las condiciones regionales de aridez en el Cuaternario, he indicó que la evolución geológica del valle de Tehuacán-Cuicatlán durante la transición Plioceno/Pleistoceno (2.58 Ma.) originó una variedad de microambientes que permitieron la aparición de nuevas especies de cactáceas, así como cambios en las geoformas y propiedades edáficas, promovieron la divergencia genética de las poblaciones.

Garrick *et al.*, (2009), Fehlberg y Ranker (2009) y Obermayer *et al.*, (2010) sugirieron que grupos de taxa adaptados a condiciones semiáridas se refugiaron en parches de vegetación con temperaturas cálidas durante los periodos fríos del Plioceno y el Pleistoceno, indicando que las especies adaptadas a condiciones semiáridas ya estaban presentes mucho antes de estos periodos de tiempo ya que observaron una asociación significativa entre haplotipos y localidad de poblaciones.

Reberning *et al.*, (2010) encontró evidencias de aislamiento y flujo genético restringido con una posterior expansión hacia hábitats contiguos cuando se presentó una aridificación a gran escala en el Holoceno; infiriendo que los linajes adaptados a condiciones semiáridas ya estaban presentes antes de este periodo y se encontraban aislados y restringidos en pequeñas áreas con las condiciones climáticas adecuadas para su establecimiento.

Es probable que los elementos de vegetación semiárida observados en los conjuntos palinológicos de los lacustres de Villa Alegría y los travertinos de Cerro Prieto ya estaban presentes en el Plioceno-Pleistoceno, posiblemente se encontraban restringidos en su distribución en pequeños parches con microhábitats semiáridos y se expandieron posteriormente cuando las condiciones climáticas lo permitieron durante el Holoceno.

Es claro, que hacen falta muchos estudios, que generen la evidencia necesaria para comprender, cómo los cambios climáticos a nivel global, regional y local han afectado a las comunidades vegetales a lo largo del Cenozoico y como es que las plantas desérticas del centro de México se adaptaron a las condiciones cambiantes a lo largo del Terciario y Cuaternario.

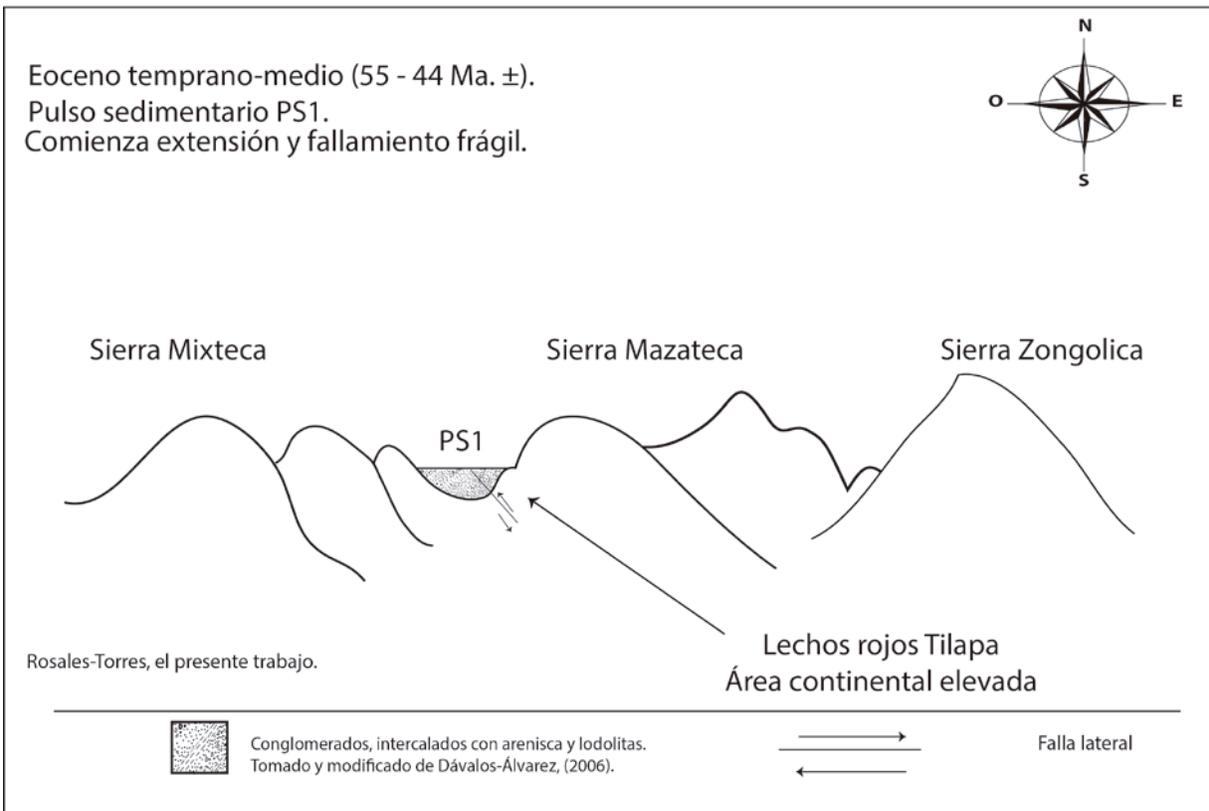
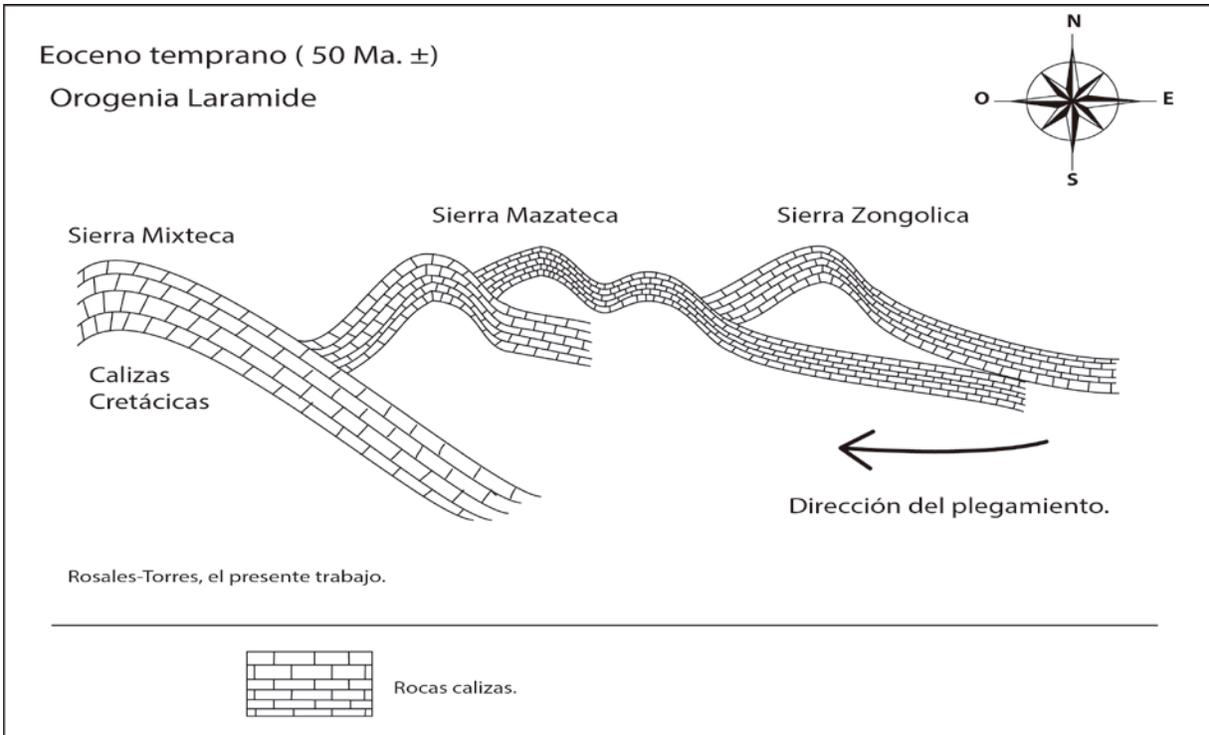


Figura 59. Evolución geológica de valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Eoceno, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007).

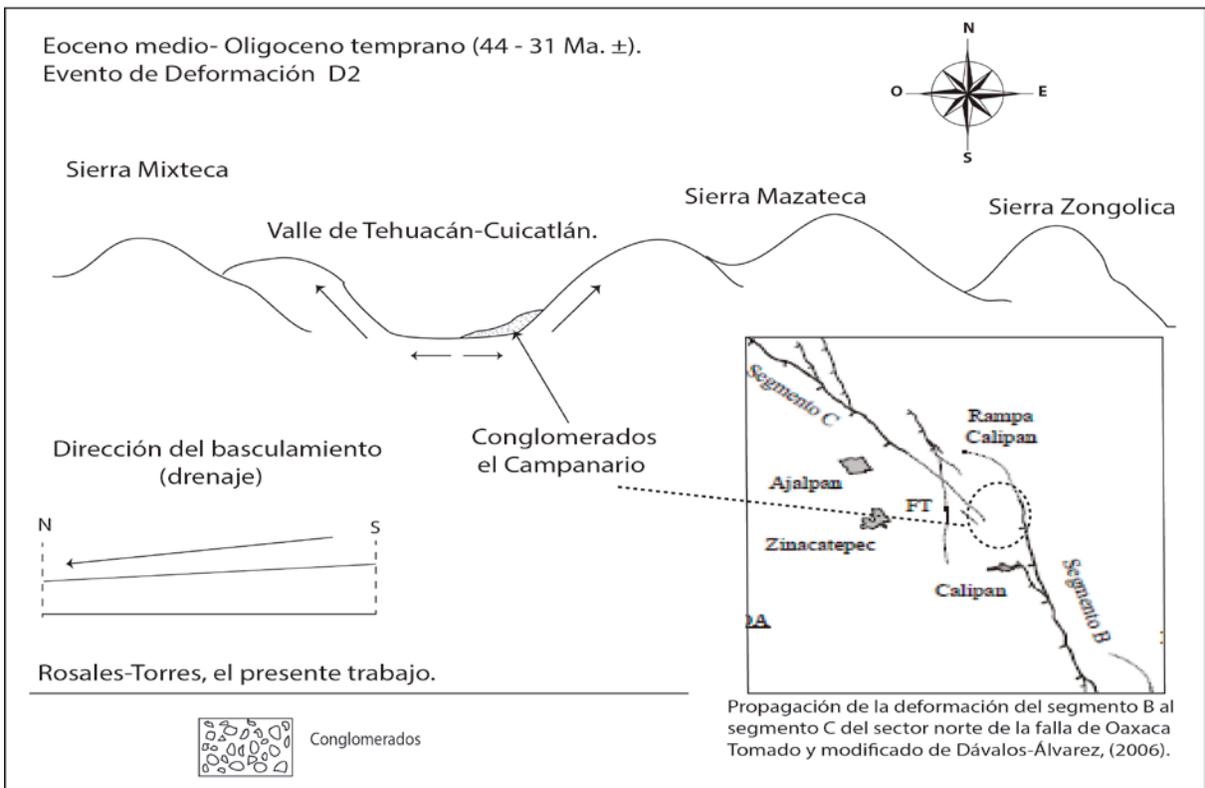
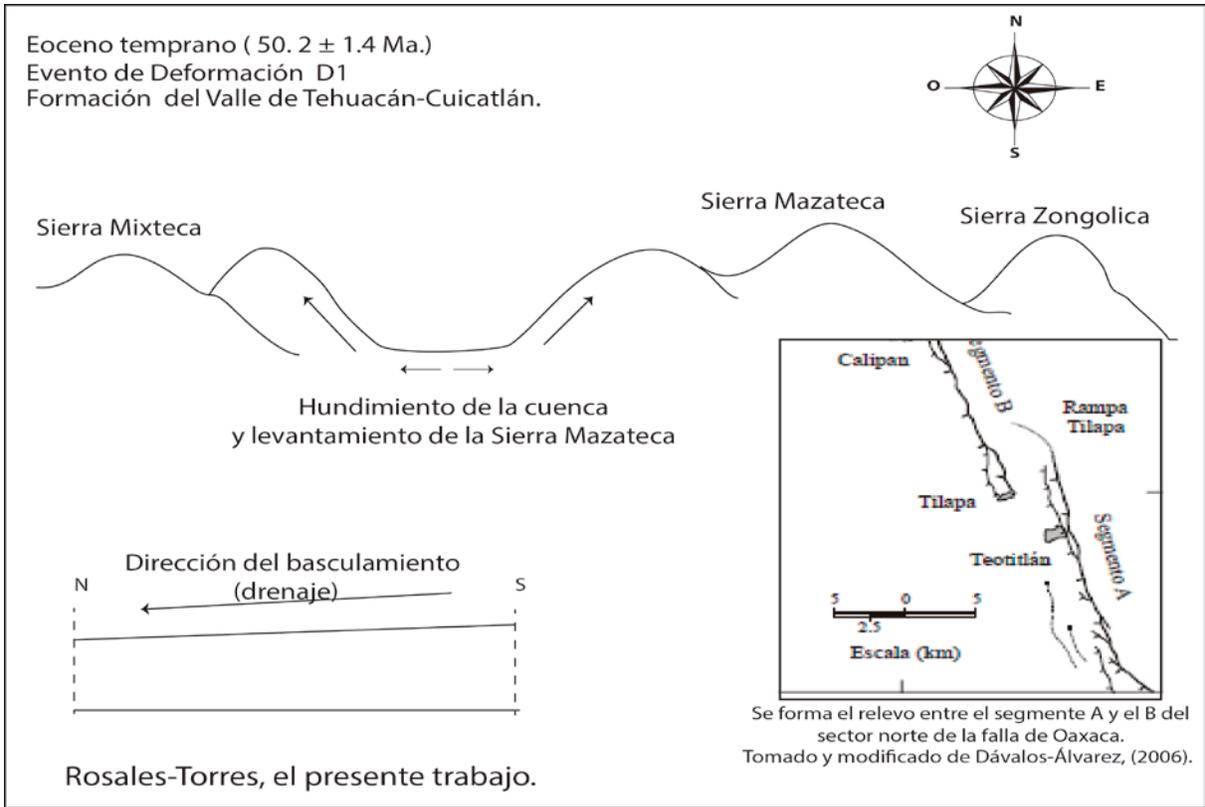


Figura 60. Evolución geológica de valle de Tehuacán-Cuicatlán del Eoceno medio al Oligoceno, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez, (2006, 2007).

