

# Palinoflora del Plioceno-Pleistoceno recuperada de los travertinos Villa Alegría y Cerro Prieto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México

Sara Rosales-Torres<sup>1\*</sup>, Elia Ramírez-Arriaga<sup>2</sup>, Angélica Martínez-Bernal<sup>1</sup>,  
María del Rocío Zarate-Hernández<sup>1</sup>, Alfonso Valiente-Banuet<sup>3,4</sup> y Antonio Zoilo Márquez-García<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, San Rafael Atlixco No. 186, Del. Iztapalapa, C.P. 09340, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación Científica S/N, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

<sup>3</sup> Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior Universitario, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

<sup>4</sup> Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Cultural Universitario, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

<sup>5</sup> Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, San Rafael Atlixco No. 186, Del. Iztapalapa, C.P. 09340, Ciudad de México, México.

\*rosalestorressara@gmail.com

## RESUMEN

Los conjuntos paleopalinológicos del Plioceno-Pleistoceno de los sedimentos lacustres Villa Alegría (ubicados al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán) y del travertino Cerro Prieto (ubicado al sur del valle) revelan una alta diversidad de taxa. Los análisis estadísticos multivariados de conglomerados y componentes principales (ACP) muestran claras agrupaciones de elementos florísticos, los cuales sugieren que durante el Plioceno-Pleistoceno la vegetación estaba integrada a nivel regional por un bosque mesófilo de montaña (posiblemente con un sotobosque rico en Cyatheaceae), bosque de pino-encino, bosque de galería y chaparral, así como bosque tropical caducifolio. Durante el Pleistoceno, las condiciones climáticas al sur del Valle de Tehuacán-Cuicatlán fueron ligeramente más húmedas que al norte durante el Plioceno, como lo confirman los conjuntos paleopalinológicos recuperados del travertino Cerro Prieto. La vegetación en el valle se distribuía a través de un gradiente altitudinal de humedad generado por su topografía. Con base en estudios geológicos previos, el ambiente de sedimentación inferido para el travertino de Villa Alegría fue un lago saturado de carbonatos de calcio provenientes de la Sierra Mazateca y el travertino Cerro Prieto fue una zona de inundación en donde probablemente se acumularon aguas enriquecidas en carbonatos de calcio provenientes de la Formación Zapotitlán. Por biozonas de abundancia, se observó una fuerte correlación entre los sedimentos lacustres Villa Alegría y el travertino Cerro Prieto.

Palabras clave: reconstrucción paleoflorística; polen; travertino; sedimentos lacustres; Plioceno-Pleistoceno; Valle de Tehuacán-Cuicatlán; México.

## ABSTRACT

Using standard methods, the Pliocene-Pleistocene paleopalynological assemblages recovered from both the Villa Alegría lacustrine sediments in northern Tehuacán-Cuicatlán Valley (TCV) and the Cerro Prieto

travertine in the southern portion of the TCV exhibited high taxa diversity. Clear groupings of floristic elements were observed in cluster and multivariate principal components analysis (PCA), suggesting that during the Pliocene-Pleistocene the regional vegetation comprised cloud forest (possibly containing undergrowth rich in Cyatheaceae), pine-oak forest, gallery forest, mexical and tropical deciduous forest. For the Pleistocene, paleopalynological assemblages recovered from the Cerro Prieto travertine suggest that climatic conditions were slightly colder and more humid. The distribution of vegetation harbored by the TCV followed an altitudinal moisture gradient caused by the topography. Based on previous geological studies, the sedimentation environment inferred for Villa Alegría lacustrine sediments was a lake saturated in calcium carbonate sourced from the Sierra Mazateca, while that of the Cerro Prieto travertine was a flood zone in which carbonate-saturated waters from the Zapotitlán Formation accumulated. Based on biozone abundance, strong correlation between Villa Alegría lacustrine sediments and the Cerro Prieto travertine was observed.

Key words: palaeofloristic reconstruction; pollen; travertine; lacustrine sediments; Pliocene-Pleistocene; Tehuacán-Cuicatlán Valley; Mexico.

## INTRODUCCIÓN

La comprensión del origen de la flora mexicana requiere del entendimiento de los procesos históricos que han determinado su evolución y distribución a través del tiempo, así como los procesos biogeográficos que han influido en la especiación, la extinción y la migración (Wiens y Donoghue, 2004; Wiens y Graham, 2005; Valiente-Banuet *et al.*, 2006). A lo largo del tiempo geológico, las floras del planeta se han modificado constantemente (Barron, 2003) debido a eventos tectónicos y climáticos cambiantes, especialmente durante el Cenozoico, periodo en el que el clima no solo ha seguido una tendencia general hacia ambientes más secos, misma que se incrementó a finales del Neógeno, sino que además ha mostrado una creciente variabilidad que culmina

con amplios cambios climáticos ocurridos durante el Cuaternario (Zachos, 2001; Beerling y Royer, 2011). Estos eventos han contribuido al recambio y mezcla de especies hasta conformar las floras actuales (Ackerly, 2003; Valiente-Banuet *et al.*, 2006; Canul-Montañez, 2008). Esta mezcla quedó constituida, por una parte, por linajes antiguos que evolucionaron durante el Paleógeno/Neógeno (Rzedowski, 1978) como plantas suculentas (Arakaki *et al.*, 2011, Hernández-Hernández *et al.*, 2014), leguminosas (Käss y Wink, 1996; Pennington *et al.*, 2000, 2004), compuestas (Crisci *et al.*, 2003) y burseras (Becerra 2005), entre otros grupos, así como por taxa que evolucionaron en el Cuaternario (Valiente-Banuet *et al.*, 2006). Los estudios palinológicos en rocas del Paleógeno/Neógeno han relacionado los cambios climáticos con la distribución de los taxa reconstruyendo la paleoflora y han permitido conocer algunos aspectos de los procesos históricos mencionados previamente (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Arriaga, 2005; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014), además, los estudios paleopalínológicos permiten realizar correlaciones estratigráficas entre unidades litológicas, aportando información valiosa para inferir los ambientes sedimentarios.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) es la zona semiárida más meridional del país (Dávila-Aranda *et al.*, 2002; SEMARNAT, 2013) y es considerada como uno de los centros de biodiversidad más importantes del hemisferio occidental bajo este régimen climático (UICN, 1990; Casas *et al.*, 2001; Dávila-Aranda *et al.*, 2002; Méndez-Larios *et al.*, 2005; Lira *et al.*, 2009; Dryflor *et al.*, 2016) con un total de 2,686 especies vegetales (Dávila-Aranda *et al.*, 1993) y alto grado de endemismo (Smith, 1965; Dávila-Aranda *et al.*, 1993, 2002; Bravo-Hollis y Scheinvar, 2002; Méndez-Larios *et al.*, 2004; Dryflor *et al.*, 2016). Entender el origen de su alta diversidad es un tema central que requiere reconstruir los procesos históricos biogeográficos, con énfasis en determinar las condiciones ambientales pasadas que determinaron la especiación, la extinción y la migración de especies (Rzedowski, 1978; Wiens y Donoghue, 2004; Wiens y Graham, 2005; Stephens y Wiens, 2009). Un estudio previo indica que el VTC ha mantenido una alta diversidad vegetal desde el Mioceno medio (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014), presentándose una flora genérica muy similar a la actual. Con base en la identificación de elementos vegetales indicadores, se pudo inferir la presencia de vegetación templada como el bosque mesófilo de montaña por la presencia de *Betula*, *Momipites* sp.

(*Alfaroa-Engelhardia-Oreomunnea*), *Liquidambar* y *Podocarpus*, así como el bosque de pino-encino por los géneros *Pinus* y *Quercus*, el matorral esclerófilo perennifolio (mexical) por la presencia de taxones como *Fraxinus*, *Quercus*, *Rhus* y Rosaceae, así como el bosque tropical caducifolio con *Acacia*, Burseraceae, Cactaceae, *Caesalpinia*, *Calliandra* y Euphorbiaceae. La alta diversidad de los taxa observados en la Formación Tehuacán sugiere que el valle ha conservado hasta el presente un alto porcentaje de elementos del Neógeno.

En el presente trabajo se hace un análisis paleopalínológico de los conjuntos recuperados del Plioceno-Pleistoceno de los sedimentos lacustres Villa Alegría ubicados al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y del travertino Cerro Prieto localizado al sur del valle, para inferir el clima y los tipos de vegetación, apoyados en diversos análisis estadísticos. Asimismo, con base en el estudio geológico realizado por Dávalos-Álvarez (2006) se elaboraron modelos sobre el ambiente sedimentario, aunado a la reconstrucción de las paleocomunidades a través de un gradiente altitudinal, proponiéndose la posible continuidad de los ecosistemas hasta el presente en esta región.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC) (Figura 1) es una semifosa o depresión tectónica producto de la deformación por extensión asociada a la Falla de Oaxaca, uno de los tres sistemas de fallas principales del sur de México, que incluye la porción sur del Estado de Puebla, así como el norte y centro del Estado de Oaxaca. Esta falla es producto de una cabalgadura provocada por la yuxtaposición de los terrenos Zapoteco y Cuicateco (Ortega-Gutiérrez, 1981; Ortega-Gutiérrez *et al.*, 1990), que se activó durante el Jurásico Medio, el Cretácico Temprano (Alaniz-Álvarez, 1996) y durante el Cenozoico como falla normal, (Centeno-García, 1988; Dávalos-Álvarez, 2006). El VTC (Figura 1) se extiende con dirección NW-SE, presentando altitudes promedio de 1,500 m s.n.m., estando rodeado por las sierras Mixteca al este, Mazateca al oeste, Juárez al sur y Tecamachalco al norte, con una longitud aproximada de 100 km y un ancho de 10 a 20 km (Dávalos-Álvarez, 2006). El régimen de extensión provocado por la falla dio lugar a cuatro pulsos sedimentarios que permitieron

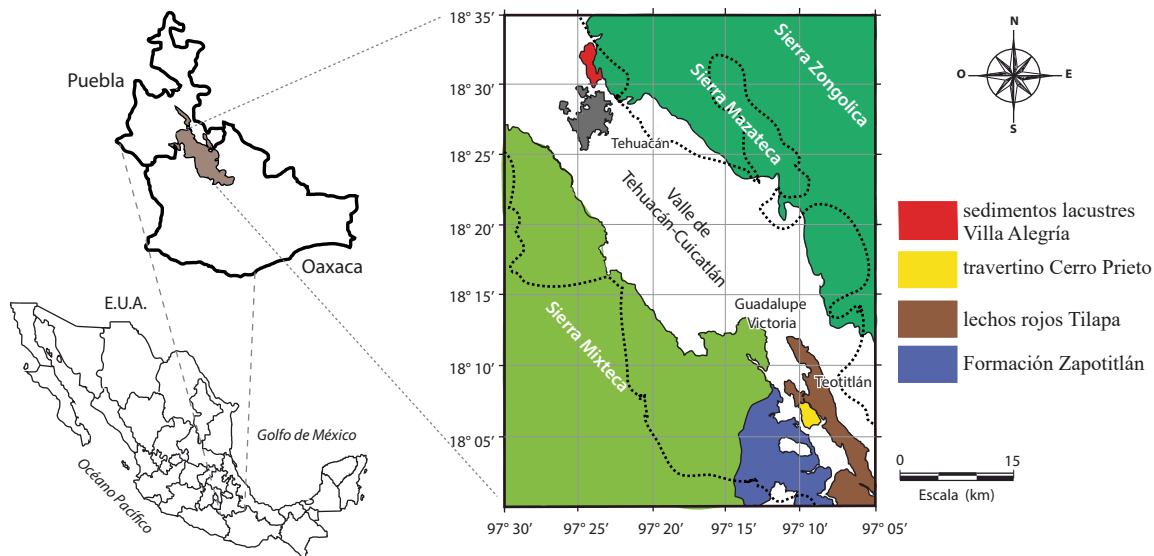


Figura 1. Localización de los sedimentos lacustres Villa Alegría y del travertino Cerro Prieto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (México).

la formación de rocas cenozoicas, las cuales constituyen el principal relleno del valle. El primer pulso marcó el inicio de la extensión en el Eoceno temprano; el segundo pulso ocurrió del Eoceno medio al Oligoceno durante la propagación de la falla; mientras que el tercer pulso se generó del Eoceno tardío al Oligoceno tardío, finalizando con el depósito de la Formación Tehuacán del Mioceno medio. Por último, el cuarto pulso fue el resultado del crecimiento de la falla durante el Mioceno temprano-Pleistoceno y afectó a los sedimentos de origen lacustre del Neógeno-Cuaternario (Dávalos-Álvarez, 2006; Dávalos-Álvarez et al., 2007), mismos que son objeto de estudio en el presente trabajo y que han sido descritos geológicamente y nombrados informalmente por Dávalos-Álvarez (2006) y Dávalos-Álvarez et al. (2007) como “sedimentos lacustres Villa Alegre” y “travertino Cerro Prieto” (Figuras 2a y 2b).

Los sedimentos lacustres Villa Alegre se localizan al norte del Valle, en el municipio de Santiago Miahuatlán (Puebla) a 18° 30' 53.8" de latitud N, 97° 24' 30.1" de longitud W y 1,732 m s.n.m. (Figura 2a). El travertino Cerro Prieto se ubica al sur del Valle, en el Municipio de Teotitlán de Flores Magón (Oaxaca) a 18° 05' 90.8" de latitud N y 97° 09' 24.7" de longitud W y 1,000 m s.n.m. (Figura 2b). Ambas unidades litoestratigráficas son de travertino que contrastan en coloración: los sedimentos lacustres Villa Alegre, con espesores que varían de 5 a 7 metros, presentan tonos amarillos e intemperizan a color crema, mien-

tras que en Cerro Prieto, donde se observaron espesores que alcanzan hasta 35 metros, el travertino es de color rojizo e intemperiza a tonos crema (Dávalos-Álvarez et al., 2007). De acuerdo con la clasificación de Pentecost y Viles (1994) los travertinos de ambas unidades son autóctonos (*in situ*).

**Edad de los sedimentos lacustres Villa Alegre y del travertino Cerro Prieto**

El travertino de Villa Alegre se interdigita con la parte superior de los sedimentos lacustres Altepexi del Mioceno medio-Pleistoceno, constituyendo una facie lateral superior, e infrayace al conglomerado Teotitlán del Pleistoceno. Por su posición estratigráfica, Dávalos-Álvarez (2006) asignó al travertino de Villa Alegre una edad tentativa del Plioceno-Pleistoceno. Para el travertino Cerro Prieto que aflora al poniente del VTC, Dávalos-Álvarez (2006) sugirió una edad del Pleistoceno, basado en que suprayace a los sedimentos lacustres Altepexi del Mioceno medio-Pleistoceno y subyace al basalto Cuayucatepec del Pleistoceno. Además, observó que algunas capas del travertino de San Antonio Texcala, localizado al sur poniente del valle, con una edad de 52 ± 5 ka determinada por el método U/Th (Michalzik et al., 2001) son similares al travertino Cerro Prieto y se consideró dicha edad como un argumento adicional para asignar la edad del Pleistoceno al travertino Cerro Prieto.