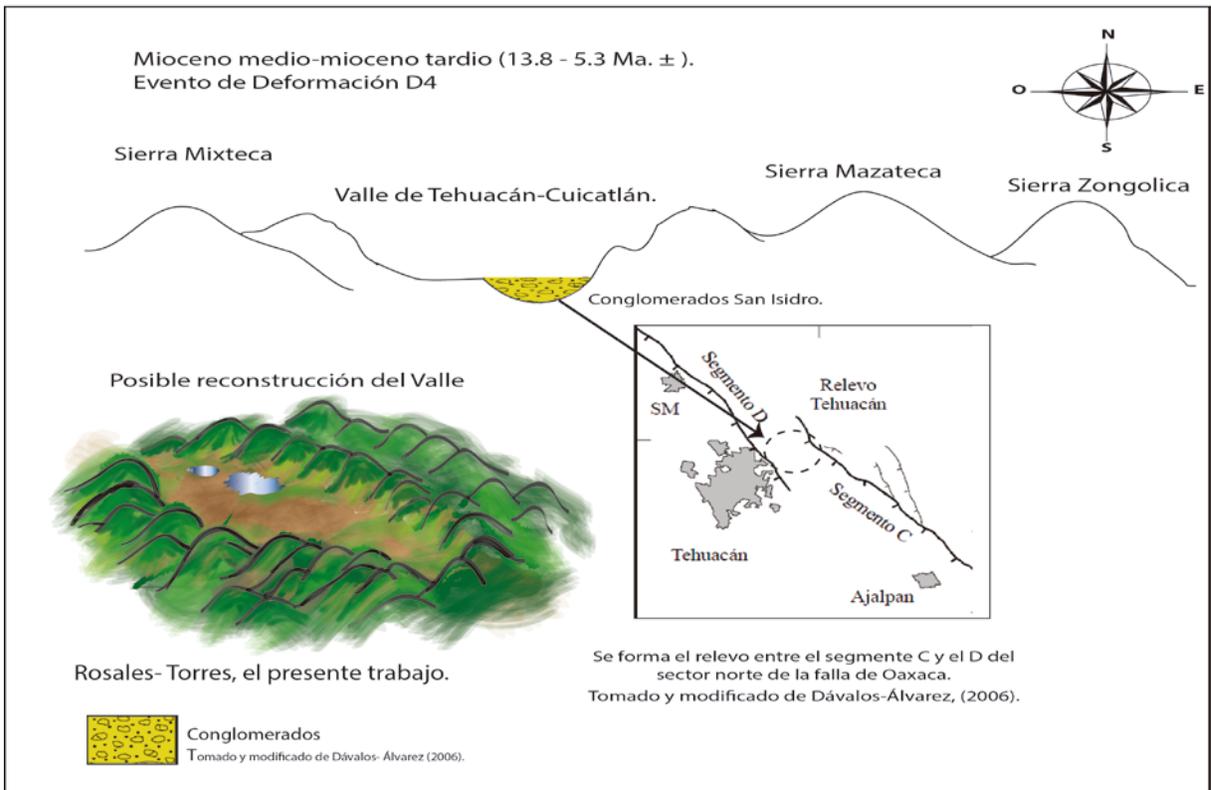
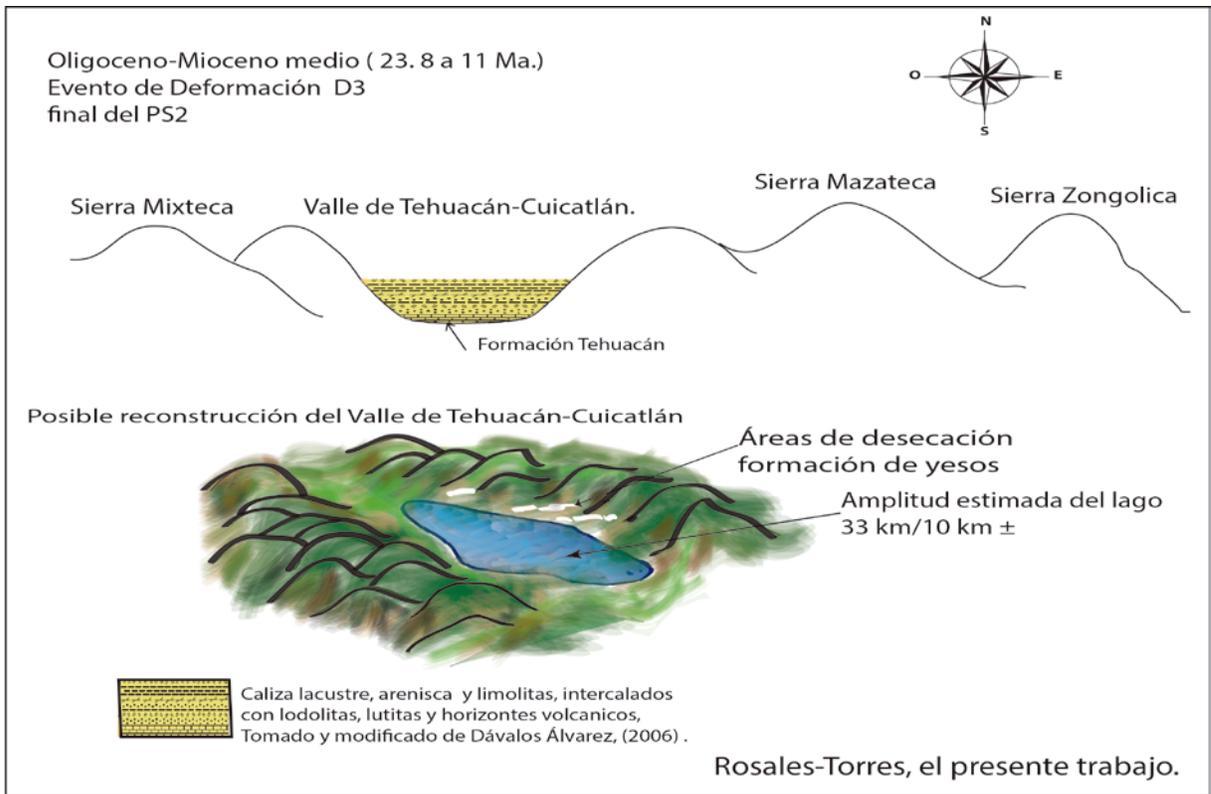


Figura 61. Evolución geológica de Valle de Tehuacán-Cuicatlán del Oligoceno medio al Mioceno tardío, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez, (2006, 2007).

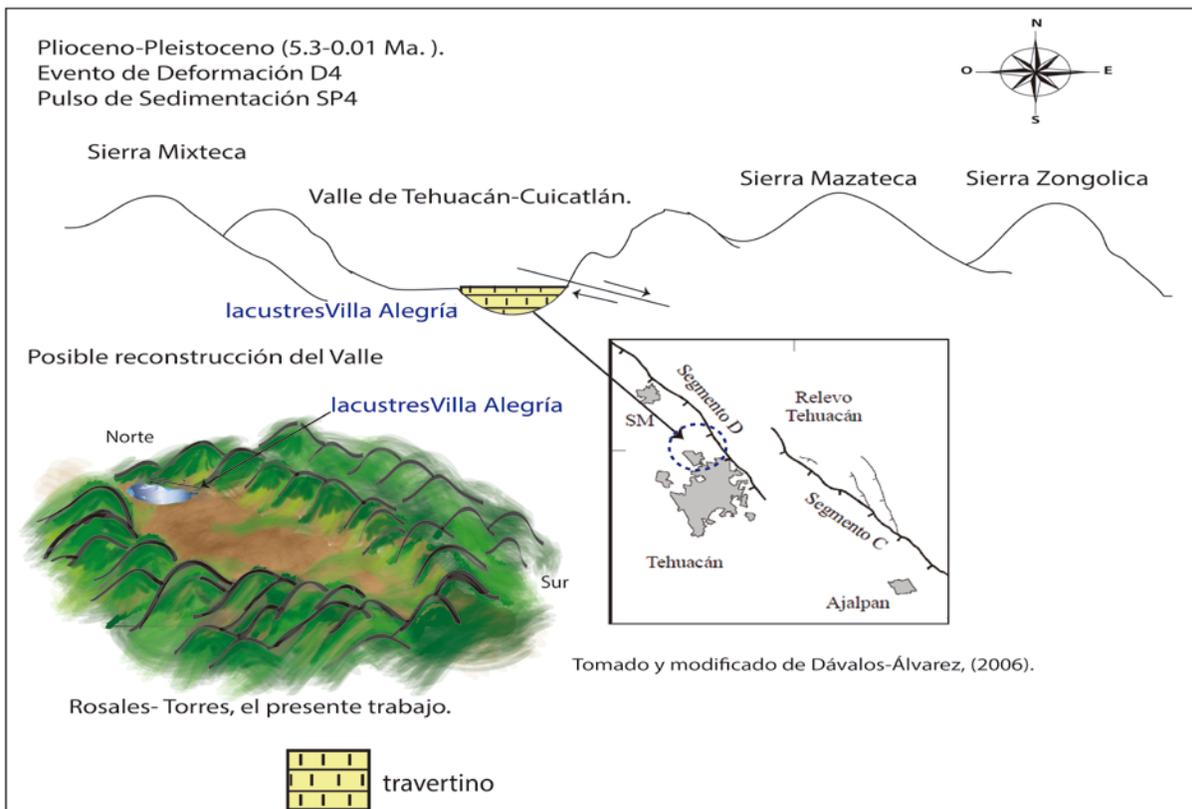
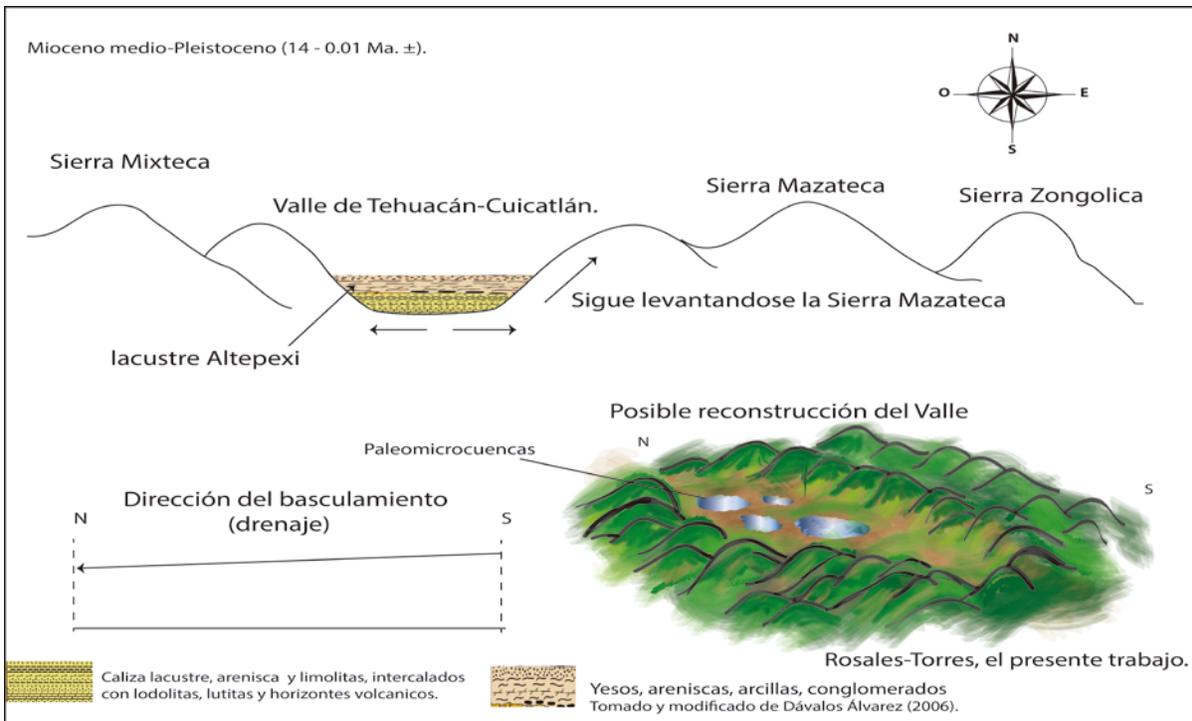


Figura 62. Evolución geológica de valle de Tehuacán-Cuicatlán del Mioceno medio al Pleistoceno, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007).

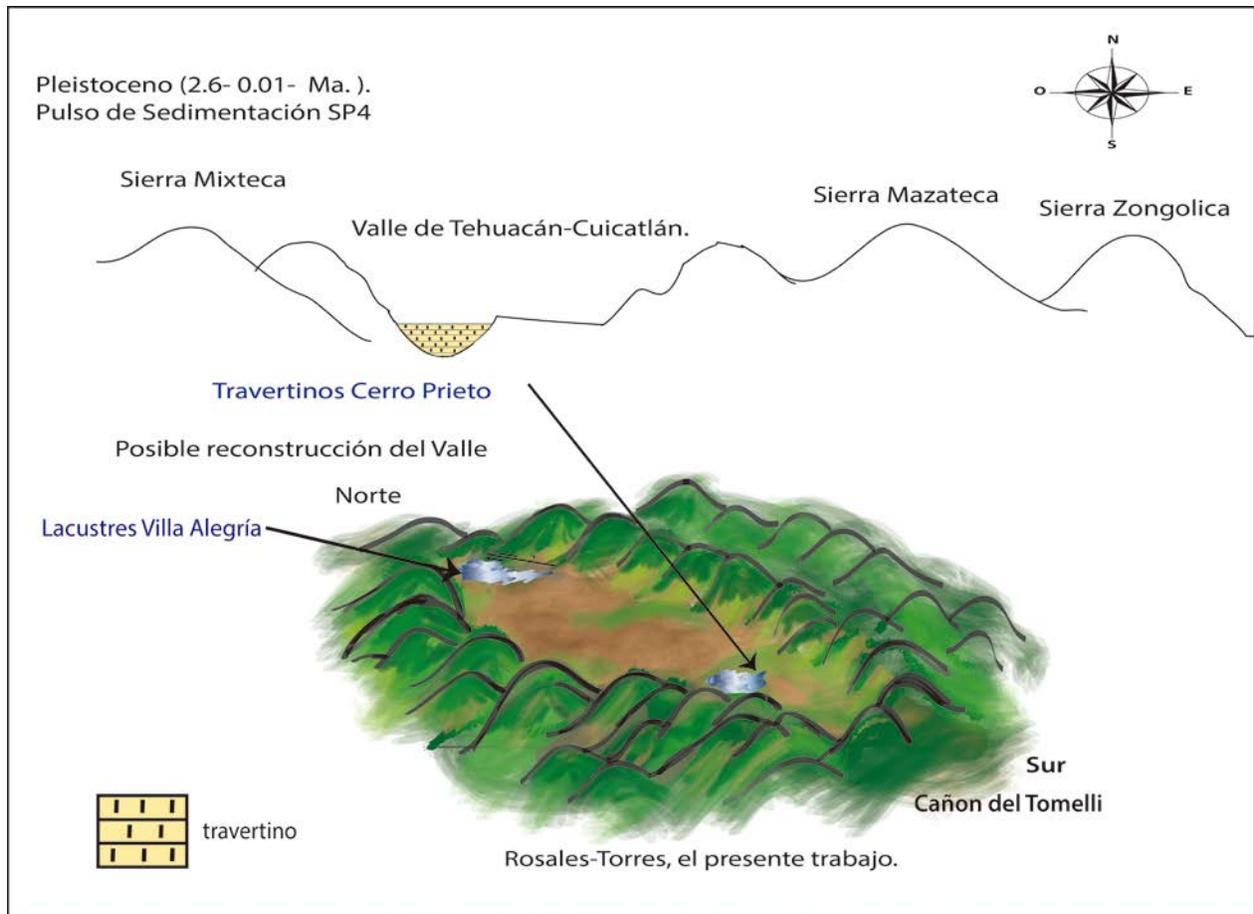


Figura 63. Evolución geológica de valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Pleistoceno, inferida a partir de los datos geológicos obtenidos de Dávalos-Álvarez (2006, 2007). En la reconstrucción del valle se muestran los cuerpos de agua donde se depositaron los travertinos de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto.

9.5. Correlación palinoflorística de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto con localidades Cenozoicas estudiadas del centro y sur de México.

Para establecer la posible correlación palinoflorística de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto con otras paleocuevas previamente estudiadas del Cenozoico del centro y sur del país se procedió a comparar los datos que se obtuvieron en este trabajo con diez localidades previamente estudiadas, de la cuales ocho corresponden a diferentes cuencas del centro y sur de México, en tanto que dos de ellas corresponden a localidades estudiadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Este análisis puede en un futuro ser útil para establecer las

afinidades paleofitogeográficas de diferentes regiones del país durante el Cenozoico a través de los coeficientes de similitud de sus floras y sus paleoendemismos, para así poder establecer provincias paleoflorísticas cuando los conocimientos de la flora del Cenozoico así lo permitan. El criterio que se utilizó para escoger las localidades para la correlación en este trabajo fue fundamentalmente la ubicación geográfica y la edad de las Formaciones buscando la mayor afinidad posible. Al realizar este análisis se pretendió establecer una correlación espacio-temporal entre las diversas localidades utilizando los taxa reportados previamente para cada una de ellas. Se presenta un mapa con la ubicación de las localidades incluidas en este el análisis (Figura 64).

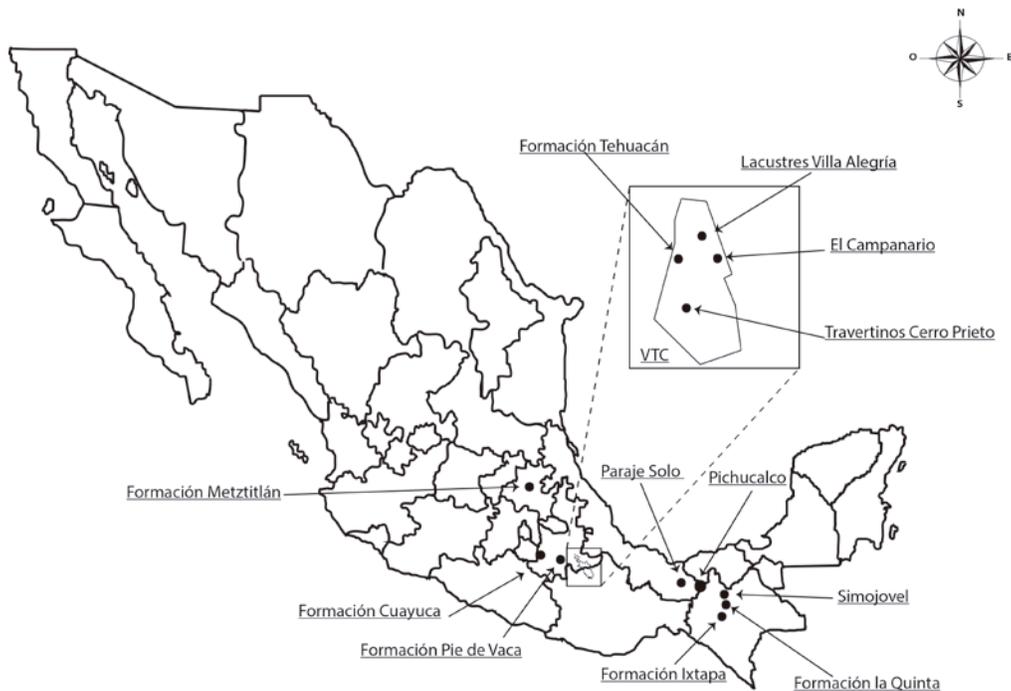


Figura 64. Localidades del Cenozoico tomadas en cuenta para el análisis de correlación palinoflorística (VTC = Valle de Tehuacán-Cuicatlán).