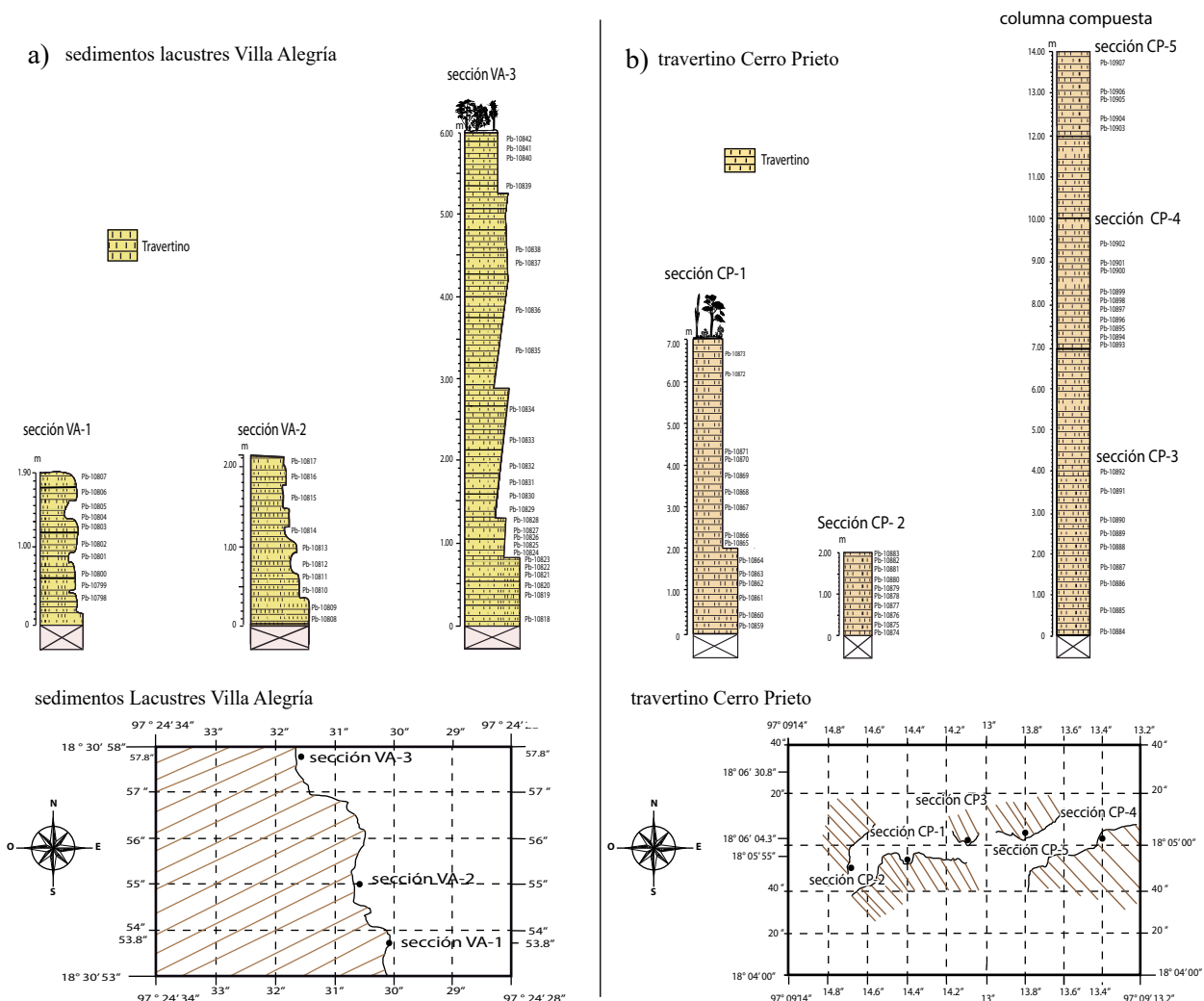


Figura 2. Localización geográfica y columnas estratigráficas de los perfiles muestreados: a) sedimentos lacustres Villa Alegre, b) travertino Cerro Prieto.

## Trabajo de campo y de laboratorio

En los sedimentos lacustres Villa Alegría (VA) (Figura 1) se colectaron un total de 45 muestras de tres secciones laterales (VA-1, VA-2 y VA-3) (Figura 2a), mientras que en el travertino Cerro Prieto (CP) (Figura 1) se colectaron 49 muestras en cinco secciones (CP-1, CP-2, CP-3, CP-4 y CP-5) (Figura 2b) y se formó una columna compuesta con las últimas tres secciones (CP-3, CP-4 y CP-5). Las potencias de las secciones estudiadas son: VA-1= 1.9 m, VA-2= 2.3 m, VA-3= 6 m; CP-1= 7 m, CP-2= 2 m, CP-3= 4 m, CP-4= 3 m y CP-5= 2 m. El tamaño de las secciones se basó en la accesibilidad del sitio de colecta en el campo. Todas las muestras de travertinos fueron procesadas en el Laboratorio de Paleopalínología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el método estándar de extracción de palinomorfos fósiles que consistió en someter 150 g de muestra al tratamiento con ácidos fuertes (HCl y HF) para eliminar carbonatos y silicatos (Traverse, 2007). Las laminillas permanentes en bálamo de Canadá fueron incorporadas a la colección Palinológica del Instituto de Geología de la UNAM. Los granos de polen y esporas fueron identificados utilizando literatura especializada.

## Análisis paleopalínológico

Se realizaron descripciones morfológicas y conteos de los palinomorfos fósiles recuperados, empleando un microscopio óptico ZEISS Axiolab. Cada palinomorfo fue fotografiado con cámara digital AxioCam-ICcl Zeiss y la imagen fue capturada con el software AxioVisión Rel. 4.8.2. Se revisaron un total de 256 preparaciones y se contaron entre 20 y 244 granos de polen y esporas por muestra. Adicionalmente se obtuvieron las frecuencias absolutas de los taxa por muestra.

La reconstrucción de las paleocomunidades a partir de los conjuntos palinológicos se realizó con base en el actualismo biológico, es decir, tomando de referencia las formas de vida de las plantas actuales, particularmente de taxa indicadores o representativos de cada tipo de vegetación; para la interpretación se recurrió a estudios florísticos y fitogeográficos de la vegetación de México. La interpretación de los paleoclimas se realizó asumiendo que los taxa fósiles estuvieron asociados a climas semejantes a aquellos en los que actualmente se distribuyen, dando por sentado que las tolerancias climáticas de los taxa actuales son el estado final de una secuencia que incluye las tolerancias de sus formas ancestrales (Spicer, 1981) y que los linajes conservan esa tolerancia porque la selección natural estabiliza sus caracteres (Hickey, 1977). Para sugerir los climas se utilizó el sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (2004).

## Análisis estadísticos

### Diversidad de taxa y multivariado

Con los datos obtenidos del análisis paleopalínológico se calcularon la riqueza de taxa (S), el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Shannon, 1948) y el índice de equidad ( $J'$ ) de Pielou (1977). Todos los cálculos de diversidad se llevaron a cabo utilizando el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby y Henderson, 2007). Los gráficos se elaboraron con el software PAST (Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis) versión 2.14 (Hammer *et al.*, 2001). El programa TILIA Graphics (Grimm, 1997) permitió elaborar gráficos de los conjuntos paleopalínológicos de cada sección, así como realizar el análisis CONISS (Análisis de conglomerados por el método de incremento de la suma de cuadrados constreñida) con base en las frecuencias absolutas (determinadas por el software) de los taxa recuperados de las secciones estudiadas. Adicionalmente, se obtuvo un dendrograma con un análisis de conglomerados integrando todos los

datos paleopalínológicos que se consiguieron de las ocho secciones, con el objetivo de encontrar agrupaciones naturales de los taxa recuperados de los sedimentos lacustres Villa Alegría y el travertino Cerro Prieto. Para ello se utilizaron matrices de presencia-ausencia con el método del algoritmo Ward constreñido, con los parámetros  $\alpha = 0.50$ ,  $\beta = 0.50$ ,  $\gamma = 0.90$ . La escala del método empleada fue la desviación estándar. La línea de corte para establecer el número de grupos analizados se determinó donde comienzan a producirse los saltos más bruscos en las distancias entre los grupos. De igual manera, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP), que se basó en matrices de presencia-ausencia de varianza-covarianza con desviación estándar y escala del método de Eigenvalores. Los gráficos corresponden a la representación de los componentes PC1 vs. PC2. Se utilizó para los análisis el software PAST (Paleontological Statistics Software Package For Education and Data Analysis) versión 2.14 Hammer *et al.*, 2001). Se realizó un ACP de las muestras de ambas secciones para observar sus agrupaciones utilizando el Paquete Estadístico Multivariado (MVSP 3.2, Kovach, 2003).

### Ambiente sedimentario y correlación estratigráfica

Para elaborar los modelos del ambiente sedimentario se consideró: las observaciones en campo, los estudios geológicos realizados en el área por Dávalos-Álvarez (2006), así como la información aportada por los conjuntos paleopalínológicos. El criterio que se empleó para hacer la correlación estratigráfica fue establecer biozonas de abundancia que, de acuerdo con Boggs (2006), corresponden a zonas donde los taxa son más abundantes dentro de la columna estratigráfica y cuya identidad se establece con base al taxón predominante con más del 30% para muestras donde se contabilizaron más de cien palinomorfos terrestres. Adicionalmente, se realizó un ACP para todas las muestras de ambas localidades con el fin de apoyar la correlación por biozonas de abundancia.

## RESULTADOS

### Análisis de los conjuntos paleopalínológicos y su diversidad

#### Villa Alegría

En la localidad de los sedimentos lacustres Villa Alegría (VA, secciones VA1-VA3) las 45 muestras de travertino recolectadas fueron positivas y 11 de ellas contuvieron más de 100 granos de polen y esporas de pteridofitas. Se recuperaron en total 18,618 palinomorfos bien preservados, de los cuales 2,411 fueron granos de polen y esporas, y el resto correspondió a esporas de hongos y algas. En la sección VA-1 se recuperaron 233 granos de polen y esporas, 829 en la sección VA-2, en tanto que en la sección VA-3 se recuperaron 1,349 (Tabla 1, Figuras 3-9). El 40 % de las muestras ( $n=18$ ) contuvieron entre 80 y 185 granos de polen y pteridofitas, el 14 % de las muestras ( $n=6$ ) contuvieron entre 50 y 80 granos de polen y pteridofitas y el resto ( $n=21$ ) contuvieron menos de 50 granos de polen y pteridofitas. En la sección VA-1 se recuperaron 233 palinomorfos que corresponden a 38 taxa en 10 muestras (Tabla 1); la riqueza de taxa (S) varió de 4 a 17, con un índice de diversidad ( $H'$ ) entre 1 y 2.7 y un índice de equidad ( $J'$ ) que fluctuó entre 0.3 y 0.7 (Figura 6). En esta sección destaca la abundancia de Asteraceae, Anacardiaceae y *Bursera* spp. Otros elementos florísticos representativos de los conjuntos paleopalínológicos fueron: *Alnus* sp., Betulaceae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium* sp., Fabaceae y *Liquidambar* sp. (Figura 3-9; Tabla 1). En la sección VA-2 se recuperaron 829 palinomorfos de 47 taxa en 10 muestras, destacando *Alnus* sp., Amaranthaceae, Asteraceae, *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., y *Pinus* sp. (Figura 3). La riqueza de taxa S varió entre 6 y 27,  $H'$  se registró entre 1.6 y 3 y  $J'$  varió entre 0.4 y 0.8

Tabla 1. Conjuntos paleopalinológicos recuperados de los sedimentos lacustres Villa Alegría y del travertino Cerro Prieto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Taxa	Localidad: Sección analizada:	Villa Alegría			Cerro Prieto				
		VA-1	VA-2	VA-3	CP-1	CP-2	CP-3	CP-4	CP-5
<b>Angiospermas</b>									
<b>Liliopsida</b>									
Agavaceae (4)		○		○	○		○		
Liliacites spp. (6)			○	○	○		◐	○	○
Monosulcites spp. (5)		○		○			○		
Poaceae		○	◐	○	◐	○	○	○	◐
Yucca sp.						○			○
<b>Incertae sedis</b>									
Baculamonocolpites sp.								○	
<b>Magnoliopsida</b>									
Acacia sp.			○						
Aceraceae							○		
Ageratina sp.								○	
Alnus sp.		◐	●	□	◐	◐	●	◐	◐
Amaranthaceae (10)		○	◐	◐	◐		◐	○	◐
Ambrosia sp.								○	
Anacardiaceae (5)		◐	◐	◐	◐	◐	◐	○	○
Apocynaceae				○					
Asteraceae (6)		◐	●	◐	●	○	●	○	◐
Betulaceae		◐	◐	◐	○	◐	◐	◐	◐
Bignoniaceae				○					
Bombacaceae		○							
Brassicaceae				○					○
Bursera fragrantissima									○
Bursera spp. (2)		◐	○	○		○	◐	○	
Cactaceae-tricolpada		○							
Caesalpinioideae							○		
Carya sp.				○			○	○	○
Celtis sp.		○	○		○			○	○
Cyperaceae							○		
Euphorbiaceae					◐		○		
Fabaceae (18)			◐	◐	●	○	◐	◐	○
Fraxinus sp.		◐	□	□	●	□	●	◐	◐
Fuchsia sp.					○				
Hedyosmum spp. (2)			○	○			○	○	
Juglandaceae			○	○			○		
Lamiaceae				○				○	
Liquidambar sp.		○	○	◐	◐	◐	◐	◐	◐
Mimosa spp. (2)			○				○		
Momipites sp.		○	◐	○	○		◐	○	○
Moraceae spp. (4)		○	○	○	○		○		○
Myrtaceae spp. (4)		○	◐	◐	◐	○	◐	○	
Onagraceae		○	○	◐	○	○	◐		○
Polygonum sp.				○					
Quercus sp.		○	●	●	◐	◐	●	◐	◐
Rubiaceae				○					
Rutaceae								○	
Salix sp.		○	○	○				○	
Sterculiaceae		○	○	○			○	○	

Nota: Granos de polen contados por sección: ○ = 1 a 10, ◐ = 11 a 20, ◑ = 21 a 50, ● = 51 a 100, □ = 100 a 150, ■ > 200.

continúa

Tabla 1 (cont.). Conjuntos paleopalínológicos recuperados de los sedimentos lacustres Villa Alegría y del travertino Cerro Prieto en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Taxa	Localidad: Sección analizada:	Villa Alegría			Cerro Prieto				
		VA-1	VA-2	VA-3	CP-1	CP-2	CP-3	CP-4	CP-5
<b>Magnoliopsida (cont.)</b>									
<i>Thomsonipollis</i> sp.			○						
Tiliaceae			○		○				
Ulmaceae									
<i>Ulmus</i> sp.							○		
Valerianaceae							○		
Verbenaceae								○	
Zingiberaceae									○
<b>Incertae sedis</b>									
Diporado tectado psilado (2)					○			○	
Inaberturado tectado psilado (4)		○			○	○		○	
Tetrabrevicolpado tectado foveolado					○				
Tricolporado subtectado estriado (2)							○		
Tricolporado subtectado microreticulado (11)							●	○	○
Tricolporado subtectado reticulado (14)		○	●		●		●		
Tricolporado tectado equinado (2)				○			○		
Tricolporado tectado foveolado (6)			●	●	○		●	○	○
Tricolporado tectado psilado (11)		○	○	○				○	○
Tricolporado tectado verrugado					○				
Tricolporoidado tectado psilado (3)		○	○				○		
Triporado tectado psilado					○				
Triporado subtectado reticulado				○					
<b>Gimnospermas</b>									
<i>Abies</i> sp.			○	●	●	○	○	○	○
<i>Cupressus- Juniperus- Taxodium</i>		●	●	●	●	○	●	○	●
<i>Ephedra</i> sp.		○			○				
<i>Pinus</i> sp.		○	●	●	□	●	●	●	□
<b>Esporas triletes</b>									
<i>Cyathea mexicana</i>							○	○	
Cyatheaceae (9)		○	●	●	●	○	●	○	○
<i>Lophosoria</i> sp.				○			○		
<i>Lycopodium</i> sp.					○				
Lycopodiaceae			○				○		
<i>Selaginella</i> sp.		○	○	●	○		●	○	○
<i>Stereisporites</i> sp.							○		
<i>Triplanosporistes</i> sp.			○		○	○		○	
<b>Incertae sedis</b>									
Espora trilete foveolada (4)						○	●		○
Espora trilete foveolada					○				
Espora trilete psilada (4)					○	○			○
Espora trilete reticulada (8)					○		●		
Espora trilete rugulada (3)							○		
Espora trilete verrugada (5)					○		●		
<b>Esporas monoletes</b>									
<i>Asplenium</i> sp.				○					
<i>Laevigatosporites</i> sp.					○	○	○	○	○
Polypodiaceae					○		○		○
<b>Algas (número total por Sección)</b>		4,214	2,188	4,532	2,781	4,363	1,650	2,199	1,009

Nota: Granos de polen contados por sección: ○ = 1 a 10, ◐ = 11 a 20, ◑ = 21 a 50, ● = 51 a 100, □ = 100 a 150, ■ > 200.





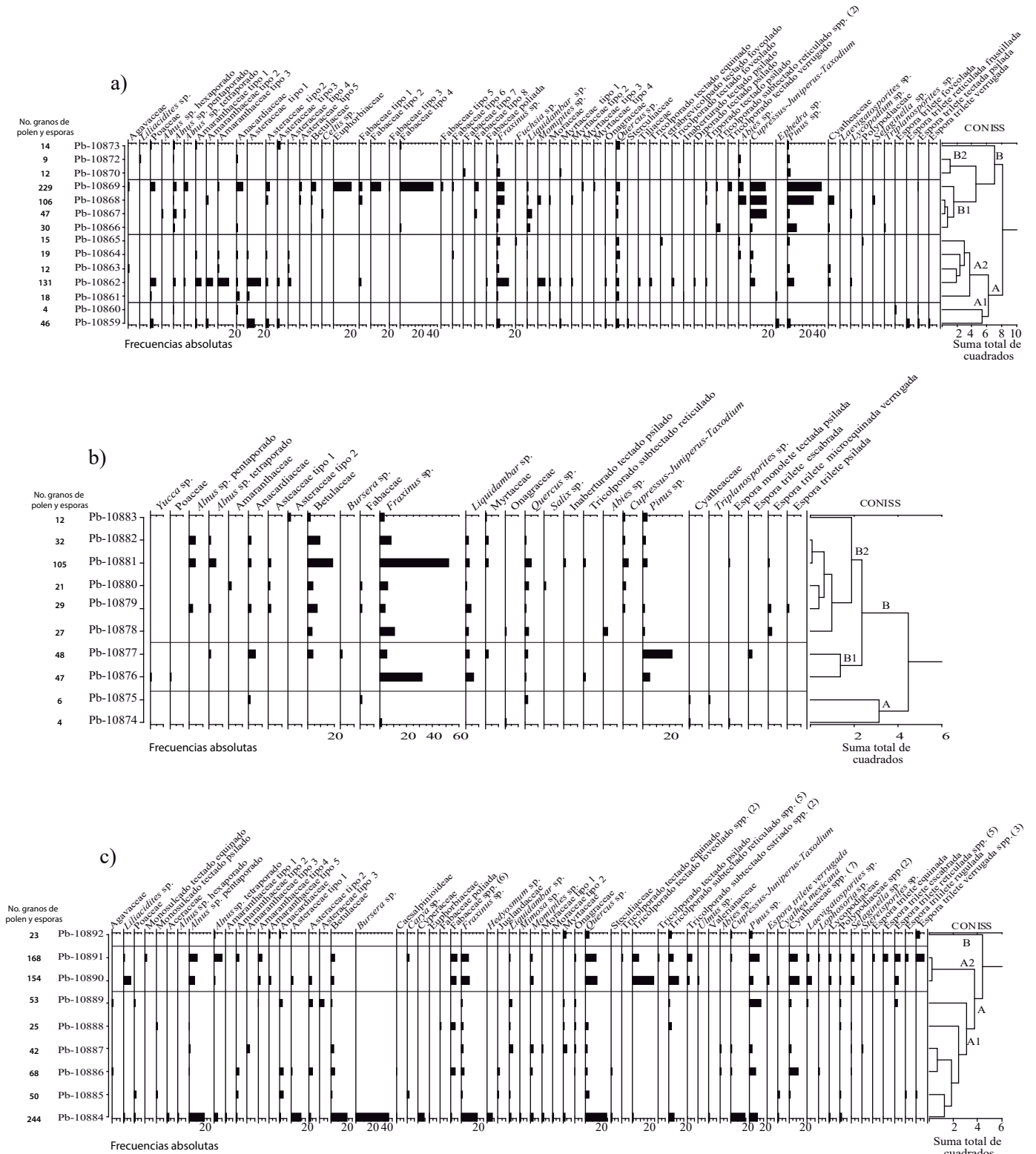


Figura 4. Diagramas polínicos de frecuencias absolutas y análisis CONISS del travertino Cerro Prieto: a) sección CP-1; b) sección CP-2; c) sección CP-3.



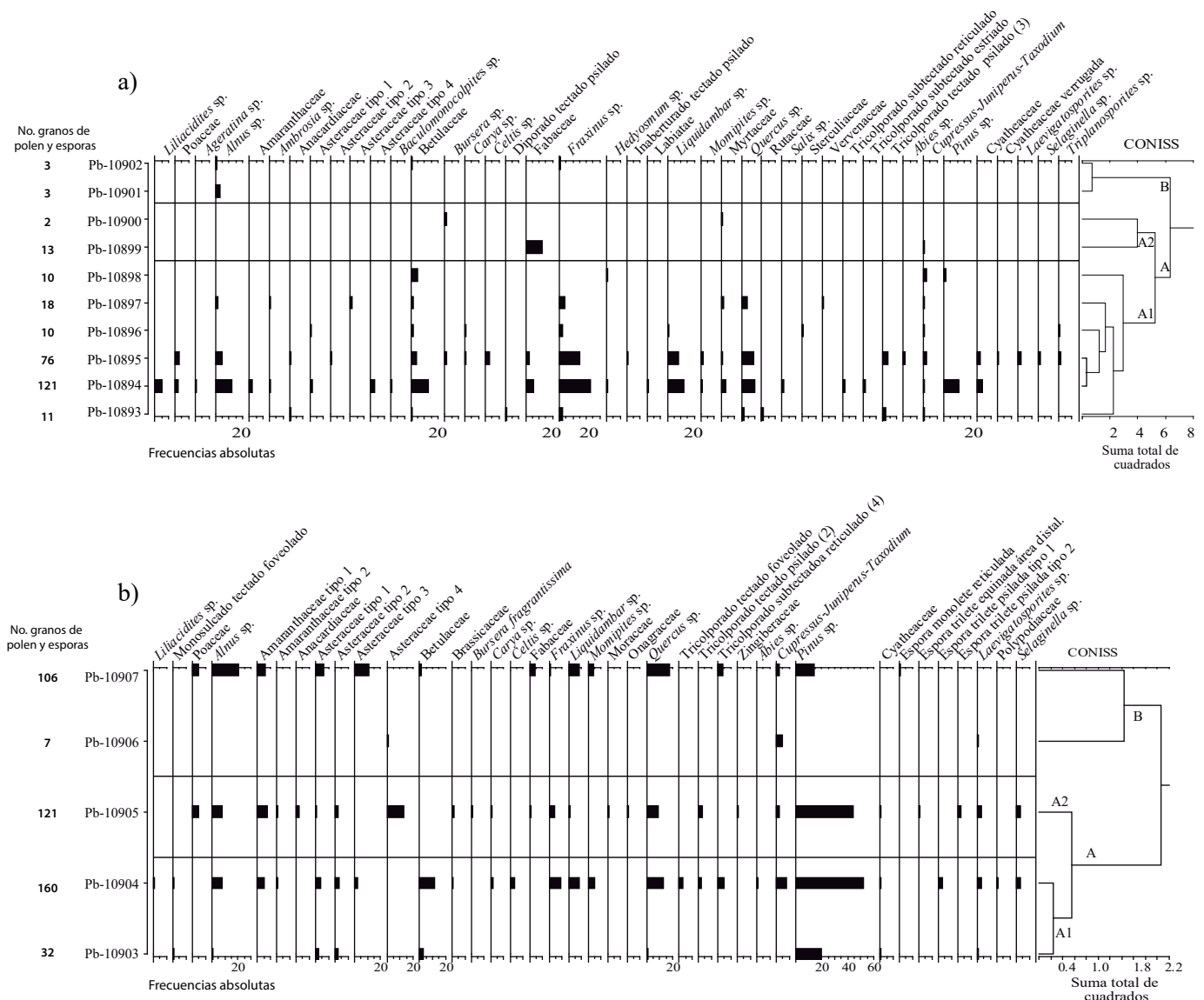


Figura 5. Diagramas polínicos de frecuencias absolutas y análisis CONISS del travertino Cerro Prieto: a) sección CP- 4; b) sección CP-5.

(Figura 6). En la sección VA-3 se recuperaron 1,349 palinomorfos de 68 taxa en 25 muestras (Figura 3), destacando *Alnus* sp., *Amaranthaceae*, *Fraxinus* sp., *Quercus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium* (Figura 3). La riqueza de taxa S varió entre 3 y 29, H' se registró entre 1 y 2.4 y J' varió entre 0.1 y 0.6 (Figura 6).

El análisis CONISS de los conjuntos palinológicos recuperados de los sedimentos lacustres Villa Alegría (Figura 3) en las tres secciones estudiadas agrupó dos grandes zonas polínicas, A y B, las cuales serán descritas a continuación. En la base de la sección VA-1, la zona A se subdividió en A1 caracterizada por una baja diversidad de taxa y A2 dominada por *Anacardiaceae* y *Bursera* spp. En la parte superior del diagrama se observó la zona B con abundancia de *Asteraceae*, *Celtis* sp. y *Fabaceae* (Figura 3a). En la base de la sección VA-2, la zona A se caracterizó por *Fraxinus* sp., *Betulaceae* y *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. La zona B se subdividió en B1 dominada por el género *Fraxinus* sp., *Anacardiaceae* y *Alnus* sp., y en la cima de la sección, en la zona B2 fueron abundantes *Fraxinus* sp. y *Quercus* sp. (Figura 3b). Para la sección VA-3 se apreció la zona polínica A, subdividida en la zona A1 dominada por *Fraxinus* sp. y *Quercus* sp., y la zona A2 mostró

una mayor diversidad de taxa, destacando *Fraxinus* sp., *Asteraceae* y *Pinus* sp. Mientras que en la zona B los palinomorfos fueron escasos (Figura 3c).

**Cerro Prieto**

De las 48 muestras analizadas del travertino Cerro Prieto (CP) 43 fueron positivas y 11 de ellas contuvieron más de 100 granos de polen y esporas. Se contaron 14,935 palinomorfos correspondientes a cinco secciones, de los cuales 2,546 fueron granos de polen y esporas; el resto correspondió a esporas de hongos y algas. En las sección CP-3 se recuperaron un total de 827 palinomorfos terrestres, en la sección CP-1 se recuperaron 692, en cambio en la secciones CP-2, CP-4 y CP-5 el número de palinomorfos recuperados fue <426 (Tabla1, Figuras 4–9). El 30% de las muestras (n=14) contuvieron entre 80 y 229 granos de polen y pteridofitas, el 14 % de las muestras (n= 7) contuvieron entre 50 y 80% y el resto (n= 27) contuvieron menos de 50 granos de polen y pteridofitas.

En la sección CP-1 de Cerro Prieto se recuperaron un total 65 taxa de polen-esporas en 14 muestras. El conjunto paleopalínológico

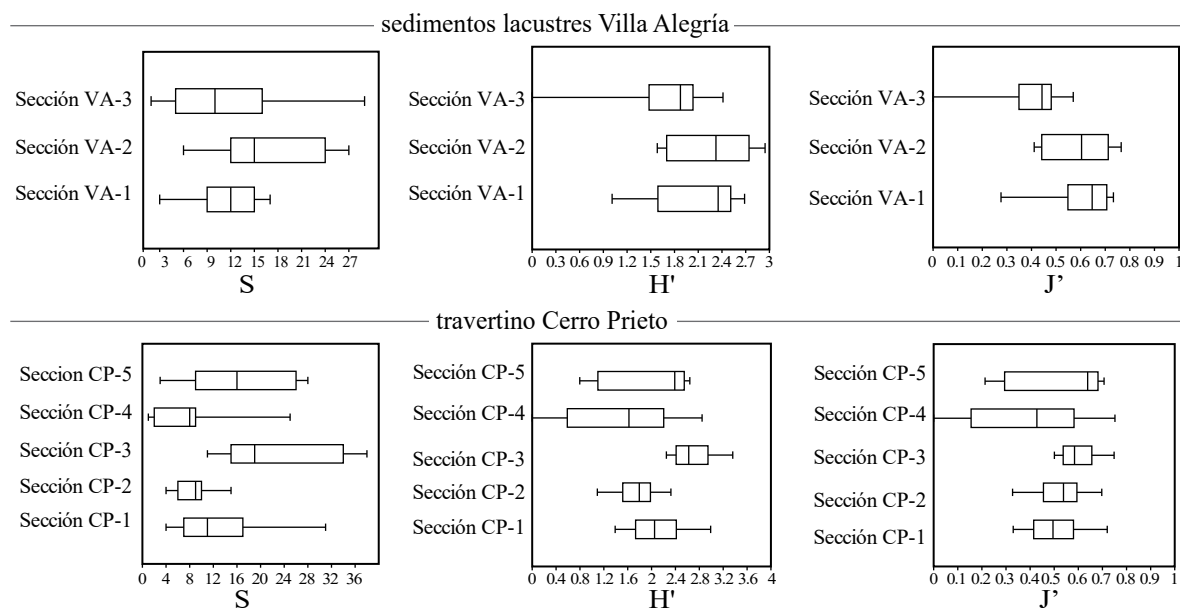


Figura 6. Rangos de riqueza de taxa (S), diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y equidad de Pielou ( $J'$ ) obtenidos para las tres secciones de los sedimentos lacustres Villa Alegría y las cinco secciones del travertino Cerro Prieto.

presentó abundancia de Fabaceae, *Pinus* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium* y en menor medida Asteraceae (Figura 4). La riqueza de taxa S varió entre 4 y 31, con un índice de diversidad  $H'$  entre 1.4 y 3, en tanto que  $J'$  se registró entre 0.3 y 0.7 (Figura 6). En la sección CP-2 se recuperaron 28 taxa de polen y esporas en 10 muestras. El conjunto palinológico estuvo dominado por *Fraxinus* sp. y en menor proporción Betulaceae (Figura 4); la riqueza de taxa S varió entre 4 y 15,  $H'$  entre 1.1 y 2.3, en tanto que el índice  $J'$  varió entre 0.3 y 0.7 (Figura 6). En la sección CP-3 se recuperaron 87 taxa de polen-esporas en 9 muestras. El conjunto palinológico estuvo caracterizado por la abundancia de *Bursera* spp. en la base de la sección, así como los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp. en menor proporción (Figura 4); S varió entre 12 y 38,  $H'$  varió entre 2.3 y 3.4, en tanto que el índice  $J'$  fluctuó entre 0.5 y 0.8 (Figura 6). En la sección CP-4 se recuperaron 43 taxa en 10 muestras, los conjuntos palinológicos quedaron caracterizados por *Fraxinus* sp., *Quercus* sp. y Betulaceae (Figura 5); S varió entre 2 y 25,  $H'$  fluctuó entre 0 y 2.9, en tanto que  $J'$  se registró entre 0 y 0.8 (Figura 6). En la sección CP-5 se recuperaron 42 taxa de polen y esporas en cinco muestras. El conjunto palinológico estuvo dominado por *Pinus* sp. y *Quercus* sp. (Figura 5); la riqueza (S) varió entre 3 y 28, el índice de diversidad ( $H'$ ) registrada fue entre 0.8 y 2.6, en tanto que el índice de equitatividad ( $J'$ ) fluctuó entre 0.2 y 0.7 (Figura 6). Considerando la diversidad de palinomorfos terrestres, los 92 taxa de polen-esporas recuperados de los sedimentos lacustres Villa Alegría, contrastan con una mayor diversidad registrada en el travertino Cerro Prieto ( $n=168$ ). Ambos conjuntos paleopalínológicos estuvieron dominados por angiospermas, no obstante, se observó mayor diversidad de esporas en los registros de Cerro Prieto (Tabla 1, Figuras 4–6).