En la Figura 64 se pueden apreciar que cinco localidades seleccionadas para el análisis se encuentran al sur de México, de las cuales cuatro se localizan en el estado de Chiapas y una en el estado de Veracruz. Actualmente estas entidades tienen una vegetación característica de climas templados a cálidos-húmedo, predominantemente son selvas altas, pero también se presenta el

bosque de coníferas y el bosque mesófilo de montaña. El resto de las localidades se encuentran distribuidas en los estados de Hidalgo, Puebla y el norte de Oaxaca, donde los climas varían localmente de semiáridos a templado-fríos en un gradiente altitudinal, la vegetación es variada, presentándose desde el bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de encinos, bosque tropical caducifolio, matorrales xerófilos y pastizales; pero, las condiciones climáticas que se presentaron en cada una de estas entidades en un pasado, en el momento en que se formaron las rocas sedimentarias de estas paleocuevas, fueron muy diferentes y condicionaron el establecimiento de diferentes comunidades vegetales. Al centro del país las condiciones climáticas eran mucho más frías y secas que en el sur del país, donde eran mucho más cálidas y húmedas, no obstante mientras más se retrocede en el tiempo geológico, las floras parecen estar acorde con un clima global mucho más cálido y húmedo que el actual. La Tabla 11 incluye el ambiente sedimentario de cada localidad así como la época asignada a cada paleocueva.

<i>Edad</i>	<i>Autor</i>	<i>Formación</i>	<i>Ambiente sedimentario</i>
<i>Pleistoceno</i>	Rosales-Torres, (presente trabajo).	Travertinos Cerro Prieto: Oaxaca	Continental
<i>Plioceno-Pleistoceno</i>	Rosales-Torres, (presente trabajo).	Lacustres Villa Alegría: Puebla	Continental lacustre
<i>Plioceno</i>	Graham, 1976.	Paraje Solo-Veracruz	Manglar costero
	Carrasco-Velázquez <i>et al.</i> , 2008.	Formación Metztitlan: Hidalgo	Continental
<i>Mioceno</i>	Ramírez-Arriaga <i>el al.</i> , 2014.	Formación Tehuacán: Puebla	Continental
	Palacios-Chaves y Rzedowski, 1993.	Pichucalco-Chiapas	Manglar costero
	Martínez-Hernández, 1992.	Formación Ixtapa: Chiapas	Manglar costero
<i>Oligoceno-Mioceno</i>	Dávalos-Álvarez <i>el al.</i> , 2007.	El Campanario: Puebla	Continental
	Graham, 1999.	Simojovel-Chiapas	Marino
	Biaggi, 1978.	Formación la Quinta: Chiapas	Laguna costera
<i>Eoceno-Oligoceno</i>	Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2003.	Formación Cuayuca: Puebla	Continental
	Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1984	Formación Pie de Vaca. Tepexi de Rodríguez: Puebla	Continental lacustre

Tabla 11. Estudios paleopalinoológicos realizados en localidades del Cenozoico del centro y sur de México incluidos en el análisis de correlación palinoflorística.

9.5.1. Paleopalinología, paleoambientes y cronoestratigrafía de las localidades incluidas en el análisis de correlación palinoflorística en este trabajo.

Eoceno-Oligoceno.

Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, (1999) analizaron una secuencia sedimentaria formada en un ambiente continental lacustre, para la Formación Pie de Vaca en el estado de Puebla y obtuvieron conjuntos palinológicos cuyos taxa constituyeron una flora regional, estos taxa se presentaron en un bosque de coníferas de *Picea* y *Pinus* en las zonas más altas de las montañas y un sotobosque de gramíneas y *Ephedra*; así como en un bosque mesófilo de montaña integrado por *Momipites*, *Cedrelospermum*, *Eucommia*, *Betula*, *Ulmus*, *Juglans* y *Platanus*. De igual modo, determinaron una flora local con taxa que están presentes en la vegetación tipo sabana, bosque tropical caducifolio o matorral esclerófilo y que estaba integrada por algunos taxa de las familias Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Ulmaceae y Gramineae.

Con base en los taxa registrados se dedujo que la composición florística conformaba un mosaico de vegetación distribuida en un gradiente altitudinal con climas fríos a templados y mayor humedad en las laderas; así como en las cimas de las montañas y un régimen climático subtropical, que se tornaba a más seco en las planicies.

En cuanto a la cronoestratigrafía, las rocas sedimentarias de esta localidad inicialmente fueron consideradas del Plioceno-Pleistoceno pero con base en los alcances estratigráficos del polen de *Erdtmanipollis*, *Pandanus*, *Momipites triorbicularis*, y *Momipites triradiatus* la edad de las unidades litológicas se estableció para el Eoceno superior-Oligoceno inferior.

Ramírez-Arriaga (2005) analizó rocas sedimentarias calizas, conglomerados y limonitas continentales de la Formación Cuayuca en el estado de Puebla y asignó una edad del Eoceno-Oligoceno basándose en la presencia de taxa de importancia cronoestratigráfica como *Agloereidia*, *Eucommia* y *Momipites*. Las muestras analizadas contenían polen de taxa que asignaron a diferentes comunidades vegetales como bosque de pino, bosque mesófilo de montaña, así como especies de bosque tropical caducifolio, chaparral, matorral xerófilo y pastizal. Con base a la presencia de yesos y de elementos florísticos de adaptados a las condiciones semiáridas se consideró que el ambiente en que se depositaron estas rocas era semiárido.

Oligoceno-Mioceno.

Biaggi (1978) analizó rocas sedimentarias del Oligoceno-Mioceno de la Formación la Quinta en el estado de Chiapas, formadas en un ambiente lagunar costero. Entre sus hallazgos encontró granos de polen de diversos taxa así como dinoflagelados, foraminíferos, algas coralinas e invertebrados. Los conjuntos palinológicos contenían taxa que están presentes en diversas comunidades vegetales como manglar representado por *Rhizophora*, *Pelliciera*, *Nypa*, *Acrostichum* and *Thespesia* y elementos tropicales como *Bombax*, *Terminalia* y *Ficus*, así como elementos de clima templado a frío como *Pinus*, *Quercus*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Fagus* y *Picea*.

Graham (1999) analizó rocas sedimentarias de la Simojovel en Chiapas y con base en los conjuntos palinológicos que obtuvo, determinó la existencia de comunidades de plantas similares al moderno manglar, vegetación riparia, bosque tropical lluvioso, bosque mesófilo de montaña y bosque tropical caducifolio y la vegetación de tipo semiárido se encontraba ausente. Utilizando estos datos determinó que la temperatura media anual era de 24 °C con una precipitación

abundante de 2500 mm en elevaciones de 1000 a 1200 m, donde las lluvias se volvieron más estacionales y en altitudes mayores el clima fue templado a frío. De los taxa que reporta destacan *Pelliciera*, *Rhizophora*, *Ceratopteris*, *Crudia*, *Pachira*, *Selaginella*, *Antrophyum*, *Pteris*, *Sphaeropteris/Trichipteris*, *Aguiaria*, *Crudia*, *Guarea*, *Alfaroa/Oreomunnea*, *Eugenia*, *Picea*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Ericaceae*, *Hymenaea*, *Ilex* y *Cedrela*.

Dávalos-Álvarez *et al.*, (2007) reportaron dentro del conglomerado el Campanario polen de *Alnipollenites*, *Betulaceoipollenites*, *Chenopodipollis*, *Fraxinoipollenites*, *Graminidites*, *Juglansopollenites*; *Kallstroemia*, *Liquidambarpollenites*, *Momipites*, *Myrtaceidites*, *Pinuspollenites*, *Quercoidites* y *Tubilifloridites*. Con base en las biozonas de apogeo de los géneros *Liquidambar*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Betula* y *Pinus* establecieron una edad Oligoceno-Mioceno.

Mioceno.

Martínez-Hernández, (1992), en sedimentos volcanoclásticos depositados en un ambiente marino nerítico (manglar costero) encontró polen de Poaceae, *Engelhardtia*, *Pelliciera*, *Rhizophora*, *Liliacidites*, *Sophora* sp., *Ayenia*, *Ilex* y abundantes quistes de dinoflagelados. Determinó que la vegetación dominante era un manglar establecido a lo largo de una costa tropical y en las llanuras fluviales proliferó el bosque de *Engelhardtia*.

Palacios-Chávez y Rzedowski (1993) estudiaron rocas sedimentarias de origen marino (manglar costero) y encontraron polen del complejo *Engelhardtia-Oreomunnea*, el cual dominó los conjuntos palinológicos, así como polen de *Picea*, *Quercus*, *Pinus*, Melastomataceae, Pteridofita, Cyatheaceae, Polypodiaceae y *Alsophila* entre otros, los cuales se encontraban en

menor medida. Con base en la abundancia del polen determinaron un paisaje montañoso costero dominado por bosques mesófilo de *Engelhardtia-Oreomunnea* en un clima fresco y húmedo.

Ramírez-Arriaga *et al.*, (2014) realizó un estudio paleopalinológico en rocas del Mioceno medio de la Formación Tehuacán en ambiente continental y encontraron elementos florísticos de comunidades de plantas que se presentan en un bosque mesófilo de montaña (*Pinus*, *Liquidambar*, *Quercus*, *Juniperus*) y en el bosque tropical caducifolio (Burseraceae, Leguminosae y Cactaceae) infiriendo condiciones semiáridas locales que permitieron el establecimiento de taxa adaptados a estas condiciones climáticas.

Plioceno.

Carrasco-Velázquez *et al.*, (2008) analizaron la Formación Metztlán en Hidalgo, constituida por conglomerados de rocas ígneas y clastos continentales con una edad asignada del Plioceno. Los conjuntos palinológicos que encontraron estaban constituidos por *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Pinus*, *Acacia*, Acanthaceae, *Alnus*, *Betula*, *Carya*, Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Compositae, Convolvulaceae, Cyperaceae, Gramineae, *Juglans*, Leguminosae, *Liliacidites*, *Liquidambar*, Malvaceae, *Mimosa*, Moraceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Polypodiaceae, *Populus*, *Quercus*, *Tilia*, Tiliaceae, Cyatheaceae, Polypodiaceae y *Selaginella*.

Graham (1976b) en su estudio palinológico realizado en lignitas continentales de la localidad de Paraje Solo, Veracruz, encontró polen fósil de varios taxa que constituyeron parte de comunidades de plantas tales como el bosque de pino-encino, bosque de oyamel, bosque de encino siempre verde y bosque de pino, al igual que vegetación de comunidades de hoja ancha como la selva baja decidua como le denominó e indicó que se encontraba sumamente modificada, de igual modo, determinó vegetación de pastizal salino, paramo, pantano y vegetación acuática,

asimismo, indicó que las comunidades vegetales que estuvieron ausentes fueron la vegetación desértica y la selva alta perennifolia.

9.5.2. Afinidades palinoflorísticas.

Comparando los resultados que se obtuvieron en este trabajo con los de las localidades Cenozoicas previamente analizadas del centro y sur de México se observó que los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto comparten varios taxa con las diez localidades incluidas en este trabajo. A continuación se realiza un análisis de cuáles fueron los taxa en común con las otras localidades.

Se compararon los conjuntos palinológicos obtenidos de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto con los obtenidos de la Formación Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez y tienen en común un total de 26 taxa: *Abies* sp., *Acacia* sp., Agavaceae sp., Amaranthaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Bignoniaceae, *Bursera* sp., Caesalpinioideae, *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Ephedra* sp., Labiatae, *Laevigatosporites* sp., Liliaceae, *Liquidambar* sp., *Momipites* sp., Moraceae, Myrtaceae, *Pinus* sp., Polypodiaceae, *Quercus* sp., *Selaginella* sp., Tiliaceae y Ulmaceae.

Al comparar los lacustres Villa Alegría con la Formación Cuayuca se observó que comparten un total de 17 taxa: *Acacia* sp., *Alnus* sp, Amaranthaceae, Bombacaceae, *Bursera* sp., *Carya* sp., *Celtis* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Ephedra* sp., *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., Myrtaceae, *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Salix* sp., y *Selaginella* sp., en tanto que los travertinos Cerro Prieto comparte con la formación Cuayuca todos los taxa anteriores exceptuando *Acacia* sp., más *Ulmus* sp., de tal modo que comparte el mismo número de taxa con la Formación Cuayuca que los que comparten los Lacustre Villa Alegría.

Del mismo modo, los lacustres Villa Alegría comparten con la Formación Cuayuca un total de 17 taxa: *Acacia* sp., *Alnus* sp., Amaranthaceae, Bombacaceae, *Bursera* sp., *Carya* sp., *Celtis* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Ephedra* sp., *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., Myrtaceae, *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Salix* sp., y *Selaginella* sp., en tanto que los travertinos Cerro Prieto comparte con la formación Cuayuca todos los taxa anteriores exceptuando *Acacia* sp., más *Ulmus* sp., de tal modo que comparte el mismo número de taxa con la Formación Cuayuca que los que comparten los lacustre Villa Alegría.

Los taxa compartidos entre los lacustres Villa Alegría con Simojovel- Chiapas, fueron solo 9 taxa: *Abies* sp., *Acacia* sp., Anacardiaceae, Asteraceae, Fabaceae, Juglandaceae, Myrtaceae, *Pinus* sp. y *Selaginella* sp. De igual modo, los travertinos Cerro Prieto al ser comparados con Simojovel-Chiapas comparten el mismo número de taxa: *Abies* sp., Anacardiaceae, Asteraceae, Caesalpinioideae, Fabaceae, Juglandaceae, Myrtaceae, *Pinus* sp. y *Selaginella* sp. Los elementos florísticos compartidos entre estas localidades fundamentalmente corresponde a un bosque mesófilo de montaña y en menor medida, algunos de ellos pueden ser asignados al bosque tropical caducifolio.

Si se comparan los lacustres Villa Alegría con la localidad del Campanario ubicada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se observó que comparten un total de 17 taxa: Amaranthaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae, *Bursera* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Fabaceae, *Fraxinus* sp., *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., Moraceae, Myrtaceae, Onagraceae, *Pinus* sp., *Quercus* sp. y *Selaginella* sp.; en tanto que los travertinos Cerro Prieto comparten todos estos taxa exceptuando la familia Polypodiaceae la cual no está presente en los lacustres Villa Alegría. Estos elementos corresponden a un bosque mesófilo de montaña y a un bosque tropical caducifolio.

La comparación palinoflorística entre los travertinos Cerro Prieto y la localidad del Campanario mostró que estas localidades comparten un total de 29 taxa: Agavaceae, *Alnus* sp., Amaranthaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Bignoniaceae, *Bursera* sp., Caesalpinioideae, *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyatheaceae, *Ephedra* sp., Euphorbiaceae, Fabaceae, *Fraxinus* sp., *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., Moraceae, Myrtaceae, Onagraceae, *Pinus* sp., Polypodiaceae, *Quercus* sp., *Selaginella* sp., Sterculiaceae, Tiliaceae y *Ulmus* sp.

Al comparar los lacustres Villa Alegría con La Formación la Quinta en Chiapas, ambas localidades comparten un total de 13 taxa: *Acacia* sp., *Alnus* sp., Amaranthaceae, *Celtis* sp., Cyatheaceae, *Fraxinus* sp., *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., Myrtaceae, *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Salix* sp., *Selaginella* sp., en tanto que los travertinos Cerro Prieto comparten todos los taxa anteriores exceptuando *Acacia* sp. y comparte además *Ulmus* sp., compartiendo el mismo número de taxa que los compartidos por los lacustres Villa Alegría.

De la comparación entre los lacustre Villa Alegría y la Formación Tehuacán se observó que un total de 25 taxa son compartidos: *Acacia* sp., Agavaceae, *Alnus* sp., Amaranthaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Bignoniaceae, *Bursera* sp., *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyatheaceae, *Ephedra* sp., Fabaceae, *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., Moraceae, Myrtaceae, Onagraceae, *Pinus* sp., Polypodiaceae, *Quercus* sp., *Selaginella* sp., y Sterculiaceae.

La similitud florística entre los lacustres Villa Alegría con Pichucalco-Chiapas es de total de 20 taxa: *Abies* sp., *Acacia* sp., *Alnus* sp., Amaranthaceae, *Asplenium* sp., Asteraceae, *Bursera* sp., *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyatheaceae, *Ephedra* sp., *Fraxinus* sp.,

Hedyosmun sp., Liliaceae, *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Salix* sp. y *Selaginella* sp. En cambio, los travertinos Cerro Prieto compartieron todos los taxa anteriores exceptuando *Acacia* sp. y además, presentó los siguientes taxa en común: *Laevigatosporites* sp., Polypodiaceae, Tiliaceae y *Ulmus* sp., de modo tal que los travertinos de Cerro Prieto tienen en común con Pichucalco en Chiapas un total de 23 taxa.

De manera similar, los lacustres Villa Alegría con la Formación Metztitlan en Hidalgo, presentaron un total de 18 taxa en común: *Acacia* sp., *Alnus* sp., Amaranthaceae, Anacardiaceae, Asteraceae, *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Fabaceae, *Liliacidites* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., Moraceae, Myrtaceae, *Pinus* sp., Polypodiaceae, *Quercus* sp., *Selaginella* sp. y Tiliaceae.

Los travertinos Cerro Prieto fueron comparados con la localidad de Paraje Solo-Veracruz, y sus palinofloras comparten un total de 14 taxa: *Abies* sp., *Acacia* sp., *Alnus* sp., Amaranthaceae, Asteraceae, *Bursera* sp., *Celtis* sp., *Hedyosmun* sp., *Liquidambar* sp., *Mimosa* sp., *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Selaginella* sp. y *Ulmus* sp. En tanto que los lacustres Villa Alegría comparten los mismos elementos florísticos que los travertinos Cerro Prieto exceptuando dos: *Ulmus* sp., y *Acacia* sp.

De lo anterior se observan que existen diferencias y similitudes palinoflorísticas entre las cuencas analizadas. Se observó que las cuencas que se encuentran en la parte sur del país presentaron menor similitud palinoflorística con los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro, que las cuencas que se encuentran en la parte Central, lo que sugiere que la vegetación del Plioceno-Pleistoceno al centro del país podría corresponder a una paleoprovincia florística y la

vegetación al sur a otra, sin embargo, se considera que no se cuenta con los elementos suficientes en el presente trabajo para establecer paleoprovincias.

Las diferencias florísticas de las diversas localidades consideradas para el análisis con los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto, pueden deberse fundamentalmente a la distancia que separa cada unidad, a la litología a la edad y al clima en que se depositaron cada una de ellas. En Paraje Solo, Pichucalco. Formación la Quinta y la Formación Ixtapa se observaron elementos florísticos adaptados a un clima-húmedo de tipo costero y a un clima templado-frío, con bastante humedad en las elevaciones, a diferencia de las cuencas del centro como la Formación Tehuacán, la Formación Metztlán, el conglomerado el Campanario, los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto cuyos elementos florísticos representan a comunidades adaptadas a condiciones mesicas y semiáridas, de climas templado-frío a secos posiblemente originados por la sombra orográfica.

Para, sustentar la similitud de las cuencas seleccionadas se realizó un análisis clúster de grupos pareados de una asociación de datos, se utilizó para este fin el índice de Similitud de Raup-Crick, que brinda información sobre el grado en que las comunidades difieren o se asemejan entre sí más de lo que se espera por el azar (Raup y Crick, 1979). Se utilizó el software PAST versión 2.14 (Hammer *et al.*, 2001). El dendograma que se obtuvo del análisis se presenta a continuación.

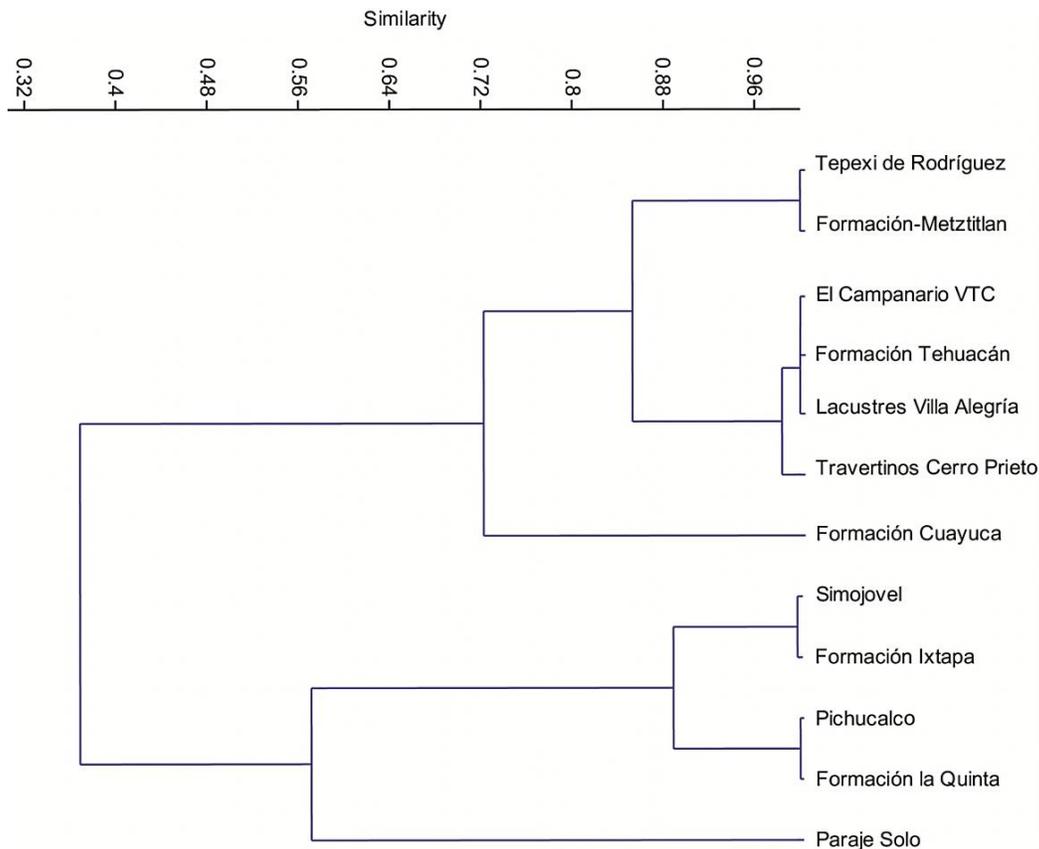


Figura 65. Dendograma de similitud obtenido con el programa PAST utilizando los datos de presencia-ausencia de los taxa reportados de las localidades del Cenozoico: Paraje Solo (Graham, 1976b), Formación la Quinta (Biaggi, 1978), Pichucalco Chiapas (Palacios-Chaves & Rzedowski, 1993), Formación Ixtapa (Martínez-Hernández, 1992), Simojovel-Chiapas (Graham, 1999), Formación Cuayuca (Ramírez-Arriaga, 2005), travertinos Cerro Prieto y lacustres Villa Alegría (presente estudio), El Campanario-Puebla (Dávalos-Álvarez *et al.*, 2007), Formación Metztitlán (Carrasco-Velázquez *et al.*, 2008), Formación Pie de Vaca, Tepexi de Rodríguez-Puebla (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1999).

En el dendograma que se obtuvo del análisis de similitud entre las diversas cuencas, realizado con base en los taxa compartidos (Figura 65) se aprecian dos grandes grupos o clúster: el primer grupo está integrado por las cuencas del centro y presentó un índice de similitud de 0.72. El segundo grupo está integrado por todas las cuencas del sur y el índice de similitud para este conjunto es de 0.57. Los valores de similitud entre las diferentes localidades son mayores a medida que el número de localidades comparadas disminuyó.

Se puede observar que los lacustres Villa Alegría, están palinoflorísticamente más correlacionados con la Formación Tehuacán y con el conglomerado el Campanario (ambos del Mioceno) con un índice de similitud de 0.99, en tanto que los travertinos Cerro Prieto se correlacionan con los lacustres Villa Alegría, la Formación Tehuacán y con el conglomerado el Campanario pero su índice de similitud de 0.978.

La similitud palinoflorística entre la Formación Metztlán y Tepexi de Rodríguez (Pie de Vaca) es elevada 0.993. El alto índice de similitud se debe a que estas localidades comparten varios taxa entre sí. Sin embargo, ambas cuencas están bastante separadas entre sí y sus edades son diferentes,

Acorde con el dendograma obtenido, la correlación entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto y las cuencas de la Formación Metztlán y La Formación Pie de Vaca es elevada, ya que presentó un índice de similitud de 0.854. Esta correlación va disminuyendo conforme avanzamos hacia el sur, El índice de similitud entre las cuencas del centro y las cuencas del sur es de 0.34. Este valor es bajo e indica que las cuencas del sur presentan pocas similitudes florísticas con las cuencas del centro, como resultado de estas diferencias palinoflorísticas las cuencas del sur se separan perfectamente de las cuencas del centro debido a que las afinidades florísticas son cada vez menores, cuanto más separadas y cerca del sur estén éstas.

El número de taxa compartidos entre los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto con Pichucalco en Chiapas fue de solo 20 taxa, con La Formación la Quinta de 13 taxa, con Paraje Solo se compartieron 14 taxa y la localidad con menos taxa compartidos fue la Formación Ixtapa.

Se observó un descenso en la similitud palinoflorística derivada de la disminución entre el número de taxa compartidos de los lacustres Villa Alegría y de los travertinos Cerro Prieto, con los reportados para las cuencas estudiadas del sur del país. La poca similitud existente entre las localidades del sur y las localidades analizadas en el presente trabajo puede deberse a dos causas fundamentales. La primera de ellas es la edad de las rocas estudiadas; por ejemplo: la formación Ixtapa tiene una edad asignada para el Mioceno, en tanto que los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto tienen una edad asignada por correlación estratigráfica para el Plioceno/Pleistoceno, así mismo influye la ubicación geográfica de las formaciones y el clima que prevaleció cuando se formaron estas rocas.

El tipo de vegetación que se establece en un área dada, está determinado en gran medida por el clima. Las Formaciones que se incluyeron en este análisis y que se encuentran más hacia el sur del país, se originaron en climas muy diferentes a las Formaciones del centro. Su ubicación pudo condicionar el desarrollo de una flora adaptada a condiciones de clima cálido-húmedo, esperando por tanto, una mayor afinidad tropical de su flora en comparación con la afinidad de los lacustres Villa Alegría y Cerro Prieto, que en su mayor parte, es boreal.

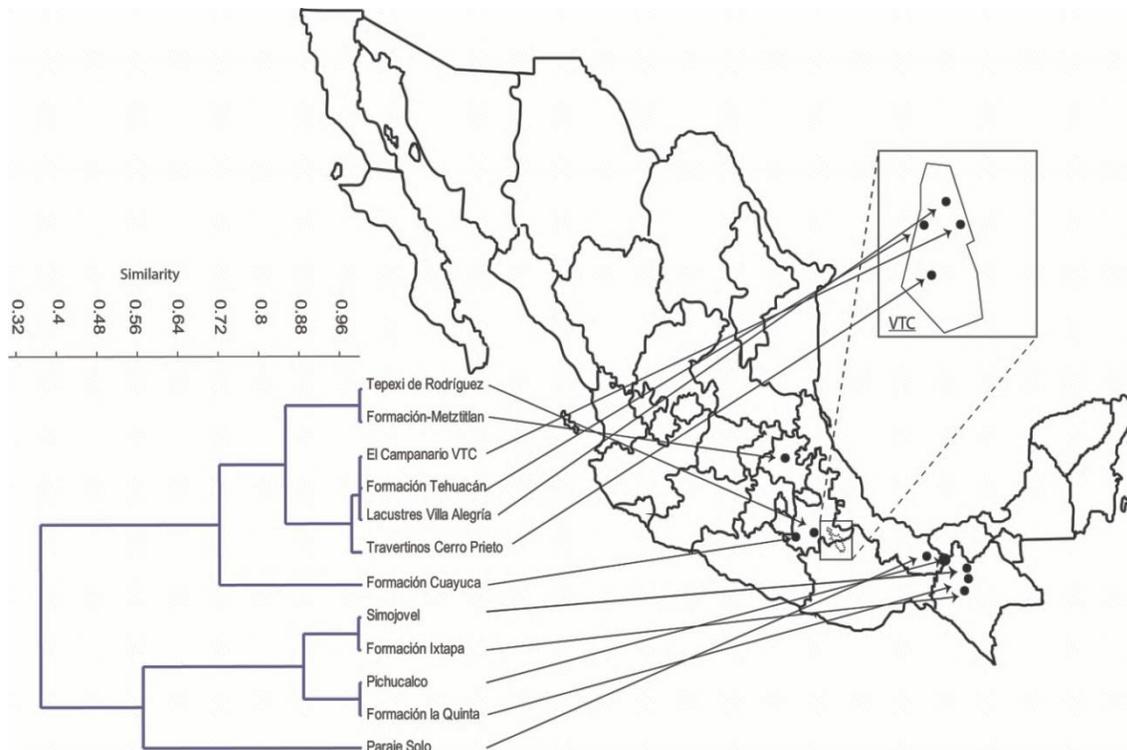


Figura 66. Correlación espacial de las localidades del centro y sur del país del Cenozoico de acuerdo con el dendrograma de similitud obtenido con índice de Raup-Crick.

La similitud entre las localidades del sur es baja, el índice obtenido fue de 0.57. En el segundo grupo o clúster del dendrograma, Paraje Solo se separa palinoflorísticamente de las cuatro localidades del estado de Chiapas (Formación la Quinta, Formación Ixtapa, Pichucalco y Simojovel) las cuales en su conjunto presentaron un índice de similitud de 0.89. (Figuras 65 y 66)

El valor del índice de similitud obtenido de la correlación entre la Formación Ixtapa y Simojovel Chiapas fue de 0.99 y la similitud florística entre Pichucalco y la Formación la Quinta es igual.

10. CONCLUSIONES

El presente estudio se anexa a las investigaciones paleopalinológicas realizadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, cuyo objetivo fundamental es comprender el origen y evolución de su megadiversidad florística. Los resultados obtenidos en el presente trabajo representan un importante aporte a la paleopalinología de México y a otras disciplinas que buscan comprender el origen de esta megadiversidad.

Se cumplieron exitosamente los objetivos planteados al inicio del presente estudio. Se logró reconstruir la paleoflora de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto mediante análisis palinológicos. En los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto la paleoflora reconstruida consiste en elementos florísticos que fueron asignados a seis probables tipos de vegetación: bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de galería, bosque tropical caducifolio, chaparral y matorral xerófilo. Los resultados sugieren que durante el Plioceno y el Pleistoceno se depositaron travertinos que guardaron mezclas de polen de una flora local y regional, la cual era muy diferente de la actual y estaba constituida primordialmente por vegetación templada (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque de galería) y semiseca (bosque tropical caducifolio y chaparral). Además, se observaron algunos elementos florísticos que sugieren condiciones semiáridas en algunas zonas y la probable presencia de un matorral xerófilo.

La edad para las localidades estudiadas se sostiene de acuerdo a estudios geológicos previos, quedando del Plioceno-Pleistoceno para los lacustres Villa Alegría y del Pleistoceno para los travertinos Cerro Prieto.

Se contribuyó al conocimiento paleoflorístico, paleoclimático y de ambientes de depósito de paleocuencas Neógenas de México.

Se establecieron las afinidades paleoflorísticas de los lacustres Villa Alegría y los travertinos Cerro Prieto con otras formaciones Neógenas y Paleógenas de México de paleocuecas del centro y sur del país previamente estudiadas; ambas localidades de estudio mostraron una mayor afinidad paleoflorística con paleocuecas del centro del país.

Se reconstruyeron las posibles condiciones climáticas durante el Plioceno y el Pleistoceno, éstas fueron mucho más húmedas que hoy en día y contribuyeron al establecimiento de una vegetación templada a tropical-seca, las condiciones semiáridas se fueron acentuando paulatinamente durante el Cuaternario hasta hoy, permitiendo el establecimiento de la actual flora del valle.

Aún, no se cuenta con los suficientes elementos para esclarecer el momento exacto, en el que se estableció flora xerófila que se distribuye actualmente en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, por tanto, no se puede llegar a una conclusión fehaciente sobre el establecimiento de estas condiciones en el valle, solo nuevas investigaciones aportarán más elementos que permitan su esclarecimiento.

El valle de Tehuacán-Cuicatlán presenta una larga y compleja historia geológica que se remonta hasta el Eoceno y que ha moldeado su geomorfología actual. Las condiciones adecuadas para el establecimiento de la flora desértica que se distribuye actualmente en el valle son resultado de varios factores históricos que han tenido lugar a lo largo de todo el Cenozoico y se requieren más investigaciones para comprender como operaron dichos factores y sus consecuencias sobre la biota, los cuales, modelaron la biodiversidad del valle.

11. RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS

Durante la elaboración del presente trabajo, fue palpable, que no existe mucha información generada en México que coadyuve a esclarecer el momento y lugar en que se establecieron y diversificaron los diversos linajes que conforman la vegetación actual de los desiertos del país, en particular, en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En este aspecto, hay algunos avances que han permitido ahondar en el tema, sin embargo, aún faltan más investigaciones en diversas disciplinas que aporten evidencias sobre el momento en el que se estableció la actual vegetación xerófila en el valle Tehuacán-Cuicatlán.

Aún faltan por responder muchas preguntas sobre los orígenes de la vegetación actual del país y es parte del quehacer diario de la paleopalinología, cuyos hallazgos ayudarán al esclarecimiento del origen de los desiertos.