En el análisis CONISS realizado a los conjuntos palinológicos recuperados del travertino Cerro Prieto (Figuras 4 y 5) se observaron, en todos los gráficos, dos grandes zonas polínicas A y B, las cuales serán descritas enseguida. En la sección CP-1 la zona A abarcó de la base de la sección a la parte media y se subdividió en A1 caracterizada por Asteraceae y escasas de taxa, y A2 dominada por Asteraceae, Amaranthaceae y *Fraxinus* sp. La zona B subdividida en B1 con abundancia de Fabaceae, *Fraxinus* sp. y *Pinus* sp., y la B2 con pocos taxa (Figura 4a). En la base de la sección CP-2 la zona A mostró escasas de

taxa. La zona B se subdividió en B1 caracterizada por *Fraxinus* sp. y *Pinus* sp. y la zona B2 dominada por *Fraxinus* sp. y Betulaceae (Figura 4b). En la sección CP-3 se observó una zona polínica A con abundancia de *Bursera* spp., *Quercus* sp. y *Pinus* sp. La zona B se subdividió en B1 con escasas de taxa y la zona B2 con una alta diversidad de elementos, en su mayoría del bosque mesófilo de montaña (Figura 4c). En la sección CP-4 se observó una gran palinozona A subdivida en A1 con dominancia de *Fraxinus* sp. y la zona A2 con una escasas de taxa. En la zona B los palinomorfos fueron escasos (Figura 5a). Finalmente, en la sección CP-5 la zona A se caracterizó por *Pinus* sp. y la zona B con abundancia de *Quercus* sp. y *Pinus* sp. (Figura 5b).

#### Análisis de la flora regional y reconstrucción de la vegetación

En el dendrograma resultante del análisis de conglomerados de los sedimentos lacustres Villa Alegría (Figura 10) se identificaron cuatro grupos de elementos florísticos a la línea de corte (A, B, C y D). En todos los grupos se observaron taxa que actualmente forman parte de la flora del bosque mesófilo de montaña como *Abies* sp., *Alnus* sp., *Asplenium* sp., Betulaceae, Bignoniaceae, *Carya* sp., *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyatheaceae, *Fraxinus* sp., *Hedyosmum* sp., Juglandaceae, Labiatae, *Liquidambar* sp., *Lophosoria* sp., Lycopodiaceae, *Momipites* sp. (*Alfaroa-Engelhardia-Oreomunnea*), Myrtaceae, Onagraceae, *Pinus* sp., *Polygonum* sp., *Quercus* sp., Rubiaceae, Tiliaceae y Ulmaceae. En el grupo C (en orden descendente), se observó un grupo de elementos florísticos integrado por *Bursera* spp., Cactaceae, *Celtis* sp., Agavaceae y *Ephedra* sp., todos los elementos de este grupo actualmente son observados en el bosque tropical caducifolio, exceptuando a *Ephedra*, que se distribuye principalmente en ambientes secos (Villanueva-Almanza y Fonseca, 2011). Adicionalmente, se observaron otros elementos como *Acacia* sp., Amaranthaceae, Anacardiaceae, Apocynaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Fabaceae, *Mimosa* spp., Poaceae, *Selaginella* sp. y Sterculiaceae; los cuales, forman parte del bosque tropical caducifolio (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2013) aun cuando no constituyen un grupo bien definido en el dendrograma.

Del análisis de conglomerados de los taxa recuperados del travertino Cerro Prieto se obtuvo el dendrograma de la Figura 11. Se

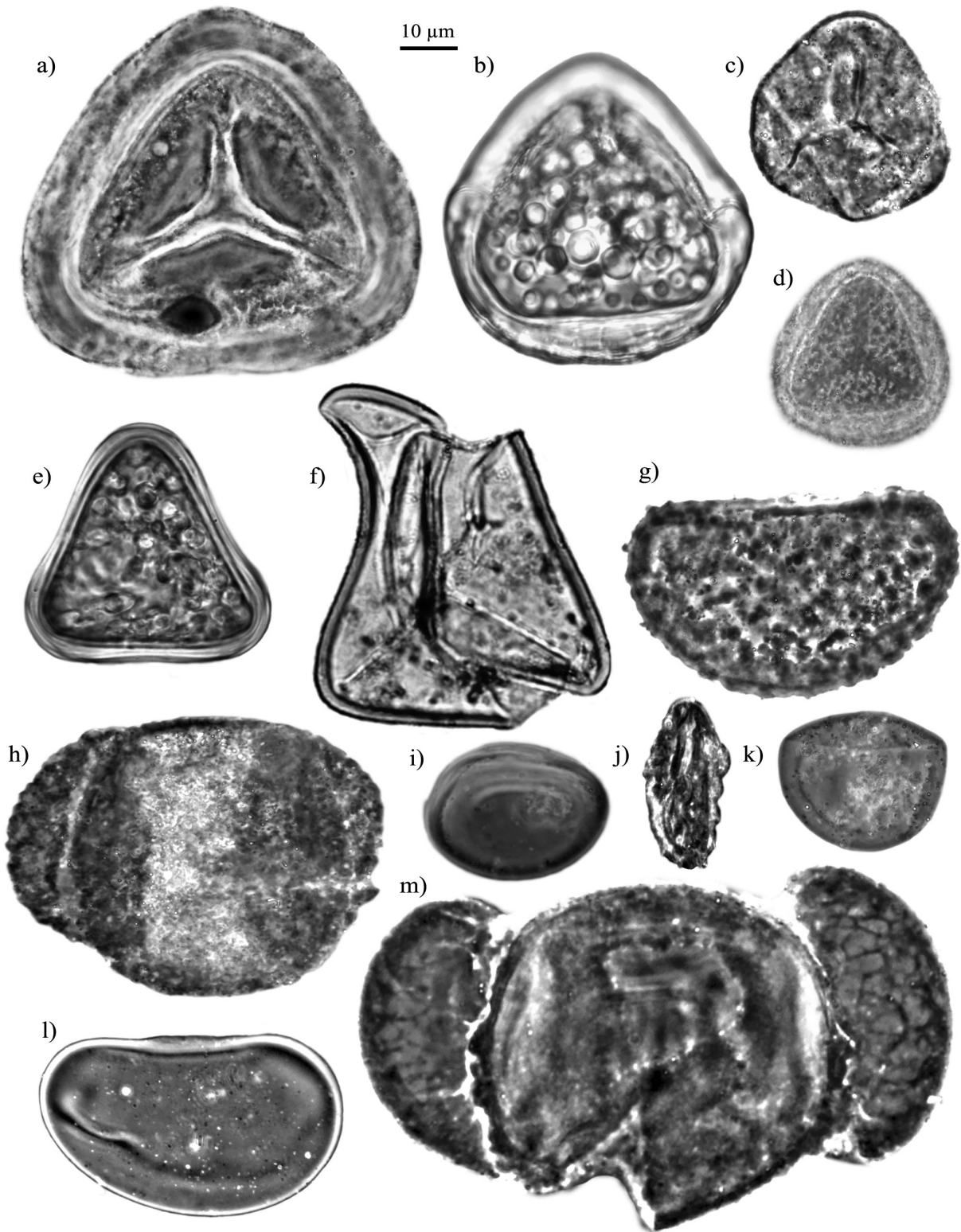


Figura 7. Esporas trilete: a) Espora trilete verrugada con cingulo y torus. (Pb-10891-1, 99.9/10.8). b) Espora trilete verrugada con cingulo. (Pb-10886-2, 110.3/4.3). c) Cyatheaceae. (Pb-10816-1, 89/9.3). d) Espora trilete rugulada con cingulo. (Pb-10812-1, 103.1/17.4). e) Polypodiaceae. (Pb-10884-1, 103.8/9.6). f) Espora trilete psilada. (Pb-10869-1, 99.4/10.9). Esporas monolete: g) Polypodiaceae. (Pb-10888-única, 90.8/10.4). i) Espora monolete psilada. (Pb-10821-1, 108.8/18.6). l) *Laevigatosporites*. (Pb-10869-7, 93.4/9.3). Gimnospermas: h) *Pinus* (Pb-10816-2, 100.5/19.6). j) *Ephedra*. (Pb-10859-2, 105.8/ 14.5). k) *Cupressus-Juniperus-Taxodium*. (Pb-10798-1, 104.2/19.2). m) *Abies* (Pb-10864-2, 105.6/9).

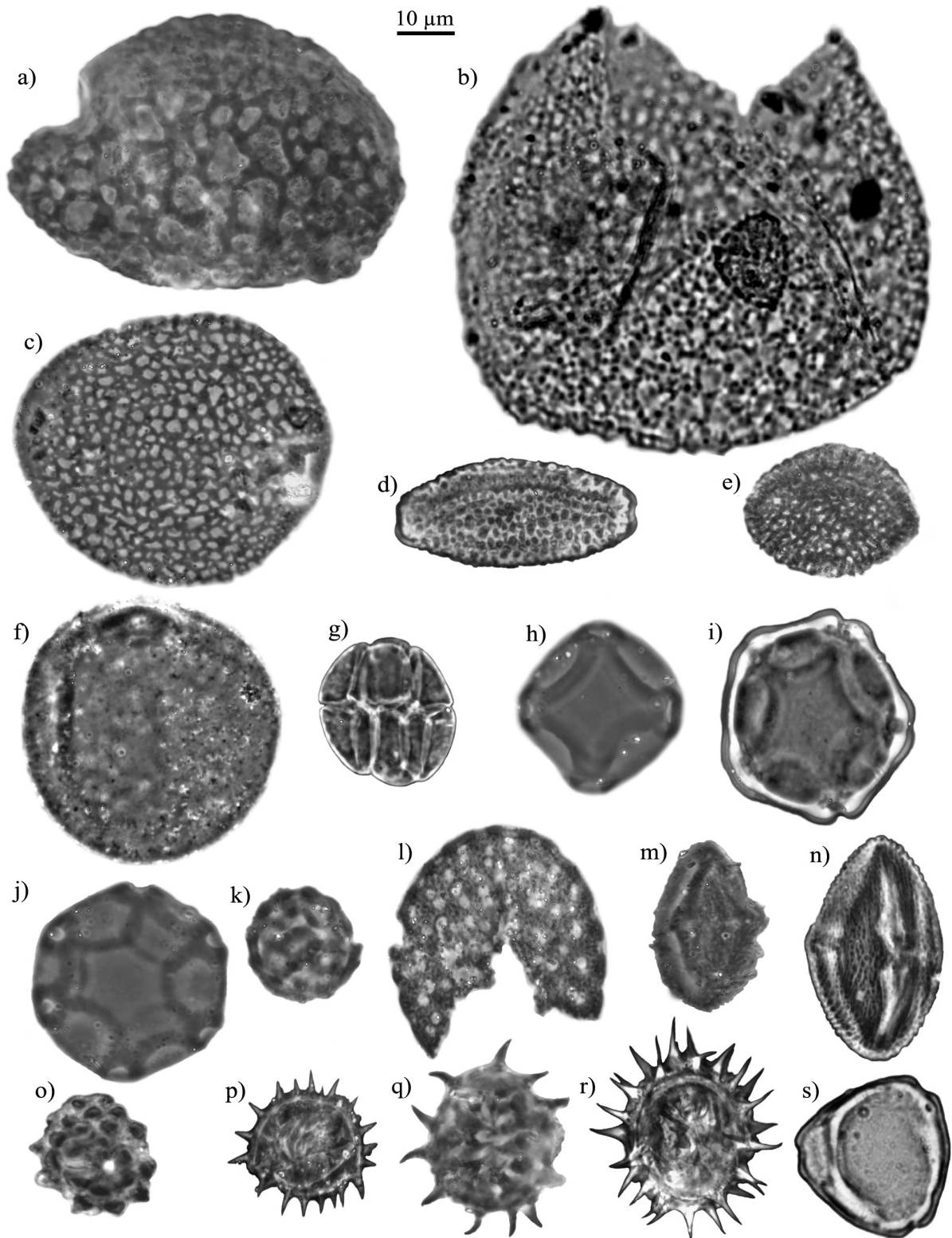


Figura 8. Liliopsida: a) Agavaceae. (Pb-10863-1, 93.2/18.4). b) Agavaceae tipo 2. (Pb-10806-única, 89.9/3). c) Agavaceae tipo 3. (Pb-10831-2, 89.2/7.1). d) *Liliacidites* tipo 1. (Pb-10884-1, 94.4/14.3). e) *Liliacidites* tipo 2. (Pb-10826-1, 88.6/12). f) Poaceae. (Pb-10862-2, 92.4/15.6). Magnoliopsida: g) *Acacia*. (Pb-10884-1, 91.9/ 15.9). h) *Alnus*. tetraporado. (Pb-10802-única, 95.2/7.7). i) *Alnus* pentaporado. (Pb-10871-1, 95.5/8). j) *Alnus* hexaporado. (Pb-10808-1, 110.5/16.4). k) Amaranthaceae tipo 1. (Pb-10808-1, 93.7/17.8). l) Amaranthaceae tipo 2. (Pb-10808-1, 104.8/14.5). m) Anacardiaceae tipo 1. (Pb-10802-única, 103.9/13). n) Anacardiaceae tipo 2. (Pb-10879-única, 86/11). o) Asteraceae tipo 1. (Pb-10859-2, 108/6.7). p) Asteraceae tipo 2. (Pb-10799-1, 92.7/15). q) Asteraceae tipo 3. (Pb-10833-1, 102/18.8). r) Asteraceae tipo 4. (Pb-10859-1, 98.7/9.5). s) Betulaceae. (Pb-10889-1, 97.3/15).

establecieron cinco grandes grupos de elementos florísticos a la línea de corte (A, B, C, D y E). En todos ellos se observaron elementos que actualmente forman parte de la flora del bosque mesófilo de montaña como: *Alnus* sp., Betulaceae, *Cupressus-Juniperus*, *Fraxinus* sp., *Liquidambar* sp., *Quercus* sp., *Pinus* sp., Myrtaceae, Onagraceae, *Abies* sp., *Momipites* sp. (*Alfaroa-Engelhardia-Oreomunnea*), *Selaginella* sp., Cyatheaceae, *Hedyosmum* sp., *Cyathea mexicana*, *Polypodiisporites* sp., *Liliacidites* sp., Lycopodiaceae, Polypodiaceae, *Carya* sp., *Stereisporites* sp., *Triplanosporites* sp., *Laevigatosporites* sp., Juglandaceae, *Lophosoria* sp., *Fuchsia* sp., *Cheilanthes* sp., *Ulmus* sp. (Rzedowski, 1978). Además, la proximidad entre *Quercus* sp. y *Pinus* sp. en el grupo A sugiere la presencia de un bosque de pino-encino. Se observaron elementos que sugieren también la existencia de un bosque tropical caducifolio (*Ageratina* sp., Agavaceae, *Baculomonocolpites* sp., *Bursera fragrantissima*, Zingiberaceae, *Yucca* sp., Rutaceae, Verbenaceae, *Celtis* sp., *Bursera* spp., Sterculiaceae, Caesalpinioideae, *Mimosa* sp., Euphorbiaceae y Moraceae) intercalados en la mayoría de los grupos, con excepción del grupo D. Adicionalmente, *Ambrosia* sp., Anacardiaceae, Fabaceae, Amaranthaceae y Asteraceae posiblemente formaron parte del estrato herbáceo del bosque mesófilo de montaña y del bosque de pino-encino, aunque por otro lado, son elementos adaptados a condiciones más secas, por lo que se les puede considerar como parte de la flora del bosque tropical caducifolio. Por último, *Alnus* sp., *Salix* sp., *Taxodium* sp. y *Fraxinus* sp., pueden ser considerados como parte de un bosque de galería.

#### Análisis paleoambiental y estratigráfico

En el gráfico obtenido del análisis de componentes principales ACP de todas las muestras de ambas localidades estudiadas (Figura 12) se observaron dos grandes agrupaciones que separan a la mayoría de las muestras de los sedimentos lacustres Villa Alegría en el cuadrante III y a las muestras del travertino Cerro Prieto en el cuadrante IV, sugiriendo que ambas localidades son de edades y ambientes de depósito diferentes. Sin embargo, en la primera agrupación ubicada en el cuadrante III, donde se encuentran la mayoría de las muestras correspondientes a los sedimentos lacustres Villa Alegría, se observaron algunas muestras que corresponden al travertino Cerro Prieto (CP-2: Pb-10876, Pb-10880, Pb-10881; CP-4: Pb-10894, Pb-10895, Pb-10899, Pb-10900, Pb-10901) sugiriendo una relación de la parte baja y media de la sección CP-2 de Cerro Prieto y la parte baja y media de la sección CP-4 con la parte baja y alta de la sección VA-2, así como la parte baja de la sección VA-3 de los sedimentos lacustres Villa Alegría. En tanto que en el cuadrante IV, donde se agruparon la mayoría de las muestras del travertino Cerro Prieto, solo tres muestras del lacustre de Villa Alegría fueron observadas dentro de esta agrupación (VA-1: Pb-10798, Pb-10801 y Pb-10841) que por su bajo número, no sugieren alguna relación de Villa Alegría con Cerro Prieto.