Se recomienda:

- 1) Realizar más estudios paleobotánicos y paleopalinológicos en rocas terciarias y cuaternarias dentro del valle de Tehuacán-Cuicatlán que ayuden a esclarecer cuando se estableció su flora actual.
- 2) La investigación en nuevas técnicas que permitan una datación precisa, práctica y económica de los travertinos.
- 3) Realizar estudios de la respuesta adaptativa de plantas de ambientes áridos a condiciones de mayor humedad ambiental y fríos. Los resultados pueden ser valiosos para entender el comportamiento de taxa xéricos durante los periodos glaciales y ayudar a interpretar la composición florística de la vegetación durante esos periodos.

- 4) En cuanto a la reducción del área de distribución del bosque mesófilo de montaña dentro del valle y el país, hay un factor que no ha sido considerado del todo y que requiere estudios. Además de las condiciones climáticas áridas y semiáridas que se han venido acentuando a finales del Cenozoico, un factor que pudo afectar drásticamente la distribución de este tipo de vegetación, es el impacto humano sobre este tipo de vegetación desde que colonizo el territorio mexicano.

12. LITERATURA CITADA

- Accorsi, C.A., Mazzanti, M.B., Forlani, L. y Randazzo, G. 1994. Flora Palinológica Italiana. Sezione Aeropalinológica: S 205-*Pinus pinea* L. (Pinaceae). *Aerobiología* 10(1): 97-102.
- Aguirre-Calderón, O., Corral-Rivas, J., Vargas-Larreta, B. y Jiménez-Pérez, J. 2008. Evaluación de modelos de diversidad-abundancia del estrato arbóreo en un bosque de niebla. *Revista Fito Técnica Mexicana* 31(3): 281-289.
- Alaniz-Álvarez, S.N. 1996. Edad, cinemática e implicaciones tectónicas de los eventos de deformación de la Zona de Cizalla de Oaxaca, México. Tesis de Doctorado. Colegio de Ciencias y Humanidades. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 70.
- Álvarez de Zayas, A. 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agavaceae. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 10 (1): 25-36.
- Anderson, S.R. y Van Devender, R.T. 1995. Vegetation history and paeloclimates of the coastal lowlands of Sonora; Mexico-pollen records from packrat middens. *Journal of Arid Environments* 30: 295-306.
- Applegate, S.P. 1987. A preliminary study of the Tlayua Quarry near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 1(1): 40-54.
- Applegate, S.P., Espinosa-Arrubarrena, L., López-Neri, P. 1984. Las calizas litográficas de la Cantera Tlayua en Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Sociedad Geológica Mexicana, Convención Geológica Nacional*. 7, México, D.F., Libreto guía de la excursión. 83pp.

- Arakaki, M. Pascal-Antoine, C., Reto, N., Lendel, A., Egglic, Urs., Ogburn, M., Spriggs, E., Moore, J.M. & Edwards, J.E. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. PNAS 108(20): 8379-8384.
- Archangelsky, S. 1970. Fundamentos de Paleobotánica. Serie Técnica y Didáctica No. 11. Universidad Nacional de la Plata. República de Argentina. 347 pp.
- Arias, A.A.A., Toledo, M.T., Valverde-Valdez. M.T. y Reyes-Santiago, J. 2001. Las Plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. 80 pp.
- Arreguín-Sánchez, M.L., Fernández-Nava, R., Palacios-Chávez R. y Quiroz-García, D.L. 1996. Morfología de las esporas de Pteridófitas Isospóreas del Estado de Querétaro, México. Polibotánica 2: 10-60.
- Axelrod, D.I. 1939. A Miocene flora from the western border of the Mojave. Publication Carnegie Institute, Washington 516: 1-128.
- Axelrod, D.I. 1950. The evolution of desert vegetation in western North America. Publication Carnegie Institute. Washington 590: 215-306.
- Axelrod, D.I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. The Botanical Review 24: 433-509.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Annals of Missouri Botanical Garden 62: 280-334.
- Axelrod, D.I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert Vegetation. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, San Francisco 74 pp.

- Axelrod, D.I, Kilan-Arroyo, M.T. & Raven, H.P. 1991. Historical development of temperate vegetation in Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 413- 446.
- Becerra, X.J. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. Department of Entomology. University of Arizona, Tucson. *PNAS* 102:31
- Bertini, A., Minissale, A. & Ricci, M. 2014. Palynological approach in upper Quaternary terrestrial carbonates of central Italy: Anything but a 'mission impossible'. *Sedimentology* 61:200-220.
- Biaggi, R.E. 1978. Palynology and Paleoecology of some Oligocene-Miocene sediments from Chiapas. México. Tesis de Maestría. Walla Walla Collage, California. U.S.A. 92 pp.
- Black, M.R. 1976. Elementos de Paleontología. Fondo de Cultura Económica. México. 398 pp.
- Boccanell, S.I. y Lewis, J.P. 2006. Breve revisión del desarrollo de los conocimientos sobre la dinámica de la vegetación. *Revista de Investigación Facultad de Ciencias Agrarias* 610: 37-43.
- Boggs, S. 2006. Principles of Sedimentology and Stratigraphy. 4a. edición. Pearson Prentice Hall. New Jersey. E. U. A. 662 pp.
- Bravo-Chinguel, E.J., Delgado-Paredes, E.G. & Rojas-Idrogo, C. 2014. Pollen Morphology of Peruvian Prosopis (Fabaceae), *Journal of Global Biosciences* 3(4):714-724.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Volumen 1, 2ª Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.

- Bravo-Hollis, H. y Scheinvar, L. 2002. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México. 233 pp.
- Bravo-Núñez, E. 1991. Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiológica* 1(1): 87-93.
- Briones V.O. 1994. El origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia y Desarrollo* 45: 263-279.
- Brown, J.H. & Limolino, M.V. 1998. *Biogeography*. 2nd. Ed. Sunderland, Massachusetts. Sinauer pp. 691.
- Brunet, J. 1967. Geological studies. *In*: Byers, D.S. (ed.). The prehistory of the Tehucan Valley. Environment and subsistence. University of Texas Press 1:66-90.
- Bryant, V.B. 1974. Late Quaternary pollen records from the East-Central periphery of the Chihuahuan Desert. *In*: Wauer, R.H. & Riskind, D.H. (eds.) Chihuahuan Desert Region, United States and Mexico. National Park Service Washintong D.C. pp. 3-21.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. y Ortega, B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62(3): 359-377.
- Camacho-Rico, F., Trejo I., Bonfil, C. 2006. Estructura y composición de la vegetación ribereña de la Barranca del Río Tembembe Morelos, México. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 78: 17-31.
- Camargo-Ricalde, S.L. y Montaña-Arias S.A. 2008. ¿Existe la Evolución rápida? *Elementos* 72: 51-53.

- Campos-Villanueva, A. y Villasenor, J.L. 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 56: 95-120.
- Canúl-Montañez, M.M. 2008. Reconstrucción paleoclimática (Cuaternario-tardío) de la porción occidental del valle de Tehuacán, Puebla: Estudio palinológico. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 89 pp.
- Carranza-Sierra, C. 2001 Palinoestratigrafía del Grupo Balsas. Implicaciones paleoambientales, climáticas y cronoestratigráficas (Municipios de Zacapala y Coatzingo, Estado de Puebla). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 150 pp.
- Carrasco-Velázquez, B.E., Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E. y Solé-Viñas, J. 2008. Estratigrafía de la Formación Metztlán del Plioceno (estado de Hidalgo, Centro-Este de México). Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 60(1):83-99.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros L.J., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R. & Rodríguez, I. 2001. Plant Resources of the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. Economic Botany 55(1):129-166.
- Castillo-Hernández, H. y Treviño-Carreón, J. 2014. Biología floral de *Agave gentryi* Ullrich (Agavaceae) en la localidad de La Marcela, Miquihuana, Tamaulipas. Ciencia UAT 4(2): 62-66.

- Centeno-García, E. 1988. Evolución estructural de la Falla de Oaxaca durante el Cenozoico Inferior en Tehuacán, Puebla. Nota técnica: Revista del Instituto Mexicano del Petróleo 10(3): 78-82.
- Centeno-García, E. 2004. Configuración geológica del estado. *In*: García-Mendoza, A.J., Ordóñez M.J., Briones-Salas, M. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturalez-World Widlefe Fund México pp. 29-42.
- Centeno-García, E. & Duncan-Keppie, J. 1999. Latest Paleozoic-Early Mesozoic structures in the central Oaxaca Terrane of southern Mexico: deformation near a triple junction. *Tectonophysics* 301: 231-242.
- Cerca, M. 2004. Deformación y magmatismo Cretácico Tardío-Terciario temprano en la zona de la Plataforma Guerrero Morelos: Querétaro, México. Tesis de Doctorado. Centro de Geociencias. Posgrado en Ciencias de la Tierra. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 175 pp.
- Cerca, M., Ferrari, L., Bonini, M., Corti, G. y Manetti, P. 2004. The role of crustal heterogeneity in controlling vertical coupling during Laramide shortening and the development of the Caribbean-North America transform boundary in southern Mexico: Insights from analogue models. *In*: Grocott, J., Taylor, G., Tikoff, B. (eds.). Vertical Coupling and Decoupling in the Lithosphere. Geological Society, London. Special Publication 227: 117-140.
- Cerca, M., Ferrari, L., López-Martínez, M., Martiny, B. & Iriondo, A. 2007. Late Cretaceous shortening and early Tertiary shearing in the Central Sierra Madre del Sur, southern:

- Mexico. Insights into the evolution of the Caribbean-North America plate interaction. *Tectonics* 26: 34.
- Cerling, T.E., Harris, M.J., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. & Ehleringer, J.R. 1977. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Ramírez, J. L. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias* 52: 46-57. [En línea]
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Ramírez, J.L. 2004. Bosquejo de la evolución florística. *In: García, A.J., Ordóñez, M.J., M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-Word Wide Fund, México, pp. 87-104.*
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. & González-Torres, E.A. 2005. Geological setting and phytodiversity in México. *In: Vega, J. (eds.). Studies on Mexican Paleontology. Dordrecht The Netherlands Springer* 24: 1-18.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S., González-Torres, A.E. y Calvillo-Canadell, L. 2012. Perspectiva Paleobotánica y Geológica de la Biodiversidad en México. *Acta Botánica Mexicana* 100: 317-350.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 847 pp.

- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. Capital Natural de México I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. pp. 87–108.
- Chen, J., Zhang, D.D., Wang, S., Xiao, T. & Huang, R. 2004. Factors controlling tufa deposition in natural waters at waterfall sites. *Sedimentary Geology* 166:535- 366.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication. N° 242. Washington DC. 512 pp.
- Comino, R.J. y Senciales-González, M.J. 2012. Las Plataformas Travertínicas y Tobáceas de la Provincia de Málaga (España). *Estudios de Arte, Geografía e Historia. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos. Baetica* 34: 83-102.
- Cornejo-Romero, A. 2013. Estructura Genética y Filogeografía de dos Cactus endémicos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana. México D.F. 293 pp.
- Cotillón, P. 1993. Estratigrafía. Editorial Limusa, D.F., México. 220 pp.
- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *J. Biogeogr* 28: 157-168.
- Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. 2003. *Historical Biogeography: An Introduction*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 239 pp.
- Dávalos-Álvarez, O. 2006. Evolución tectónica Cenozoica en la porción norte de la falla de Oaxaca. Tesis de Maestría. Campus Juriquilla, Querétaro. Universidad Nacional Autónoma de México. México 125 pp.

- Dávalos-Álvarez, O.G., Nieto-Samaniego, F.A., Alaniz-Álvarez, S.A., Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 2007. Estratigrafía cenozoica de la Región de Tehuacán y su relación con el sector norte de la Falla de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24(2): 197-215.
- Dávila-Aranda, P., Villaseñor-Ríos, J.L., Medina Lemos, R., Ramírez-Roa, A., Salinas-Tovar A., Sánchez-Ken J. y Tenorio-Lezama, P. 1993. Listados Florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 195 pp.
- Dávila, A.P., Medina, R.L., Ramírez, R.A., Salinas, T. A. y Tenorio P. 1995. Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: endemismo y diversidad. *In*: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F, pp. 33-41.
- Dávila, A.P., Arizmendi, M. Del C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J. L., Casas A. & Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- Durán, J.J. 1987. “Geocronología de los depósitos asociados al karst en España”. *In*: (J.J. Durán y J. Martínez, (eds.). El karst en España. Monografía S.E.G. 4: 243-56.
- Durán, J.J. 1996. Los sistemas kársticos de la provincia de Málaga y su evolución: Contribución al conocimiento paleoclimático del Cuaternario en el Mediterráneo occidental. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. España. 409 pp.

- Edeso, J. M. 1992. Variaciones del Nivel del mar durante el Pleistoceno medio (extremo oriental de Guipuzcoa. País Vasco) *Biblid* 02 15: 63-106.
- Edwards, J.E., Nyffeler Reto & Donoghue, J.M. 2005. Basal cactus Phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae). Paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* 92(7):1177-1188.
- Eguiarte, E.L. 1995. Hutchison (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 45-56.
- Eguiarte, E.L. & Búrquez, A. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. *The Southwestern Naturalist* 32(2): 169-178.
- Enge, K.I. & Whiteford, S. 1989. The keepers of water and earth: Mexican rural social organization and irrigation. University of Texas Press, Austin. 222 pp.
- Erdtman, G. 1986. Pollen Morphology and Taxonomy: Gymnospermae: Angiosperms-and introduction to Palynology. E.J. Brill, Leiden. 553 pp.
- Estrada-Ruiz, E., Martínez-Cabrera, H.I., Callejas-Moreno, J., & Upchurch, G.R. 2013. Floras tropicales cretácicas del norte de México y su relación con floras del centro-sur de América del Norte. *Polibotánica* 36:41-61.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. Textbook of Pollen Analysis, 4th Fægri K., Kaland P. E., Krzywinski K., Publisher John Wiley and Sons, Chichester. 328 pp.

- Feakins, S.J., Levin, E.N., Liddy, H.M., Sieracki, A., Eglinton, I.T. y Bonnefille, R. 2013. Northeast African vegetation change over 12 m.y. *Geology*, Geological Society of America 41(3):295-298.
- Fehlberg, S.D. & Ranker, T.A. 2009. Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsula Deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50:326–335.
- Fernández-Becerra, S. 1985. Medidas preliminares de columnas estratigráficas en la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Petróleos Mexicanos, Superintendencia General de Distritos de Exploración Petrolera. Zona Centro, Poza Rica. Distrito Vertiente del Pacífico. Informe Proyecto IGPR-247- A, 6 anexos. 30 pp.
- Gagan, M.K., Ayliff, L.K., Beck, J.W., Cole, J.E., Duffel, E.R.M., Dunbar, R.B. & Schrag, D.P. 2000. New views of tropical paleoclimates from corals. *Quaternary Science Reviews* 19(1): 45-64.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 3a ed. México 90 pp.
- Garrick, R.C., Nason, J.D., Meadows, C.A. & Dyer, R.J. 2009. Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of Range expansion along the Baja peninsula. *Molecular Ecology* 18:1916-1931.
- Godínez-Álvarez, 1998. Los Desiertos Mexicanos. Sus características e importancia. *Revista de Ciencia y Desarrollo* 143:17-21.

- Gómez-Noguez, F., Pérez-García, B., Mendoza-Ruiz, A. y Orozco-Segovia, A. 2013. Flora Palinológica de los Helechos y Licofitas de Río Malila, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 91 (2): 135-154
- González-Quintero, L. 1969. Morfología polínica: la flora del Valle de Mezquital, Hidalgo. Paleoecología. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México. 185 pp.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 129-136.
- González-Medrano, F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Ciencias* 52: 58-65.
- González-Medrano, F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. México. D.F. 194 pp.
- Gordon, D. & Smart, P.L. 1994. Comments on «Speleothems, travertines and paleoclimates» by G.J.Henning, E. Grün y K. Brunnacker. *Quaternary Research* 22:144-147.
- Graham, A. 1976a. Late Cenozoic evolution Neotropical lowland vegetation in Veracruz México. *Evolution* 29:723-735.
- Graham, A. 1976b. Studies in Neotropical Paleobotany II. The Miocene Communities of Veracruz, Mexico. *Missouri Botanical Garden Press* 63 (4):787-842.
- Graham, A. 1977. The tropical rain forest near its northern limits in Veracruz, Mexico. Recent and ephemeral? *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36: 13-20.

- Graham, A. 1999. Studies in Neotropical Paleobotany. XIII an Oligo-Micoene Palynoflora from Simojovel (Chiapas, México). *American Journal of Botany* 86(1): 17-31.
- Graham, A. 2010. Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments., Missouri Botanical Garden Press., Michigan University, St Luis Missouri, U.S.A. pp. 262-266.
- Graham, A. 2011. A Natural History of the New World. The University of Chicago Press. United States of America. 387 pp.
- Graham, A., Cozadd, D., Areces-Mallea, A. & Frederiksen, O.N. 2000. Studies in Neotropical Paleobotany. XIV. A palynoflora from the Middle Eocene Saramaguacán Formation of Cuba: *American Journal of Botany* 87(10), 1526-1539.
- Graham, A. & Dilcher, D. 1998. Studies in Neotropical paleobotany. XII. A palynoflora from the Pliocene Rio Banano Formation of Costa Rica and the Neogene vegetation of Mesoamerica. *American Journal of Botany* 85(10):1426-1438.
- Graham, A. & Jarzen, D.M. 1969. Studies in Neotropical paleobotany. I: The Oligocene communities of Puerto Rico. *Missouri Botanical Garden Annals* 56: 308-57.
- Grimm, C.E. 1997. Coins: a FORTRAN 77 program from stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences* 13(1): 13-35.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*.

- Haug, H.G & Tiedemann, R. 1998. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393:673-676.
- Hay, W.W., Soeding, E., DeConto, M.R. & Wold, N.C. 2002. The late Cenozoic uplift-climate change paradox. *Springer* 91:746-774.
- Haywood, M.A. & Valdes, J.P. 2003. Modelling Pliocene warmth contribution of atmosphere, oceans and cryosphere. *Earth and Planetary Science Letters* 218(2004): 363-377.
- Heine, K. 1973. Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40.000 años en México. *Proyecto Puebla-Tlaxcala. Comunicaciones* 7: 51-58.
- Henning, G.J., Grün, R. & Brunnacker, K. 1983. Speleothems, travertines and paleoclimates. *Quaternary Research* 20:1-29.
- Hernández-Hernández, T., Brown, W.J., Schlumpberger, B.O., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. 2014. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202:1382-1397.
- Huang Jinling, A. & Price, R. 2003. Estimation of the age of extant *Ephedra* using chloroplasts rbcL sequence Data., *Molecular Biology and Evolution* 20(3):435-440.
- Huber, N.K. 1981. Amount and timing of late Cenozoic uplift and tilt of the central Sierra Nevada, California; evidence from the upper San Joaquin River basin (No. 1197). USGPO: For sale by the Supt. of Docs., USGPO.
- Hughes, C. & Eastwood, R. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *PNAS* 103(27):22-30.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1981a. Carta estatal de Puebla. Fenómenos climatológicos. Precipitación media anual. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1981b. Carta estatal de Oaxaca. Fenómenos climatológicos. Precipitación media anual. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- Israde-Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Lozano-García, M., Bischoff, J., Domínguez-Vázquez, G. y Garduño-Monroy, V.H. 2010. Evolución paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62(3): 345-357.
- Jarzen, D.M. & Nichols, D.J. 1996. Pollen. *In: Jansonius, J. & Mcgregore, D.C. (eds). Palynology: principles and applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation* 9(1): 261-291.
- Jiménez, B.C.L. 1996. Atlas Palinológico de la Amazonia Colombiana I. Familias Caesalpinaceae, Fabaceae y Mimosaceae. *Cadalsia* 18(3): 295-327.
- Kapp, O.R. 1969. Pollen and Spores. Pictured Key Natute Series. How to Know. WM. C. Brown Company Publishers. E.U.A. 250 pp.
- Kedves, M. 1985. The present day state of upper Cretaceous paleophytogeography on Palynological evidence. *Acta Biologica Szeged* 31:115-127.
- King, J.E. & Van Devender, T.R. 1977. Pollen analysis of fossil packrat middens from Sonora Desert. *Quaternary Research* 8(2): 191-204.

- Köppen 1948. Climatología: con un estudio de los climas de la Tierra. Fondo de Cultura Económica. México pp. 496.
- Kotthoff, U., Greenwood, D.R., McCarthy, G.M.F, Müller-Navarra, K. & Hesselbo, P.S. 2013. Vegetation and climate development on North American Atlantic Coastal Plain from 33 to 13 million years ago (IODP Expedition 313). *Climate of the Past Discussions* 9: 6551-6603.
- Kunth, A., Rich, M. y Mora-Jarvio, A. 2010. Familia Juglandaceae. Fascículo de la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México 77: 1-15.
- Lanner, R.M. & Van Devender, T.R. 1981. Late Pleistocene piñon pines in the Chihuahuan desert. *Quaternary Research* 15(3): 278-290.
- Lavin, M., Wojciechowski, M.F., Gasson, P., Hughes, C. & Wheeler, E. 2003. Phylogeny of Robinoid Legumes (Fabaceae) revisited: *Coursetia* and *Gliricidia* recircumscribed and a biogeographical appraisal of the Caribbean endemics. *Systematic Botany* 28:387-409.
- Lavin, M. & Luckow, M. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80:1-14.
- Leonhardt, A. & Lorscheitter, M.L. 2007. Palinomorfos do perfil sedimentar de uma turfeira em São Francisco de Paula. Planolito. Leste do Rio Grando do Sul, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30(1): 47-59.

- Leopold, E.S. & MacGinitie H.D. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In: Graham A. (ed.). Floristics and Paleofloristics of Assia and Eastern North America. Elsevier Publication. Amsterdam pp.147-200.
- López-Pérez, y., Tejero-Díez, D., Torres-Díaz, y Luna-Vega. 2011. Flora del Bosque Mesófilo de Montaña y Vegetación Adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, Estado de México, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 88: 35-53.
- Lorente, I., Gamó, D., Gómez, J.L, Santos, R., Flores, L., Camacho, A., Galindo, L. y Navarro, J. 2004. Efectos biológicos del cambio climático. Ecosistemas 13(1):103-110.
- Luna-Vega, I., 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. Revista Mexicana de Biodiversidad 79(1):217-241.
- Luna-Vega, I. y Alcántara, A.O. 2003. Análisis de simplicidad de endemismo (PAE) para establecer un modelo de vicarianza preliminar del bosque mesófilo de montaña mexicano. *In*: Llorente, B.J. y Morrone, J.J. (eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciencias UNAM, pp. 273-275.
- Lunt, D.J., Foster, G.L., Haywood, M.A. & Stone, J.E. 2008. Late Pliocene Greenland glaciation controlled by a decline in atmospheric CO₂ levels. Nature 454:1102-1106.
- Luz, C.F.P., Da Maki, E.S., Horak-Terra, I., Vidal-Torrado, P. & Mendonca Filho, C.V. 2013. Pollen grain morphology of Fabaceae in the Special Protection Area (SPA) Pau-de-Fruta, Diamantina, Minas Gerais, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências 85(4): 1329-1344.

- Macedo, R.B., Souza, P.A. & Bauermann, S.G. 2009. Catálogo de polens, esporos e demais palinomorfos em sedimentos holocenicicos de Santo Antonio de Patrulha, rio Grande do Sol. Brasil. Iheringia. Series Botanic Porto Alegre 64(2): 43-78.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and IST measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- Markgraf, V. & Seltzer, G.O. 2001. Pole–Equator–Pole paleoclimates of the Americas integration: toward the big picture. In: Markgraf, V. (ed.). Inter-Hemispheric Climate Linkages. Academic Press, New York. Burlington, MA pp. 433-443.
- Martin, P.S. & Mehringer, P.S. 1965. Pleistocen pollen analysis and biogeography of the Southwest. In: Wright, H.E., Frey, J.R. & Frey, D.G. (eds.). The quaternary of the Unites States. Princeton University Press, Princeton. pp. 433-451.
- Martínez-Bernal, A., Grether, R. y González-Amaro, R.M. 2008. Flora de Veracruz. Fascículo 147. Leguminosae I. Mimosoideae: *Mimosa*. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa Veracruz. México pp. 129.
- 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. Revista de Paleobotánica y Palinología 140: 113-122.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S. & Poole, I. 2006. Fossil woods from Early Mioceno sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. Revista de Paleobotánica y Palinología 138: 141-163.

- Martínez-Hernández, E., Ludlow-Wieches, B. y Sánchez-López, M. 1980. Palinología y sus aplicaciones geológicas, cuenca carbonífera de Fuentes-Rio Escondido, Coahuila. Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Federal de Electricidad 62 pp.
- Martínez-Hernández, E. 1992. Caracterización ambiental del Terciario de la Región de Ixtapa Estado de Chiapas-Un enfoque Palinoestratigráfico. Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México 10 (1): 54-64.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1996a. 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. y Ramírez-Arriaga, E., 1996b. Oligocene phosphorite sequence and presence of low biomass vegetation from San Gregorio Fm., Baja California, México. IX IPC Meeting. Houston, Texas, U.S.A. June 23-28. Abstracts: p. 98.
- Martínez-Hernández, E. y 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. y Ramírez-Arriaga, E. 1999. Palinoestratigrafía de la Región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, implicaciones cronoestratigráficas. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 16:187-207.

- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 2003. Early abundance of grasses (Poaceae) during the Oligocene in southern North America Association of Stratigraphic Palynologist. St. Catharines Ontario. Abstracts.
- Martínez-Hernández, E. y Tomasini, O.A.C. 1986. Palinoestratigrafía preliminar del Terciario continental de Sonora. 1er Simposio de Geología Regional de México. Instituto de Geología. Ciudad Universitaria. Programas y Resúmenes: 19-21.
- Martínez-Hernández, E., Hernández-Campos, H. y Sánchez-López, M. 1980. Palinología del Eoceno en el Noreste de México. UNAM. Revista del Instituto de Geología 4:155-166.
- Martínez-Hernández, E., Ludlow-Wieches, B. y Sánchez-López, M. 1980b. Palinología y sus aplicaciones Geológicas. Cuenca Carbonífera de Fuentes-Río Escondido, Coahuila. Comisión Federal de Electricidad. 65 pp.
- McAuliffe, J.R., Sundt, P.C., Valiente-Banuet, A., Casas, A. & Viveros, J.L. 2001. Pre-columbian soil erosion, persistent ecological changes, and collapse of a subsistence agricultural economy in the semi-arid Tehuacan in Valley, Mexico's 'Cradle of Maize'. Journal of Arid Environments 47: 47-75.
- Medina-Sánchez, J., 2010. Cenozoic environmental evolution of the San Juan Raya Basin, south central Mexico. Tesis de Doctorado. Department of Geography. University of Leicester, Inglaterra. 194 pp.
- Meléndez, B. 1998. Tratado de Paleontología, Tomo 1. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. España. 461 pp.

- Méndez-Larios, I., Ortiz, E. y Villaseñor J.L. 2004. Las Magnoliophyta endémicas de la porción xerofita de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica. Anales del Instituto de Biología 75(1): 87-104.
- Metcalf, S.E. 2006. Late Quaternary Environments of the Northern Deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of Missouri Botanical Garden* 93: 258-273.
- Metcalf, S.E., O'Hara, S.L., Caballero Miranda, M. & Davies, S.J. 2000. Records of late Pliocene-Holocene climatic change in México. *Quaternary Science Review* 19:699-721.
- Michalzik, D., Fischer, R., Hernández, D., & Oezen, D. 2001. Age and origin of the "Mexican Onyx" at San Antonio Texcala (Puebla, Mexico). *Geologische Beiträge Hannover* 2: 79-89.
- Montoya-Pfeiffer, P. M., León-Bonilla, D. y Nates-Parra, G. 2014. Catálogo de polen en mieles de *Apis mellifera* provenientes de zonas cafeteras en la Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 38(149): 364-84.
- Mora-Jarvio, M.A. 2010. Familia Juglandaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 77: 1-8.
- Moran, C.R. & Smith, A.R. 2001. Phytogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 52(2):304-351.
- Morán-Zenteno, D.J., Corona-Chávez, P. & Tolson, G. 1996. Uplift and subduction erosion in southwestern Mexico since the Oligocene: Pluton geobarometry constraints: *Earth and Planetary Science Letters* 141: 51-65.

- Morafka, D.J. 1977. A biogeographical analysis of the Chihuahua desert through its herpetofauna. Dr. W. Junk B. V., Publishers, The Hague.
- Moreno, C.E. 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Xalapa, Xalapa: Universidad Veracruzana 83 pp.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47(1): 1-142.
- Muller, J. 1966. Montane pollen from the Tertiary of northwestern Borneo. *Blumea* 14:231-35.
- Nieto-Samaniego, A.F., Alaniz-Álvarez, S.A., Silva-Romo, G., Eguiza-Castro, M.H. & Mendoza-Rosales, C.C. 2006, Latest Cretaceous to Miocene deformation events in the Eastern Sierra Madre del Sur, México, inferred from the geometry and age of major structures. *Geological Society of America Bulletin* 118(112): 1868-1882.
- North American Commission on Stratigraphic Nomenclature, 1983, North American Stratigraphic Code: *Am. Assoc. Petroleum Geologists Bull.* 67: 841-875.
- Obermayer R., Villaseñor J.L. & Stuessy, T.F. 2010. Quaternary range dynamics and polyploidy evolution in an arid brush land plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:594–606.
- Ortega-Gutiérrez, F. 1981. Metamorphic belts of southern Mexico and their tectonic significance. *Geophysical International* 20(3): 177-202.
- Ortega-Gutiérrez, F., Mitre-Salazar, L.M., Roldán-Quintana, J., Sánchez-Rubio, G., & De la Fuente, M. 1990. North America continent-ocean transect program, transect H-3-Acapulco trench to the Gulf of Mexico across southern Mexico: *Geological Society of*

America, Decade of North American Geology Program, Scale 1:50000, Map and Sections, 9.

Ortega-Gutiérrez, F., Sedlock, R.L., Speed, R.C. 1994, Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. *In*: Speed, R. C. (ed.). Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transition: Boulder, Colorado. Geological Society of America. DNAG Continent-Ocean Transect Series 265-306.

Ortiz-Pérez, M.A., Hernández-Santana J.R. y Figueroa-Mah-Eng, J.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. *In*: García-Mendoza A.J., Ordóñez-Díaz M.J. y Briones-Salas M.A. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México D.F. pp.43-54.

Osorio, B.O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:35-58.

Padilla y Sánchez, R.J., 1973, Estudio geológico general de la Sierra del Tentzo, estado de Puebla. Tesis de licenciatura. Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 66 pp.

Padilla y Sánchez, R.J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 59(1):19-42.

- Palacios-Chávez, R. 1977. Lluvia de polen moderno en diferentes hábitats del valle de México. *Boletín de Sociedad Botánica de México* 36:45-71.
- Palacios-Chávez, R., Ludlow-Wiecher, B. y Villanueva, G. R. 1991. Flora Palinológica de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, Quintana Roo, México. 323 pp.
- Palacios-Chávez R. y Rzedowski, J. 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas México. *Acta Botánica Mexicana* 24:1-96.
- Pantoja-Alor, J., Malpica-Cruz, V.M. y Galguera-Rosas, G. 1989. Geología de los alrededores de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Simposio sobre Geología Regional de México, México, D.F., Memoria pp. 61-69.
- Pedley, H.M. 1990. Classification and environmental models of cool freshwater tuffs. *Sedimentary Geology* 68:143-54.
- Penas, A., Llamas, F., Pérez-Morales, C., Acedo, C. 1994. Aportaciones al conocimiento del género *Quercus* en la Cordillera Cantábrica I. Tricomas Foliares de las especies Caducifolias. *Lagascalia* 17(2): 311-324.
- Pentecost, A. 2005. Travertine. *Geology. Assoc., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg*. 445 pp.
- Pentecost, A. & Viles, H. 1994. A review and reassessment of travertine classification. *Geography's Quaternaries* 48: 305-14.

- Pérez-García, E., Meve, A.J. & Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: Origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana* 100: 149-193.
- Pérez, C.M., Castillo, O.A., Rios, M.O. y Rosenzweig, A.R. 1997. La vegetación del Valle de Tehuacán y su aprovechamiento por las comunidades locales. *In*: E. De la Lama (ed), *Simposium Internacional Tehuacán y su entorno: balance y perspectivas*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México pp. 449-456.
- Pérez-Paredes, M.G., Sánchez-González, A., y Tejero-Diez, J.D. 2014. Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 92(2):259-271.
- Pielou, E.C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. NY: Wiley Interscience. An Introduction to Mathematical Ecology Volume 10 pp.12.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*, New York, Wiley.
- Pineda-López, M.R., Sánchez-Velásquez, R.L., Noa-Carranza, J.C., Flores-Estévez, N., Díaz-Fleischer, F., Iglesia-Andreu, L., Ortiz-Cevallos, G., Vásquez-Domínguez, G. y Vásquez-Morales, S.G. 2008. Adaptaciones de la biodiversidad al cambio climático. Resumen del programa Veracruzano ante el cambio climático. Gobierno del estado de Veracruz, Centro de Ciencias de la Atmosfera de la Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Ecología, Embajada Británica, Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada de la Universidad Veracruzana. Veracruz, México pp. 57.