## DISCUSIÓN

#### Correlación estratigráfica

Con base en una correlación bioestratigráfica por biozonas de abundancia de acuerdo con Boggs (2006), se identificó la biozona de abundancia del género *Fraxinus* sp. en los sedimentos lacustres Villa Alegría y en el travertino Cerro Prieto. La biozona comprende una franja de estratos entre 1.20 y 2.20 m a partir de la cima de las secciones VA-2 (muestra Pb-10817) y la parte media de la sección VA-3 (muestras Pb-10826, Pb-10827, Pb-10832 y Pb-10833) de los sedimentos lacustres Villa Alegría con la muestra Pb-10881 de la sección CP-2 del travertino Cerro Prieto, que se encuentra a una altura de 1.50 metros a partir de la base. *Fraxinus* es considerado un buen indicador en la interpretación del registro palinológico fósil (Lozano-García et al., 2014). La biozona

definida por porcentajes de *Fraxinus* que fluctuaron entre 38 y 58% (Figura 13), que permitieron la correlación, podría estar asociada a la existencia de *Fraxinus* sp. en el bosque mesófilo de montaña, el bosque de galería y chaparral, puesto que en lluvia de polen actual este género se ha registrado en muestras colectadas a altitudes que van de 3,100 a 3,900 m s.n.m. (Lozano-García et al., 2014), fortaleciendo la idea de que este género podría pertenecer a dichos tipos de vegetación.

Adicionalmente a la biozona de abundancia, el ACP realizado a las muestras de ambas localidades (Figura 12), sugiere que los sedimentos lacustres Villa Alegría y el travertino Cerro Prieto son de edades y ambientes de depósito diferentes y que hay una probable relación estratigráfica entre la sección VA-2 de Villa Alegría y la Sección CP-2 de Cerro Prieto, sugiriendo que la parte baja de los sedimentos lacustres Villa Alegría es contemporánea con la parte baja del travertino Cerro Prieto, probablemente Pleistoceno temprano, sin embargo, el ACP no da los elementos suficientes para aseverar si se trata de Plioceno o Pleistoceno y solo un método de datación absoluta puede en última instancia corroborar dichas inferencias. Por tanto, en el presente trabajo solo se considera la edad propuesta por Dávalos-Álvarez (2006) para ambas localidades.

#### Ambiente sedimentario

De acuerdo con Dávalos-Álvarez (2006), el ambiente de depósito de los sedimentos de los sedimentos lacustres Villa-Alegría es continental lacustre. El travertino se formó en un lago con aguas sobresaturadas de carbonato de calcio y la posible fuente del carbonato fueron las potentes secuencias de caliza cretácica que han estado expuestas y sometidas a la acción de agentes erosivos. Las rocas del Cretácico más próximas a los sedimentos lacustres Villa Alegría son los depósitos de caliza que se deformaron durante la orogenia Laramide y generaron la Sierra Mazateca y la Sierra Zongolica (Nieto-Samaniego et al., 2006). Los afloramientos se vieron expuestos a la erosión durante periodos de lluvias abundantes que arrastraron el carbonato hasta el lago. El mismo autor señala que el ambiente de sedimentación del travertino Cerro Prieto fue una zona de inundación. Probablemente se formó una depresión en la zona como producto de la actividad de la falla de Oaxaca y en ella se acumularon aguas carbonatadas. Dávalos-Álvarez (2006) comenta que durante la formación del travertino hubo estabilidad tectónica (inferida a partir de la horizontalidad de las capas de travertino), sugiriendo que fallas o fracturas fueron los conductos de ascenso de aguas hidrotermales aunque no pudo identificar la fuente del hidrotermalismo en la zona. La única evidencia de vulcanismo en el área es la presencia de rocas basálticas del Pleistoceno en la región de Magdalena Cuayucatepec y Santiago Miahuatlán, a 5 km del norte de los travertinos Villa Alegría (Dávalos-Álvarez, 2006), estos podrían ser una clave importante para explicar la presencia de los travertinos de Cerro Prieto. Por otra parte, se observó que este travertino posee una coloración de tonos ocres y rojizos que lo diferencia del travertino Villa Alegría. Su coloración posiblemente se debe al aporte de óxidos ferrosos de los lechos rojos Tilapa que buzan hacia la zona de inundación y sobre los que descansa el travertino en discordancia angular. Con base en los datos geológicos aportados por Dávalos-Álvarez (2006) y las observaciones en campo realizadas en este estudio, se proponen los esquemas de reconstrucción de los ambientes sedimentarios de los sedimentos lacustres Villa Alegría y el travertino Cerro Prieto, derivados ambos de los procesos tectónicos y climáticos ocurridos durante el Plioceno-Pleistoceno en el VTC (Figura 14).

#### Palinoflora y vegetación

Tradicionalmente se ha considerado que los travertinos no permiten una adecuada preservación de palinomorfos debido al ambiente



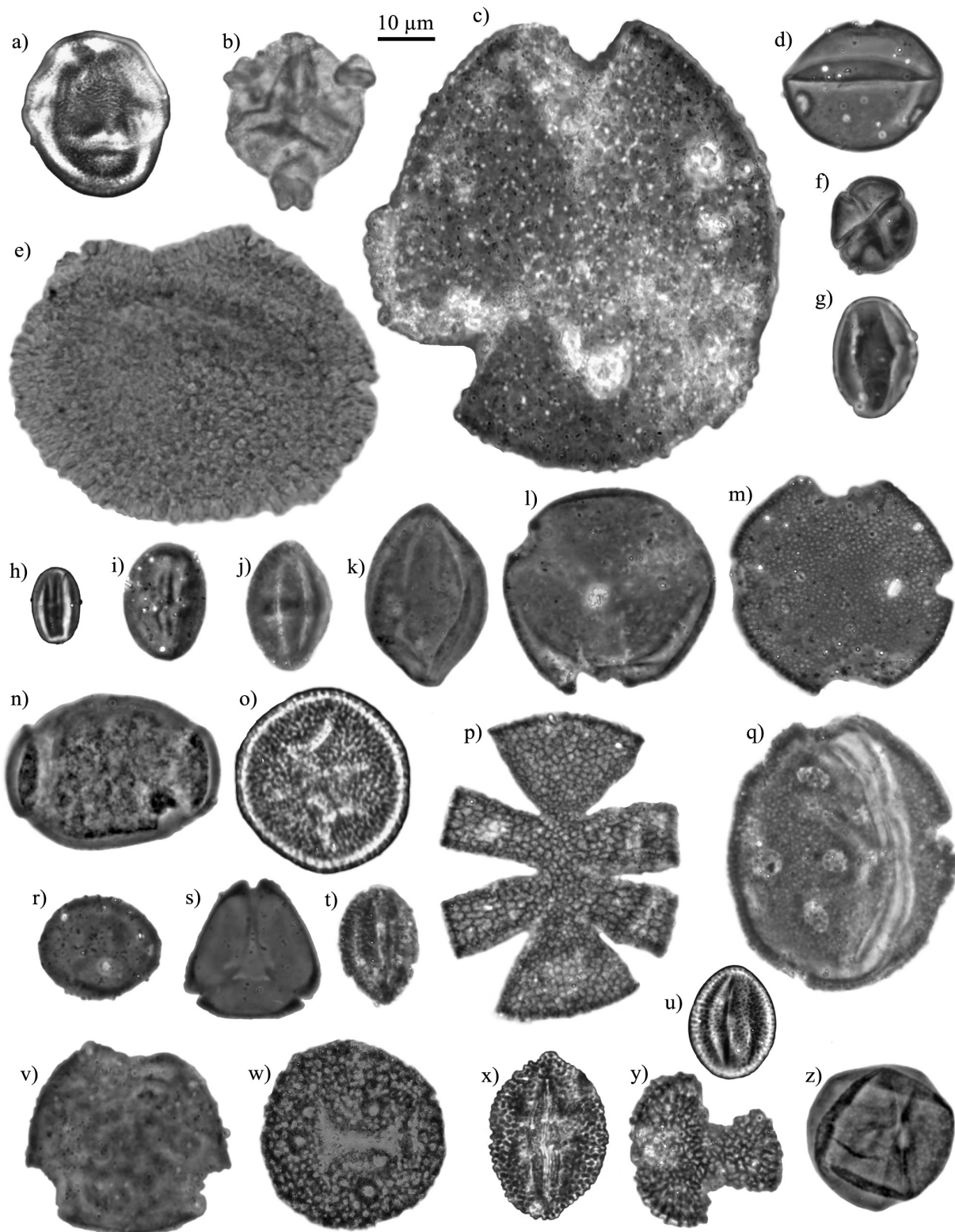


Figura 9. Magnoliopsida. a) *Bursera*. (Pb-10884-1, 101.8/7.9). b) *Bursera fragrantissima*. (Pb-10905-1, 104.6/10.3). c) Cactaceae. (Pb-10806-única, 88.6/16.8). d) *Celtis*. (Pb-10802-única, 105.8/17.2). e) Euphorbiaceae. (Pb-10884-2, 104.4/21). f) *Mimosa*. (Pb-10815-3, 100.4/17.1). g) Fabaceae tipo 1. (Pb-10884-1, 108.4/18.6). h) Fabaceae tipo 2. (Pb-10884-1, 101.2/10). i) Fabaceae tipo 3. (Pb-10869-7, 89.4/4.9). j) Fabaceae tipo 4. (Pb-10836-1, 89.9/11.4). k) Fabaceae tipo 5. (Pb-10832-1, 15.4/98.5). l) Fabaceae tipo 6. (Pb-10816-2, 104/15). m) *Fraxinus*. (Pb-10808-1, 94.6/11). n) *Fuchsia*. (Pb-10865-4, 92/14.2). o) *Hedyosmum*. (Pb-10884-1, 106.5/13). p) Labiatae. (Pb-10894-2, 106.7/4.1). q) *Liquidambar*. (Pb-10808-1, 103.8/8.4). r) Moraceae. (Pb-10831-2, 103/16.3). s) Myrtaceae. (Pb-10808-1, 101/15.5). t) *Salix* tipo 1. (Pb-10804-única, 100.6/15.8). u) *Salix* tipo 2. (Pb-10880-única, 93.4/8.8). v) *Quercus*. (Pb-10809-única, 98.5/9.4). w) Rubiaceae. (Pb-10834-4, 92.5/21.2). x) Tricolporado subtextado microreticulado homobrocado. (Pb-10869-1, 97/23). y) Tricolporado subtextado reticulado heterobrocado. (Pb-10816-2, 94.5/13.7). z) Tricolporado tectado foveolado. (Pb-10840-2, 97.7/27).

altamente alcalino de sedimentación (Bertini *et al.*, 2014); no obstante, en varias de las muestras analizadas de ambas localidades de este estudio, se recuperaron más de 100 granos de polen y esporas de pteridofitas en buen estado de preservación, lo que implica que por gramo de sedimento se recuperaron de 1 a 3 granos de polen. En las capas de travertino de Villa Alegría y Cerro Prieto quedó registrada la evidencia de una rica vegetación que se estableció en la cuenca del VTC durante el Plioceno-Pleistoceno y que se reconstruyó en el presente trabajo a partir del registro palinológico (Figura 7–9, 15).

#### Bosque mesófilo de montaña

Los conjuntos paleopalínológicos de los sedimentos lacustres Villa Alegría sugieren que durante el Plioceno-Pleistoceno existieron comunidades vegetales, destacando primeramente el bosque mesófilo de montaña (Figuras 15a, 15b) con un estrato arbóreo constituido por elementos florísticos característicos de esta vegetación como *Abies* sp., *Alnus* sp., Apocynaceae, Betulaceae, *Carya* sp., *Fraxinus* sp., *Hedyosmum* sp., Juglandaceae, *Liquidambar* sp., *Momipites* sp. (*Alfaroa-*

*Engelhardia-Oreomunnea*), Moraceae, Myrtaceae, Onagraceae, *Pinus* sp. y *Quercus* sp. El sotobosque de esta comunidad pudo estar representado por Cyatheaceae, en tanto que el estrato herbáceo posiblemente estuvo integrado por Asteraceae, Poaceae, Polypodiaceae y *Selaginella* sp. (Rzedowski, 1978, 1996; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Camacho-Rico *et al.*, 2006). En el ACP de Villa Alegría se observaron agrupaciones de los taxa del bosque mesófilo de montaña en los cuadrantes II, III y IV del gráfico (Figura 16).

De igual modo, los conjuntos paleopalínológicos recuperados del travertino Cerro Prieto (Figuras 4-5; Tabla 1) corresponden a los mismos taxa, incluyendo además, una mayor diversidad de esporas de Pteridophyta y Cyatheaceae que sugieren que la humedad al sur del VTC fue mayor durante el Pleistoceno en comparación con el Plioceno y esta condición climática de mayor humedad al sur del VTC también se observa hasta nuestros días (Figuras 15c, 15d) (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). En el ACP del travertino Cerro Prieto (Figura 17) se observó una clara agrupación en los cuadrantes III y IV del bosque mesófilo de montaña.

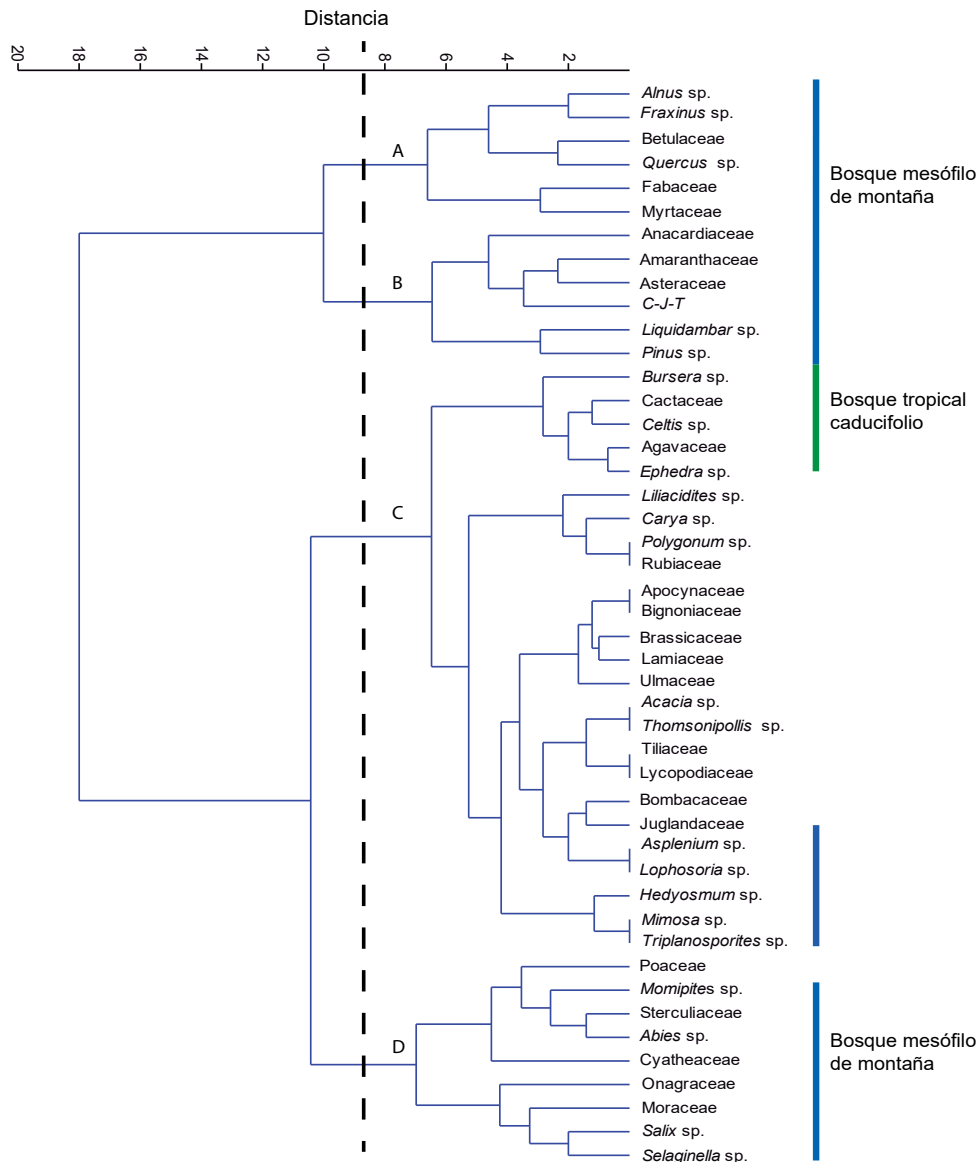


Figura 10. Dendrograma del análisis de conglomerados de los taxa recuperados de los conjuntos palinológicos de todas las secciones de los sedimentos lacustres Villa Alegría.