- Punt, W., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 1994. Glossary of Pollen and Spore Terminology. LPP Foundation, the Netherlands. 71 pp.
- Ramírez-Arriaga, E. 2005. Reconstrucción paleoflorística de la Formación Cuayuca con base en análisis palinoestratigráficos e implicaciones paleogeográficas. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 231 pp.
- Ramírez-Arriaga, E. y Martínez-Hernández, E. 2003. Synthesis of Cuayuca Formation and correlation with palynoflora of Balsas group: Paleogene Lacustrine environment from central of Mexico. American Association of Stratigraphic Palynologists. *Palynology* 27: 264.
- Ramírez-Arriaga, E., Prámparo B.M., Martínez-Hernández, E. & Valiente-Banuet, A. 2006. Palynology of the Paleogene Cuayuca Formation (stratotype sections), southern Mexico: chronostratigraphic and paleoecological implications. *Review of Paleobotany & Palynology* 141: 259-275.
- Ramírez-Arriaga, E., Valiente-Banuet, A., Prámparo, B.M., Nieto-Samaniego, A.F., & Dávalos-Álvarez, O. 2013. First report of the Eocene palynoflora recovered from the Mequitongo Formación, Oaxaca, México. *Memorias de congreso. Simposio; 46th del congreso. The Palynological Society. AASP.*
- Ramírez-Arriaga, E., Martínez-Hernández, E., Flores-Olvera, H., Prámparo B.M. 2008. Correlation of the Late Eocene-Early Oligocene Izúcar de Matamoros Evaporites (Cuayuca Formation) in México. Based on Parsimony Analysis of endemicy. *Palynology* 32: 231-252.

- Ramírez-Arriaga, E., Prámparo, M.B., Nieto-Samaniego, A.F., Martínez-Hernández, E., Valiente-Banuet, A., Macías-Romo, C. & Dávalos-Álvarez, O. 2014. Palynological evidence for Middle Miocene vegetation in the Tehuacan Formation of Puebla, Mexico. *Palynology* 38 (1): 1-27.
- Ramírez, J.L. & Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2002. Oligocene Sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *American Journal of Botany* 89(3): 535-545.
- Raup, D. M. & Crick, R. E. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* 53: 1213-1227.
- Raven, P.H. 1963. Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Quarterly Review of Biology, University Chicago Press* 38 (2): 151-177.
- Rebernik, C.A., Weiss-Schneeweiss, H., Schneeweiss, G.M., Schönswetter, P., Obermayer, R., Villaseñor, J.L. & Stuessy, T.F. 2010. Quaternary range dynamics and polyploid evolution in an arid brushland plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 594-606.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Science Inc. New York. United States 670 pp.
- Riddle, R.B. y Hafner D.J. 2006. Biogeografía Histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. *In: Vázquez-Domínguez, E. y Hafner, D.J. (eds.). Genética y mamíferos mexicanos presente y futuro. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 32:57-65.

- Rodríguez-Vidal, J., Álvarez, G., Cáceres, M.L., Martínez-Aguirre, A. y Alcaraz, J.M. 1999. Morfogénesis y faces de Karstificación Cuaternarias en las Sierras del Endrínal (Grazalema, Cádiz). *Cuaternario y Geomorfología* 13(1-2):7-17.
- Romero-Cornejo, A. 2013. Estructura genética y filogeografía de dos Cactus endémicos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana- Unidad Iztapalapa. México D.F. 120 pp.
- Rosales-Lomelí, J., Ayala-Nieto, M., Martínez-Hernández, E. 1992. Investigación palinológica de fósiles terciarios en una columna de la Cuenca Tampico-Misantla. Proyecto CAO-1405 (Informe inédito) pp. 27.
- Roubick, W.D. & Moreno, P.J.E. 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. *Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden* 36: 1-270.
- Roure, J.M. 1985. Palinología Ibérica. Fam. 1 a 20. Cupressaceae a Betulaceae. *Orsis* 1:43-69.
- Ruddiman, W. F., Kutzbach J. E, 1989. Forcing of late Cenozoic Northern Hemisphere Climate by Plateau Uplift in Southern Asia and the American West. *Journal of Geophysical Research* 94(15): 18409–18427.
- Rydin, C., Raugaard, K., Crane, P.R. & Friis, E.M. 2006. Former Diversity of *Ephedra* (Gnetales) evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Annals of Botany* 98(1):123-140.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico de la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 27: 52-65.

- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America Papers*. Elsevier Scientific Company. Amsterdam pp. 61-72.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 431 pp.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Número Especial. *Ciencias* 6:47-56.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R., de Rzedowski, G.C. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana* 66: 23-151.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R. y de Rzedowski, G.C. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70: 85-111.
- Rzedowski, J. y Calderón de Rzedowski G., 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botánica Mexicana* 102:1-23.

- Rodríguez-Reyes, O.J. 2009. Material foliar del Eoceno de la Formación Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 79 pp.
- Rojas, S., Castillejos-Cruz, C. y Solano, E. 2013. Florística y relaciones fitogeográficas del matorral xerófilo en el Valle de Tecozautla, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 91(3):273-294.
- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14(1):107-120.
- Sánchez-Rodríguez, E., López-Mata, L., García-Moya, E. y Cuevas-Guzmán, R. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un Bosque Mesófilo de Montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 73: 17-34.
- Sanz-Herráiz, C. 2009. Consecuencias geográficas del cambio climático, *In*: Ramos Castellanos (ed.). *Cambio climático, ¿un desafío a nuestro alcance?* Salamanca, Universidad de Salamanca. pp.47-81.
- Schaaf, P., Morán-Zenteno, D.J., Hernández-Bernal, M.S., Solís-Pichardo, G., Tolson, G. & Köhler, H. 1995. Paleogene continental margin truncation in southwestern Mexico: geochronological evidence. *Tectonics* 14(5): 1339-1350.
- Seaby, R.M.H. & Henderson, P.A. 2007. *Species Diversity and Richness IV*, Pisces Conservation Ltd.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Secretaría de Gobernación. 2013: Programa de Manejo de Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán pp. 382.

Serie. Paquetes Tecnológicos, CONAFORT, CONABIO-PRONARE. *Abies religiosa* (Kunth Schlttdl. et Cham.) pp. 18. SITIO WEB: <http://beta.semarnap.gob.mx/pfnm/>

Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication: Bell System Technical Journal, 27: 379-423.

Sharp, A.J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. *Cience Mex.* 24: 229-232.

Shmida, A. 1985. Biogeography of the desert flora. Hot Deserts and Arid Shrub lands. Ecosystems of the World 12 A, M Evenari, I Noy-Mier y DW Goodall (eds.) Amsterdam Elsevier pp. 23-78.

Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert, *Carn Inst Wash Publ.* 591:1-192.

Smith, C. E. 1965a. Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana Botany* 31:50-100.

Smith, C. E. 1965b. Agriculture, Tehuacan Valley. *Fieldiana Botany* 31:101-143

Stewart, W.N. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Second edition. Cambridge University Press. U.S.A. 521 pp.

Terradas, J. 2001. Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ediciones Omega. Barcelona, España. 703 pp.

Thorne, R.F. 1986. A historical Sketch of the Vegetation of the Mojave and Colorado Desert of the American Southwest. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73(3): 642-651.

- Toledo, M.V. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. *Ciencias* 34: 43-58.
- Tomasini-Ortíz, A.C. y Martínez-Hernández, E. 1984. Palinología del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. UNAM, Instituto de Geología. Mexico.50:61.
- Traverse, A., 2007, *Paleopalynology*, 2nd edition, Springer. 813 pp.
- Trinidad de Torres, 1994. Análisis de Travertinos. Geología. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas de Madrid. España. pp. 24-27.
- Tripati, A.K, Roberts, C.D. & Eagle, R.A. 2009. Seasonal stable isotope evidence for a strong Asian monsoon throughout the past 10.7 m.y. *Geology Society of America* 1:31-34.
- UNESCO, 1993. Hidrología comparada. Madrid: Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas (CEDEX), Ministerio de Obras Públicas, Transportes y Medio Ambiente 491 pp.
- Valiente-Banuet, A. (2002). Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista chilena de historia natural*, 75(1), 99-104.
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. & Dávila, P. 1998. The Chaparral Vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and Madran-Tethyan hypotheses Reconsidered. *American Journal of Botany* 85(10):1398-1408.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P.A., Flores-Hernández, N., Coro Arizmendi, M., Villaseñor, J.L., Ortega Ramírez, J. 2000. La Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.

- Valiente-Banuet, A., Vital-Rumebe, A., Verdú, M. & Callaway M.R. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *PNAS* 103(45): 16812-16817.
- Valiente-Banuet, A., Solís, L., Dávila, P., Arizmendi, Ma. Del C., Silva-Pereyra, C., Ortega-Ramírez, J., Treviño-Carreón, J., Rangel-Landa, S. y Casas, A. 2009. Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. UNA M. CONABIO. INAH. UAT Fundación para la reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Transcontinental México. 211 pp.
- Van Devender, T.R. 1986. Pleistocene climates and endemism in the Chihuahuan Desert flora. Second Symposium, on Resources of the Chihuahuan Desert US and Mexico, *In*: Barlow, J., Powell, A. and Timmermans, B. (eds.). Chihuahuan Desert Research Institute, Texas. Pp. 1-19.
- Van Devender, T.R. 1987. Holocene vegetation and climate in Puerto Blanco Mountains, southwestern Arizona. *Quaternary Research* 27(1):51-72.
- Van Devender, T.R. 1990. Late Quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert. United States and Mexico. *In* Betancourt, J.L., Van Devender T.R., & Martin P.S. (eds.). *Packrat Middens: The last 40,000 years of biotic change*. Tucson, AZ: University of Arizona Press. pp. 134–65.
- Van Devender, T.R. 2000. The deep history of the Sonoran Desert. *In* S.J. Phillips and P.W. Comus (eds.). *A Natural History of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Museum Press, Tucson and University of California Press, Berkeley pp. 61–69.

- Van Devender, T.R. & Burgess, T.L. 1985. Late Pleistocene woodlands in the Bolson de Mapimi: a refugium for the Chihuahuan Desert biota? *Quaternary Research* 24(3):346-353.
- Velasco-Molina, H.A. 1991. Las Zonas Áridas y Semiáridas, sus características y manejo. Editorial Limusa, México, D. F. 725 pp.
- Villanueva Amador, U. 2008. Elaboración de una colección palinológica de referencia de la vegetación de la Comarca del Jiloca (Teruel). *Xiloca*: 36:97-130.
- Villanueva-Almanza, L. y Fonseca, R.M. 2011. Revisión taxonómica y distribución geográfica de *Ephedra* (Ephedraceae) en México. *Acta Botánica Mexicana* 96: 79-116.
- Villaseñor, J.L. 1992. Los parques nacionales y otras áreas protegidas y su papel en la conservación de la riqueza florística. Universidad de Guadalajara. *Boletín del Instituto de Botánica*, 1:119-130.
- Villaseñor, L.J. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28(3):160-167.
- Villaseñor, J.L., Dávila, P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 50:135-149.
- Vita-Finzi, C. 1970. Alluvial history of central Mexico. *Nature* 227: 596-597.
- Willard, A.D., Bernhardt, C. E., Weimer, S. L., Desiré Gamez, C. & Jensen, J. 2004. Atlas of pollen and Spores of the Florida everglades. *Palynology* 28: 175-227.
- Wolfe, J.A. 1968. Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in King County, Washington, U.S.G.S. Professional Paper. 571pp.

Wolfe, J.A. 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region, U.S.G.S. Professional Paper. 997 pp.

Wolfe, J.A. 1978. A Paleobotanical Interpretation of Tertiary Climates in the Northern Hemisphere: Data from fossil plants make it possible to reconstruct Tertiary climatic changes, which may be correlated with changes in the inclination of the earth's rotational axis. *American Scientist* 66(6): 694–703.

Yang Y. B., Gneg Y. D. L., Dilcher, Z.D., Cheny, T.A. & Lott. 2005. Morphology and affinities of an Early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *American Journal of Botany* 92: 231-241.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.

Zar, J.H. 1996. Bioestatistical analysis. Tercera edición. Prentice Hall. New Jersey. 988 pp.

Zunino, M. & Zullini, A. 2003. Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 359.

13 ANEXOS

ANEXO I. Muestras de rocas colectadas.

a. Lacustres Villa Alegre.



Lamina A. No. de registro de la Colección Paleopalinológica: Pb-10798 a Pb-10809.



Lamina B: No. de Registro de la Colección Paleopalinológica Pb-10810- Pb-10821.

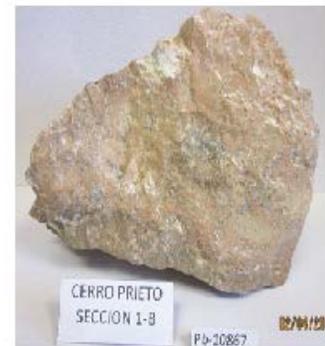


Lamina C. No. de registro de la Colección Paleopolinológica: Pb-10822 a Pb-10833.



Lamina D. No. de Registro de la Colección Paleopalinológica: Pb-10834 a Pb-10843.

b. Travertinos Cerro Prieto.



Lamina E. No. de Registro de la Colección Paleopalinológica: Pb-10859 a Pb-10870.



Lamina F. No. de Registro de la Colección Paleopalínológica: Pb-10871 a Pb-10882.



Lamina G. No. de Registro de la Colección Paleopalinológica: Pb-10883 a Pb-10894.



Lamina H. No. de Registro de la Colección Paleopalínológica: Pb-10885 a Pb-10900.

ANEXO II. Significado de las abreviaturas para los taxa y tipos de vegetación en el análisis de componentes principales.

a. Lacustres Villa Alegría:

Agavaceae=Ag, *Liliacidites*=Li, Poaceae=Po, *Acacia*=Ac, *Alnus*=Al, Amaranthaceae=Am, Anacardiaceae=An, Apocynaceae=Ap, Asteraceae=As, Betulaceae=Be, Bignoniaceae=Bi, Bombacaceae=Bo, Brassicaceae=Br, *Bursera* =Bu, Cactaceae=Cac, *Carya*=Car, *Celtis*=Ce, Fabacea=Fa, *Fraxinus*=Fr, *Hedyosmum*=He, Juglandaceae=Ju, Labiatae=La, *Liquidambar*=Lq, *Mimosa*=Mi, *Momipites*=Mom, Moraceae=Mor, Myrtaceae=My, Onagraceae=On, *Poligonum*=Pol, *Quercus*=Qu, Rubiaceae=Ru, *Salix*=Sa, Sterculiaceae=St, Tiliaceae=Th, *Thomsonipollis* =Tho, Ulmaceae=Ul, *Abies* =Ab, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*=CJT, *Ephedra* =Eph, *Pinus*=Pi, *Asplenium* =Asp, Cyatheaceae=Cy, *Lophosoria* =Lop, Lycopodiaceae=Ly, *Selaginella* =Se, *Triplanosporistes*=Tri

b. Travertinos Cerro Prieto.

Agavaceae=Ag, *Liliacidites*=L, Poaceae=Po, *Yuca*=Yu, Aceraceae=Ac, *Ageratina*=Age, *Alnus*=Al, Amaranthaceae=Am, *Ambrosia*=Amb, Anacardiaceae=An, Asteraceae=As, *Baculamonocolpites*=Ba, Betulaceae=Be, Brassicaceae=Bra, *Bursera fragrantissima*=Bf, *Bursera*=Bu, Caesalpinioideae=Cae, *Carya*=Ca, *Celtis*=Ce, Cyperaceae=Cy, Euphorbiaceae=Eu, Fabaceae=Fa, *Fraxinus*=Fr, *Fuchsia*=Fu, *Hedyosmum*=He, Juglandaceae=Ju, Labiatae=La, *Liquidambar*=Lq, *Mimosa*=Mi, *Momipites*=Mo, Moraceae=Mor, Myrtaceae=My, Onagraceae=On, *Quercus*=Q, Rutaceae=Ru, *Salix*=Sa, Sterculiaceae=St, Tiliaceae=Ti, *Ulmus*=Ul, Valerianaceae=Va, Vervenaceae=Ve, Zingiberaceae=Z, *Abies*=Ab, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*=CJT, *Ephedra*=Ep, *Pinus*=Pi, *Cheilanthes*=Ch, *Cyathea mexicana*=Cm, Cyatheaceae=Cya, *Laevigatosporites*=Lev, *Lophosoria*=Lop, *Lycopodium*=Ld, Lycopodiaceae=L,, Polypodiaceae=Pl, *Polypodiaeoisporites*=Ply, *Selaginella*=Se, *Stereisporites*=Ste, *Triplanosporistes*=Tri

ANEXO III. Coeficientes de correlación de Spearman r_s .

Coeficientes de correlación 2 entre la Sección VA-2 y la sección VA-3 de los lacustres Villa Alegría.

Coeficiente de correlación de Spearman r_s										
Sección 2										
	Pb-10808	Pb-10809	Pb-10810	Pb-10811	Pb-10812	Pb-10813	Pb-10814	Pb-10815	Pb-10816	Pb-10817
Pb-10818	8.58E-05	1.08E-06	0.00038049	0.00047468	5.40E-05	0.00091012	6.51E-05	6.37E-08	0.0021387	4.24E-08
Pb-10819	0.0040897	1.80E-05	3.76E-10	0.0024497	0.072698	0.010586	0.012776	0.075742	0.25875	0.0013224
Pb-10820	0.00014205	0.00037903	0.00031141	9.66E-06	0.0046937	0.00047197	6.85E-07	7.26E-05	0.0078125	0.0002
Pb-10821	0.00060217	0.0031472	0.0029575	8.56E-05	0.14549	4.04E-05	3.00E-06	0.0022009	0.032291	4.23E-05
Pb-10822	0.0013454	8.63E-06	6.45E-06	4.97E-06	0.035048	0.065917	3.95E-05	0.0036202	0.25191	0.000308
Pb-10823	0.089214	0.00052886	0.00014141	2.97E-05	0.0024104	0.012111	0.00072521	0.0037196	0.37441	0.0038665
Pb-10824	0.00013827	4.02E-07	8.34E-07	4.63E-05	3.45E-05	5.10E-06	3.18E-06	1.10E-06	0.033334	9.85E-06
Pb-10825	0.00030908	5.39E-05	3.06E-05	8.12E-06	0.01559	1.39E-05	0.00085161	0.0018041	0.013567	1.82E-06
Pb-10826	0.018215	6.60E-05	1.62E-05	0.011932	0.0062017	0.0050298	0.00519	0.0066432	0.039886	0.00052996
Pb-10827	0.021181	0.002697	2.59E-05	0.00069525	4.19E-05	0.0049427	0.00040294	0.00025358	0.0009832	0.0071065
Pb-10829	0.00011719	0.00078775	0.00072613	6.80E-06	0.030415	3.80E-07	0.010607	0.00017832	5.21E-05	5.95E-06
Pb-10830	0.028943	0.20941	0.0029194	0.21742	0.23704	0.056045	0.17417	0.3279	0.2777	0.74831
Pb-10831	0.060719	0.28334	0.0096837	0.0010892	0.039692	7.72E-05	0.051536	0.024973	0.02168	0.00037251
Pb-10832	0.00043125	0.0044683	0.0038922	1.72E-05	0.011516	7.68E-05	5.52E-06	2.71E-05	0.0038121	1.89E-05
Pb-10833	0.0083405	0.00037008	0.00016851	1.11E-05	0.018065	0.00088658	0.00069737	0.020792	0.10536	0.0020833
Pb-10834	0.010052	0.0016297	0.00059041	0.00039929	0.0043374	0.00081886	0.00013142	0.00014485	0.018175	0.00010759
Pb-10835	0.0068929	0.0009282	4.34E-08	0.0048038	0.12126	0.00027285	0.019486	0.10373	0.4521	0.0027516
Pb-10836	0.0048678	2.99E-06	0.001074	3.06E-05	0.0010659	0.0013727	3.31E-08	1.45E-05	0.012195	1.40E-05
Pb-10837	0.020583	0.053409	0.053391	0.016593	0.19131	0.035466	0.019481	0.13562	0.76758	0.0088225
Pb-10838	0.0074503	0.013075	5.27E-05	0.0023923	0.35747	0.00097588	0.0047865	0.14071	0.11533	0.028055
Pb-10839	0.66304	0.81213	0.81212	0.68837	0.5825	0.65081	0.67554	0.56114	0.57154	0.7017
Pb-10840	0.57883	0.41671	0.41668	0.07388	0.39058	0.040635	0.085706	0.55643	0.46818	0.33362
Pb-10841	0.32542	0.67715	0.67713	0.32994	0.92793	0.42796	0.33669	0.64255	0.32089	0.24702
Pb-10842	0.53531	0.0064129	0.73533	0.092634	0.0040795	0.0027948	0.19318	0.0051465	0.0037423	0.00031684

ANEXO IV. Lista de taxa recuperados de rocas sedimentarias de cuencas del centro del país que fueron incluidos en el análisis de correlación de cuencas en este estudio. **PS**= Paraje Solo (Veracruz), **S**= Simojovel (Chiapas), **TR**=Formación Pie de Vaca (Tepexi de Rodríguez, Puebla), **EC**=El campanario (Puebla), **FT**=Formación Tehuacán (Puebla), **FM**=Formación Metztlán (Hidalgo), **P**=Pichucalco (Chiapas), **FC**=Formación Cuayuca (Puebla), **VA**=lacustres Villa Alegría (Puebla), **CP**= travertinos Cerro Prieto (Oaxaca), **FI**=Formación Ixtapa (Chiapas), **FQ**=Formación la Quinta (Chiapas).

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
<i>Abies</i> sp.	⊙		⊙				⊙		⊙	⊙		
<i>Acacia</i> sp.	⊙	⊙	⊙		⊙	⊙	⊙	⊙	⊙			⊙
Acanthaceae			⊙									
<i>Acer</i> sp.							⊙					⊙
Aceraceae										⊙		
<i>Aesculus</i> sp.							⊙					
Agavaceae			⊙		⊙				⊙	⊙		
<i>Ageratina</i> sp.										⊙		
<i>Agloeredia</i> sp.			⊙					⊙				
<i>Aguiaria</i> sp.		⊙										
<i>Alchornea</i> sp.	⊙						⊙	⊙				⊙
<i>Alibertia</i> sp.	⊙											
<i>Allophylus</i> sp.	⊙											
<i>Alnipollenites</i> sp.				⊙								
<i>Alnus</i> sp.	⊙				⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		⊙
<i>Alsophilla</i> sp.	⊙											
Amaranthaceae	⊙		⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		⊙
<i>Ambrosia</i> sp.										⊙		
Anacardiaceae		⊙	⊙	⊙	⊙	⊙			⊙	⊙		
<i>Annona</i> sp.							⊙	⊙				
<i>Anthoceros</i> sp.								⊙				
Apocynaceae									⊙			
<i>Arecipites</i> sp.					⊙			⊙				⊙
<i>Arimeria</i> sp.			⊙									
<i>Armeria</i> sp.								⊙				
<i>Asplenium</i> sp.							⊙		⊙			⊙
Asteraceae	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		⊙	⊙		
<i>Astrocarium</i> sp.	⊙											
<i>Attalea</i> sp.	⊙											
<i>Ayenia</i> sp.							⊙				⊙	
<i>Baculamonomolpites</i> sp.										⊙		
<i>Betula</i> sp.			⊙		⊙	⊙						
Betulaceae				⊙	⊙				⊙	⊙		
Bignoniaceae			⊙		⊙				⊙			

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
Bombacaceae			●					●	●			
<i>Bombax</i> sp.							●					●
Boraginaceae			●									
<i>Borreria</i> sp.	●											
<i>Brahea</i> sp.	●											
Brassicaceae				●					●	●		
<i>Bravaisia</i> sp.	●											
Bromeliaceae											●	
<i>Buettneria</i> sp.	●											
<i>Bursera</i> sp.	●		●	●	●		●	●	●	●		
<i>Bursera fragrantissima</i>											●	
Cactaceae					●				●			
Caesalpiinoideae		●	●		●					●		
<i>Calliandra</i> sp.					●							
<i>Camaronosporties</i>					●							
Campanulaceae					●							
<i>Carya</i> sp.			●		●	●	●	●	●	●		
Caryophyllaceae			●									
<i>Casearia</i> sp.	●											
<i>Cassia</i> sp.							●					
<i>Castanea</i> sp.			●				●					
<i>Casuarinidites</i> sp.								●				●
<i>Catitipollis</i> sp.			●									
<i>Catopsis</i> sp.							●				●	
<i>Cedrela</i> sp.	●	●					●					
<i>Cedrus</i> sp.							●					●
<i>Celtis</i> sp.	●							●	●	●		●
<i>Ceratopteris</i> sp.	●	●										
<i>cf. Antrophyum</i> sp.		●										
<i>cf. Bredemeyera</i> sp.	●											
<i>cf. Paullinia</i> sp.	●											
<i>cf. Securidaca</i> sp.	●											
<i>Chamaedorea</i> sp.	●											
<i>Cheilanthes</i> sp.?										●		
<i>Cicatricosisporites</i>					●			●				●
<i>Cupressus-Juniperus-Taxodium</i>			●	●	●	●	●	●	●	●		
Clethraceae			●									
<i>Clethra</i> sp.												●
<i>Cleyera</i> sp.	●											
<i>Coccoloba</i> sp.	●						●					
Combrataceae					●							

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
<i>Comocladia</i> sp.	●											
Convolvulaceae					●							
<i>Corsinipollenites</i> sp.					●			●				
<i>Corsinipollis</i> sp.			●									
<i>Corylus</i> sp.			●				●					●
<i>Cretacopsisporites</i> sp.			●									
<i>Cricotriporites</i> sp.					●							
<i>Croton</i> sp.					●							
<i>Crudia</i> sp.		●										
<i>Cupania</i> sp.	●											
<i>Cuphea</i> sp.	●						●					●
<i>Cupuliferoidaepollenites</i> sp.					●							
Cyatheaceae					●	●	●		●	●		
<i>Cyathea</i> sp.	●	●	●					●			●	●
<i>Cyathea mexicana</i>										●		
<i>Cycadoporytes</i> sp.							●					
Cyperaceae	●		●			●						
<i>Cyperaceae</i> ?										●		
<i>Daeridium</i> sp.			●									
<i>Daphnopsis</i> sp.	●											
<i>Dartenia</i> sp.			●									
<i>Deltoidospora</i> sp.								●				
<i>Desmanthus</i> sp.	●											
<i>Dichapetulum</i> sp.	●											
<i>Dicranopteris</i> sp.	●											
<i>Drasera</i> sp.			●									
<i>Engelhardtia</i> sp.	●						●				●	●
<i>Eperua</i> sp.											●	
<i>Ephedra</i> sp.			●		●		●	●	●	●		
<i>Equisetum</i> sp.							●					●
<i>Erdmonipollis</i> sp.			●									
Ericaceae		●										
<i>Eucomia</i> sp.			●					●				
<i>Eugenia/Myrcia</i>	●	●					●					●
<i>Euphorbia</i> sp.			●									
Euphorbiaceae					●					●		
Fabaceae		●		●	●	●			●	●		
Fabaceae			●					●				

(Continua)

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
<i>Faramea</i> sp.	⊙						⊙					
<i>Ficus</i> sp.								⊙				⊙
<i>Fraxinus</i> sp.				⊙	⊙		⊙		⊙	⊙		⊙
<i>Fuchsia</i> sp.										⊙		
Gesneriaceae			⊙									
Poaceae	⊙			⊙	⊙	⊙	⊙	⊙			⊙	⊙
<i>Guarea</i> sp.	⊙	⊙					⊙					
<i>Gustavia</i> sp.	⊙											
<i>Hampea/Hibiscus</i> sp.	⊙											
<i>Hedyosmum</i> sp.	⊙						⊙		⊙	⊙		
<i>Heliocarpus</i> sp.			⊙					⊙				
<i>Hemitelia</i> sp.	⊙											
<i>Ilex</i> sp.	⊙	⊙	⊙				⊙				⊙	⊙
<i>Iresine</i> sp.	⊙											
Isoetaceae			⊙									
<i>Jamesonia</i> sp.												⊙
Juglandaceae		⊙							⊙	⊙		
<i>Juglans</i> sp.	⊙		⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙				⊙
<i>Justicia</i> sp.	⊙											
<i>Karlistroemia</i> sp.				⊙								
Labiatae			⊙						⊙	⊙		
<i>Laertia</i> sp.	⊙											
<i>Laevigatosporistes</i> sp.								⊙				
<i>Laevigatosporites</i> sp.			⊙				⊙			⊙		
<i>Leguncularia</i> sp.	⊙											
<i>Leiotrilestes</i> sp.							⊙	⊙				
Liliaceae			⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙
<i>Liquidambar</i> sp.	⊙		⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		⊙
<i>Lomariopsis</i> sp.	⊙											
<i>Lophosoria</i> sp.									⊙	⊙		
<i>Ludwigia</i> sp.	⊙											
<i>Lusatisporistes</i> sp.					⊙							
Lycopodiaceae									⊙	⊙		
<i>Lycopodium</i> sp.	⊙						⊙	⊙				⊙
<i>Lycopodium</i> sp.										⊙		
<i>Lygodium</i> sp.							⊙					⊙
Malpighiaceae	⊙		⊙					⊙				
<i>Malpighia</i> sp.					⊙							⊙
Malvaceae			⊙		⊙	⊙						
<i>Margocolporites vanwijhei</i>								⊙				
<i>Matayba</i> sp.	⊙											

(continua).

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
Melastomataceae					●							
<i>Meliosma</i> sp.	●						●					
<i>Mimipites coryloides</i>								●				
<i>Mimosa</i> sp.	●				●	●	●	●	●	●		
<i>Momipites</i> sp.			●	●	●				●	●		
<i>Momipites microcoryphaceus</i>								●				
Moraceae			●	●	●	●			●	●		
<i>Mutisiapollis</i> sp.								●				
<i>Myrica</i> sp.	●						●					
Myrtaceae		●	●	●	●	●		●	●	●		●
Nyctaginaceae					●	●						
<i>Nypa</i> sp.							●					●
<i>Nyssa</i> sp.							●					
Onagraceae				●	●				●	●		
Osmundaceae					●							
<i>Pachira</i> sp.		●										
Palmae	●	●	●		●							
<i>Pandanus</i> sp.			●									
<i>Passiflora</i> sp.	●						●					
<i>Pelliciera</i> sp.		●					●				●	●
<i>Picea</i> sp.	●	●	●				●					
<i>Pinus</i> sp.	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Piperaceae				●								
<i>Pityrogramma</i> sp.	●											
<i>Platanus</i> sp.			●		●		●	●				
<i>Platycarya</i> sp.							●					
Poaceae									●	●		
<i>Podocarpus</i> sp.	●	●	●		●		●					
Polemoniaceae					●							
<i>Poligonum</i> sp.									●			
<i>Polygala</i> sp.							●					●
<i>Polygalacidites</i> sp.								●				
Polygonaceae			●		●	●						
Polypodiaceae			●	●	●	●	●			●		
<i>Polypodiaeoisporites</i> sp.										●		
<i>Polypodium</i> sp.					●						●	
<i>Populus</i> sp.	●						●	●				
Portulacaceae			●									
<i>Protium</i> sp.	●											
<i>Psilotum</i> sp.	●											
<i>Pteris</i> sp.	●	●					●				●	●

(Continua)

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
<i>Quercus</i> sp.	◉		◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉		◉
<i>Rajania</i> sp.	◉											
<i>Reevesia</i> sp.								◉				
<i>Revexia</i> sp.			◉									
<i>Rhamnus</i> sp.							◉	◉				
<i>Rhizophora</i> sp.	◉	◉					◉				◉	◉
<i>Rhubamdenia</i> sp.			◉									
<i>Riccia</i> sp.					◉							
Rosaceae			◉		◉							
Rubiaceae					◉				◉			
<i>Rugubivesiculites</i> sp.			◉									
Rutaceae			◉							◉		
<i>Sagitaria</i> sp.			◉									
<i>Salix</i> sp.							◉	◉	◉	◉		◉
Sapindaceae			◉		◉			◉				
<i>Sapotaceae</i>			◉									
Scrophulariaceae			◉									
<i>Selaginella</i> sp.	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉	◉
<i>Serjania</i> sp.	◉						◉					
<i>Smilax</i> sp.	◉						◉					
Solanaceae			◉									
Sparganiaceae					◉							
<i>Spathiphyllum</i> sp.	◉											
<i>Sphaeropteris/Trichipteris</i> sp.		◉					◉	◉				◉
<i>Sphagnum</i> sp.			◉									
<i>Sphemum</i> sp.							◉					
Sterculeaceae					◉				◉	◉		
<i>Stereisporites</i> sp.										◉		
<i>Stereisporites</i> sp.					◉							
<i>Striatopollis</i> sp.					◉							
<i>Struthanthus</i> sp.	◉						◉					
<i>Symphonia</i> sp.	◉											
<i>Terebrania</i> sp.	◉											
<i>Terminalia</i> sp.					◉							
<i>Tillandsia</i> sp.											◉	
Tiliaceae									◉			◉
<i>Thomsonipollis</i>							◉	◉	◉			
<i>Tillandsia</i> sp.							◉					

(Continua)

	PS	S	TR	EC	FT	FM	P	C	VA	CP	FI	FQ
<i>Tournefortia</i> sp.	⊙											⊙
<i>Tralictum</i> sp.	⊙											
<i>Triplanosporistes</i> sp.									⊙	⊙		
<i>Tubifloridites</i> sp.								⊙				
<i>Turnefortia</i> sp.							⊙					
<i>Typha</i> sp.			⊙	⊙				⊙				
Ulmaceae			⊙						⊙			
<i>Ulmus</i> sp.	⊙				⊙		⊙	⊙		⊙		⊙
Urticaceae			⊙									
<i>Utricularia</i> sp.	⊙											
Valerianaceae										⊙		
Vervenaceae?										⊙		
Vitaceae					⊙							
Vitariaceae		⊙										
<i>Yuca</i> sp.?										⊙		
Zingiberaceae?										⊙		

(Finaliza).