El bosque mesófilo de montaña en la actualidad tiene una distribución fragmentada en el país (Luna-Vega *et al.*, 2001) y se encuentra en altitudes comprendidas entre 1,500 y 2,700 m s.n.m. donde la precipitación media anual excede los 1,500 mm (Rzedowski, 1978). Este tipo de vegetación solo está reportado en el VTC en la Sierra Monteflor entre los 2,055 y 2,387 m s.n.m., bajo un clima de tipo C(w2)b(i)g (Ruíz-Jiménez, 2003), pertenece a la región IX (CONABIO, 2010) y presenta una diferencia altitudinal de por lo menos 600 m con respecto a los sedimentos lacustres Villa Alegría y de 1,300 m con respecto al travertino Cerro Prieto, lo cual sugiere que durante el Plioceno-Pleistoceno y el Pleistoceno, las condiciones climáticas del valle eran de mayor humedad en las dos localidades estudiadas en comparación con las condiciones actuales que son mucho más secas. La presencia del género *Abies* en los conjuntos palinológicos de ambas localidades puede sugerir condiciones de temperaturas menores cuando se depositaron los travertinos, ya que este género se distribuye en zonas con temperaturas medias entre 7 y 15 °C (CONAFOR, CONABIO-PRONARE, 2016) Se estima que este tipo de vegetación está presente en México desde el Eoceno con una amplia distribución (Rzedowski, 1996), lo cual es apoyado

por los registros fósiles reportados para el Eoceno-Oligoceno en la Formación Cuayuca en Izúcar de Matamoros (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2008), en el Oligoceno-Mioceno en Simojovel, Chiapas (Graham, 1999), en el Mioceno en la región de Pichucalco en Chiapas (Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993), en el Mioceno medio en la Formación Tehuacán ubicada en el VTC (Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014), durante el Plioceno en el Paraje Solo en Veracruz (Graham, 1976). Nuestros resultados complementan esta distribución cronológica, confirmando su extensión en el Plioceno-Pleistoceno en el VTC, pero además confirman que la distribución del bosque mesófilo de montaña fue más extensa en el pasado cuando las condiciones climáticas favorecieron una amplia distribución y el descenso de sus límites altitudinales. Su carácter fragmentado en la actualidad es en respuesta a la contracción de sus áreas de distribución como resultado la variabilidad climática del Cuaternario, principalmente durante el Holoceno.

*Bosque de Pinus-Quercus*

La presencia de los géneros *Pinus* sp. y *Quercus* sp. sugiere la posible existencia del bosque de pino-encino (Figuras 16 y 17) con un estrato herbáceo, probablemente integrado por Poaceae y Asteraceae, presente

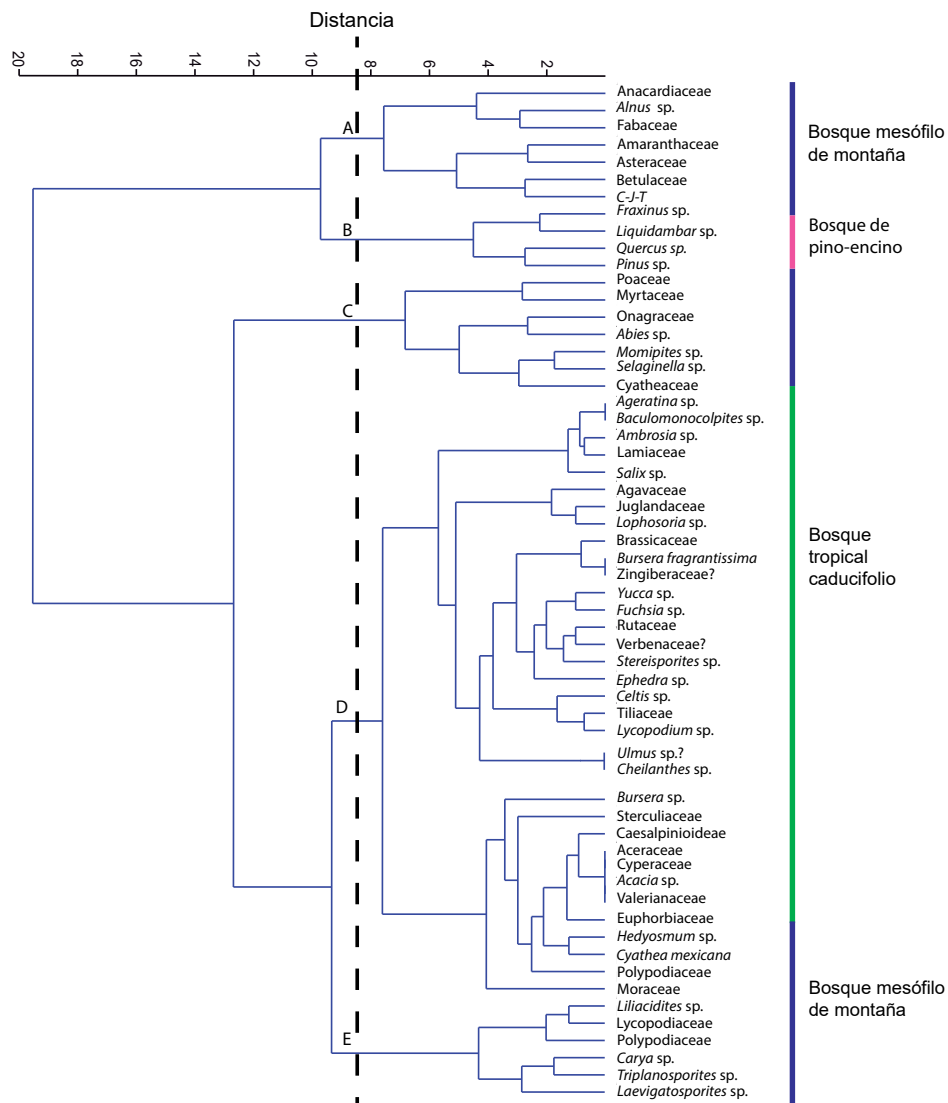


Figura 11. Dendrograma del análisis de conglomerados de los taxa recuperados del travertino Cerro Prieto.



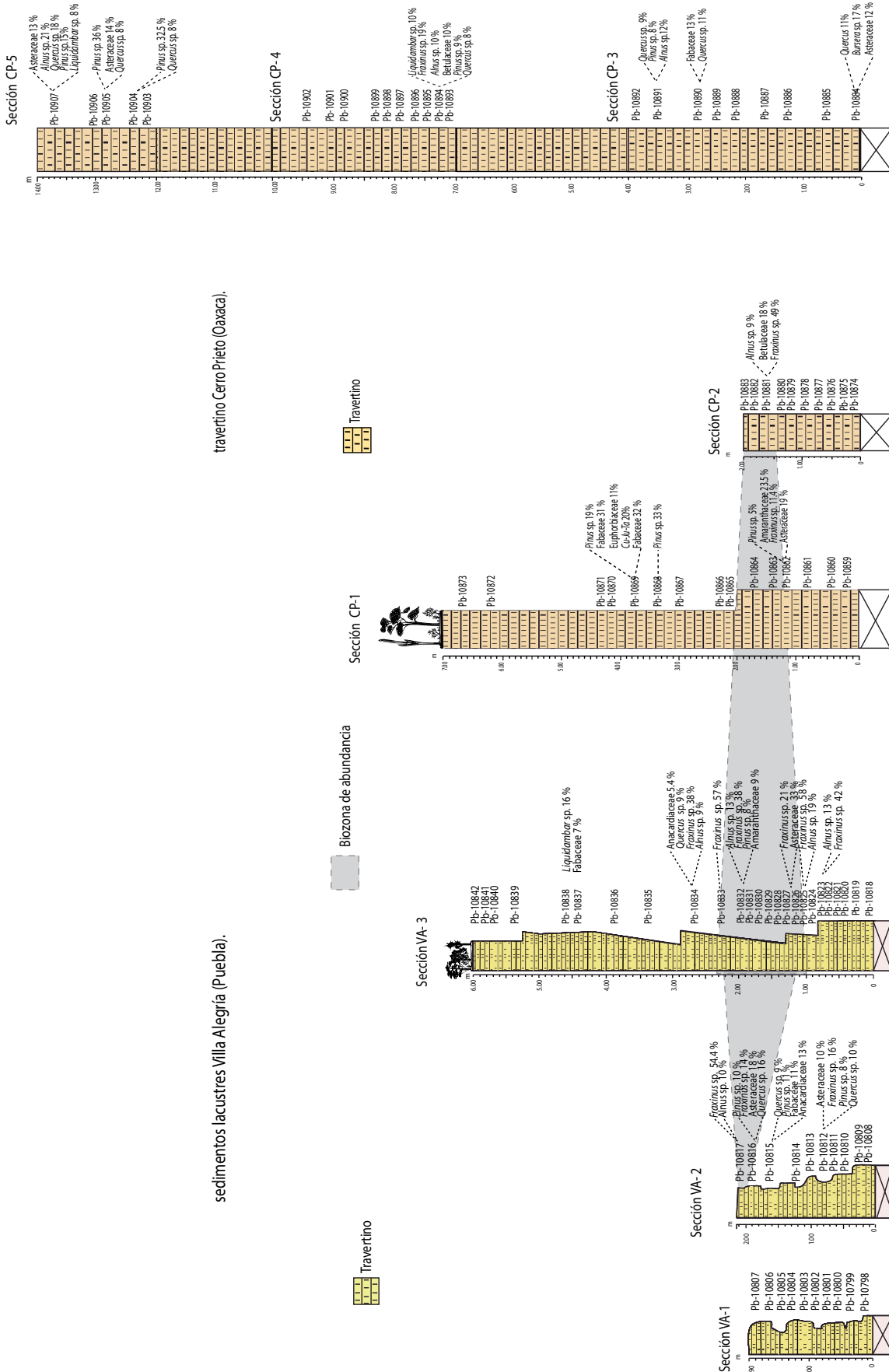


Figura 13. Correlación por biozonas de abundancia basada en el género *Fraxinus* entre los sedimentos lacustres Villa Alegría y el travertino Cerro Prieto.

15). En el ACP de los sedimentos lacustres Villa Alegría se observó una agrupación de elementos florísticos de este tipo de vegetación en los cuadrantes I y II (Figura 16), así como en el ACP del travertino Cerro Prieto en los cuadrantes I y II (Figura 17). El género *Bursera* sp. es un elemento fisonómico y estructural importante de este tipo de vegetación (Rzedowski et al., 2004); en lluvia de polen actual realizado en bosque tropical caducifolio del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha registrado con porcentajes que fluctúan entre 2.4 y 9.6% (Ramírez-Arriaga, comunicación personal). En la base de la sección CP-3 de Cerro Prieto, fueron muy abundantes los granos de polen de este género. Es importante destacar que gran parte de las plantas del bosque tropical caducifolio son de polinización zoófila por lo que producen una cantidad limitada de polen y por tanto se presentan en porcentajes bajos tanto en lluvia de polen actual como en el registro fósil (Rzedowski et al., 2014) y cuando se encuentra en abundancia en los conjuntos paleopalínológicos, tal como en la base de la sección CP-3 puede considerarse como un buen indicador de este tipo de vegetación (Lozano-García et al., 2014). Un hallazgo notable fue la presencia de *Bursera fragrantissima* en la sección CP-5 del travertino Cerro Prieto, especie que actualmente es considerada endémica de la cuenca del río Balsas (Rzedowski et al., 2004, 2005); su presencia en los conjuntos palinológicos podría sugerir alguna conexión anterior de esta cuenca con el VTC.

El bosque tropical caducifolio se distribuye actualmente en altitudes de 0 a 1,800 m s.n.m. en toda la vertiente del Pacífico, la vertiente occidental inferior de la Sierra Madre Oriental, la cuenca del río Balsas, la depresión central de Chiapas (Rzedowski, 1978; Rzedowski et al., 2004) y en diversas partes del VTC como en el valle de Zapotitlán en la cima

del cerro Cuthá, pero principalmente en la porción sur del VTC en el estado de Oaxaca (Ruíz-Jiménez, 2003; Valiente-Banuet et al., 2009). La presencia de *Bursera* spp., género representativo de este tipo de vegetación, tiene en el país una antigüedad de por lo menos 60 millones de años (Becerra, 2005). Granos de polen del género han sido reportados en el Eoceno superior-Oligoceno inferior de la Formación Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999) y la Formación Cuayuca (Ramírez-Arriaga et al., 2008) y en el Mioceno medio de la Formación Tehuacán (Ramírez-Arriaga et al., 2014). Los análisis multivariados (Figuras 10, 11, 16, 17) corroboran la presencia de este tipo de vegetación también durante el Plioceno-Pleistoceno, por tanto, se sugiere que el bosque tropical caducifolio está presente en el VTC por lo menos desde el Mioceno medio, probablemente de manera continua.

#### Matorral esclerófilo (chaparral o mexical)

Algunos elementos florísticos observados en los conjuntos paleopalínológicos pueden ser considerados parte del matorral esclerófilo (Mexical): *Fraxinus* sp., *Juniperus* sp., *Yucca* sp. y *Quercus* sp. (Tabla 1; Figura 15). El matorral esclerófilo está presente actualmente en el VTC entre los 1,950 y 2,500 m s.n.m., con precipitaciones medias anuales de 611.5 mm y una temperatura media anual de 17.7 °C, ocupando una posición intermedia entre los bosques de pino-encino y las comunidades xerofíticas (Valiente-Banuet et al., 1998). Este tipo de vegetación derivó de la flora Madro-Terciaria del Oligoceno-Mioceno (Axelrod, 1958; 1975; Valiente-Banuet et al., 1998) y posiblemente tuvo una importante presencia en el valle desde el Mioceno medio, perdurando hasta nuestros días. El chaparral o mexical ya fue reportado en el registro fósil del Eoceno-Oligoceno de la Formación Cuayuca, con base en la presencia de *Acacia*, *Croton*, *Juniperus* y *Linum* (Ramírez-Arriaga et al., 2006; 2008).

#### Elementos de ambientes semiáridos

En los conjuntos paleopalínológicos de ambas localidades hay elementos florísticos del bosque tropical caducifolio que actualmente también se distribuyen en zonas semiáridas (*Acacia* sp., Agavaceae, Caesalpinioideae, Cactaceae, *Mimosa* sp. y *Yucca* sp.) y elementos del matorral xerófilo (*Ephedra* sp.) (Tablas 1 y 2).

En los sedimentos lacustres Villa Alegría fue recuperado polen de Agavaceae y Cactaceae, en tanto que en los conjuntos recuperados del travertino Cerro Prieto se registró *Acacia* sp., Agavaceae, Caesalpinioideae, *Mimosa* sp. y *Yucca* sp., así como polen de las familias Asteraceae, Fabaceae y Poaceae (Tabla 1). El polen de Agavaceae es de particular interés, ya que son escasos los reportes que se tienen de la familia en el registro fósil, sin embargo, fue observado en ambas localidades en excelente estado de preservación. La familia Agavaceae y la familia Cactaceae ya fueron reportadas en la Formación Tehuacán en el Mioceno Medio (Ramírez-Arriaga et al., 2014), edad mucho más antigua que el origen sugerido para esta familia por Eguiarte (1995) y la radiación de las suculentas en Norteamérica (Arakaki et al., 2011).

*Ephedra* sp. fue un elemento raro en los conjuntos palinológicos recuperados de los travertinos de Villa Alegría y Cerro Prieto de edad Plioceno-Pleistoceno. Considerando el registro fósil del género *Ephedra*, existen reportes para el centro-sur de México en el Eoceno superior-Oligoceno inferior de las formaciones Cuayuca (Ramírez-Arriaga et al., 2006, 2008) y Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), así como en la Formación Tehuacán del Mioceno medio (Ramírez-Arriaga et al., 2014). En los casos de las formaciones Cuayuca y Tehuacán, los hallazgos se encuentran asociados a evaporitas, mientras que en la Formación Pie de Vaca, su reporte destaca con la mayor abundancia de polen comparado con el resto de las cuencas cenozoicas estudiadas hasta ahora en esta región del país. En la actualidad, *Ephedra* cuenta con ocho especies en México, presentes

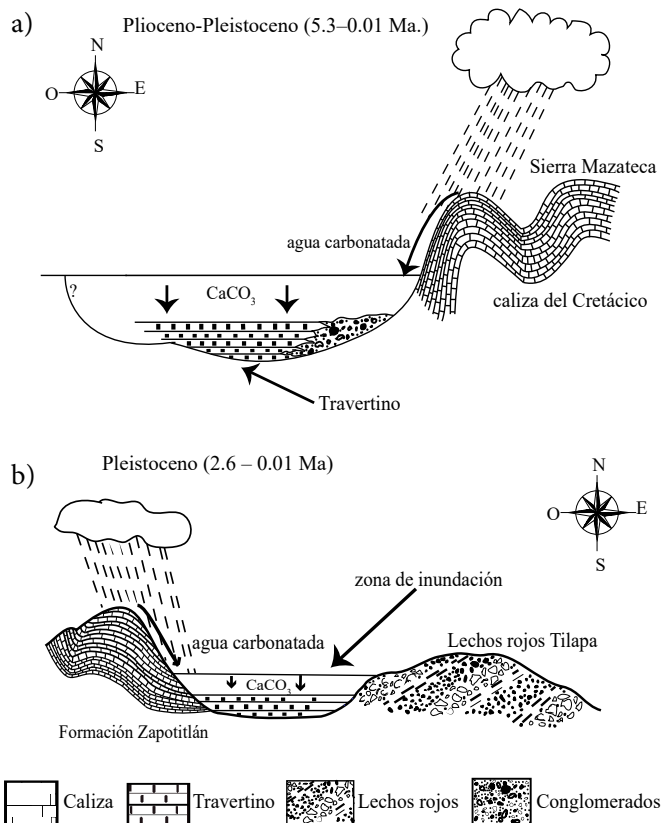


Figura 14. Formación del travertino de (a) Villa Alegría y (b) Cerro Prieto, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y probable ambiente de depósito (basado en Dávalos-Álvarez, 2006).

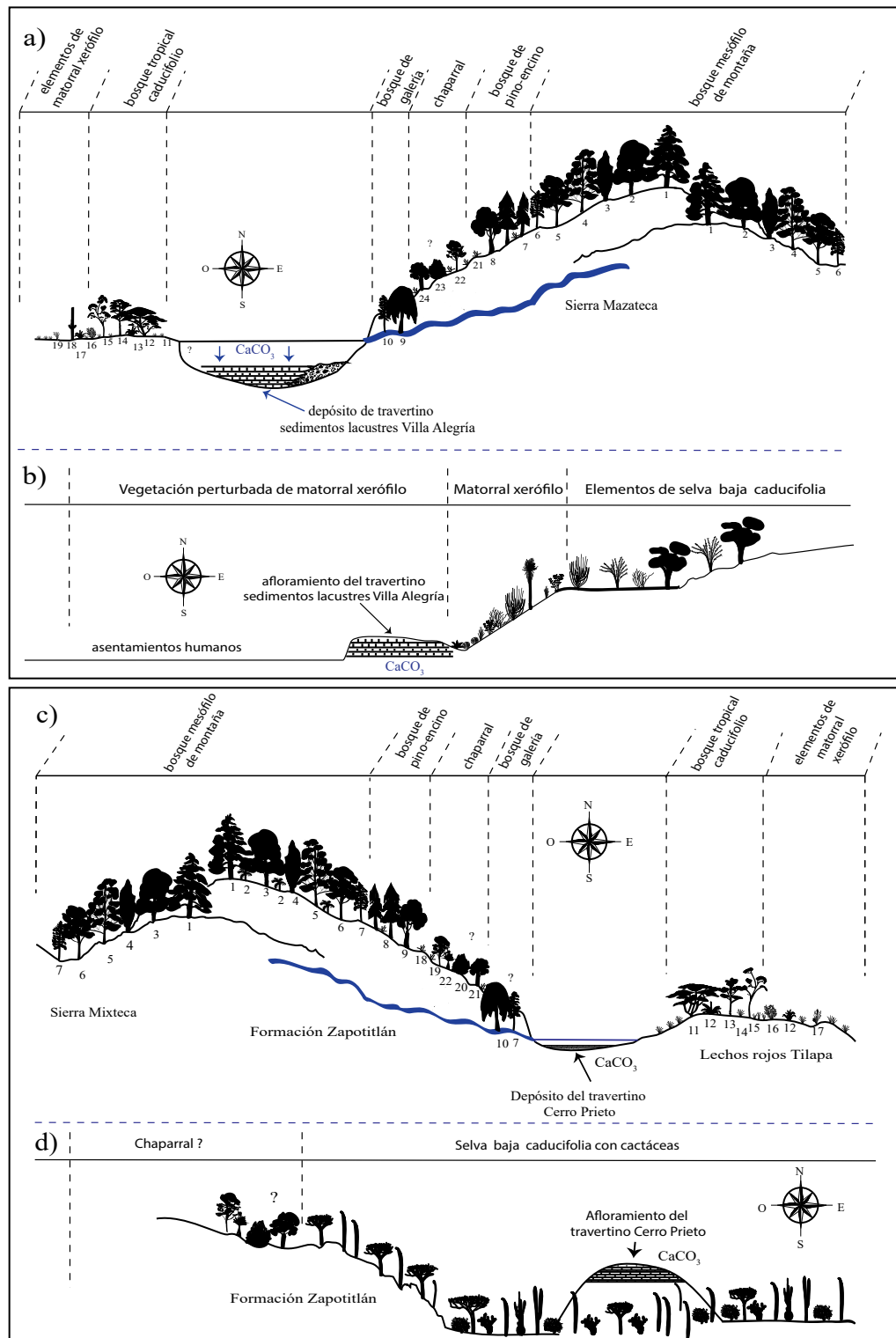


Figura 15. Reconstrucción de la vegetación regional del Plioceno-Pleistoceno: a) al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el estado de Puebla cuando se depositaron los sedimentos lacustres Villa Alegre, b) vegetación actual en los sedimentos lacustres Villa Alegre, c) reconstrucción de la vegetación regional del Pleistoceno al sur del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el estado de Oaxaca cuando se depositó el travertino Cerro Prieto, d) vegetación actual en el travertino Cerro Prieto. Abreviaturas empleadas en los sedimentos Villa Alegre: bosque mesófilo de montaña: 1. *Abies*, 2. *Carya*, 3. *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, 4. *Liquidambar*, 5. *Fraxinus*, 6. *Alnus*; bosque de pino-encino: 7. *Pinus*, 8. *Quercus*; bosque de galería: 9. *Taxodium*, 10. *Alnus*; bosque tropical caducifolio: 11y 20 *Poaceae*, 12. *Acacia*, 13. *Agavaceae*, 14. *Celtis*, 15. *Bursera*, 16. *Mimosa*, 17. *Agavaceae*, 18. *Cactaceae*, 19. *Amaranthaceae*; chaparral: 21. *Fraxinus*, 22. *Juniperus*, 23. *Quercus*. Abreviaturas empleadas en Cerro Prieto: bosque mesófilo de montaña: 1. *Abies*, 2. *Cyatheaceae*, 3. *Carya*, 4. *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, 5. *Liquidambar*, 6. *Fraxinus*, 7. *Alnus*; bosque de pino-encino: 8. *Pinus*., 9. *Quercus*; bosque de galería: 7. *Alnus*, 10. *Taxodium*; bosque tropical caducifolio: 11. *Acacia*, 12. *Agavaceae*, 13. *Celtis*, 14. *Poaceae*, 15. *Bursera*, 16. *Mimosa*, 17. *Amaranthaceae*; Chaparral: 18. *Poaceae*, 19. *Fraxinus*, 20. *Juniperus*, 21. *Quercus*, 22. *Yucca*. Signos: ? = sin suficiente evidencia.

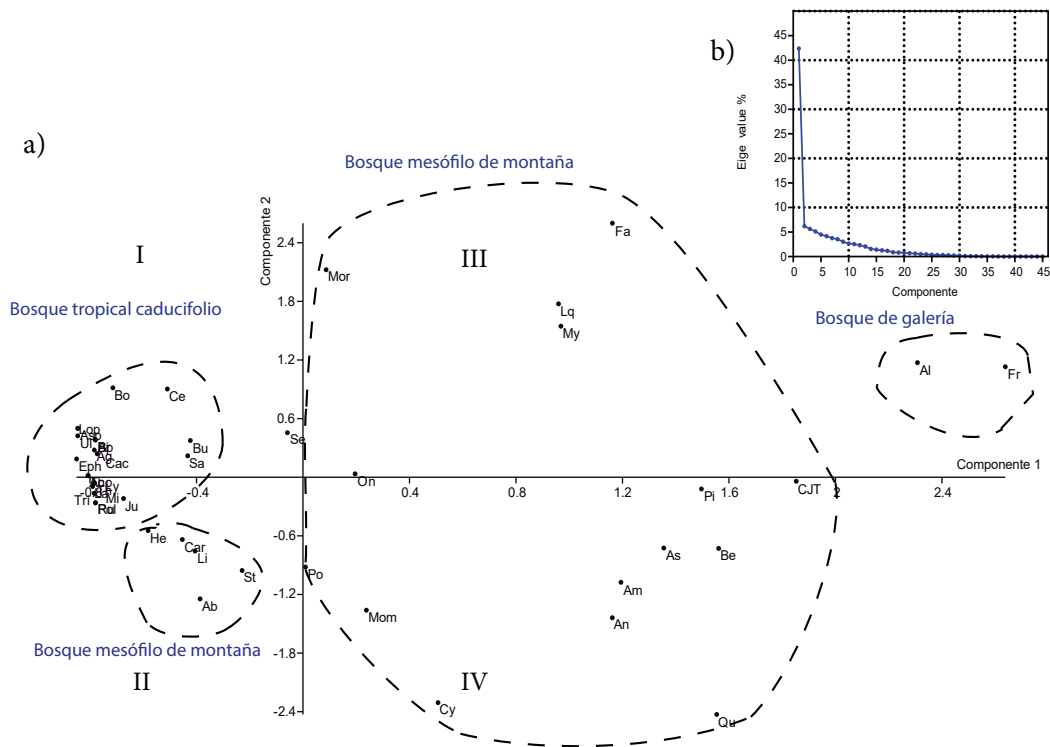


Figura 16. a) Gráfico obtenido del análisis de componentes principales (ACP) 1 vs 2 para los sedimentos lacustres Villa Alegría, b) porcentajes de los Eigenvalores. (Abreviaciones empleadas: Agavaceae=Ag, Liliacidae=Li, Poaceae=Po, Acacia=Ac, Alnus=Al, Amaranthaceae=Am, Anacardiaceae=An, Apocynaceae=Ap, Asteraceae=As, Betulaceae=Be, Bignoniaceae=Bi, Bombacaceae=Bo, Brassicaceae=Br, *Bursera*=Bu, Cactaceae=Cac, *Carya*=Car, *Celtis*=Ce, Fabaceae=Fa, *Fraxinus*=Fr, *Hedyosmum*=He, Juglandaceae=Ju, Labiatae=La, *Liquidambar*=Lq, *Mimosa*=Mi, *Momipites* (*Alfaroa-Engelhardia-Oreomunnea*)=Mom, Moraceae=Mor, Myrtaceae=My, Onagraceae=On, *Polygonum*=Pol, *Quercus*=Qu, Rubiaceae=Ru, *Salix*=Sa, Sterculaceae=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, *Triplanosporites*=Tri).

en matorral xerófilo, pastizal y dunas (Villanueva-Almanza y Fonseca, 2011). Los taxa presentes en norte del país, e.g., *E. antisiphilitica*, *E. californica*, *E. trifurca* y *E. aspera*, divergieron durante el Mioceno tardío y Plioceno-Pleistoceno como producto de la expansión de las zonas áridas en el norte de México (Loera et al., 2012). En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se presenta una sola especie, *E. compacta*, que divergió anteriormente durante el Mioceno (Loera et al. 2012). En síntesis, y considerando el registro fósil de polen en el VTC del Mioceno medio (Ramírez-Arriaga et al., 2014), Plioceno-Pleistoceno (Rosales-Torres, presente trabajo) y Cuaternario tardío (Canul-Montañez, 2008), se tienen bien documentadas cuatro especies de *Ephedra*.

La existencia de una sola especie de *Ephedra* actualmente en el VTC puede atribuirse a los cambios paleoclimáticos ocurridos desde el Mioceno, observándose una clara contracción de su área original de distribución; debido a que evolucionó en ambientes más húmedos y bajo las condiciones semiáridas actuales, *E. compacta* podría estar inmersa en un proceso de extinción dentro del VTC (Huang-Jinling y Price, 2003; Loera et al., 2012).

## CONCLUSIONES

Los resultados paleopalínológicos que se obtuvieron en este estudio sugieren una condición climática subhúmeda al norte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán durante el Plioceno-Pleistoceno y probablemente más húmeda al sur durante el Pleistoceno. El bosque tropical caducifolio se asentaba en las partes bajas, el bosque de galería se encontraba asociado a corrientes de agua, en tanto que el matorral esclerófilo

perennifolio o mexical, el bosque de pino-encino y el bosque mesófilo de montaña se distribuían a mayores altitudes favorecidos por climas templados-húmedos, los cuales probablemente fueron más pronunciados al sur del valle durante el Pleistoceno. En síntesis, durante el Plioceno-Pleistoceno la vegetación del VTC sufrió pocos cambios, mismos que se reflejaron en la mayor cantidad de esporas de ciatáceas durante el Pleistoceno al sur del valle. Es probable que durante el Plioceno tardío y el Holoceno, el bosque mesófilo de montaña sufriera contracción de su área de distribución; en contraste, el bosque tropical caducifolio se expandió, así como el matorral xerófilo en el VTC.

La edad propuesta para los travertinos por Dávalos-Álvarez et al., (2007) no se modificó en la presente investigación. Es evidente que la excepcional diversidad botánica actual en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es el resultado de causas históricas evidenciadas en el registro palinológico, que en conjunto con los procesos paleoecológicos, paleoclimáticos y eventos geológicos favorecieron la especiación de linajes en los diversos ecosistemas.

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado al primer autor como becario de la Maestría en Biología de la UAM-I, con el número de registro de becaria 566239/302372. Además se contó con el apoyo económico del proyecto PAPIIT IN-114914. Se agradece a un revisor anónimo y a María Cristina Peñalba por sus enriquecedoras observaciones y sugerencias al presente trabajo.



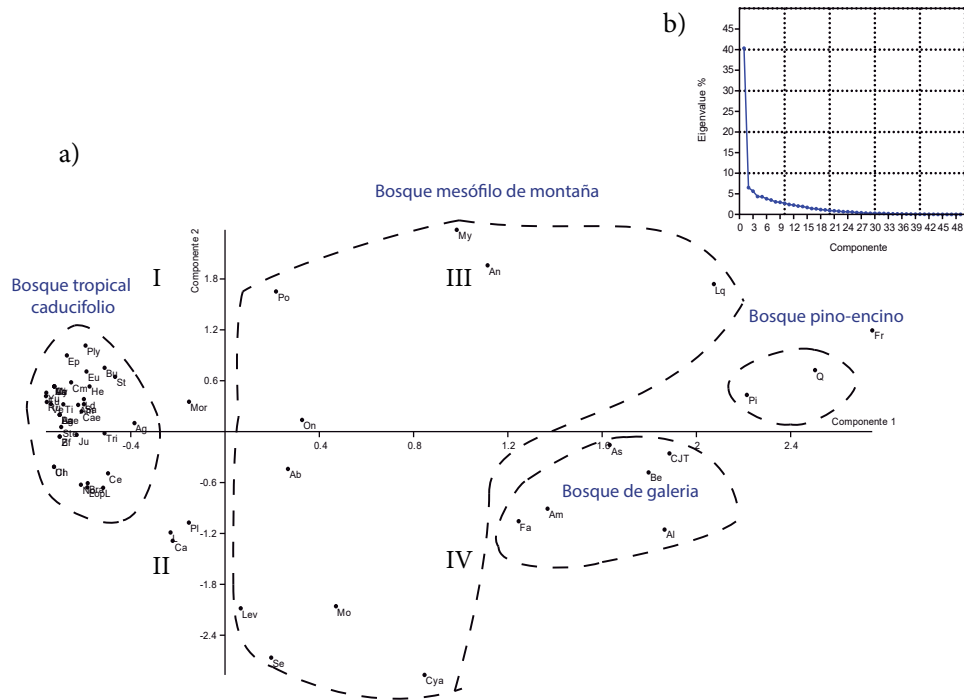


Figura 17. a) Gráfico obtenido del análisis de componentes principales (ACP) 1 vs 2 para el travertino de Cerro Prieto, b) porcentajes de los Eigenvalores. (Abreviaciones empleadas: Agavaceae=Ag, Liliacitides=L, Poaceae=Po, Yuca=Yu, Aceraceae=Ac, Ageratina=Age, Alnus=Al, Amaranthaceae=Am, Ambrosia=Amb, Anacardiaceae=An, Asteraceae=As, Baculamonocolpites=Ba, Betulaceae=Be, Brassicaceae=Bra, Bursera fragrantissima=Bf, Bursera=Bu, Caesalpinoideae=Cae, Carya=Ca, Celtis=Ce, Cyperaceae=Cy, Euphorbiaceae=Eu, Fabaceae=Fa, Fraxinus=Fr, Fuchsia=Fu, Hedyosmum=He, Juglandaceae=Ju, Labiatae=La, Liquidambar=Lq, Mimosa=Mí, Momipites (Alfaroa-Engelhardia-Oreomunnea)=Mo, Moraceae=Mor, Myrtaceae=My, Onagraceae=On, Quercus=Q, Rutaceae=Ru, Salix=Sa, Sterculiaceae=St, Tiliaceae=Ti, Ulmus=Ul, Valerianaceae=Va, Verbenaceae=Ve, Zingiberaceae=Z, Abies=Ab, Cupressus-Juniperus-Taxodium=CJT, Ephedra=Ep, Pinus=Pi, Cyathea mexicana=Cm, Cyatheaceae=Cya, Laevigatosporites=Lev, Lophosoria=Lop, Lycopodium=Ld, Lycopodiaceae=L, Polypodiaceae=Pl, Polypodiaceoisorites=Ply, Selaginella=Se, Stereisorites=Ste, Triplanosporites=Tri).

Tabla 2. Localidades donde ha sido reportada *Ephedra compacta* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Especie	Municipio	Localidad	Coordenadas	Altitud (m s.n.m.)	Tipo de vegetación	Folio
<i>Ephedra compacta</i> Rose.	Palmar del Bravo	6.41 km al NE de Palmar del Bravo	18° 52' 33" N 97° 30' 10.3" W	2,521	Matorral	1424595
	Chapulco	Norte de Chapulco,	18.704200° N 97.4063 ° W	2,360	Ladera con <i>Opuntia</i>	1313050 1312975
	Palmar del Bravo	-----	18° 49' N 97° 25' W	2,500	Matorral xerófilo rosetófilo	1368517
	Cañada Morelos	3 km al S de Cañada Morelos.	18° 41' 54" N 97° 24' 34" W	2,433	-----	1350034
	Chazumba	5.5 km al norte de Santiago Chazumba.	-----	2,000	Matorral subinerme	288199
	Coixtlahuaca	1 km al sur de Coixtlahuaca.	-----	2,100	Matorral perturbado	1234947
	Esperanza	Cerro Boludo, frente al pueblo de Guadalupe Piletas	18° 49' N 97° 25' W	2,300	Matorral xerófilo	581251
	Cacaloapan	7 km al sur de Tlacotepec y 2-3 km al norte de Cacaloapan.	18° 35' 38.40" N 97° 36' 13.95" W	1,940	Matorral espinoso rosetófilo	568778
	Coixtlahuaca	2 km al Noreste de Suchixtlahuaca por la terracería, rumbo a Coixtlahuaca.	17° 43' N 97° 21' W	2,100	Terreno erosionado	773182
	Esperanza	9 km al NE de la caseta de cobro de Esperanza	18° 39' N 97° 23' W	2,220	Matorral bajo rosetófilo	502198
	San Juan Raya	2 km al noroeste del poblado de San Juan Raya	-----	1,800	Matorral xerófilo con crasicuales <i>Neobuxbamia mezcalsensis</i>	575751
	Chapulco	Note de Chapulco	18° 42' 15" N 97° 24' 22" W	2,370	Campo cultivado con <i>Opuntia</i>	1269627 1269787

Nota: Datos tomados del Herbario Nacional de México (MEXU). (-----) = sin datos.



## REFERENCIAS

- Ackerly, D.D., 2003, Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments: *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), 165-184.
- Alaniz-Álvarez, S.A., 1996, Edad, cinemática e implicaciones tectónicas de los eventos de deformación de la Zona de Cizalla de Oaxaca, México: México D.F., Universidad Nacional Autónoma de México, Colegio de Ciencias y Humanidades, Tesis Doctoral, 71 pp.
- Arakaki, M., Pascal-Antoine, C., Reto, N., Lendel, A., Egglic, U., Ogburn, M., Spriggs, E., Moore, J.M., Edwards, J.E., 2011, Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8379-8384.
- Axelrod, D.I., 1958, Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora: *The Botanical Review*, 24(7), 433-509.
- Axelrod, D.I., 1975, Evolution and Biogeography of Madro-Tethyan sclerophyll vegetation: *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62(2), 280-334.
- Barron, E., 2003, Evolución de las floras Terciarias en la Península Ibérica: *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 63-74.
- Becerra, X.J., 2005, Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(31), 10919-10923.
- Beerling, D.J., Royer, L.D., 2011, Convergent Cenozoic CO<sub>2</sub> history: *Nature Geoscience*, 4, 418-420.
- 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.
- Boggs S., 2006, *Principles of Sedimentology and Stratigraphy*: New Jersey. E.U.A., Cuarta edición, Pearson Prentice Hall, 662 pp.
- Bravo-Hollis, H., Scheinvar, L., 2002, El interesante mundo de las cactáceas: México, Fondo de Cultura Económica, 233 pp.
- Camacho-Rico, F., Trejo, L., 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.
- Campos-Villanueva, A., Villaseñor, J.L., 1995, Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca): *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56, 95-120.
- Canul-Montañez, M.E., 2008, Reconstrucción paleoclimática (Cuaternario-tardío) de la porción occidental del valle de Tehuacán, Puebla: Estudio palinológico: Distrito Federal, México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 89 pp.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortes, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez, I., 2001, Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: *Economic Botany*, 55(1), 129-166.
- 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.
- Crisci, J.V., Katinas, L., Posadas, P., 2003, *Historical biogeography: An introduction*. Harvard University Press, Boston, Massachusetts, 250 pp.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), 2010, *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*, Ciudad de México, México, 197 pp.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)-Programa Nacional de Reforestación (PRONARE), *Abies religiosa* (Kunth Schldt. et Cham.) Serie, Paquetes tecnológicos (en línea) <<http://beta.semarnap.gob.mx/pfnm/>>, consulta: diciembre 2016.
- Dávalos-Álvarez, O.G., 2006, Evolución tectónica Cenozoica en la porción norte de la falla de Oaxaca: Juriquilla (Querétaro), México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis de maestría, 123 pp.
- Dávalos-Álvarez, O.G., Nieto-Samaniego, A.F., Alaniz-Álvarez, S.A., Martínez-Hernández, E., 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., Tenorio-Lezama, P., 1993, Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Listados florísticos de México, México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, X, 195 pp.
- Dávila-Aranda, P., Arizmendi, Ma. del C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A., Lira, R., 2002, Biological Diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley México: *Biodiversity and Conservation*, 11, 421-442.
- Dryflor, Banda-R.K., Delgado-Salinas, A., Dexter, G.K., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, M.G., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren, B.A., Camilo-Arteaga, J., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., Cogollo, A., Cuadros, H., Delgado, F., Devia, W., Dueñas, H., Fajardo, L., Fernández, A., Fernández, M.A., Franklin, J., Freid, H.E., Galetti, A.L., Gonto, R., González, M.R., Graveson, R., Helmer, H.E., Idárraga, A., López, R., Marcano-Vega, H., Martínez, O.G., Maturo, H.M., McDonald, M., McLaren, K., Melo, O., Mijares, F., Moggi, V., Molina, D., Moreno, N.P., Nassar, M.J., Neves, M.D., Oakley, J.L., Oatham, M., Olvera-Luna, A.R., Pezzini, F.F., Domínguez, O.J.R., Ríos, M.E., Rivera, O., Rodríguez, N., Rojas, A., Särkinen, T., Sánchez, R., Smith, M., Vargas, C., Villanueva, B., Pennington, T., 2016, Plan diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications: *Science*, 353 (6306), 1383-1387.
- 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.
- García, E., 2004, Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: México, Serie Libros Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, 91 pp.
- Graham, A., 1976, Late Cenozoic evolution Neotropical lowland vegetation in Veracruz México: *Evolution*, 29, 723-735.
- Graham, A., 1999, Studies in Neotropical Paleobotany. XIII an Oligo-Micoene Palynoflora from Simojovel (Chiapas, México): *American Journal of Botany*, 86(1), 17-31.
- Grimm, C.E., 1997, CONISS: 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: *Paleontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
- 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.
- Hickey, L.J., 1977, Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of western North Dakota: *The Geological Society of American*, 150, 62-162.
- 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.
- Käss, E., Wink, M., 1996, Molecular evolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on rbcL-sequences: *Biochemical Systematics and Ecology*, 24(5), 365-378.
- Kovach, W.L., 2003, MVSP-A multivariate Statistical Package for Windows, ver. 3.2: Kovach Computing Services, Pentraeth, Gales, Reino Unido, programa informático.
- Lira, R., Casas, A., Rosas-Lopez, R., Paredes-Flores, M., Pérez-Negrón, E., Rangel-Landa, S., Solis, L., Torres, I., Dávila, P., 2009, Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico: *Economy Botany*, 20(10), 1-17.
- Loera, I., Victoria, S., Ickert-Bond, M.S., 2012, Diversification in North American arid lands: Niche conservatism, divergence and expansion of habitat explain speciation in the genus Ephedra: *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 1-14.
- Lozano-García, S., Correa-Metrio, A., Luna, L., 2014, Análisis de lluvia de polen moderna de la cuenca de México: una herramienta para el registro fósil: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 1-10.
- Luna-Vega, I., Velázquez, A., Velázquez, E., 2001, México, en Kappelle, M., Brown, A.D., (eds.), *Bosques Nublados del Neotrópico*: Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, INBio, 183-229.
- Martínez-Hernández, E., Ramírez-Arriaga, E., 1999, Palinoestratigrafía de la Región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, Implicaciones Cronoestratigráficas: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16(2), 187-207.

- Méndez-Larios, I., Ortiz, E., Villaseñor, J.L., 2004, Las Magnoliophyta endémicas de la porción xerofita de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: Serie Botánica, Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 75(1), 87-104.
- Méndez-Larios, I., Villaseñor, J.L., Lira, R., Morrone, J.J., Dávila, P., Ortiz, E., 2005, Toward the identification of a Core Zone in the Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve (Mexico) based on parsimony analysis of endemism of flowering plant species: *Interciencia*, 30, 267-274.
- 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.
- 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.
- 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.
- Palacios-Chávez, R., 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.
- Pennington, R.T., Prado, E.D., Pendry, A.C., 2000, Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes: *Journal of Biogeography*, 27, 261-273.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, E.D., Pendry, A.C., Pell, K.S., Butterworth, A. C., 2004, Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification: *Philosophical Transactions B, The Royal Society Publishing London*, 359, 515-537.
- Pentecost, A., Viles, H., 1994, "A review and reassessment of travertine classification": *Geographie Physique et Quaternaire, Quaternaries*, 48, 305-14.
- Pielou, E.C., 1977, *Mathematical Ecology*: New York, Wiley, 385 pp.
- Ramírez-Arriaga, E., 2005, Reconstrucción paleoflorística de la Formación Cuayuca con base en análisis palinoestratigráficos e implicaciones paleogeográficas: México, D.F., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis Doctoral, 231 pp.
- 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., Martínez-Hernández, E., Flores-Olvera, H., Prámparo, M.B., 2008, Correlation of the Late Eocene-Early Oligocene Izúcar de Matamoros Evaporites (Cuayuca Formation) in México Based on Parsimony Analysis of endemism: *Palynology*, 32, 231-252.
- Ramírez-Arriaga, E., Prámparo, M.B., Nieto-Samaniego, A.F., Martínez-Hernández, A., Valiente-Banuet, A., Macías-Romo, C., Dávalos-Álvarez, O.G., 2014, Palynological evidence for Middle Miocene vegetation in the Tehuacán Formation of Puebla, Mexico: *Palynology*, 38(1), 1-27.
- Ruiz-Jiménez, A., 2003, La vegetación de la Sierra Monteflor (Valle de Cuicatlán, Oaxaca): México, D.F., Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Maestría, 116 pp.
- Rzedowski, J., 1978, *Vegetación de México*: México, Editorial Limusa, 431 pp.
- 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., Lemos, R.M., Calderón de Rzedowski, G., 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., 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.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G., Paizanni, A., 2014, El bosque tropical caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México), en *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes, Fascículo Complementario XXIX: Pátzcuaro*, Michoacán, México, Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, 18 pp.
- Sánchez-Rodríguez, E., López-Mata, L., García-Moya, E., 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 de México*, 73, 17-34.
- Seaby, R.M.H., Henderson, P.A., 2007, *Species Diversity and Richness IV: Pisces Conservation Ltd*, 123 pp.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2013, Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán: D.F., México, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) Programa de manejo de Reservas, 336 pp.
- Shannon, C.E., 1948, A mathematical theory of communication: *Bell System Technical Journal*, 27, 379-423.
- Smith, C.E., 1965, *Flora Tehuacán Valley: Fieldiana Botany*, 31, 101-143.
- Spicer, R.A., 1981, The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood lake, Silwood Park, Berkshire, England: *United States Geological Survey Professional Paper 1143*, 77 pp.
- Stephens, P.R., Wiens, J.J., 2009, Bridging the gap between historical biogeography and community ecology: niche conservatism and community structure in emydid turtles: *Molecular Ecology*, 18, 4664-4679.
- Traverse, A., 2007, *Paleopalynology: Dordrecht, The Netherlands, Springer Science & Business Media*, 2nd edition, Volume 28, 813 pp.
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), 1990, *Centres of plant diversity. An introduction to the project with guidelines for collaborators: Kew, Inglaterra, Parchment (Oxford) Ltd.*, 31 pp.
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M., Dávila, P., 1998, The Chaparral Vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered: *American Journal of Botany*, 85(10), 1398-1408.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, 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: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 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., Casas, A., 2009, *Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Fundación para la reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Transcontinental México*, 211 pp.
- Villanueva-Almanza, L., Fonseca, R.M., 2011, Revisión taxonómica y distribución geográfica de *Ephedra* (Ephedraceae) en México: *Acta Botánica Mexicana*, 96, 79-116.
- Wiens, J.J., Donoghue, J.M., 2004, Historical biogeography, ecology and species richness: *Trends in Ecology and Evolution*, 19(12), 639-644.
- Wiens, J.J., Graham, H.C., 2005, Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology and Conservation Biology: *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematic*, 36, 519-539.
- 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.

Manuscrito recibido: enero 5, 2017

Manuscrito corregido recibido: mayo 8, 2017

Manuscrito aceptado: mayo 9, 2017